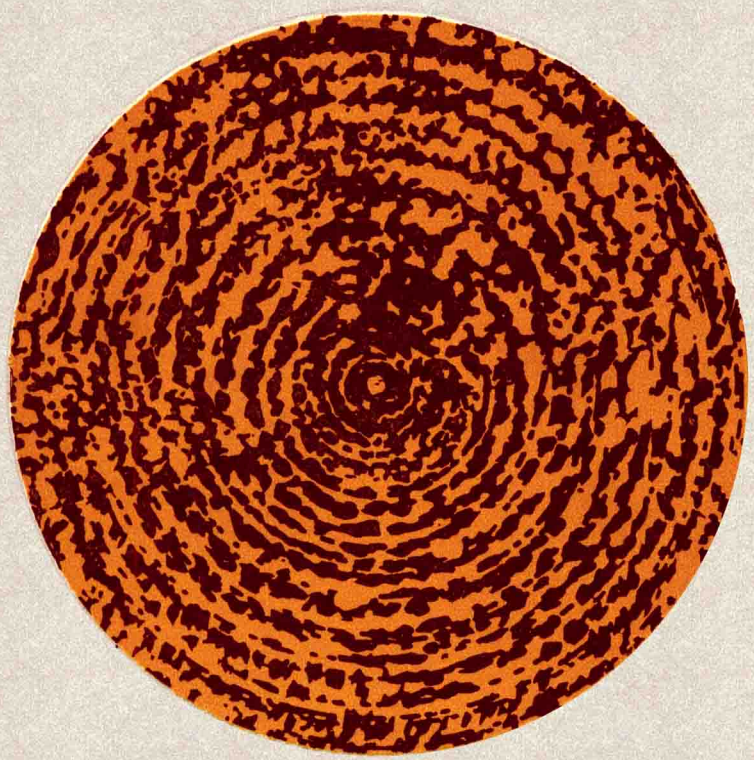
В. А. МУХИН

БИОТА КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
УРАЛЬСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
ИНСТИТУТ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ И ЖИВОТНЫХ

В. А. МУХИН

БИОТА КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

ЕКАТЕРИНБУРГ
УИФ «НАУКА»
1993

УДК 582.284(571.1) : 581.9

Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины / Мухин В. А. Екатеринбург: УИФ «Наука», 1993. ISBN 5—7691—0380—9.

В монографии дана полная характеристика биоты дереворазрушающих базидиомицетов равнинной части Западной Сибири, включающая анализ ее систематической, формационной и пространственной структур. Рассмотрены происхождение и возраст региональной микобиоты, закономерности расселения грибов в широтном экологическом градиенте, их экологическая пластичность, экологические оптимумы и адаптивные стратегии. Показано зональное своеобразие процессов биологического разложения древесины, выделены группы экологических доминантов. Показана роль грибов в биодеструкции древесины. Приведены полные видовые списки грибов с указанием их распространения и трофических связей с древесными растениями.

Книга адресована микологам, экологам, лесоведам, а также преподавателям и студентам вузов соответствующих специальностей.

Табл. 54. Ил. 24. Библиогр. 389 назв.

Ответственный редактор

член-корреспондент РАН **П. Л. Горчаковский**

Рецензенты

академик **Э. Х. Пармасто**,
доктор биологических наук **А. М. Жуков**,
доктор биологических наук **М. А. Бондарцева**

ISBN 5—7691—0380—9.

© Уральская издательская фирма «Наука», 1993

ВВЕДЕНИЕ

Большая часть ежегодно ассимилируемого растениями углерода, круговорот которого — один из важнейших биогеохимических циклов биосферы (Одум, 1975), поглощается растительным покровом суши (Rodin et al., 1974), где крупнейшим резервуаром биологически связанного углерода (не считая горючих ископаемых) являются леса (Болин, 1972). Основным пулом биофильных элементов в лесных экосистемах выступает древесина (Родин, Базилевич, 1965; Болин, 1972; Мухин, 1981), и это рассматривается приспособлением к существованию в экстраэлювиальных условиях (Пономарева, 1976). Иммобилизация биофильных элементов в древесине и их последующее высвобождение составляют суть выделяемых Н. П. Ремезовым (1962) многолетних циклов лесных биогеоценозов.

Биологическое разложение древесины является биогеоценотической функцией широкого круга организмов (бактерий, грибов, беспозвоночных животных), образующих ксилофильные сообщества, «...сочетание разнообразнейших растительных и животных организмов, непосредственно или косвенно связанных в своей жизнедеятельности с древесиной на всех стадиях ее разложения» (Мамаев, 1985, с. 5). Вся совокупность накопленных к настоящему времени данных однозначно свидетельствует о грибах как о наиболее важном компоненте ксилофильных сообществ.

В разложении древесины участвуют сумчатые, несовершенные и базидиальные грибы. Представители первых двух таксонов ассоциируются с так называемой мягкой гнилью и разнообразными процессами окрашивания древесины. Для них характерны ограниченная способность к ферментативному расщеплению веществ древесины и слабая дереворазрушающая активность (Николаевская, Частухин, 1945; Мейер, 1953; Крапивина, 1960, 1962; Константная, 1964; Рипачек, 1967; Гашкова, 1968; Петренко, 1973; Wilcox, 1970). В этом отношении к ним близки целлюлозоразрушающие бактерии — широко распространенная группа организмов, способных активно разрушать чистую клетчатку, но относительно способности которых разрушать нативную древесину существуют противоречивые данные (Никитин, 1951; Имшенецкий, 1953; Наплекова, 1974). Основной результат воздействия бактерий на древесину выражается в разрушении мембран пор и клеточных стенок лучей паренхимы (Wilcox, 1970). Подобное воздействие на древесину ока-

зывают и актиномицеты, не вызывающие разрушение клеточных стенок. Не исключено, что некоторые из них в качестве источников питания могут использовать лигнин и целлюлозу (Blanchette et al., 1981), разложение которых — основной процесс в распаде органических веществ в природе (Частухин, 1952).

Базидиальные дереворазрушающие грибы способны самостоятельно, без участия других организмов, осуществить полное биологическое разложение лигноцеллюлоз. В силу своих уникальных качеств, ксилотрофные базидиомицеты играют ведущую роль в биологическом разложении древесины (Частухин, 1945; Бондарцев, 1953; Пармасто, 1955; Кэмпбелл, 1960; Частухин, Николаевская, 1969; Мухин, 1981; Bakshi, 1971), являющимся одним из основных и специфических процессов, совершающихся в лесах.

Изучение этой группы организмов — ключевой момент в познании механизмов формирования и функционирования блока микроконсументов лесных экосистем. В этой связи особый интерес представляет изучение экологических закономерностей расселения грибов и формирования ими биотических сообществ, выступающих функциональным ядром микроконсументов. Поэтому одним из перспективных научных направлений, формирующихся в микологии, является экологическая география грибов, заявившая о себе в 70-е годы в виде особого эколого-флористического подхода к изучению грибов (Горленко, 1981). На наш взгляд, она, как и экологическая география растений (Толмачев, 1974), призвана изучать распространение видов с позиции их экологии и устанавливать зависимость между их распространением и условиями среды.

Методология экологической микогеографии основывается на основном постулате экологии, утверждающем неразрывную связь организма и окружающей среды, а одним из главных ее методов является анализ распределения грибов в пространстве экологических факторов определенной территории. Собственно, это и определило «идеологию» наших исследований — познание экологических особенностей грибов и микобиоты * через анализ их распределения в векторизированно меняющемся пространстве экологических условий Западно-Сибирской равнины, где существует хорошо выраженный широтный экологический градиент, представляющий практически весь спектр природных режимов Северной Евразии. Это позволяет решить вопросы, связанные с познанием экологических закономерностей расселения грибов и формирования микобиоты. Вместе с тем изучение ксилотрофных базидиомицетов равнинной части Западной Сибири имеет и самостоятельную ценность, так как дереворaз-

* В связи с новыми представлениями о природе грибов применение по отношению к ним термина «флора» не является корректным и его рекомендуется заменить понятием «микобиота» (Работнов, 1985), что и принято в настоящей работе.

рушающие грибы этого обширного региона слабо изучены, что затрудняет понимание особенностей микобиоты Западной Сибири и сопредельных территорий.

В Западной Сибири изучение ксилотрофных базидиомицетов* начинается в начале XX в. В 1916 г. в Записках Императорской Академии наук был опубликован список десяти видов дереворазрушающих грибов, подготовленный А. С. Бондарцевым (1916). Им были обработаны сборы трутовых грибов, выполненные В. Н. Сукачевым в нижнем течении Оби и на Южном Ямале во время экспедиции братьев Кузнецовых на Полярный Урал в 1909 г. В 20-х годах основными центрами по изучению грибов Сибири становятся Омск и Томск (Ячевский, 1933). Это было время начального накопления материалов по микофлоре Сибири (Мурашкинский, 1927), когда собственно и начались работы по планомерному изучению дереворазрушающих грибов. Прежде всего, ведется изучение гнилей древесины, видовой состав их возбудителей, исследуется этиология гнилевых болезней (Мурашкинский, 1927а; Драверт, 1929; Драверт, Попов, 1938; Конев, 1929; Кравцов, 1923). И в последующие годы, вплоть до нашего времени, фитопатологическое направление в изучении ксилотрофных базидиомицетов хорошо выражено в работах сибирских микологов (Картавенко, 1958, 1960; Ноздриенко, 1964; Жуков, 1967, 1970, 1970а, 1970б, 1978, 1985; Красикова, 1968; Миловидова и др., 1980).

В 20-е годы были развернуты работы и по изучению флоры трутовых грибов Западной Сибири, охватившие горные леса Саян, Алтая, юго-восточной части Западно-Сибирской равнины (Мурашкинский, Зилинг, 1928; Мурашкинский, 1939, 1940). Они интересны не только содержащимися в них сведениями о видовом составе трутовых грибов, но и флорогенетическими воззрениями, развиваемыми К. Е. Мурашкинским.

Значительный вклад в изучение дереворазрушающих базидиомицетов Западно-Сибирской равнины внесли и зарубежные микологи, обработавшие коллекции К. Е. Мурашкинского. В их работах можно найти списки грибов как обширные, насчитывающие десятки видов (Burt, 1931; Pilat, 1932, 1936), так и заметки об отдельных видах (Romell, 1926; Litschauer, 1930; Killermann, 1931), в том числе и описываемых в качестве новых для науки (Burt, 1931; Pilat, 1931, 1931a). Определенные сведения о дереворазрушающих грибах рассматриваемого нами региона содержатся и в некоторых других работах (Killermann, 1928; Pilat, 1930; Bourdot, 1932; Malkovsky, 1932). Полная аннотированная библиография иностранной литературы за 1923—1933 гг. по грибам Западной Сибири дана К. Е. Мурашкинским (1933).

* В связи с темой нашей работы мы в данном разделе рассматриваем состояние исследований только по этой группе грибов, ограничившись равнинной частью Западной Сибири.

Определенный вклад в изучение ксилотрофных базидиомицетов Западной Сибири внес и Н. Н. Лавров (1920, 1931), более известный своими работами по паразитическим грибам травянистых растений. Ему принадлежат и первая схема микогеографического районирования Сибири (Лавров, 1951).

В 60—70-е годы флористические исследования широко провел А. М. Жуков (1972; 1973; 1980). В последней из названных работ он представил обширный список ксилотрофных базидиомицетов, обитающих в горных и равнинных районах юго-восточной части Западной Сибири — 302 вида. Для этой части равнины Э. Х. Пармасто (Parmasto, 1969) описал новый вид кортициевых грибов. В западной части равнины изучение дереворазрушающих грибов проводилось менее интенсивно и преимущественно исследования касались южных районов (Картавенко, 1958, 1960; Сирко, 1966). В какой-то мере ксилотрофные базидиомицеты Приуральского сектора Западно-Сибирской равнины рассматривались Н. Т. Степановой-Картавенко (1967).

До середины 60-х годов на севере Западно-Сибирской равнины изучение дереворазрушающих грибов не проводилось (помимо ранее названной работы А. С. Бондарцева). В 1966 г. вышла статья Б. П. Василькова, а в 1967 г.— работа Э. Х. Пармасто, в которых приведены данные о видовом составе ксилотрофных базидиомицетов в Приобской лесотундре. Позже Н. Т. Степанова, А. В. Сирко (1970) опубликовали статью о 12 видах дереворазрушающих грибов для зоны контакта между полосой увалистых предгорий восточного склона Полярного Урала и северо-западной частью Западно-Сибирской равнины.

Так, кратко можно охарактеризовать состояние исследований по изучению биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины на конец 70-х годов, когда были начаты наши исследования. Полученные в ходе их материалы изложены в серии работ (Мухин, 1979, 1980, 1981а, 1981б, 1982, 1983а, 1983б, 1983в, 1984а, 1984б, 1985а, 1985б, 1985в, 1985г, 1986а, 1986б, 1986в, 1987а, 1987б, 1987в, 1987г, 1988а, 1988б, 1988в, 1988г, 1989; Мухин, Степанова, 1981, 1982а, 1982б, 1983а, 1983б; Мухин, Ольшванг, 1983) и в данной книге.

Исследования проведены во всех природных зонах Приуральского сектора равнины. В лесотундровой зоне обследовали гипоарктические редколесья водоразделов в нижнем течении рек Полуя, Оби — окрестности пос. Харсаим, г. Лабытнанги, устье р. Харбея (800 км^2)*, а также пойменные леса Южного Ямала — вдоль рек Хадытаяхи, Яходыяхи (320 км^2) и р. Полуя (400 км^2). Биоту ксилотрофных базидиомицетов предлесотундровых редкостойных лесов (северная полоса северотаежной подзоны) исследовали в лесах долины р. Сыни (от устья до пос. Овгорт), на правобережье р. Оби — на участке между

* Указана площадь обследованной территории.

впадением Лонгивожегана и Пельяхегана (420 км^2), в районах среднего течения р. Куноват и его притока Лагосьегана (300 км^2). В южной части северной тайги исследования проведены в бассейне р. Ляпин — от пос. Саранпауль до пос. Ломбовож — и его притока р. Кемпаж (800 км^2).

В подзоне средней тайги работы вели в четырех районах: в бассейне р. Северная Сосьва — от устья р. Ялбыньи до устья р. Ванзетура (500 км^2), в лесах Кондо-Сосьвинского междуречья — Советский район (500 км^2), на правобережье р. Оби — окрестности пос. Октябрьский (300 км^2) и в верховьях р. Ковенской — Ханты-Мансийский район Тюменской области (500 км^2).

В подзоне южной тайги исследования выполнены в южнотаежном Прииртышье — стационар «Миссия» Института географии Сибири СО РАН (200 км^2), в нижнем течении р. Тобола — в районе впадения р. Тавды (500 км^2), в лесах долины р. Туры — от г. Верхотурья до устья р. Тагила (400 км^2).

В подтаежной зоне все работы проведены в междуречье Пышмы и Исети — Талицкий район Свердловской области (1250 км^2). В лесостепном Зауралье — в притобольских сосновых борах — от г. Кургана до пос. Звериноголовка, а также в березово-осиновых колочных лесах (2500 км^2). При исследовании лесостепной биоты ксилотрофных базидиомицетов мы (единственный раз) использовали коллекционные материалы других авторов — сборы Н. Т. Степановой и А. В. Сирко, хранящиеся в микологическом гербарии Института экологии растений и животных УрО РАН. После их просмотра и критического переопределения мы включили некоторые виды в списки грибов этого района равнины. Как в подтайге, так и в лесостепи, пойменная лесная растительность не обследовалась.

В совокупности названные районы образуют меридиональный экологический профиль, включающий все зоны Западно-Сибирской равнины, где древесная растительность представляет зональное биоклиматическое явление. Особенности природных условий равнины рассматривались Б. Н. Городковым (1916, 1946), Г. В. Крыловым (1961), Л. В. Шумиловой (1961), П. Л. Горчаковским (1965), С. А. Архиповым и др. (1970), в монографиях «Западная Сибирь» (1963), «Растительный покров...» (1985). В серии других работ (Лесков, 1935, 1940, 1940а; Глумов, 1960; Зубарева, 1960; Соловьев, 1960; Аврамчик, 1969; Шиятов, 1974; Пешкова, 1977; Сосьвинское Приобье, 1975; Южная тайга..., 1975) можно найти подробное описание некоторых районов наших исследований.

Пользуясь возможностью, хочу выразить глубокую признательность академику АН Эстонии Э. Х. Пармасто за его всестороннюю помощь, оказанную нам в исследовательской работе. С особой теплотой вспоминаю доктора биологических наук Неонилу Титовну Степанову, ныне покойную, под руководством которой были начаты исследования.

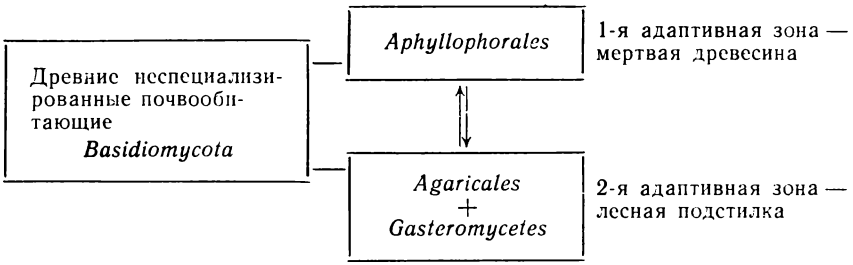
БИОТА КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

Среди сапротрофных базидиомицетов выделяется серия экологических групп, одну из которых образуют грибы, развивающиеся на древесине. В литературе они известны как дереворазрушающие грибы, ксилотрофы, ксилофилы, ксилофиты, лигнофилы, ксилобионты. Их становление, очевидно, связано с возникновением лесной растительности. В частности, как предполагает Э. Пармасто (Parmasto, 1986), образование и раннее развитие гименомицетов синхронно и синтопически были связаны с ранней эволюцией Pinidae и Angiospermae в меловой или более ранние периоды. По его мнению, появление мертвой древесины и лесной подстилки открыло новые экологические меганишти, адаптивные зоны для сапрофитных грибов. Как следствие этого, от древних неспециализированных сапротрофов, возможно примитивных почвообитающих Basidiomycota, дивергировали две группы. Одна из них, использовавшая древесину как питательный субстрат, дала начало афиллофоровым грибам, а вторая — агариковым, ведущим свое начало от грибов, развитие которых шло по пути освоения лесной подстилки. Гастеромицеты развились конвергентно на более поздних этапах эволюции.

Схема филогенеза, предложенная Э. Пармасто, намечая общие эволюционные тренды, не совсем учитывает, что в ходе эволюционных процессов могли быть взаимные переходы из одной адаптивной зоны в другую. По-видимому, именно с этим связано существование среди агариковых грибов и гастеромицетов ксилотрофных видов, а среди афиллофоровых — напочвенных сапротрофов. С учетом этого дополнения даем схему филогенеза гименомицетов (по материалам E. Parmasto, 1986).

Таксономическое (филогенетическое) разнообразие ксилобионтов сочетается с экологическим (древесина как среда обитания может эксплуатироваться ими несколькими путями) и на этом основании можно выделить ряд их функционально разных групп. Часть ксилобионтов использует вещества протопласта паренхимных и других клеток, и их отличает неспособность к разложению клеточных оболочек. Так, *Chondrostereum purpu-*

Схема 1



reum, развиваясь на пнях, использует вещества живых клеток древесины, питание которых идет за счет корневой системы. Мертвую древесину этот вид разрушает крайне слабо (Давыдкина, 1974). Некоторые грибы, населяющие древесину, вообще могут быть микопаразитами. Например, для Европы Юлих (Julich, 1983) описывает 35 видов дрожалковых грибов, паразитирующих на *Asco-* и *Basidiomycetes*, в том числе и тех, что растут на древесине.

Несмотря на явную экологическую гетерогенность рассмотренных грибов, их объединяет то, что, развиваясь на древесине, они не участвуют в ферментативном разложении основных соединений древесины, а питаются веществами живых клеток. Поэтому эти грибы можно объединить в одну группу паразитических или биотрофных.

Многие базидиомицеты развиваются на так называемой гнилой древесине. Термин «гнилая древесина» — малокорректный, но в большинстве случаев при этом понимаются продукты глубокого ферментативного разложения древесины. Отнесение грибов, развивающихся на них, к ксилобионтам достаточно дискуссионно. Однако, учитывая отсутствие четких границ между тем, что еще можно назвать древесиной и продуктами ее разложения, можно принять расширенное толкование понятия ксилобионты и включать в их состав грибы, развивающиеся на продуктах биологического распада древесины.

В трофическом отношении — это неоднородная группа. В. И. Шубин (1980), Кропп (Kropp, 1982) указывают, что разрушенная древесина — важный субстрат для микоризных грибов. Экспериментально показана способность к образованию эктомикориз рядом афиллофоровых грибов — *Piloderma*, *Byssoporia*, *Amphinema*, *Thelephora*, *Cantharellus*, *Polyozellus*, *Tomentella* (Nylund, 1981; Miller, 1982; Kropp, 1982), ассоциированных в природе с сильно разрушенной древесиной. Ларсен (Larsen, 1968) указывает, что все томентелоидные грибы раз-

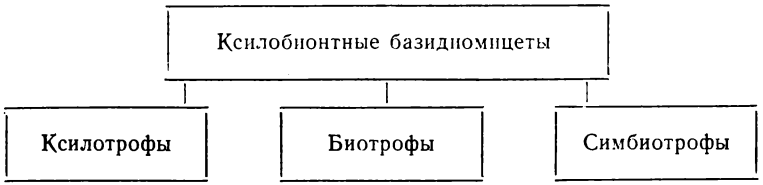
виваются на древесных субстратах, прошедших сильную биодеградацию, и, по мнению Миллера (Miller, 1982), весьма вероятно, что грибы рода *Tomentella* частично или все образуют эктомикоризу. На способность сапротрофных ксилобионтных грибов формировать эктотрофную микоризу указывает и Гильбертсон (Gilbertson, 1980).

Поэтому среди обитателей «гнилой древесины» следует выделить и группу симбиотрофов, использование которыми нативной древесины в качестве трофического ресурса минимально или вообще исключено. Например, по данным Г. С. Золотаревой (1986), *Byssoporia terrestris*, относимый к эктомикоризным грибам, чрезвычайно слабо развивается на непораженной грибами древесине.

Вместе с тем общеизвестным фактом является развитие на продуктах распада древесины многих подстилочных сапротрофов. Согласно В. Я. Частухину (1945), они ответственны за исключительные фазы биологического разложения древесины и способны разрушать ее наиболее устойчивые соединения. Наши исследования (Степанова, Мухин, 1979) показали, что некоторые из подстилочных грибов обладают высокой дереворазрушающей активностью и способны использовать лигноцеллюлозы как трофический ресурс. Кроме того, в составе грибов, развивающихся на «гнилой древесине», мы можем встретить виды, которые, собственно, и осуществляли процесс ее биологического разложения.

Способность разрушать лигноцеллюлозы — важнейшая черта ксилотрофных базидиомицетов, под которыми мы понимаем собственно дереворазрушающие грибы. Гильбертсон (Gilbertson, 1980) определяет их как организмы, способные утилизировать здоровую, неизмененную древесину в качестве источника энергии посредством ферментативного разложения клеточных стенок.

В таксономическом отношении ксилотрофные базидиомицеты — гетерогенная группа. По нашим подсчетам (Мухин, 1978, 1979; Степанова, Мухин, 1979), 75 % всех дереворазрушающих базидиомицетов, известных на территории бывшего СССР, составляют афиллофоровые грибы, а 23 % — агариковые. По данным Гильбертсона (Gilbertson, 1980), среди ксилотрофных базидиомицетов Северной Америки афиллофоровых грибов — 57, а шляпочных — 37 %. По всей вероятности, многие дрожалковые грибы, сапротрофно развивающиеся на древесных остатках, также принадлежат к ксилотрофам, но их значение в биологическом разложении древесины еще не совсем ясно (Gilbertson, 1980). Они составляют 2—6 % всех известных ксилотрофов Евразии и Северной Америки (Мухин, 1978; Степанова, Мухин, 1979; Gilbertson, 1980). Этими таксонами (афиллофоровые, агариковые и дрожалковые грибы) исчерпывается разнообразие ксилотрофных базидиомицетов в Северном полушарии.



В силу большой практической значимости (основные возбудители гнилей древесины и пиломатериалов) у этих грибов достаточно хорошо исследована способность к разложению древесины (Суворов, 1963, 1968, 1968а, 1970, 1970а, 1972; Степанова, 1973; Соловьев и др. 1978; Степанова, Мухин, 1979; Тимофеев, 1980; Henningsson, 1965; Eusebio, 1969; Domanski, 1983; Eslin, Nakasone, 1984; Blumenfeld, 1984). В зависимости от дереворазрушающей способности выделяются две группы ксилотрофных базидиомицетов. Одну из них образуют грибы, разрушающие только углеводный компонент клеточных оболочек — целлюлозоразрушающие, или грибы бурой гнили. Большинство видов целлюлозоразрушающих грибов представляют собой трутовики, развивающиеся на древесине хвойных (Gilbertson, 1980; Gilbertson, Ryvarden, 1986). Много целлюлозоразрушающих грибов среди видов семейства Coniophoraceae. У агариковых грибов только роды *Lentinus*, *Paxillus*, *Hygrophoropsis*, *Coprinus* включают виды, вызывающие бурые гнили (Gilbertson, 1980). По его данным, среди дрожалковых грибов лишь один вид определенно ассоциирован с бурой гнилью, а Зейферт (Seifert, 1983) сообщает, что большинство из изученных им 16 видов Dacrymycetales вызывали бурую гниль древесины. Среди кортициевых грибов лишь несколько видов, относящихся к родам *Chaetoderma*, *Crustoderma*, *Dacryobolus*, *Pseudomerulius*, вызывают бурую гниль (Nakasone, Gilbertson, 1982).

Подавляющая часть ксилотрофных базидиомицетов принадлежит к лигнинразрушающим, которые вызывают белую гниль древесины. Например, в Северной Америке они составляют 93—94 % всех известных ксилотрофов (Gilbertson, 1980). Эта группа способна к химической трансформации всех соединений клеточных оболочек, и поэтому в состоянии самостоятельно — без участия других организмов — осуществить полное биологическое разложение древесины (см., например, Степанова, Мухин, 1979; Henningsson, 1965).

Таким образом, анализ экологических связей ксилобионтных базидиомицетов с древесиной позволяет выделить, на наш взгляд, три их группы разного трофического, а следовательно, и биогеоценотического статуса. Одной из них являются собственно ксилотрофы, которые, будучи разнородной в система-

тическом (филогенетическом) отношении группой грибов, обладают одной общей чертой — способностью использовать химические соединения клеточных оболочек одревесневших тканей в качестве источника энергии и веществ для своей жизнедеятельности. Это отличает их от всех других ксилобионтных базидиомицетов.

Распределение экологических групп ксилобионтных базидиомицетов (ксилотрофов, биотрофов, симбиотрофов) приведены на схеме 2.

1.1. СИСТЕМАТИЧЕСКИЙ И ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ БИОТЫ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ

В Приуральском секторе Западно-Сибирской равнины обнаружено 345 видов ксилотрофных базидиомицетов, представляющих пять порядков класса Basidiomycetes (Приложение, см. табл. 1). Большая их часть относится к порядкам Aphyllophorales и Agaricales — 78,3 и 16,2 % соответственно. Остальные три порядка представляют дрожалковые грибы: Tremellales — 3,8, Dacrymycetales — 1,2, Tulasnellales — 0,5 %. Видно, что по спектру порядков и распределению между ними видов исследуемая микобиота не отличается от евразийской и североамериканской.

Ведущими семействами микобиоты являются Corticiaceae (115 видов), Poriaceae (92 вида), Hymenochaetaceae (21 вид) и Polyporaceae s. str. (21 вид). В десятку самых крупных семейств западносибирской микобиоты также входят Tremellaceae, Tricholomataceae, Strophariaceae, Stereaceae, Crepidotaceae, Steccherinaceae (рис. 1). В общей сложности десять ведущих семейств включают 90,7% всех видов микобиоты. При этом на долю семейств Corticiaceae, Poriaceae приходится 60 % видов, которые и образуют ядро биоты ксилотрофных базидиомицетов рассматриваемого региона.

Оставшиеся 9,3 % видов микобиоты распределяются между 13 семействами, каждое из которых насчитывает в своем составе от одного до шести видов. Одновидовые семейства Auriscalpiaceae, Schizophyllaceae, Clavariaceae, Paxillaceae, Entolomataceae составляют пятую часть (21,7 %) семейственного состава микобиоты. Средняя видовая насыщенность семейства составляет 15 видов. Родовая насыщенность семейств значительно ниже — в среднем на одно семейство приходится 6,6 рода.

Из 151 рода микобиоты 67,5 % являются одновидовыми (представлены одним видом). Коэффициент видовой насыщенности рода равен 2,3. Самыми крупными родами микобиоты (насчитывают в своем составе от четырех до 13 видов) являются

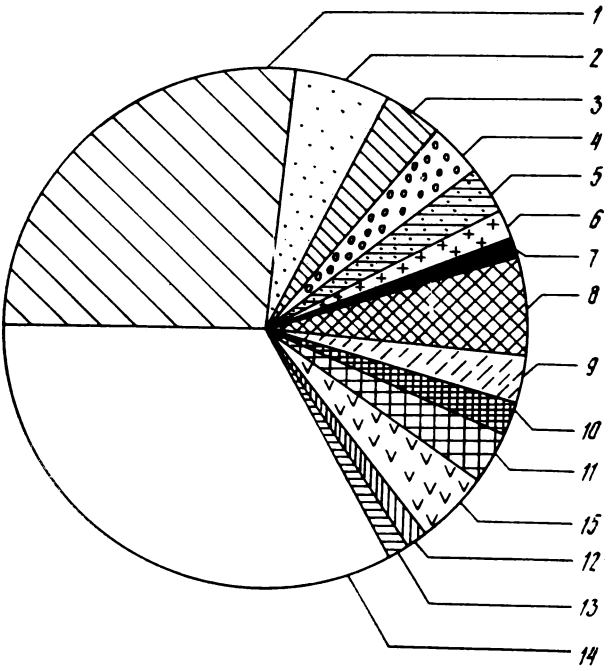


Рис. 1. Систематический спектр западносибирской биоты ксилотрофных базидиомицетов.

Семейства: *1* — Poriaceae; *2* — Hymenochaetaceae; *3* — Tremellaceae; *4* — Steccherinaceae; *5* — Stereaceae; *6* — Coniophoraceae; *7* — Dichostereaceae; *8* — Polyporaceae s. str.; *9* — Tricholomotaceae; *10* — Crepidotaceae; *11* — Strophariaceae; *12* — Dacrymycetaceae; *13* — Pluteaceae; *14* — Corticiaceae; *15* — Auriscalpiaceae, Schizophyllaceae, Ganodermataceae, Hydnaceae, Hericiaceae, Clavariaceae, Paxillaceae, Entolomotaceae, Tulasnellaceae

Ceriporiopsis, Phellinus, Tyromyces, Hyphodontia, Oligoporus, Peniophora, Phanerochaete, Trametes, Hyphoderma, Fomitopsis, Gloeophyllum, Oxyporus, Stereum, Steccherinum, Skeletocutis, Trichaptum, Trechispora, Junghuhnia, Antrodia, Phlebia, Gloeocystidiellum, Botryobasidium, Polyporus, Lentinus, Pholiota, Crepidotus, Pleurotus, Panellus, Pluteus, Exidia.

Большая часть видов микобиоты равнины принадлежат к широко распространенным — панголарктические и эврирегиональные, составляющие 77,2 % видов, а виды более ограниченного распространения в сложении микобиоты играют подчиненную роль *. Приведем соотношение геоэлементов в биоте ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины

---

* Географический анализ проведен на ограниченной группе видов — трутовые грибы и виды семейств Coniophoraceae, Dichostereaceae, Schizophyllaceae, Stereaceae, Steccherinaceae, «Hydnaceae», Hericiaceae.

(в числителе — шт., знаменателе — %). Преобладание в микобиоте широко распространенных видов подтверждается и характером ареалов видов Corticiaceae, в случае которых мы не стремились классифицировать ареалы, а использовали данные об их распространении, приводимые в работе Юлиха и Сталперса

Геоэлемент	
Эврирегиональный	69/43,7
Панголарктический	53/33,5
Евроамериканский	12/7,6
Европейский	10/6,3
Евроазиатский	10/6,3
Американо-сибирский	2/1,3
Пантропический	2/1,3

(Jülich, Stalpers, 1980). Согласно материалам названной работы, большая часть кортициевых грибов, найденных нами в Западной Сибири, встречается во всех регионах Северного полушария (64,2 %), а остальные отмечены либо в Европе (23,6 %), либо на Европейском и Американском континентах одновременно (12,3 %).

Таким образом, расширение географического анализа за счет включения в него кортициевых грибов не меняет, по существу, вывода о том, что микобиота Западно-Сибирской равнины состоит из широко распространенных видов. Это сочетается с полным отсутствием эндемичных для равнины видов ксилотрофных грибов, что повторяет ситуацию, известную для сосудистых растений этого региона. «Лесная часть Западно-Сибирской низменности, несмотря на ее громадное протяжение, лишена эндемичных видов: все произрастающие здесь растения встречаются также либо в Сибири, к востоку от Енисея, либо на Урале и западнее его, а нередко и там и тут одновременно» (Толмачев, 1974, с. 150).

В силу того, что западносибирская микобиота сложена широко распространенными видами, она обнаруживает высокое сходство с другими региональными микобиотами Евразии. На рис. 2 показан уровень видовой общности трутовых грибов Западно-Сибирской равнины и других районов Евразии. Данная группа грибов выбрана по одной причине — наличие относительно полных данных по их распространению. Можно констатировать, что по составу трутовиков западносибирская микобиота ближе стоит к микобиотам Русской равнины, Фенноскандии и Урала, индекс сходства 0,72—0,78.

Биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины, Урала объединяет и ряд других черт. Так, по данным Н. Т. Степановой (1971), среди афиллофоровых грибов Урала нет эндемиков, в их составе преобладают широко распространенные виды, самыми крупными семействами являются Poriaceae и Corticiaceae. Аналогичные черты, как мы только что

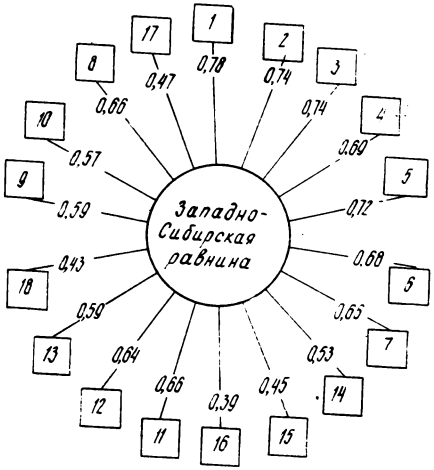


Рис. 2. Сходство видового состава трутовых грибов Западно-Сибирской равнины и других районов Северной Евразии.

1 — Фенноскандия; *2* — Новоземельско-Уральская горная страна; *3* — Западно-Приморская и Прибалтийская провинции Русской равнины; *4* — Печорская провинция Русской равнины; *5* — Русская равнина (лесная часть, за вычетом районов *3* и *4*); *6* — Средняя Сибирь; *7* — горы Южной Сибири; *8* — Крымско-Кавказская горная страна; *9* — Среднеазиатская горная страна; *10* — Переднеазиатские нагорья; *11* — Амурско-Приморская страна; *12* — Камчатско-Курильская горная страна; *13* — Сахалинская область; *14* — Центрально-Якутская страна; *15* — Северо-Восточная Сибирь; *16* — Дальний Северо-Восток; *17* — Альпийско-Карпатская горная страна; *18* — Тургай и Центральный Казахстан. В работе принят коэффициент видового сходства Серенсена-Чекановского

отмечали, свойственны и западносибирской микобиоте. Близость уральской и западносибирской микобиот выглядит вполне закономерной и с позиций генетических связей лесного покрова этих регионов. Лесные формации Приуральского сектора Западно-Сибирской равнины обнаруживают ценогенетические связи с лесами Урала и частично европейской тайгой (Растительный покров..., 1985).

С микобиотами, расположенными восточнее Енисея, западносибирская микобиота также обнаруживает высокое сходство. Особенно с такими, как южная часть Средней Сибири, Амурско-Приморская страна, горы Южной Сибири. Уровень видового сходства с ними составляет 0,66—0,68 (см. рис. 2). Сходство с Центрально-Якутской страной, Северо-Восточной Сибирью и Дальним Северо-Востоком меньше — 0,39—0,53.

Малое сходство исследуемой нами микобиоты с аналогичными образованиями Восточной Сибири и Дальнего Востока может быть связано с недостаточной изученностью этих районов в микологическом отношении. Однако есть благоприятная возможность сопоставить западносибирскую микобиоту с некоторыми районами Сибири и Дальнего Востока, для которых имеются относительно полные данные о составе дереворазрушающих грибов, близкие по объему к нашим (Любарский, Васильева, 1975; Жуков, 1980). Сравнивая списки ксилотрофных базидиомицетов названных авторов с нашим, находим 158 видов, общих с микобиотой юго-восточной части Западной Сибири, и 141 вид, общий с микобиотой Дальнего Востока. Соответственно, коэффициенты сходства видового состава равны 0,49 и 0,45. Таким образом, расширение анализа за счет более полного учета особенностей видового состава ксилотрофов не приводит к увеличению видовой общности западносибирской микобиоты

с восточносибирскими и дальневосточными микобиотами, наоборот, еще значительнее выступают их отличия.

Нам представляется, что западносибирская биота ксилотрофных базидиомицетов занимает буферное положение между собственно сибирскими и европейскими микобиотами, в составе которой происходит смешение западных и восточных элементов. Это определяет ее региональное своеобразие, неулавливаемое, однако, на уровне анализа сходства видового состава.

1.2. РЕДКИЕ ВИДЫ ЗАПАДНОСИБИРСКОЙ БИОТЫ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ

Несмотря на полное отсутствие эндемичных для микобиоты равнины видов, в ее составе мы находим значительное число редких. Такие виды, по мнению Э. Х. Пармасто (1959), являются наиболее характерными для микобиоты какой-либо территории, а их анализ полезен для понимания особенностей микобиоты.

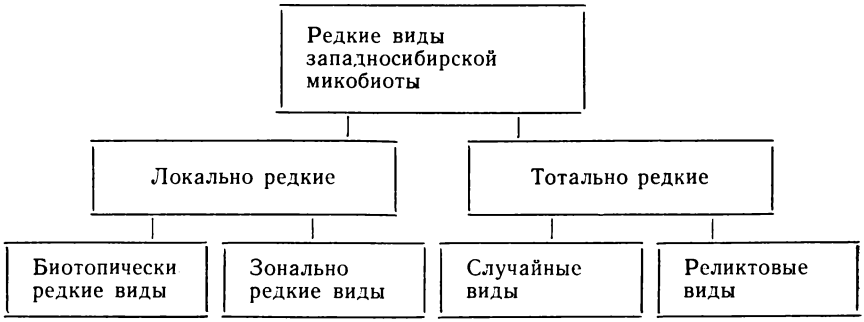
В понятие «редкий вид» исходно вкладывается простой смысл — вид, обнаруживаемый спорадически, представленный единичными находками или находимый постоянно, но в ограниченном числе экземпляров. Однако при обширной территории и многообразии условий местообитаний редкие виды могут быть различного статуса. На наш взгляд, можно выделить три группы редких видов: 1 — редкие для определенных типов биотопов, 2 — редкие для отдельных природно-климатических зон равнины, 3 — редкие для всего региона.

Примером видов, редких для определенных биотопов, может быть *Fomes fomentaraius* — один из наиболее массовых видов западносибирской микобиоты. Являясь таковым во всех природных зонах равнины, он в числе всего нескольких экземпляров найден в пойменных лесах Южного Ямала (Мухин, 1984) и для этих условий его надо рассматривать как крайне редкий вид. *Trichaptum biforme* — массовый вид в южной части равнины, а в северной тайге встречается спорадически (см. главу 3), т. е. для этой части равнины это редкий вид. Он может рассматриваться в качестве хорошей иллюстрации группы видов, редких для отдельных природно-климатических зон.

Более интересную группу представляют виды, редкие в целом для равнины. В их составе мы встречаем виды, найденные буквально в единичном экземпляре, а также виды, представленные во всех или многих районах равнины, но в виде немногочисленных находок. Последние, подчас, трудно отделить от повсеместно встречающихся малочисленных видов.

Примером видов, найденных в единичном экземляре, могут служить *Aurantioporus alborubescens*, *Hapalopilus salmonicolor*, *Spongipellis spumeus*, *Trametes foliaceo-dentata*, *Phellinus linteus*, *Ph. conchatus*, *Polyporus badius*, *Tyromyces fissilis*, *Antro-*

Схема 3



dia heteromorpha. Нельзя исключить, что подобного рода виды представляют в микобиоте равнины случайный элемент, вызванный к жизни происходящим время от времени заносом грибов из районов их массового обилия. На возможность случайных факторов в распространении редких видов ксилотрофных базидиомицетов указывал Э. Х. Пармасто (1959). Поэтому мы находим возможным выделять в составе тотально редких видов группу случайных. Приведем схему распределения группы редких видов западносибирской микобиоты.

Некоторые из названных видов эпизодически встречаются и в юго-восточной части равнины. Так, К. Е. Мурашкинский (1940) указывает на одну находку *S. spumeus* в долине р. Томь. Данный вид, а также *A. heteromorpha* обнаружены и А. М. Жуковым (1980) в южнотаежных районах Томской области. А. М. Жуков отмечает для лесостепной зоны Новосибирской области и *Ph. linteus*.

Такие виды, как *A. alborubescens*, *H. salmonicolor*, *T. foliaceodentata*, *Ph. conchatus*, *T. fissilis*, отмечаются впервые для Западно-Сибирской равнины.

Виды редкие, но встречающиеся в нескольких или многих районах равнины, несомненно, представляют собой постоянный элемент западносибирской биоты. Из трутовых к ним принадлежат, например, такие виды, как *Amylocystis lapponica* (число находок — 27), *Datronia scutellata* (12), *D. stereoides* (5), *Diplomitoporus crustulinus*, *Fomitopsis cajanderi* (61), *F. officinalis* (14), *Ischnoderma resinosum* (28), *Laetiporus sulphureus* (4), *Piptoporus pseudobetulinus* (12), *Pycnoporellus fulgens* (53), *Pycnoporus cinnabarinus* (10), *Trametes cervina*, *T. ljubarskyi* (3), *Tyromyces kmetii* (2), *T. subcaesius*, *Leptoporus mollis* (49), *Phellinus nigrolimitatus*, *Ph. ferrugineo-fuscus*, *Ganoderma carnosum* (17), *Polyporus melanopus*, *P. squamosus* (12), *P. varius*. Большая часть этих видов являются редкими в Европе (Бондарцев, 1953; Пармасто, 1959; Kotlaba, Pouzar, 1963, 1965; Kotlaba, 1972, 1979; Ryvarden, 1976, 1978; Jülich,

1984). Пожалуй, лишь *P. squamosus* обычен для этого региона (Бондарцев, 1953; Пармасто, 1959; Иванов, 1981).

Низкая их численность, очевидно, может быть обусловлена двумя причинами: общим несоответствием эколого-биологических свойств видов современным природным режимам равнины и конституитивно присущими им чертами, определяющими предельно низкую численность их популяций. Вторую причину следует рассматривать, скорее всего, лишь как сугубо теоретическую возможность, так как, например, в восточных районах Евразии многие виды, редкие для Западно-Сибирской равнины, Европы, являются обычными, массовыми, например, такие виды, как *F. officinalis*, *L. sulphureus*, *I. resinosum*, *P. fulgens* (Пармасто, 1963; Любарский, Васильева, 1975; Петренко, 1978).

Принимая первую причину в качестве основной, мы должны будем признать, что подобного рода виды — реликтовые — представляют в западносибирской микобиоте пережитки прошлых периодов, иных экологических условий.

С точки зрения биогеографа, «реликт — это вид, в прошлом более широко представленный во флоре данной территории, но впоследствии, в связи с изменениями условий среды, вымерший в значительной части прежнего ареала и сохранившийся лишь в немногих, обычно изолированных местообитаниях, где условия для него были более благоприятными» (Горчаковский, 1969, с. 154). П. Л. Горчаковский отмечает далее, что «выявление реликтовой природы тех или иных видов в составе флоры определенной территории, выяснение времени и условий их вхождения в местную флору... сопряжено со значительными трудностями. Решение этих вопросов должно базироваться на тщательном изучении закономерностей современного распространения видов, их экологии, условий произрастания в разных частях ареала, анализе разнообразных факторов — палеогеографических, экологических и антропогенных,— оказавших влияние на формирование ареалов» (с. 154).

В большинстве случаев микологи не располагают необходимой информацией, чтобы уверенно ответить на все возникающие при анализе реликтовости грибов вопросы. Тем не менее определенные суждения предположительного характера все же возможны.

1.2.1. ГОРНО-ТАЕЖНЫЕ РЕЛИКТЫ

Э. Х. Пармасто (1959) характеризует *L. mollis*, *I. resinosum*, *Ph. nigrolimitatus*, *Ph. ferrugineo-fuscus* как «виды субарктогорной дизъюнкции, которые в Европе и Азии (а отчасти и в Сев. Америке) довольно редки и встречаются, главным образом, в северных районах и в горных лесах (в Европе их больше всего в Карпатах)» (с. 217). Они обитают в хвойных лесах и принадлежат, по мнению Э. Х. Пармасто, к числу более или

менее влаголюбивых видов, приуроченных к жизни в темнохвойной тайге. И в условиях Западно-Сибирской равнины названные виды, если не исключительно, то преимущественно, отмечаются в темнохвойных формациях (см. Приложение, табл. 2). К горно-таежным видам К. Е. Мурашкинский (1939) относил и *L.sulphureus, A. lapponica, P. fulgens, F. cajanderi, F. officinalis, A. heteromorpha.*

Котлаба и Поузар (Kotlaba, Pouzar, 1963) характеризуют *A. lapponica* как редкий для Северного полушария вид, обитающий в горных лесах на древесных остатках *Picea, Abies.* На Западно-Сибирской равнине, Урале (Степанова-Картавенко, 1967) *A. lapponica* встречается исключительно в темнохвойных лесах. Этот вид, а также *Ph. nigrolimitatus, F. officinalis* рассматриваются некоторыми исследователями как древние виды (Мурашкинский, 1939; Бондарцев, 1953).

С пихтовыми лесами на равнине связан и *A. heteromorpha.* Будучи редким в этой части Западной Сибири, он очень часто отмечается в пихтачах Саян, Кузнецкого Алатау (Мурашкинский, 1939). А. С. Бондарцев (1953) отмечает его приуроченность к горным хвойным лесам Европы. К обитателям темнохвойной тайги принадлежит и *P. fulgens* — вид редкий в Европе (Kotlaba, Pouzar, 1963; Ryvarden, 1978), на Урале (Степанова-Картавенко, 1967) и, по-видимому, более распространенный в Северной Америке (Мурашкинский, 1939; Gilbertson, Ryvarden, 1987). В качестве обычного вида К. Е. Мурашкинский (1939) отмечает его для Саян, Алтая, а Л. В. Любарский, Л. Н. Васильева (1975) — для Южного Приморья, Южного Сахалина. Во всех районах своего распространения *P. fulgens* преимущественно развивается на древесине темнохвойных пород и изредка отмечается его развитие на древесине лиственных. К. Е. Мурашкинский (1939) относил *P. fulgens*, а также *A. heteromorpha*, *Ph. ferrugineo-fuscus* к числу «восточных» видов, преимущественно распространенных в восточных районах Евразии и в Северной Америке.

К этой же группе, по его мнению, принадлежит и *F. cajanderi.* Данный вид отсутствует в Западной Европе (Jülich, 1984), но единичные находки имеются из европейской части России (Бондарцев, 1953). По-видимому, Урал, где он найден неоднократно и в основном в горных лесах (Степанова-Картавенко, 1967), является западной границей ареала *F. cajanderi.* На Западно-Сибирской равнине он занимает промежуточное место между собственно редкими видами и малочисленными — несколько десятков находок, а в более восточных районах это обычный вид. Например, М. А. Бондарцева (1975) указывает, что *F. cajanderi* повсеместно и часто встречается на юге Средней Сибири, обычен в Якутии (Parmasto, 1977). Широко он представлен и в таежных лесах севера и северо-запада Дальнего Востока, а также в хвойно-широколиственных лесах вплоть

до самого юга Приморья (Любарский, Васильева, 1975). По наблюдениям К. Е. Мурашкинского (1939), в Сибири *F. cajanderi* заметно реже встречается в равнинных лесах, чем в горных. Как массовый вид характеризуется *F. cajanderi* и в Северной Америке. Здесь он отличается значительной экологической амплитудой — встречается от субтропиков до субарктики (Gilbertson, Ryvarden, 1986).

По мнению Л. В. Любарского, Л. Н. Васильевой (1975), *F. cajanderi* — типичный «берингиец», т. е.— вид североамериканского происхождения. Э. Х. Пармасто (1979) предполагает, что он мог мигрировать в Евразию через берингийский перешеек в период позднего миоцена. К. Е. Мурашкинский (1940) считал, что среди горно-таежных трутовиков «берингийские» виды являются преобладающей группой.

К группе темнохвойно-таежных видов принадлежит и *D. crustulinus* — вид редкий в Западной Европе (Ryvarden, 1976). Он известен в Северной Америке (Gilbertson, Ryvarden, 1986), где развивается на древесине хвойных — *Abies*, *Picea*, *Tsuga*, и очень редко отмечается на древесных остатках лиственных пород. В Европе *D. crustulinus* встречается только на древесине *Picea* (Ryvarden, 1976; Jülich, 1984). На древесине этой породы *D. crustulinus* обитает и в темнохвойных лесах Западно-Сибирской равнины (см. Приложение, табл. 2), а также в Средней Сибири (Пармасто, 1959а). По мнению Э. Пармасто, древесина ели — первичный субстрат для *D. crustulinus*, а особенности его распространения указывают на реликтовый характер вида.

Приуроченность многих рассматриваемых видов к темнохвойным лесам, особенно горным, где они и в настоящее время обычные массовые виды, позволяет думать, что в их лице мы имеем реликты горно-таежного происхождения. Формирование флоры горно-таежных трутовиков, по мнению К. Е. Мурашкинского (1939), должно быть связано в отношении места и времени с формированием восточносибирской тайги. Как сейчас общепризнано, темнохвойные леса начинают формироваться в конце третичного периода в горных районах (Толмачев, 1943). Г. В. Крылов (1961) считал, что центр формирования современных темнохвойных формаций Западно-Сибирской равнины находится на Алтае, Саяне. О возрасте реликтов горно-таежного происхождения говорит и тот факт, что они присутствуют не только в Евразии, но и в Северной Америке. Видимо, их широкое расселение могло иметь место в третичный период, когда происходило становление зональной темнохвойной тайги (Толмачев, 1943) и существовала сухопутная связь между Евразией и Америкой, обеспечивающая трансконтинентальные миграции. Поэтому, как нам представляется, реликты горно-таежного происхождения следует отнести к доледниковым, третичным, т. е. видам, широко представленным в третичных хвойных лесах, приспособленным к существованию в теплом, влаж-

ном климате, характерном для периода становления темнохвойной тайги (Крылов, 1898; Толмачев, 1943).

Сходные представления о реликтовой природе некоторых из рассмотренных видов развивал и К. Е. Мурашкинский (1939). Так, *A. lapponica*, *Ph. ferrugineo-fuscus* он относит к консервативным реликтам, уцелевшим благодаря сохранению экологических условий, необходимых для них, а именно — ненарушенные пихто-еловые древостои. *L. mollis*, *P. fulgens*, *Ph. nigrolimitatus*, *L. sulphureus*, *P. officinalis* рассматривались им как адаптивные реликты, приспособившиеся к изменившимся условиям. Реликтовый характер для Центральной Европы *Ph. ferrugineo-fuscus* и предполагает Котлаба (Kotlaba, 1965). По его мнению, этот вид, вероятно, является реликтом ледникового периода.

К плейстоценовым реликтам, как мы считаем, можно отнести *F. officinalis*, связанный во всех районах своего распространения преимущественно с лиственничными лесами. При этом, если в Европе это редкий вид (Ryvarden, 1976), то в Восточной Сибири, как уже отмечалось,— обычный, широко распространенный. Например, в Центральной Якутии он — один из доминирующих деструкторов лиственничной древесины (Петренко, 1978).

Известно, что климат плейстоцена способствовал широкому распространению лиственничных лесов и не только в Средней и Восточной Сибири, где они сохранили свое господство до наших дней, но и на территории Западно-Сибирской равнины. В голоцене лиственничные леса на равнине стали усиленно замещаться темнохвойными и сосновыми лесами (Горчаковский, 1947, 1969), и сейчас они сохранились лишь на северной окраине лесной зоны равнины. Плейстоценовые реликты, видимо, не ограничиваются лишь *F. officinalis*. Можно предполагать, что таковые присутствуют среди грибов, современное широтное распространение которых на равнине ограничено гипоарктическим ботанико-географическим поясом (см. главу 3).

1.2.2. НЕМОРАЛЬНЫЕ РЕЛИКТЫ

Такие редкие виды западносибирской микобиоты, как *T. fissilis*, *S. spumeus*, *A. alborubescens*, *T. foliaceo-dentata*, *Ph. conchatus*, *P. badius*, в своем современном распространении обнаруживают связь с неморальной растительностью, отсутствующей в настоящее время в растительном покрове равнины. Так, *A. alborubescens*, описываемый нами впервые для России, известен только из Франции и Дании, где развивается на древесине бука (Бондарцев, 1953; Ryvarden, 1978). На буковой древесине развивается и *T. foliaceo-dentata*, обнаруженный ранее на Кавказе и в Польше (Николаева, 1961; Jülich, 1984).

К подобным видам можно отнести и *P. squamosus*, встречающийся в европейской части России и на Дальнем Востоке, преимущественно на древесине широколиственных пород (Бондарцев, 1953; Любарский, Васильева, 1975). Преимущественно на широколиственных породах развивается и очень редкий для Европы вид — *Tyromyces kmetii* (Бондарцев, 1953; Kotlaba, Pouzar, 1965). В Сибири, на Дальнем Востоке и в Северной Америке он найден в основном на древесине березы (Мурашкинский, 1940; Бондарцев, 1953; Любарский, Васильева, 1975; Gilbertson, Ryvarden, 1987). На этом же субстрате *T. kmetii* обнаружен и на Западно-Сибирской равнине (см. Приложение, табл. 2).

Известную приуроченность к широколиственным лесам обнаруживает и *Tyromyces fissilis*. К. Е. Мурашкинский (1940) отмечал его для липняков Горной Шории, а Н. Т. Картавенко (1961) — для липняков Южного Урала. В северной Америке этот вид особенно часто встречается на древесине дуба (Gilbertson, Ryvarden, 1987). В европейской части России он развивается на древесине многих лиственных, но в том числе и широколиственных. Как указывает Э. Х. Пармасто (1959), в Карпатах *T. fissilis* обитает в широколиственных лесах и его он относит к южным видам.

Трофический спектр *Phellinus conchatus* также включает древесину широколиственных пород — вяза, дуба, бука, клена, и др. (Бондарцев, 1953; Бондарцева, Пармасто, 1986; Gilbertson, Ryvarden, 1987).

К числу неморальных видов, скорее всего, принадлежит и *Spongipellis spumeus*. В европейской части России он является редким видом, обитающим в зоне широколиственных лесов (Бондарцев, 1953). Довольно широко *S. spumeus* представлен в хвойно-широколиственных лесах юга Дальнего Востока, где отмечен на древесине многих широколиственных пород, а также в Северной Америке (Любарский, Васильева, 1975; Gilbertson, Ryvarden, 1987). Н. Т. Степанова (1971) рассматривала *S. spumeus*, а также *T. fissilis* в качестве реликтовых видов уральской флоры афиллофоровых грибов. Ранее аналогичные взгляды на природу данных видов высказывал и К. Е. Мурашкинский (1940).

Polyporus badius характеризуется Гильбертсоном, Риварденом (Gilbertson, Ryvarden, 1987) как южно-тропический вид. По их данным, в Северной Америке *P. badius* развивается на древесине многих широколиственных и хвойных пород, насколько можно судить, здесь этот вид отличается максимальной трофической пластичностью. В Европе это редкий вид, развивающийся на древесине многих лиственных пород, но в его трофическом спектре значительное место занимают широколиственные — липа, дуб, бук, грецкий орех (Бондарцев, 1953; Ryvarden, 1978; Jülich, 1984). В азиатской части ареала *P. badius*

вновь встречается не только на древесине лиственных, но и хвойных. Он отмечен на Среднем и Южном Урале Н. Т. Степановой-Картавенко (1967), в южнотаежной и лесотепной зонах юго-восточной части Западно-Сибирской равнины (Жуков, 1980), на юге Средней Сибири (Бондарцева, 1975), в Якутии (Parmasto, 1976) и на Дальнем Востоке (Любарский, Васильева, 1975). В последнем из названных районов *R. badius* вновь отмечена на широколиственных породах.

Южное распространение характерно и для *Trametes cervina*. А. С. Бондарцев (1953) писал, что этот вид в основном встречается на юге — в Крыму, на Кавказе, развиваясь здесь на древесных остатках бука, граба, липы и березы. Единичными находками он представлен в южных районах Русской равнины и редко встречается на Урале (Степанова-Картавенко, 1967), отмечен в южной тайге восточной части Западно-Сибирской равнины (Жуков, 1980). В Северной Америке этот вид распространен очень широко, а на юго-западе США обычно встречается на древесине дуба (Gilbertson, Ryvarden, 1987). Э. Пармасто (Parmasto, 1977) обнаружил этот вид в Якутии на древесине *Larix dahurica*. Как он отмечает, в Европе и Северной Америке этот вид имеет южное распространение, встречаясь в основном в неморальной зоне, а в Якутии *T. cervina* — неморальный реликт.

В качестве термофильного вида рассматривается и *T. ljubarskyi* (Tortic, 1987). В Европе он найден на древесине *Populus*, *Salix*, *Picea*, *Pinus*, *Quercus* и известен из районов Средиземноморья — Югославии, Испании, Франции, Италии (Bernicchia, 1983; Jülich, 1984). На Дальнем Востоке *T. ljubarskyi* обитает в хвойно-широколиственных лесах Южного Приморья на древесине клена (Любарский, Васильева, 1975). Не отмечен М. А. Бондарцевой (1975) для Средней Сибири, а Н. Т. Степановой-Картавенко (1967) — для Урала. Единичные его находки известны из европейской части России, Киргизии (Бондарцев, 1953). По-видимому, можно говорить о крупных дизъюнкциях ареала этого южного вида.

Таким образом, все рассматриваемые виды обнаруживают более или менее явную связь с широколиственными лесами, отсутствующими в современном растительном покрове Западно-Сибирской равнины. Вполне вероятно, что эта группа ксилотрофных базидиомицетов представляет в западносибирской микобиоте реликты неморального происхождения. Их вхождение в состав западносибирской микобиоты могло произойти, во-первых, в третичный период, когда хвойно-широколиственные леса замещались таежной растительностью, во-вторых, в атлантический период голоцена (средний голоцен), во время последней инвазии широколиственных пород из Предуралья на юг Западно-Сибирской равнины (Нейштадт, 1957; Горчаковский, 1969). Думается, что в последнем случае в состав мико-

биоты могли войти те виды, для которых сейчас Западная Сибирь — восточная граница ареала: *A. alborubescens*, *T. foliaceodentata*, *T. fissilis* и, возможно, *T. cervina*. Виды, известные и в Европе, и в восточных районах Евразии, Северной Америки, вероятно, представляют собой реликты третичных хвойно-широколиственных лесов. К таковым, на наш взгляд, можно отнести из числа рассмотренных видов *P. sguamosus*, *S. spumeus*, *P. badius*, а также *T. ljubarskyi*.

Таким образом, среди южных видов мы, скорее всего, имеем реликты разного возраста: третичные, или доледниковые, и голоценовые. Учитывая и ранее выделенные группы реликтов, можно сказать, что западносибирская микобиота включает, по всей видимости, три категории реликтовых элементов: третичные, плейстоценовые, голоценовые. Первые представлены реликтами горно-таежного и неморального происхождения. Последние — единственная группа голоценовых реликтов.

1.2.3. ВОЗРАСТ ЗАПАДНОСИБИРСКОЙ МИКОБИОТЫ

На территории Западно-Сибирской равнины биота ксилотрофных базидиомицетов не имела непрерывного развития. Ее существование прекращалось вместе с исчезновением условий для развития лесной растительности, и заново она формировалась, когда леса вновь расселялись на равнине.

До неогена на территории равнины существовал морской бассейн, и лишь с этого времени это пространство становится сушей, доступной для поселения наземной растительности (Крылов, 1961; Толмачев, 1974; Горчаковский, 1969). В миоцене на равнине была широко развита лесная растительность — хвойные, хвойно-лиственные, широколиственные и лесостепные леса (Крылов, 1961). В плейстоцене, по-видимому, неоднократно складывались условия, когда вся равнина или ее большая часть становилась безлесой. Последний раз это имело место в период сартанского оледенения (23—25 тыс. лет назад), когда наблюдался так называемый главный термический минимум плейстоцена (Величко, 1973).

Как считает Н. В. Кинд (1974), оно было покровным и, по-видимому, не уступало по масштабам более раннему зырянскому оледенению. В Сибири во время последней — норильской — стадии сартанского оледенения (10700 лет назад) похолодание было столь значительным, что перигляциальная обстановка в это время существовала южнее широты нынешнего Красноярска (Кинд, 1974), Омска (Волкова, 1977). На Западно-Сибирской равнине в этот период существовали только тундровые и лесотундровые ландшафты (Волкова, 1977). Лесная растительность могла сохраниться лишь по долинам рек (Величко, 1973; Волкова, 1977). Переход от позднеледниковья к послеледниковью произошел 10700—10325 лет назад (Кинд, 1974).

Этот период был весьма непродолжительным и занял около 1000 лет, а возможно, и меньше (Величко, 1973). Уже в начале голоцена (предбореальный период) лесные формации достигали низовьев Оби (Хотинский, 1977). По его мнению, это были главным образом березняки. Растительность того времени на Приобском Севере Н. Я. Кац, С. В. Кац (1958) рисуют как леса из ели, лиственницы, белокорых берез с ольхой.

Таким образом, на Западно-Сибирской равнине лесные ландшафты становятся вновь господствующими только в начале голоцена. Следовательно, современная биота ксилотрофных базидиомицетов равнины только с этого времени и начинает свое развитие и соответственно имеет молодой ландшафтный возраст — время непрерывного существования микобиоты на конкретной территории при относительно стабильных ландшафтно-климатических условиях.

Очевидно, что только плейстоценовые и голоценовые реликты характеризуют отдельные этапы формирования современной биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины как особого регионального образования в его современных географических границах. Третичные реликты, по-видимому, есть порождение процессов преобразования микобиоты, протекавших в прошлом на обширных пространствах Евразии, и возможно, вне собственно территории Западно-Сибирской равнины.

Более подробный анализ редких реликтовых видов западносибирской микобиоты не входит в нашу задачу, да и вряд ли возможен без проведения специальных и масштабных работ. Все приведенные наши суждения о реликтовой природе некоторых групп редких для Западной Сибири видов направлены на то, чтобы показать не случайный характер состава редких видов, связанный, скажем, с небрежностью в работе или недостаточным ее объемом. Тотально редкие для Западно-Сибирской равнины виды есть, как мы стремились показать, реликтовые виды, свидетельствующие о существовании в прошлом иной природной среды, иных типов растительности. Редкие виды — это своего рода «летопись» микобиоты, требующая соответствующего прочтения и сохранения.

Последнее предполагает охрану редких видов грибов. В этой связи мы бы хотели изложить наши представления о путях и формах охраны редких видов западносибирской микобиоты.

1.3. ОХРАНА РЕДКИХ ВИДОВ

Вопрос о целесообразности и необходимости охраны грибов перестал быть чисто теоретическим. И в России и в зарубежных странах охрана грибов уже является частью природоохранных мероприятий. Например, в Красную книгу (1984) включено 20 видов грибов-макромицетов, находящихся под угрозой ис-

чезновения. Включение грибов в Красные книги мы наблюдаем и в зарубежных странах. Так, в Швеции в национальную Красную книгу включено 500 видов грибов (Moberg, 1988), в Польше Красный список макромицетов насчитывает 800 видов (Lawrynowicz, 1988). Налаживается и международное сотрудничество в области охраны грибов, создан Европейский комитет по защите грибов (Методические указания..., 1989).

Исходным пунктом в охране грибов являются такие общие положения, как сохранение всех существующих видов и их генетических пулов и защита от деструктивных изменений экосистем, фитоценозов (Lawrynowicz, 1986). Основные способы решения возникающих при этом проблем — защита (заповедание) местообитаний, включение видов, которым грозит исчезновение, в Красные книги, создание коллекций чистых культур, снижение загрязнения окружающей среды, нормирование сбора грибов и просветительская деятельность (Соломахина, 1970, 1986; Пармасто, Каламеэс, 1982; Урбонас, Матялис, 1988; Методические указания..., 1989; Hermann, Kuthan, 1981; Lawrynowicz, 1986; Skirgiello, 1986; Moberg, 1988).

Несомненно, что такие крупные регионы страны, как Западная Сибирь с ее богатой и своеобразной микобиотой, должны иметь свои программы по охране грибов, отвечающие региональным особенностям микобиоты и хозяйственной деятельности.

В Западной Сибири еще в неолите (эпоха бронзы) определились три разных хозяйственных ареала: производящего — на юге, ареал присваивающей экономики — на севере и ареал многоотраслевого хозяйства — на границе тайги и лесостепи (Косарев, 1981). Именно на юге равнины растительность претерпела наибольшие изменения под влиянием деятельности человека. По этой причине за последние сто лет южная граница лесостепных березовых лесов сместилась севернее своего естественноисторического положения (Растительный покров..., 1985). По оценкам Ф. Н. Милькова (1977), по уровню антропогенизации лесостепная зона стоит на первом месте и здесь преобладают антропогенные ландшафты.

В настоящее время предлесостепные сосново-березовые и лесостепные березово-осиновые леса объединяются в хозяйственную зону защитных агромелиоративных лесов. Леса лесотундры, северной тайги образуют лесоэкономическую зону защитных притундровых лесов. Центральная полоса таежного массива Западно-Сибирской равнины относится к зоне промышленно-эксплуатационных лесов (Комплексное районирование..., 1980).

Специфика лесохозяйственной деятельности в разных частях равнины определяет и зональные особенности существования биоты ксилотрофных базидиомицетов и их охраны. Микобиота гипоарктических лесов в силу существующего эксплуа-

тационного режима в настоящее время в минимальной степени подвержена антропогенному воздействию. По-видимому, сам статус гипоарктических лесов (защитные притундровые) является достаточным условием сохранения биоты ксилотрофных базидиомицетов севера равнины. До некоторой степени сходная ситуация существует и в лесостепных, подтаежных районах. Здесь в течение длительного времени сложилось своеобразное устойчивое динамическое равновесие между лесным покровом и сельскохозяйственным использованием территории. В силу этого микобиота юга равнины, скорее всего, адаптирована к существующему режиму хозяйственной деятельности, основанного на умеренной эксплуатации лесов.

Охрана грибов в Гипоарктике и на юге равнины, очевидно, может быть ограничена преимущественно планомерной инвентаризацией редких видов, исследованием их экологических особенностей и распространения. В южных районах с высокой плотностью населения это должно сочетаться с просветительской работой, созданием заповедных территорий.

Антропогенное влияние на лесной покров и биоту ксилотрофных базидиомицетов выражено в наибольшей степени в средне- и южнотаежных подзонах — в зоне промышленно-эксплуатационных лесов. Ведущиеся здесь в больших объемах промышленные заготовки древесины вызывают сокращение площади лесов, изменение их формационной структуры. Преимущественное направление этих процессов просматривается хорошо: идет сокращение хвойных лесов и увеличение площади, занимаемой мелколиственными. Поэтому наибольшие опасения существуют относительно будущности биоты ксилотрофных базидиомицетов хвойных формаций и в особенности тех, которые связаны исключительно с ними.

Как уже говорилось, многие из редких видов западносибирской микобиоты являются реликтами горно-таежного происхождения и в основном приурочены к темнохвойным лесам. Кроме того (как будет показано ниже), микобиота этой группы лесных формаций отличается высоким своеобразием и во многом определяет особенности западносибирской региональной биоты ксилотрофных базидиомицетов. Поэтому особой охраны требуют редкие виды темнохвойной тайги.

Один из основных путей охраны редких видов грибов — сохранение в той или иной форме участков коренных темнохвойных лесов со всем присущим им многообразием дереворазрушающих грибов. Такую функцию в настоящее время несут два заповедника, расположенные в зоне промышленно-эксплуатационных лесов,— Малая Сосьва и Юганский. Предвидимое расширение сети лесных резерватов объективно будет способствовать и сохранению редких видов грибов.

На базе заповедных территорий с их ограниченными территориями можно и необходимо развернуть исследования по ин-

вентаризации биоты ксилотрофных базидиомицетов, выделению редких видов, изучению их биотопического распределения и экологических особенностей. На базе данных, полученных в ходе таких работ, и исходя из состояния популяций редких видов, целесообразно выделить группы видов различных охранных категорий. Все это позволяет организовать в заповедниках длительный экологический мониторинг за состоянием популяций редких видов. Учитывая, что последние являются биологическими индикаторами на определенное состояние среды, такой мониторинг позволяет регистрировать изменения климата, ландшафтов.

Однако даже с учетом возможного расширения площади заповедных территорий охватить ими все редкие виды дереворазрушающих грибов, скорее всего, не удастся, так как часть из них окажется вне заповедников. Поэтому необходимы и другие формы охраны грибов, в частности, организация специальных грибных микрозаказников. Редкие виды (наряду с рассеянным дисперсным расселением) в некоторых условиях обнаруживают высокую встречаемость. Примером может служить *Ganoderma carnosum*. Этот вид с крупными красивыми базидиомами широко представлен в пихтовых лесах Средней и Южной Европы (Jahn et al., 1980). Реже здесь он встречается на древесине других хвойных и очень редко — на древесине широколиственных. В равнинной части Западной Сибири *G. carnosum* обнаружен в числе 17 находок, большей частью одиночных. Однако в районе слияния рек Куноват и Лагосьеган (предлесотундровые редкостойные леса) рассматриваемый вид найден 11 раз. Данный район, ограниченный по площади (не более 1—5 км^2), где наблюдается повышенная численность *G. carnosum*, очевидно, можно рекомендовать для организации соответствующего микрозаказника.

Пока мы не делаем этого по той причине, что необходимо доказать устойчивый характер высокой численности *G. carnosum* в отмеченном районе. Другими словами, организации специальных микологических заказников должны предшествовать многолетние наблюдения за состоянием локальных популяций редких лесов. В противном случае, к моменту организации микрозаказника охраняемого вида на его территории может и не оказаться.

Микологические заказники и другие подобного рода небольшие территории, заповедаемые в целях сохранения участков леса, где обитает тот или иной редкий вид, в сочетании с заповедниками способны дать стройную систему, охватывающую большую часть, а в идеале все редкие виды западносибирской микобиоты. Функции грибных заказников могут выполнять и лесные территории, охраняемые как памятники природы и лесные генетические резерваты. Например, по рекомендации С. А. Мамаева и др. (1988) генетические резерваты должны со-

здаваться при рубках главного пользования в каждом лесном массиве и иметь площадь не менее 300—500 га. Лесохозяйственные мероприятия в них ограничиваются уходом за составом — осветлением и прочисткой.

Все приведенные рассуждения отражают лишь общие подходы к охране редких видов западносибирской микобиоты. Более детальная разработка мер охраны требует дополнительных исследований, в частности таких, как анализ влияния на ксилотрофные грибы рекреации, загрязнения среды. Влияние последнего фактора рассматривается в ряде работ (Негруцька, Подгорнова, 1981; Негруцкая, Петрыкина, 1986; Мухин, Тарчевская, 1986), а П. В. Гордиенко и М. В. Горленко (1987) дают полный обзор отношения грибов к химическому загрязнению окружающей среды.

ФАКТОРЫ ШИРОТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ

Зональность растительного покрова, климата и обусловленное этим многообразие природных режимов Западно-Сибирской равнины составляют одну из основных особенностей этого региона Евразии (Шумилова, 1962; Мезенцев, Карнацевич, 1970; Сочава, 1980; Растительный покров..., 1985). Природная зональность предполагает векторизированное изменение экологических факторов, определяющих существование микобиоты и каждого из составляющих ее видов. Выяснение ведущих факторов среды необходимо для понимания экологической структуры микобиоты и раскрытия ее адаптивной природы. За счет такого анализа достигается своего рода «посадка» видовых множеств грибов, рассматриваемых в топографическом контуре, лишенном экологической спецификации, на реальную территорию с ее реальной экологической средой.

Из факторов, определяющих пространственное распределение ксилотрофных грибов, обычно указываются климатические и субстратные (Бондарцев, 1953; Бондарцева, 1963, 1965; Пармасто, 1955, 1959, 1963а, 1967; Любарский, Васильева, 1975; Bisby, 1933; Overcholtz, 1939; Bakshi, 1971; Strid, 1975; Planks, 1981). Под климатическими факторами понимаются параметры внешней среды, имеющие общеэкологическое значение, прежде всего, тепло, влажность и их соотношение. Субстратные факторы специфичны для грибов данной экологической группы и обусловлены тесными связями дереворазрушающих грибов с древесными растениями. По нашему мнению, субстрат есть частный случай особой группы факторов зонально биотопического расселения ксилотрофных базидиомицетов — биотических, которые основываются на разнообразных связях грибов с растениями, животными и на межвидовых взаимодействиях самих ксилотрофов. Поэтому правильнее говорить не о климатических и субстратных факторах, а о климатических и биотических. Последние в качестве особого фактора расселения дереворазрушающих грибов выделялись еще А. С. Бондарцевым (1953).

Данные две группы экологических факторов следует дополнить историческим, т. е. необходимо учитывать историю ланд-

шафтов, экосистем рассматриваемой территории. Сюда же можно отнести и хозяйственную деятельность человека, как особый фактор формирования природных сообществ в последние тысячелетия. Роль исторического фактора в распространении ксилотрофных базидиомицетов неоднократно подчеркивалась Э. Х. Пармасто (1955, 1959, 1963, 1979): «...флора грибов какой-нибудь области определяется в основном все-таки природными условиями и историческим развитием растительности, а не прихотью ветра» (Пармасто, 1963, с. 244).

Таким образом, в общем виде расселение ксилотрофных базидиомицетов определяется климатическими, биотическими и историческими факторами. Представляется целесообразным рассматривать каждый из них применительно к условиям исследуемого региона, предпослав это собственно анализу фактического распределения дереворазрушающих грибов в западносибирском ряду зональности.

2.1. ГИДРОТЕРМИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Температура как важнейший климатический фактор окружающей среды влияет на многие физиологические процессы грибов — рост и жизнеспособность мицелия, формирование базидиокарпов, спороношение, жизнеспособность спор.

Мицелий ксилотрофных базидиомицетов способен к росту в широком диапазоне температур от 0 до 46 °С, с оптимумом 20—30° (Адо, 1935, 1959; Бондарцев, 1953; Ванин, 1955; Негруцкий, 1962; Низковская, Милова, 1965, 1965а; Рипачек, 1967; Бородуля, 1972; Трембач, 1974; Давыдкина, 1974а, 1974б; Любарский, Васильева, 1975; Бойко, 1979; Persson-Huppel, 1963; Grinda, 1976; Walchli, 1977, Niemela, 1977; Rishbeth, 1978; Mizumoto, 1978; Boddy, 1983; Schmidt, Kobernik, 1985; Palmer, Payne, 1986). При этом обнаруживаются не только известные видовые отличия, но и внутривидовые вариации (Рипачек, 1967; Бойко, 1979).

Мицелий этих организмов сохраняет жизнеспособность в еще более широком диапазоне температур. Во влажной среде дереворазрушающие грибы погибают при температурах выше 50 °С (Адо, 1935, 1959; Бондарцев, 1953), а при отсутствии влаги способны выдерживать, по крайней мере, отдельные представители, температуру в 100 °С (Бондарцев, 1953; Klein, 1978). Высока устойчивость мицелия рассматриваемой группы грибов и к низким температурам (Бондарцев, 1953; Негруцкий, 1962), но, по данным О. П. Низковской, И. М. Миловой (1965), мицелий дереворазрушающих грибов в целом менее устойчив к ним, чем грибница подстилочных сапротрофов, в сравнении с которыми ксилотрофы обладают более высокими температурными оптимумами.

Как можно судить по немногочисленным данным (Бондарцев, 1953; Ванин, 1955; Негруцкий, 1962; Давыдкина, 1974а; McCracken, 1982; Przybylowicz, Corden, 1986), сходное отношение к температуре и у прорастающих спор. Например, споры *Gloeophyllum sepiarium*, *Heterobasidion annosum*, *Fomitopsis pinicola* прорастают при температурах, близких к таковым роста их мицелия. Близки и значения оптимальных температур, о чем можно судить по данным температуры прорастания спор и роста мицелия некоторых видов ксилотрофных базидиомицетов (А. С. Бондарцев, 1953; С. Ф. Негруцкий, 1962; С. И. Ванин, 1955):

Вид		Температура, °С		
		min	opt	max
Heterobasidion annosum	Мицелий	6—8	22—24	32—34
	Споры	3—5	28—30	36—38
Fomitopsis pinicola	Мицелий	8	27—29	35
	Споры	8	—	35
Gloeophyllum sepiarium	Мицелий	5	36	44
	Споры	5	34	46

Температура контролирует и развитие генеративных структур грибов. Имеющиеся в литературе данные указывают на необходимость умеренных температур для образования базидиокарпов. Согласно О. Г. Трембач (1974), оптимальной температурой для формирования плодовых тел *Panus tigrinus*, *Flammulina vellutipes* является 15 °С, а *Polyporus brumalis* — 25 °С. Ашам (Ascham, 1954) отмечала, что при 10° появление *F. vellutipes* замедлялось, а при 20 °С почти полностью останавливалось. Базидиокарпы *Pleurotus ostreatus* образуются при температуре 2—12° (Imberton et al., 1983), 7—17 °С (Фомина, Гаврилова, 1978; Jablonsky, 1975). Оптимальным для образования базидиоспор *H. annosum* является 14—22 °С (Федоров, Стайченко, 1970), а конидий 23—27 °С (Courtois, 1972). У *G. sepiarium* споры и гимений формируются при 15—20 °С (Björman, 1985). Спороношение *Chondrostereum purpureum* максимально при 18 °С (Spriers, 1985). Умеренные температуры необходимы и для созревания базидиоспор *Polyporus tomentosus* (Bohaychrik, Whitney, 1973). Они отмечали, что при высокой относительной влажности воздуха скорость отделения спор у этого вида положительно коррелирует с температурой — в пределах 5—23 °С. По данным Э. Х. Пармасто (1955), выделение спор у многих трутовых грибов начинается при весьма низких температурах (2—3 °С), а при 5—10 °С уже наблюдается обильная споруляция. Таким образом, как формирование базидиом, так и споруляция протекают у ксилотрофных базидиомицетов при температурах, не превышающих оптимальные для развития мицелия.

В большинстве районов Западной Сибири положительные летние температуры не достигают тех значений, когда возможно их отрицательное воздействие на грибы, а тем более — их гибель. Если это и происходит, то лишь в исключительных случаях. Очевидно, что в условиях Западно-Сибирской равнины, большая часть которой отличается дефицитом терморесурсов, для расселения грибов значительно большее значение имеют температуры субоптимального диапазона.

На основании тех немногих работ, где рассматривается влияние низких температур на рост дереворазрушающих грибов (Адо, 1935, 1959; Бондарцев, 1953; Низковская, Милова, 1965; Трембач, 1974; Давыдкина, 1974а, 1974б; Любарский, Васильева, 1975; Бойко, 1979; Негруцкий, Фильчаков, 1981; Davidson, Lentz, Mckay, 1960; Mckay, Lentz, 1960; Perrson — Hüppel, 1965; Wälchli, 1977; Mizumoto, 1978) можно выделить следующие группы грибов, из числа обнаруженных в Западной Сибири. Виды, развитие которых возможно при температурах 0—5 °С: *Phlebiopsis gigantea, Merulius tremellosus, Chondrostereum purpureum, Piptoporus betulinus, Trametes ochracea, T. versicolor, T. hirsuta, Heterobasidion annosum, Datronia mollis.* Виды, требующие для развития минимальных температур (6—10 °С): *Phellinus pini, Fomitopsis pinicola, Fomes fomentarius, Cerrena unicolor, Gloeophyllum sepiarium, G. abietinum, Lenzites betulina, Trametes gibbosa, Antrodia serialis, Ganoderma applanatum, Phaeolus schweinitzii, Trametes pubescens, Pleurotus ostreatus, Laxitextum bicolor, Peniophora luna, P. polygonia, P. rufa, Laurilia sulcata,* свыше 10 °С: *Fomitopsis rosea, Bjerkandera adusta, Polyporus brumalis, Lentinus lepideus, Schizophyllum commune, Panus tigrinus.*

Фактором, смягчающим воздействие на грибы продолжительных отрицательных температур, выступает снежный покров (Любарский, Васильева, 1975), а также сам субстрат. Как писал А. С. Бондарцев (1953, с. 72), «мицелий трутовых грибов, находящийся обычно глубоко в тканях древесины, вследствие плохой теплопроводности последней..., не подвергается отрицательным воздействиям как низких, так и высоких температур». Термостабилизирующие свойства древесине придают ее относительно высокая теплоемкость и малая теплопроводность (Ванин, 1934). По некоторым данным (Рипачек, 1967, Rypacek et al., 1986) частично разрушенная грибами древесина отличается несколько большей термостабильностью, чем здоровая. Одним из экологических следствий этого является избегание дереворазрушающими грибами резких температурных флуктуаций (Рафалович, 1969; Мухин, Степанова, 1982), действие которых на ксилотрофные базидиомицеты неоднозначно. Енсен (Jensen, 1969) на примере *Stereum gausapatum, S. frustulatum, Laetiporus sulphureus, Trametes versicolor* показал, что умеренные (в 3—6 °С) колебания температуры стимулируют активность

Таблица 1

Влияние резких температурных перепадов на интенсивность роста ксилотрофных базидиомицетов, прирост мицелия в мм/сут

Вид	$t°C_{opt}$	Вариант 1			Вариант 2		
		V_1	V_2	$V_2/V_1 \times 100\,\%$	V_1	V_2	$V_2/V_1 \times 100\,\%$
Phellinus igniarius . .	26*	0,26	0,21	80,8	0,13	0,23	176
P. chrysoloma	—	0,20	0,14	70,0	0,08	0,12	150
Cerrena unicolor . . .	29	0,76	0,56	73,6	0,30	0,42	140
Piptoporus betulinus . .	26	0,50	0,38	76,0	0,23	0,30	130
Fomes fomentarius . .	27	0,57	0,33	57,8	0,15	0,44	293
Fomitopsis pinicola . .	25	0,33	0,20	60,6	0,10	0,25	250

Примечание. Вариант 1 — штаммы ежесуточно экспонировали 16 ч при 20° С и 8 ч—при 2°С, вариант 2 — штаммы экспонировали 16 ч при 30°С и 8 ч—при 1° С. Скорость роста мицелия при постоянной температуре (V_1) и при резких температурных перепадах (V_2).

*По данным В. Рипачек (1967).

ростовых процессов, а при более значительном (± 11 °С) ее варьировании наступает их угнетение. Неоднозначность реакции грибов на температурные флуктуации демонстрируют и материалы табл. 2. Так, резкие (в 29 °С) суточные перепады температуры не только не вызывают гибели тестируемых грибов, но, наоборот, при таком температурном режиме штаммы обнаруживают даже более интенсивный рост, чем контрольные, находившиеся постоянно при маломеняющейся температуре субоптимального диапазона. Возможно, такой эффект вызван тем, что одна из температур (30 °С), при которой преимущественно находились грибы, приближается к их температурным оптимумам. С другой стороны, при значительно меньших температурных колебаниях, но ограниченных только субоптимальным диапазоном, рост штаммов существенно снижается — на 30—40 % (табл. 1).

Результаты опытов наводят на мысль, что как экологический фактор резкие температурные флуктуации наиболее значимы в северных районах равнины, где летние температуры держатся в субоптимальном диапазоне, а резкие похолодания — обычное явление, возможное в любой период вегетационного сезона. Север Западной Сибири — один из центров максимальной межсуточной изменчивости температуры воздуха на земном шаре (Шиятов, 1974). В данных условиях термостабилизирующие свойства древесных субстратов имеют большое значение, позволяя ксилотрофным базидиомицетам избегать кратковременных заморозков (рис. 3). Предстоит еще должным образом оценить и роль в экологии ксилотрофных базидиальных грибов тепловой энергии, образующейся при расщеплении биополимеров и метаболизме.

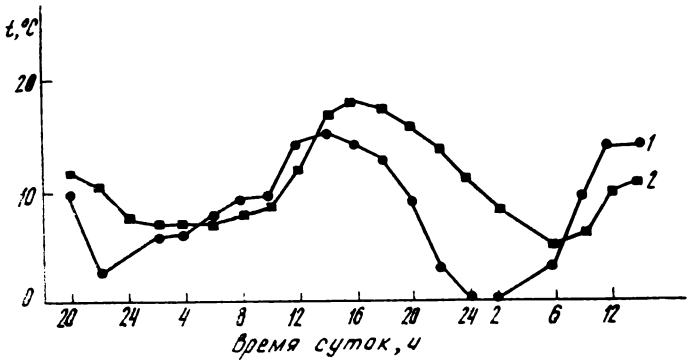


Рис. 3. Суточная динамика температуры воздуха (*1*) и внутри валежного ствола *P. obovata* (*d*=25 см), на котором развивается *Ph. chrysoloma* (*2*). (Приобская лесотундра, 12—13 августа)

Наряду с температурой в наземных экосистемах одним из существенных экологических факторов является влажность (Одум, 1975). Нижний предел влажности древесины для роста грибов, прорастания спор — точка гигроскопического насыщения древесного волокна (Бондарцев, 1953; Рипачек, 1967), что достигается за счет гигроскопичности древесины при 100 % влажности воздуха (Ванин, 1934). Увлажнение капельно-жидкой водой делает такую древесину доступной для заселения грибами (Любарский, Васильева, 1975). При влажности, приближающейся к полной влагоемкости древесины, рост грибов прекращается (Адо, 1935, 1959). В этом случае лимитирующим фактором выступает не собственно вода, а дефицит кислорода, минимальный объем которого, необходимый для развития грибов, составляет 5—10 % (Рипачек, 1967). Оптимальное развитие грибов наблюдается при влажности субстрата 60—130 % (Адо, 1935, 1959; Бондарцев, 1953; Давыдкина, 1974а; Klein, 1978).

Формирование базидиом и споруляция — процессы, зависящие в значительной мере от влажности воздуха. Например, для формирования плодовых тел вешенки обыкновенной относительная влажность воздуха должна быть не менее 80 % (Фокина, Гаврилова, 1978), а у *G. sepiarium* при такой влажности происходит подавление образования гимения (Bjurman, 1985). По мнению Э. Х. Пармасто (1978), общий ход спорулляции грибов совпадает с изменениями влажности воздуха и, как он считает, именно влажность контролирует образование спор. В частности, понижение влажности воздуха, засуха резко снижают интенсивность созревания и отделения спор (Федоров, Стайченко, 1970; Bonaychich, Whitney, 1975).

Ксилотрофные базидиомицеты способны к определенному регулированию влажности древесины. По некоторым представ-

лениям (Рипачек, 1967), это может достигаться за счет образования так называемых черных линий, задерживающих влагу и представляющих собой особые мицелиальные структуры. Их образуют многие виды дереворазрушающих грибов (Рипачек, 1967; Радзиевская, Бобко, 1985, 1985а; Lopez-Real, 1975; Lopez-Real, Swift, 1975; Rayner, Todd, 1977, 1982; Li, 1981; Rayner, 1976). По нашим данным, в Западной Сибири образование таких линий наблюдается у *Trametes versicolor, T. pubescens, T. hirsuta, Daedaleopsis confragosa, Fomes fomentarius, Trichaptum abietinum, T. biforme, T. fusco-violaceum, Fomitopsis pinicola, Lenzites betulina, Piptoporus betulinus, Gloeoporus dichrous, Stereum hirsutum, Cerrena unicolor, Ganoderma applanatum, Phellinus igniarius, Auriculariopsis ampla.*

Вместе с тем существуют взгляды, согласно которым образование темных линий связано не только с обсыханием древесных субстратов (Lopez-Real, Swift, 1975), а есть реакция ксилотрофных базидиомицетов на разнообразные неблагоприятные воздействия (Радзиевская, Бобко, 1985), и они служат демаркационными линиями между отдельными индивидуумами (Rayner, Todd, 1982).

В какой-то мере влажность субстрата может поддерживаться за счет метаболической воды, образующейся в результате процессов гидролиза. В определенные периоды развития грибов ее поступление бывает весьма обильным (Бондарцев, 1953). И, наконец, влажность древесины поддерживается не только за счет большой влагоемкости древесины — больше у хвойных и меньше у лиственных (Ванин, 1934),— но и за счет высокой влагоемкости и водопоглощающей способности плодовых тел грибов. Часть поглощаемой ими влаги, как предполагают, может идти на увлажнение субстрата (Бондарцев, 1953; Любарский, Васильева, 1975). Все это повышает возможности ксилотрофных базидиомицетов к существованию в условиях неустойчивого водного режима. По данным А. И. Иванова (1981), из всех трофических групп шляпочных грибов ксилотрофы наименее чувствительны к засухе.

В зависимости от устойчивости грибов к влажности Э. Х. Пармасто (1955), М. А. Бондарцева (1965) выделяют три группы. Ксерофиты — *Merulius aureus, Antrodia xantha, A. serialis, Datronia mollis, Gloeophyllum sepiarium, Trichaptum abietinum, Trametes versicolor*, которые развиваются в условиях непостоянной, часто недостаточной влажности. Их мицелий может годами сохраняться на высохшей древесине, а плодовые тела оживают при увлажнении и возобновляют спорулящию. Кроме того, базидиомы ксерофитов в больших количествах поглощают атмосферную влагу и прочно ее удерживают. Большинство трутовых грибов принадлежит к числу мезофитов. В частности, как сообщают Э. Х. Пармасто и М. А. Бондарцева, к ним принадлежат виды родов *Tyromyces, Fomitopsis, Inonotus, Gano-*

derma, *Phellinus*, а также *Bjerkandera adusta*, *Junghuhnia nitida*, *Peniophora cremea*, *Laeticorticium roseum*. Они обычно развиваются на толстых валежных стволах, пнях, а также древесине живых деревьев с более постоянным содержанием влаги. Гигрофиты, например, такие как *Tyromyces caesius*, *T. mollis*, *T. sericeo-mollis*, *Incrustoporia tschulymica*, *Athelia bicolor*, *Cristella candidissima*, *Phlebiopsis gigantea*, *Asterodon ferruginosus*, *Fibuloporia bombicina*, требуют постоянной высокой влажности субстрата, отчасти и воздуха. Их плодовые тела обычно мясисты и, высыхая, погибают.

Гидротермические условия северной и южной частей равнины существенно различаются. Для северной ее части (лесотундра — средняя тайга) характерно избыточное увлажнение и дефицит тепловых ресурсов, а для южной (подтайга — лесостепь) — относительный избыток терморесурсов и дефицит влаги. Оптимум соотношения тепла и влаги приходится на подзону южной тайги (Надеждин, 1960; Крылов, 1961; Мезенцев, Карнацевич, 1970; Мильков, 1977; Сочава, 1980). В соответствии с этим влажность как фактор зонально-биотопического распределения грибов наибольшее значение имеет на юге равнины, а термообеспеченность — в ее северных районах.

Гидротермические условия влияют на расселение грибов не только непосредственно, но и косвенно — через порождаемую ими зональную неоднородность растительного покрова Западно-Сибирской равнины. Существенным моментом этого является видовой состав, численное соотношение лесообразующих пород в районах разных в гидротермическом отношении. В данном случае вступают в действие уже биотические факторы расселения грибов.

2.2. БИОТИЧЕСКИЕ ФАКТОРЫ

Как все гетеротрофные организмы, ксилотрофные базидиомицеты нуждаются в органических веществах. Особенностью рассматриваемой группы грибов является их специализация к развитию на древесине. Последняя является основным, возможно единственным, ресурсом среды, удовлетворяющим потребности дереворазрушающих грибов в энергии и пластических веществах. Поэтому древесные растения занимают исключительно важное место в жизни ксилотрофных базидиомицетов, определяя, в частности, их пространственное распределение. А. С. Бондарцев (1953), например, писал: «...трутовые грибы... тесно связаны с древесными породами, поэтому естественно полагать, что распространение их в первую очередь зависит от расселения этих пород» (с. 70). В этой связи целесообразно рассмотреть субстратную специализацию ксилотрофных базидиомицетов и ее возможную роль в их широтном распределении.

Субстратная специализация, или дифференцированное отношение видов к древесине различных видов древесных,— общеизвестный феномен экологии ксилотрофных базидиомицетов (Мурашкинский, 1939; Бондарцев, 1953; Пармасто, 1955, 1959, 1963; Бондарцева, 1965; Любарский, Васильева, 1975; Головко, 1976; и др.). Свидетельством субстратной специализации рассматриваемой группы грибов служат, например, факты различий в дереворазрушающей активности грибов при развитии их на древесине разных пород (Суворов, 1959, 1968, 1970, 1970а, 1972; Рафалович, Дубовская, 1982). Этот феномен подтверждается и материалами тех работ, где устанавливаются различия в устойчивости древесины разных видов к определенным дереворазрушающим грибам (Беленков и др., 1960; Яценко-Хмелевский, Арзуманян, 1961; Петренко, 1964; Головко, 1972; Тараненко, 1976; и др.). В природных условиях субстратная, иначе говоря, трофическая специализация ксилотрофных базидиомицетов проявляется в их преимущественной приуроченности к древесным остаткам определенных видов древесных. Наши материалы показывают, что практически для всех видов западносибирской микобиоты характерна приуроченность к древесине определенного круга видов древесных растений (см. Приложение, табл. 2). Лишь два вида — *Hymenochaete tabacina, Fomitopsis pinicola* — развиваются на древесине всех основных лесообразующих пород, т. е. обнаруживают крайнюю степень трофической пластичности.

Альтернативными по отношению к ним выступают субстратспецифичные, стенотрофные виды, развивающиеся на древесных остатках какой-либо одной древесной породы. Таких в составе западносибирской микобиоты 98 видов, а наибольшее их число отмечается на древесине основных лесообразователей — ели, сосне, березе, осине. Примером облигатных стенотрофов могут служить такие виды, как *Piptoporus betulinus, Phellinus tremulae, Ph. hartigii*, развивающиеся в пределах всего своего ареала только на древесине березы, осины и пихты соответственно. Естественно, что распространение этих и подобных им видов потенциально ограничивается ареалами соответствующих видов древесных.

Примерно третья часть видов западносибирской микобиоты (105) в своем существовании связана только с древесиной хвойных, а близкая по объему группа, насчитывающая 136 видов,— с древесиной лиственных пород. Такие виды развиваются на древесных остатках более чем одной породы, т. е. являются эвритрофами. Мы предлагаем называть их эвритрофами второго порядка, противопоставляя не только стенотрофам, но и эвритрофам первого порядка. Под последними мы понимаем

виды, развивающиеся как на древесине хвойных, так и лиственных пород. В западносибирской микобиоте это довольно большая группа, включающая 103 вида (табл. 2).

В табл. 2 дано распределение видов многовидовых семейств по группам экологической трофности. В большинстве случаев в семействах представлены виды всех групп трофности (стенотрофы, эвритрофы первого и второго порядков), но их относительная выраженность варьирует от семейства к семейству. Как правило, преобладают эвритрофы второго порядка. Только в двух случаях — Coniophoraceae, Tricholomataceae — отмечается преобладание эвритрофов первого порядка, а среди видов Dichostereaceae самой крупной группой являются стенотрофы. Как можно видеть из табл. 2, распределение видов Poriaceae, Corticiaceae по группам экологической трофности мало отличается. В обоих случаях мы видим преобладание эвритрофов и подчиненное значение стенотрофных видов. В силу этого высказываемое Иохансеном и Риварденом (Johansen, Ryvarden, 1977) предположение о большей трофической специализации трутовых грибов в сравнении с кортициевыми не находит своего подтверждения на имеющемся у нас материале. Более того, можно даже говорить о несколько более выраженной субстратной специализации у последних: стенотрофных видов среди кортициевых больше, чем в составе Poriaceae (см. табл. 2).

Эвритрофные виды менее зависимы в своем распространении от особенностей расселения древесных растений. По-видимому, часто наличие древесной растительности (безотносительно к видовому составу) уже является достаточным условием для освоения ими той или иной территории. Однако эвритрофные грибы все же проявляют известную субстратную специализацию. Это проявляется в том, что они связаны в своем существовании с определенным (ограниченным) кругом древесных, а также в том, что проявляют избирательность по отношению к тем видам древесных, которые входят в их субстратный спектр. Еще К. Е. Мурашкинский (1939) находил возможным выделять для таких грибов основную породу, затем породы, не являющиеся повсеместно обычными, и породы, поражаемые ими случайно. Данные три категории древесных пород хорошо видны, например, при рассмотрении количественного распределения эвритрофных дереворазрушающих грибов по субстратам (табл. 3). Конечно, на распределение оказывает влияние численное соотношение древесных на анализируемой территории, но тот факт, что в одних и тех же условиях разные виды грибов специфично распределяются по субстратам, указывает на наличие у ксилотрофов активной субстратной избирательности. В некоторых случаях асимметричность распределения грибов по субстратам настолько велика, что их можно рассматривать, не делая грубой ошибки, как стенотрофы, например, настоящий и розовый трутовики (см. табл. 3). Субстратная избира-

Таблица 2

Распределение видов многовидовых семейств по группам экологической трофности

Семейство	Стенотрофы	Эвритрофы	
		первого порядка	второго порядка
Poriaceae	19/21,1	33/36,7	38/42,2
Corticiaceae	39/33,9	30/26,1	46/40,0
Hymenochaetaceae	8/38,1	3/14,3	10/47,6
Steccherinaceae	4/33,3	3/25,0	5/41,7
Stereaceae	1/10,0	2/20,0	7/70,0
Coniophoraceae	1/16,7	5/83,3	—
Dichostereaceae	3/60,0	1/20,0	1/20,0
Polyporaceae s. str. . .	6/28,6	3/14,3	12/57,1
Tricholomataceae . . .	2/18,2	5/45,5	4/36,4
Crepidotaceae	2/28,6	1/14,3	4/57,1
Strophariaceae	1/9,1	4/36,4	6/54,9
Tremellaceae	3/23,1	1/7,7	9/69,2

Примечание. В числителе — абсолютное, знаменателе — относительное количество видов данной трофности.

Таблица 3

Количественное распределение по субстратам группы ксилотрофных базидиомицетов в среднетаежных лесах, шт.

Вид	Древесные остатки							
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*
Fomitopsis pinicola . .	4	181	9	23	8	112	6	5
F. rosea	—	48	1	3	—	—	—	—
Trichaptum abietinum	4	127	—	16	5	—	—	—
T. fusco-violaceum	3	27	28	17	13	—	—	—
Fomes fomentarius . .	—	—	—	—	—	1081	7	—

Примечание. *1 — Pinus silvestris; 2 — Picea obovata; 3 — Abies sibirica; 4 — Pinus sibirica; 5 — Larix sibirica; 6 — Betula pubescens; 7 — Populus tremulae; 8 — Alnus fruticosa.*

тельность эвритрофов подвержена зональным вариациям. На примере окаймленного трутовика видно (табл. 4), что изменение трофического спектра идет как за счет зональных различий лесообразующих видов, так и за счет субстратной пластичности гриба.

Конкретные механизмы субстратной специализации ксилотрофных базидиомицетов остаются невыясненными. Исследования показывают отсутствие у них существенных ограничений к развитию на древесине различных пород: в экспериментальных условиях они способны развиваться и на несвойственных им в природных условиях субстратах (Суворов, 1959, 1968, 1968а; Степанова, 1973). Существует предположение (Суворов, 1968, 1968а), что субстратная избирательность дереворазрушающих грибов обусловлена способностью к прорастанию базидиоспор только на древесине определенных пород. Однако, как показано на примере *Fomitopsis cajanderi*, *Fomes fomentarius* (Tsuneda, Kennedy, 1980), споры прорастают и на несвойственных виду древесных субстратах.

По мнению В. Я. Частухина (1945), субстратная специализация грибов может быть вызвана следующим комплексом причин: способом распространения, ферментовооруженностью, отношением к веществам древесины и коры.

На наш взгляд, независимо от конкретных физиологических механизмов субстратная избирательность ксилотрофных базидиомицетов детерминирована филогенетически, это результат длительной сопряженной эволюции растений и грибов (Мухин, 1986). Видимо, можно говорить о двух уровнях филогенетической детерминации трофической специализации ксилотрофных базидиомицетов. Во-первых, это адаптация к развитию на древесине определенных классов высших растений — покрыто- и голосеменных. В основе такой специализации лежит выработка грибами соответствующих адаптаций в ответ на появление и заселение обширных территорий той или иной группой древесных. Последнее такое крупное событие имело место в меловой период, когда шли ломка мезофитовой полихронной флоры и становление современной кайнофитовой (Криштофович, 1957). В этот период появляются и широко расселяются покрытосеменные и в связи с этим можно полагать вспышку видообразования ксилотрофных базидиомицетов; освоение нового субстрата в изолированной области может быть начальной точкой видообразования у ксилотрофных базидиомицетов (Hallenberg, 1987). Отражением этого является фиксируемая в настоящее время резкая специализация дереворазрушающих грибов по отношению к древесине хвойных и лиственных пород, представляющих во флоре Евразии голо- и покрытосеменные растения.

В пределах каждой из обозначенных адаптивных зон дальнейшая специализация грибов шла по пути выработки ими приспособлений к развитию на древесине определенного круга

Таблица 4

Спектр субстратов окаймленного трутовика в западносибирском ряду зональности

Природная зона	Древесные остатки										
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*
Лесотундра	+	+				+	—	—	—		
Предлесотундровые редкостойные леса . .	+	+	+	+		+	—	—	—	—	
Северная тайга	+	+	+	+	+	+	—	—	—	—	
Средняя тайга	+	+	+	+	+	+	—	+	+	—	
Южная тайга	+	—	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Подтайга	+			+		+	—	+	+	—	
Лесостепь				+		+	—	—	—	—	

Примечание. *1 — Picea obovata; 2 — Larix sibirica; 3 — Pinus sibirica; 4 — Pinus silvestris; 5 — Abies sibirica; 6 — Betula pubescens; 7 — Salix* sp.; *8 — Alnus fruticosa; 9 — Populus tremulae; 10 — Padus avium; 11 — Tilia cordata.*
Древесные остатки данной древесной породы присутствуют, но вид на них не отмечен.

Таблица 5

Зональное распределение древесных растений на Западно-Сибирской равнине

Вид	Лесотундра	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Подтайга	Лесостепь
Larix sibirica	+	+	+	+	+	
Picea obovata	+	+	+	+	+	
Pinus silvestris		+	+	+	+	+
P. sibirica	+	+	+	+		
Abies sibirica		+	+	+		
Betula pubescens . . .	+	+	+	+	+	+
Populus tremulae . . .	+	+	+	+	+	+
P. nigra				+		
Tilia cordata				+		
Alnus fruticosa	+	+	+			
Salix sp.	+	+	+	+	+	+
Padus avium .	+	+	+	+	+	+
Sorbus sibirica	+	+	+	+	+	+

древесных. Это можно связать не только с известной видовой спецификой древесины, но и с другими эколого-биологическими особенностями растений. Немаловажную роль, очевидно, в этом сыграли и другие обстоятельства: центр происхождения древесных, история их расселения, ландшафтно-климатический фон, на котором разворачивались данные события.

Все изложенное свидетельствует о том, что потребность ксилотрофных базидиомицетов в древесине как источнике энергии и пластических веществ, их трофическая специализация делают субстратный фактор одним из ведущих в жизни этих организмов, а распределение как эвритрофных, так и особенно стенотрофных грибов в широтном градиенте во многом зависит от особенностей зонального расселения древесных. Наибольшим их разнообразием в условиях Западно-Сибирской равнины отличается южнотаежная подзона, а в северной и южной частях равнины состав лесообразователей обеднен и качественно отличен (табл. 5).

2.2.2. МЕЖВИДОВЫЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ ГРИБОВ

Климатические, субстратные факторы, бесспорно, ведущие детерминанты географического и биотопического расселения ксилотрофных базидиомицетов, определяющие потенциальные возможности их территориальной экспансии. Принимая во внимание только эти факторы, мы должны признать, что зонально-биотопическое распределение ксилотрофных грибов порождается экологическими разностями внешней среды и биологическими особенностями видов. Этот вывод совершенно обоснованный, и такой подход положен в основу всей нашей работы. Но тем не менее при таком подходе упускаются из вида важные для решаемой нами проблемы межвидовые связи грибов. Без их учета допускается ошибочная посылка: грибы расселяются независимо друг от друга, исходя исключительно из особенностей среды и их биологии. В настоящее время такой взгляд является господствующим. Основанием для такого суждения служит тот факт, что ни в одной из известных нам работ межвидовые связи ксилотрофных базидиомицетов не рассматриваются в качестве фактора их территориальной и биотопической экспансии. Лишь в некоторых работах (Мелик-Хачатрян, 1985) подчеркивается необходимость учета отношений грибов и указывается, что они имеют для них такое же важное значение, как и абиотические.

Межвидовые взаимодействия ксилотрофных базидиомицетов не относятся к числу малоизученных явлений. Во многих работах анализируется взаимодействие грибов на искусственных питательных средах (Lohwag, 1966; Ikendingwu, 1976; Carruthers, Rayner, 1979; Anfsess, 1976; Guillanmin, 1983). Подробный анализ результатов подобного рода работ дается В. Рипачеком

Таблица 6

Взаимоотношения ксилотрофных базидиомицетов при одновременном заселении ими субстрата — 2° Б сусло-агар

Вид	2	3	4	5	6	7
1. *Phellinus igniarius*	Нарастает на 1	Взаимная стагнация роста	Нарастает на 1	Взаимная стагнация роста	Нарастает на 1	Нарастает на 1
2. *Piptoporus betulinus*		Нарастает на 3	Нарастает на 4	Нарастает на 5	Взаимная стагнация роста	Нарастает на 7
3. *Fomes fomentarius*			Нарастает на 3	Взаимная стагнация роста	Нарастает на 3	Взаимная стагнация роста
4. *Cerrena unicolor*					Взаимная стагнация роста	Взаимная стагнация роста
5. *Pleurotus pulmonarius*					Нарастает на 5	Взаимная стагнация роста
6. *Stereum hirsutum*						Нарастает на 7
7. *Daedaleopsis confragosa*						

(1967). Установлено, что в большинстве случаев при взаимодействии дереворазрушающих грибов наблюдаются антагонистические конкурентные отношения. Это проявляется в подавлении развития одного из взаимодействующих видов, во взаимной стагнации роста и ограничении, таким образом, сферы деятельности каждого из конкурирующих организмов (табл. 6).

В естественных условиях исследовать конкуренцию чрезвычайно трудно (Пианка, 1981). Тем не менее в ряде работ (Ча-

стухин, 1945; Любарский, Васильева, 1975; Мухин, 1977, 1979, 1985; Насимович, 1983; Carruthers, Rayner, 1979; Rayner, Hedges, 1982; Coates, Rayner, 1985) указывается на конкурентный характер взаимоотношений ксилотрофных базидиомицетов при их развитии на естественных субстратах в природных сообществах. Особенно хорошо конкуренция проявляется в таком явлении, как гетеротрофная сукцессия в ходе биологического разложения древесины: ксилотрофные базидиомицеты, зависящие в своей жизнедеятельности от одного трофического ресурса среды, конкурируют за субстрат при его колонизации.

Самые убедительные доказательства существования конкуренции между грибами в природе получены при разработке биологических методов борьбы с корневой губкой. Было установлено (Meredith, 1959; Holdenrieder, 1984), что *Phlebiopsis gigantea*, *Bjerkandera adusta*, *Hypholoma capnoides* подавляют развитие корневой губки. Аналогичным образом на ее развитие действуют и такие виды, как *Fomitopsis pinicola*, *Hypholoma fasciculare*. Поэтому в качестве одного из средств борьбы с *Heterobasidion annosum* рекомендуется искусственное заражение древесины сапротрофными грибами-антагонистами корневой губки (Шевченко, 1978; Василяускас, 1989; Федоров, 1984; Негруцкий, 1973).

Непосредственные трофические конкурентные взаимоотношения возникают между особями разных видов, населяющих единичный субстрат. Такие группы особей мы предлагаем назвать микоценоячейками по аналогии с растительными ценоячейками. Последние представляют «группу растений, между которыми имеются индивидуальные пищевые непосредственные взаимодействия...» (Ипатов, 1966, с. 60). Отношения между членами ценоячейки сводятся к конкуренции за пищу (Василевич, Ипатов, 1969). Ценоячейки образуются разными организмами, но ограничены одним трофическим уровнем (Василевич, 1983).

Мы считаем, что как и растительная ценоячейка, микоценоячейка представляет собой элементарную форму ценотической организации у ксилотрофных грибов. Здесь идут апробация видовых композиций на устойчивость и выработка оптимальных сочетаний видов для конкретного биотопа. Структура микоценоячеек — число особей. Их пространственное размещение в субстрате зависит от типа заселения субстрата (спорами или мицелием), формы роста мицелия, конкуренции и условий окружающей среды (Rayner, Todd, 1982a).

Виды, расселяющиеся спорами, переносимые воздушными течениями, способны к быстрому заселению субстратов, но обладают пониженной конкурентоспособностью в сравнении с теми, которые колонизируют субстрат в виде мицелия через почву. Первые образуют в ходе гетеротрофной сукцессии пионерные группировки (Coates, Rayner, 1985, 1985a), тогда как

вторые формируют своего рода климаксные сообщества. Нередко при этом они включают особей одного-двух видов, занимающих значительные объемы субстрата (Carruthers, Rayner, 1979; Rayner et al., 1984).

Аналогичные данные получены и нами. В лесных экосистемах Западно-Сибирской равнины, как показывают наши исследования, каждая единица субстрата преимущественно занимается одним видом, а двух- и многовидовые микоценоячейки встречаются значительно реже. Возможно, это свидетельствует о том, что основной тенденцией во взаимоотношениях ксилотрофных базидиомицетов выступает их стремление охватить своей деятельностью максимально больший объем древесины с соответствующим вытеснением особей конкурирующих видов. С другой стороны, это может быть вызвано особенностями экологических ниш ксилотрофных базидиомицетов.

Доля одновидовых микоценоячеек ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах Западно-Сибирской равнины составляет, %:

Природная зона	Одновидовые	Двух- многовидовые	Общее число просмотренных субстратов, тыс. шт.
Лесотундра	94,2	5,8	0,57
Предлесотундровые редкостойные леса	83,3	16,7	3,56
Северная тайга	77,5	22,5	1,85
Средняя тайга	71,3	29,7	2,65
Южная тайга	75,2	24,8	1,65

Конкурентное исключение ведет к дифференциации экологических ниш видов, их разобщению как в питании (субстратная специализация), так и в пространстве. Как пишет Ю. Одум (1975), «...в природе близкородственные виды, имеющие сходные потребности, обычно обитают в различных географических зонах, либо избегают конкуренции друг с другом каким-либо иным способом...» (с. 283).

Поэтому, на наш взгляд, нельзя не учитывать межвидовые взаимодействия ксилотрофных базидиомицетов как фактор их зонально-биотопического распределения. За счет их идет окончательный отбор организмов из числа потенциально способных обитать в тех или иных природной зоне, биотопе. Поэтому реальное размещение видов дереворазрушающих грибов относительно широтного гидротермического градиента может отличаться от потенциально возможного, если исходить лишь из их отношения к климатическим, субстратным факторам среды. «...Межвидовая конкуренция в общем способствует ограничению диапазона местообитания и ресурсов, используемых популяций,

поскольку разные виды, как правило, имеют различную способность осваивать местообитания...» (Пианка, 1981, с. 207). Другими словами, определяя основные характеристики зонального распределения ксилотрофных базидиомицетов (широтный ценоареал, оптимумы развития), мы не можем рассматривать их как чисто климатогенные, аутэкологические.

При всей несомненной значимости конкуренции в зонально-биотопическом расселении грибов ее учет сопряжен, пожалуй, с наибольшими трудностями. Сейчас можно только в самом общем плане оценить интенсивность данного фактора в западносибирском ряду зональности.

Климатические условия среды самым серьезным образом влияют на характер и интенсивность межвидовых взаимодействий ксилотрофных базидиомицетов. Это хорошо проявляется при рассмотрении конкуренции при разных температурных режимах. Например, при 20 °С *Serpula lacrymans* нарастает на *Polyporus squamosus*, который прекращает свой рост. Однако при 26 °С ситуация меняется — *P. squamosus* нарастает на *S. lacrymans* и он, в свою очередь, прекращает рост (Рипачек, 1967). Фактически в данном случае мы имеем в чистом виде модельный эксперимент, характеризующий принцип конкурентного исключения, или принцип Гаузе, гласящий, что два вида не могут длительно сосуществовать в одной нише (Одум, 1975; Уиттекер, 1980).

Исход конкуренции зависит, очевидно, от степени соответствия условий среды биологическим особенностям вида, например, в рассмотренном случае *P. squamosus* имеет оптимум роста при 25 °С, а *S. lacrymans* — при 19 °С (Рипачек, 1967), и различий в интенсивности роста конкурентов. Как указывает Халм, Шилдс (Hulme, Schields, 1970, 1972), конкурентный эффект тем резче, чем больше разница в скорости роста конкурирующих грибов. В этом отношении грибы ничем не отличаются от других организмов, где исход конкуренции также зависит от различий в скорости роста (Одум, 1975).

В неблагоприятных для грибов условиях наблюдается антагонизм, проявляющийся во взаимной стагнации роста через образование зоны ингибирования, но без вытеснения какого-либо из конкурентов (Рипачек, 1967). Он отмечал, что, «чем больше отличается температура выращивания от температурного оптимума... грибов в сторону максимума, тем больше проявляется взаимный антагонизм...» (с. 186).

Поэтому можно полагать, что в условиях, приближающихся к оптимальным, происходит вытеснение менее конкурентноспособных видов, а при климатических условиях, неблагоприятных для взаимодействующих видов, этого не происходит. В последнем случае шансы конкурентов на выживание выравниваются и соответственно снижается значимость конкурентного исключения как фактора, лимитирующего территориальную экспан-

сию ксилотрофных базидиомицетов, хотя он и не исключается полностью. Во-первых, конкурентное исключение может проявляться в микростациях с локально благоприятным гидротермическим режимом. Во-вторых, при неблагоприятных для грибов гидротермических условиях конкурентное исключение приобретает своеобразную форму: члены микоценоячейки препятствуют (но не исключают) внедрению новых видов. В любом случае в результате конкуренции микоценоячейки приобретают определенную эколого-ценотическую замкнутость, предполагающую существование сложившегося состава видов в сообществе, препятствующих внедрению в него новых членов (Куркин, 1973).

В соответствии с изложенным, как мы полагаем, значимость межвидовых взаимоотношений ксилотрофных базидиомицетов как фактора их зонально-биотопического расселения подвержена зональным вариациям. В северных и южных частях равнины, где климатические условия являются лимитирующими, расселение грибов контролируется главным образом ими. В районах с оптимальным гидротермическим режимом (подзона южной тайги) ведущим фактором существования грибов выступает конкуренция. Это определяет тенденцию зональных изменений роли климатических и биотических факторов в определении широтного расселения ксилотрофных базидиомицетов.

2.3. ИСТОРИЧЕСКИЙ ФАКТОР

Исторический фактор, или история ландшафтов, экосистем, как уже отмечалось,— один из факторов пространственного распределения ксилотрофных базидиомицетов, и он обсуждается в ряде работ отечественных исследователей (Мурашкинский, 1939, 1940; Бондарцев, 1953; Пармасто, 1959, 1963, 1979; Любарский, Васильева, 1975; Орлов, 1980). Но в названных работах не анализируется связь истории ландшафтов с зональным расселением грибов, и, насколько можно судить, этот вопрос остается полностью неразработанным в микогеографии. Поэтому представляется целесообразным обсудить в общем плане именно этот аспект, важный для решаемой нами проблемы.

В целом можно согласиться с мнением Б. А. Юрцева с соавторами (1978), изучавших расселение сосудистых растений в Арктике, что «широтный («короткий») градиент, отражающий солярную зональность, ...более резок, но зато и более подвижен исторически. Долготный («длинный») градиент более устойчив...» (с. 42). Современная природная зональность Западно-Сибирской равнины сформировалась сравнительно недавно. За период с 10300—4500 лет было три волны потеплений, последняя из которых является оптимальной (Кинд, 1974) — термическим оптимумом голоцена. В это время на севере Западной Сибири лесная растительность продвинулась на 300—

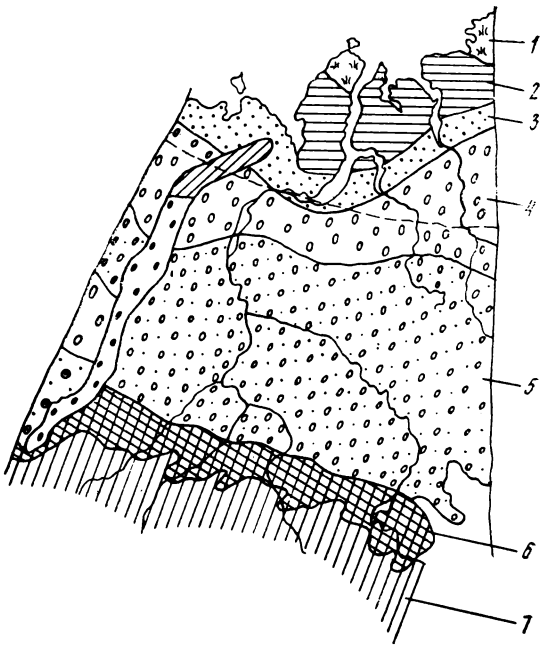


Рис. 4. Растительные зоны Западно-Сибирской равнины в эпоху оптимума голоцена (Марков и др., 1981).

1 — типичная тундра; *2* — лесотундра; *3* — северная тайга; *4* — средняя тайга; *5* — южная тайга; *6* — лесостепь; *7* — степь

500 км к Северу (Н. Я. Кац, С. В. Кац, 1946; Кац, 1969; Нейштадт, 1957; Сукачев, 1973; Хотинский, 1977).

Согласно палеоклиматической реконструкции К. К. Маркова с соавторами (1981), в этот период на Среднем и Южном Ямале существовала лесотундровая растительность, а на территории современной лесотундры были северотаежные леса. Особое развитие тогда получили южнотаежные леса, занимавшие значительно большие пространства, чем в настоящее время (рис. 4). При этом южная граница этой подзоны оставалась практически неизменной, а ее расширение происходило за счет северных районов. В Приуралье северная граница южной тайги тогда практически совпадала с нынешней северной границей среднетаежных лесов.

Как указывает Н. А. Хотинский (1977), за последние 5000—6000 лет следов интенсивного сдвига зон на юге Западно-Сибирской равнины не выявлено. По данным К. К. Маркова с соавторами (1981), в термический оптимум голоцена могло происходить незначительное расширение степных и лесостепных участков на северных границах этих зон. Стабильность границы между тайгой и лесостепью в этот период подчеркивает и М. М. Нейштадт (1957).

4500 лет назад началось ухудшение климата. Вследствие чего на полярном пределе распространения древесной растительности началась деградация лесов и отступление их к югу (Н. Я. Кац, С. В. Кац, 1946, 1958; Хотинский, 1977). Н. Я. Кац и С. В. Кац (1946) считают, что этот процесс продолжается и в настоящее время, а В. С. Говорухин (1947) склонен полагать,

что сейчас можно говорить об улучшении условий для леса в субарктических широтах.

Современная система природных зон в Западной Сибири, по-видимому, как и на севере Европы (Серебрянный, 1973), сложилась к концу среднего голоцена или в позднем голоцене (Нейштадт, 1957) и впоследствии претерпела лишь небольшие изменения. Вместе с тем система природных зон северной части равнины более молодая, чем в ее южной половине, так как лесотундра, северная и средняя тайга начинают формироваться в соответствующих им современных частях равнины не ранее чем 4500 лет назад. Южная тайга, лесостепь неизменно существуют на территориях их современного распространения, как минимум, с низов голоцена. Таким образом, северная и южная части равнины отличаются не только текущими экологическими условиями, но и возрастом характерных для них зональных ландшафтов.

Это не могло не отразиться на широтном расселении ксилотрофных базидиомицетов, которое также претерпевало соответствующие изменения. Однако по этому поводу можно высказать лишь некоторые соображения предположительного характера. Очевидно, вместе с южными типами лесной растительности в северные районы равнины в термический оптимум голоцена проникали и ксилотрофы южного распространения, а с отступлением лесов к югу отступали в этом направлении и названые «южные» грибы. Скорее всего, процессы динамики лесной растительности и расселения дереворазрушающих грибов происходили одновременно, т. е. в одни и те же исторические сроки. Однако нельзя исключить, что отдельные виды могли сохраняться в северной части равнины длительное время (вплоть до наших дней) в благоприятных для них местообитаниях, и поэтому среди зонально редких видов могут быть такого рода реликты. Их нахождение в районах, лежащих севернее обычных сейчас для них мест обитания,— следствие широтной динамики лесной растительности в прошлом. Следовательно, история, возраст зональных ландшафтов могут быть одним из факторов, определяющих современную картину зонального распределения ксилотрофных базидиомицетов, в особенности в северной части Западно-Сибирской равнины, где подвижки природных зон в голоцене были наиболее значительными.

Подводя итог материалу, рассмотренному в настоящей главе, можно выделить, на наш взгляд, пять основных факторов широтного расселения ксилотрофных базидиомицетов: зональная структура растительного покрова, дефицит терморесурсов в северной части равнины (средняя тайга — лесотундра), дефицит влаги в ее южных районах (подтайга — лесостепь), межвидовые взаимоотношения грибов в районах гидротермического оптимума (южная тайга), а также история климата и зональных ландшафтов. Все они территориально специфичны, что оп-

ределяет зональные особенности векторов отбора и соответственно зональные особенности адаптивных реакций ксилотрофных базидиомицетов. Данные факторы не действуют изолированно, а изменяются совместно в пространстве. «Сочетание факторов среды, которые синхронно изменяются в пространстве параллельно градиенту сообществ и тем самым влияют на формирующие его популяции, называется комплексным градиентом» (Уиттекер, 1980, с. 131). Именно с таким комплексным градиентом и имеют дело ксилотрофные базидиомицеты при расселении по территории равнины.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАССЕЛЕНИЯ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ В ШИРОТНОМ ГРАДИЕНТЕ

С экологической точки зрения, любое географическое пространство представляет собой пространство экологических факторов, обладающее определенной структурой. Во многих случаях факторы среды меняются направленно, что ведет к возникновению градиента условий. Одним из проявлений этого является природная зональность, классически выраженная на Западно-Сибирской равнине.

Очевидно, распределение видов относительно градиента — результат приспособления организмов в процессе их расселения по территории. В данном случае речь идет не о видообразовании как ответной реакции организмов на широтно меняющиеся условия среды, а о своеобразной селекции, отборе «готовых» видов в соответствии с их адаптивными возможностями. Конечно, это не исключает вероятность возникновения и новых биологических видов.

Образно Западно-Сибирскую равнину можно уподобить гигантской хроматограмме, на которой ксилотрофные базидиомицеты занимают определенное положение относительно ведущих факторов среды. Исследователю остается, если придерживаться избранной аналогии, проявить «пятна видов» и найти приемлемую интерпретацию открывающейся картине. Зная ведущие экологические факторы, можно оценить отношение к ним грибов, а тем самым и их важнейшие экологические характеристики: экологическую толерантность, экологический оптимум и адаптивную стратегию. Западносибирский ряд зональности содержит почти все зональные природно-климатические типы условий Северной Евразии, и поэтому широтное распределение ксилотрофных базидиомицетов на равнине отражает, скорее всего, их приспособленность к основным природным режимам этого региона.

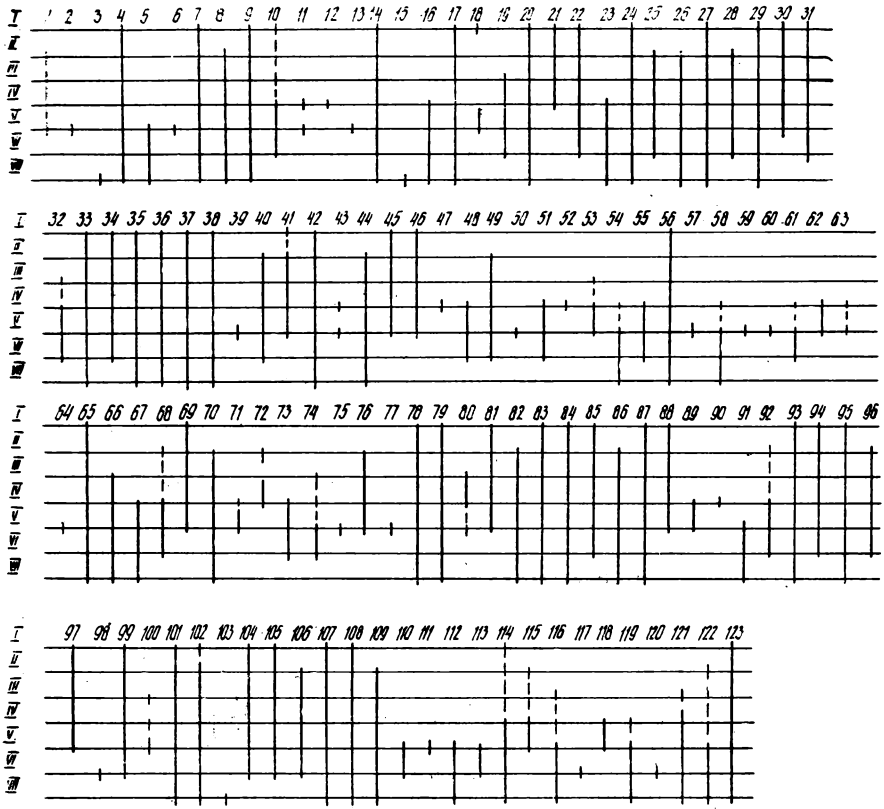


Рис. 5. Зональное расселение трутовых грибов на Западно-Сибирской равнине.

I — лесотундра; *II* — предлесотундровые редколесья; *III* — северная тайга; *IV* — средняя тайга; *V* — южная тайга; *VI* — подтайга; *VII* — лесостепь.

1 — A. lapponica; 2 — A. bombycina; 3 — A. alborubescens; 4 — B. adusta; 5 — A. albida; 6 — A. heteromorpha; 7 — A. serialis; 8 — A. sinuosa; 9 — A. xantha; 10 — A. semisupina; 11 — C. excelsa; 12 — C. purpurea; 13— C. reticulata; 14 — C. aneirina; 15 — C. gilvescens; 16 — C. pannocincta; 17 — C. unicolor; 18 — C. resinascens; 19 — C. borealis; 20 — D. confragosa; 21 — D. scutellata; 22 — D. mollis; 23 — D. stereoides; 24 — D. squalens; 25 — D. crustulinus; 26 — D. flavescens; 27 — F. fomentarius; 28 — F. cajanderi; 29 — F. pinicola; 30 — F. officinalis; 31 — F. rosea; 32 — G. abietinum; 33 — G. sepiarium; 34 — G. odoratum; 35 — G. protractum; 36 — G. dichrous; 37 — G. taxocola; 38 — H. nidulans; 39 — H. salmonicolor; 40 — H. annosum; 41 — I. resinosum; 42 — I. lacteus; 43 — L. sulphureus; 44 — L. betulina; 45 — L. mollis; 46 — O. caesius; 47 — O. floriformis; 48 — O. fragilis; 49 — O. hibernicus; 50 — O. johnstonii; 51 — O. leucomallellus; 52 — O. placentus; 53 — O. ptychogaster; 54 — O. serioceomollis; 55 — O. stipticus; 56 — O. tephroleucus; 57 — O. undosus; 58 — Oxyporus corticola; 59 — O. obducens; 60 — O. populinus; 61 — O. ravidus; 62 — P. trausmutans; 63 — P. subacida; 64 — P. schweinitzit; 65 — P. betulinus; 66 — P. usgudobetulinus; 67 — P. gibbosa; 68 — P. fulgens; 69 — P. cinnabarinus; 70 — S. amorpha; 71 — S. nivea; 72 — S. stellae; 73 — S. subincarhata; 74 — S. tshlymica; 75 — S. spumeus; 76 — T. cervina; 77 — T. voliaceo-dentata; 78 — T. hirsuta; 79 — T. rubercens; 80 — T. Ijubarskyi; 81 — T. suaveolens; 82 — T. trogii; 83 — T. ochracea; 84 — T. persicolor; 85 — T. abietinum; 86 — T. biforme; 87 — T. fusco-violaceum; 88 — T. laricinum; 89 — T. chioneus; 90 — T. fissilis; 91 — T. kmetii; 92 — T. subcaesius; 93 — I. obliquus; 94 — I. radiatus; 95 — I. rheades; 96 — O. leporina; 97 — P. chrysoloma; 98 — P. conchatus; 99 — P. ferruginofuscus; 100 — P. harligii; 101 — P. igniarius; 102 — P. laengatus; 103 — P. linteus; 104 — P. nigricans; 105 — P. nigrolimitatus; 106 — P. pini; 107 — P. punctatus; 108 — P. tremulae; 109 — P. viticola; 110 — J. collabens; 111 — J. luteoalba; 112 — J. nitida; 113 — J. pseudozilingiana; 114 — G. applanatum; 115 — G. carnosum; 116 — P. arcularius; 117 — P. badius; 118 — P. brumalis; 119 — P. ciliatus; 120 — P. tuberaster; 121 — P. melanopus; 122 — P. squamosus; 123 — P. varius

3.1. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ВАЛЕНТНОСТЬ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ

Экологическая валентность организмов, определяемая их приспособляемостью и оцениваемая диапазоном условий, в которых возможно их существование (Биологический энциклопедический словарь, 1985), проявляется у всех групп ксилотрофных базидиомицетов. Однако подробный ее анализ мы ограничим группой трутовых грибов, представляющих таксономически разнородную группу грибов, имеющих трубчатый гименофор (Gilbertson, Ryvarden, 1986). В нашем случае к ним относятся виды семейств Poriaceae, Ganodermataceae, большая часть представителей Hymenochaetaceae, а также некоторые виды Polyporaceae s. str., Steccherinaceae. Это определяется, во-первых, тем, что трутовые грибы играют исключительно важную роль в биологическом разложении древесины (см. главу 6). Во-вторых, базидиомы этих организмов крупные и достаточно легко диагностируемые в полевых условиях. Последнее уменьшает вероятность ошибок при описании широтного распространения.

Как можно видеть (рис. 5), распределение трутовиков на равнине варьирует от вида к виду и для каждого из них характерен свой диапазон условий существования. Многие трутовые грибы обнаруживают способность развиваться во всем диапазоне природных условий региона и встречаются повсеместно от лесотундры до лесостепи. Такая крайняя степень эврибионтности отмечается для *Antrodia xantha, A. serialis, Bjerkandera adusta, Cerrena unicolor, Daedaleopsis confragosa, Dichomitus squalens, Fomes fomentarius, Fomitopsis pinicola, Gloeophyllum protractum, G. sepiarium, Gloeoporus dichrous, G. taxicola, Hapalopilus nidulans, Irpex lacteus, Oligoporus tephroleucus, Piptoporus betulinus, Trametes hirsuta, T, pubescens, T. ochracea. T. versicolor, Trichaptum fusco-violaceum, Inonotus obliquus, I. rheades, Phellinus igniarius, Ph. punctatus, Ph. tremulae, Polyporus varius.* Экологически это наиболее пластичные виды грибов. По экологической валентности близко к ним стоят *Antrodia sinuosa, Diplomitoporus flavescens, Lenzites betulina, Skeletocutis amorpha, Trametes trogii, Trichaptum biforme, Phellinus laevigatus, Ph. viticola* (не встречены только в лесотундре), *Trichaptum abietinum, Fomitopsis rosea, Inonotus radiatus, Phellinus nigrolimitatus, Ph. nigricans* (отсутствуют лишь в лесостепи).

Названные виды — фоновые для Западно-Сибирской равнины и в их составе — все (за исключением *Trichaptum laricinum, Phellinus chrysoloma*) активные виды трутовых грибов западносибирской микобиоты. Можно предполагать, что пределами в их расселении выступают климатически обусловленные рубежи лесной растительности. Субстрат-лимитирование хорошо видно на примере таких видов, как *D. flavescens, S. amorpha, Ph.*

viticola, отсутствие которых в лесотундровой зоне вполне объясняется отсутствием здесь *P. silvestris* и *P. sibirica*, на древесных остатках которых они развиваются. Аналогична ситуация и с *T. abietinum*, *F. rosea*, *Ph. nigrolimitatus*, не встречающимися в лесостепи, где нет темнохвойных пород, с которыми эти виды связаны.

В то же время у ряда трутовых грибов северная (*A. sinuosa*, *L. betulina*, *T. trogii*, *T. biforme*, *Ph. laevigatus*) и южная (*I. radiatus*) границы распространения определяются климатическими условиями. Древесные породы, с которыми они связаны, расселяются в более широком диапазоне условий и не могут лимитировать зональное распределение названных видов трутовых грибов. Поэтому, видимо, *A. sinuosa*, *L. betulina*, *T. trogii*, *T. biforme*, *Ph. laevigatus* можно охарактеризовать как эврибионтные виды с ограниченной психротолерантностью, а *I. radiatus* как эврибионтный вид с ограниченной ксеротолерантностью.

К эврибионтным видам относятся и те трутовые грибы, что в своем расселении по равнине ограничены северной тайгой и подтайгой,— *Datronia mollis*, *Diplomitoporus crustulinus*, *Fomitopsis cajanderi*, *Heterobasidion annosum*, *Oligoporus hibernicus*, *Onnia leporina*, *Phellinus ferrugineo-fuscus*, *Ph. pini*. Их можно отнести к бореальным эврибионтам, а по своим экологическим особенностям это, видимо, мезофилы с умеренной психро- и ксеротолерантностью. К этой же группе принадлежат, как мы думаем, *Antrodiella semisupina*, *Pycnoporellus fulgens*, *Skeletocutis subincarnata*, *Tyromyces subcaesius*, северное распространение которых по зональным биотопам ограничивается средней тайгой (см. рис. 5).

Альтернативную эврибионтам группу трутовых грибов образуют стенобионтные виды, ограниченные в своем расселении одной или двумя смежными зонами. Большая часть стенобионтов приурочена к южной половине равнины, а значительная их доля приходится на подзону южной тайги. Только здесь отмечены *Anomoporia bombycina*, *Antrodia heteromorpha*, *Ceriporia excelsa*, *C. reticulata*, *Ceriporiopsis resinascens*, *Hapalopilus salmonicolor*, *Oligoporus johnstonii*, *O. undosus*, *Oxyporus obducens*, *O. populinus*, *Perenniporia subacida*, *Phaeolus schweinitzii*, *Skeletocutis nivea*, *Spongipellis spumeus*, *Trametes foliaceodentata*, *Phellinus hartigii*, *Junghuhnia luteoalba*. Некоторые из них выходят за пределы данной зоны по интразональным биотопам (см. рис. 5). Южная тайга, как отмечалось, отличается оптимальностью температурно-влажностного режима и, скорее всего, специфические для этой подзоны виды представляют собой термофильные мезофилы.

Расселение по равнине анализируемой группы грибов ограничивается совокупным действием климатических и субстратных факторов. Расселение *Ph. hartigii* и *S. spumeus*, развивающихся

соответственно на древесине пихты и осокоря, очевидно, зависит от зонального расселения данных видов древесных. Для остальных видов мы предполагаем климатическую детерминацию наблюдаемого их широтного распределения.

Небольшая группа видов трутовых грибов ограничена в расселении средней тайгой — *Ceriporia purpurea, Oligoporus floriformis, O. placenta, Skeletocutis stellae, Tyromyces fissilis.* По пойменным биотопам некоторые из них проникают в более северные районы. Гидротермические условия среднетаежной подзоны приближаются к таковым южной тайги, и, видимо, в экологическом отношении данная группа видов, как и виды южнотаежного распространения, может быть охарактеризована как термофильные мезофилы.

В соответствии с этим к этой же группе следует отнести и трутовые грибы, ограниченные в своем расселении на равнине средней и южной тайгой — *Gloeophyllum abietinum, Parmastomyces transmytans, Tyromyces chioneus, Polyporus brumalis, Ganoderma carnosum, Oligoporus ptychogaster.* Климатическая детерминация их зонального распространения практически не вызывает сомнений.

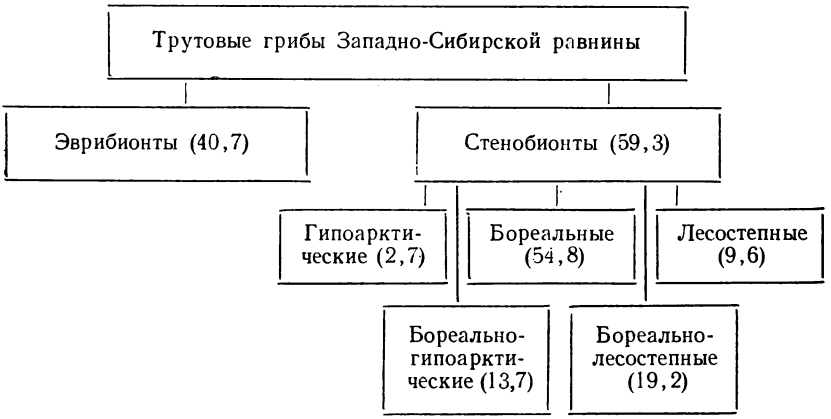
К термофильным мезофилам мы относим и группу видов, ограниченных подтайгой и южной тайгой — *Oxyporus ravidus, Junghunnia pseudozilingiana, J. collabens, Skeletocutis tschulymica.* Последний из них способен по интразональным биотопам проникать далеко на север (см. рис. 5).

Довольно обширна группа стенобионтов термоизбыточных районов равнины (подтайги, лесостепи) — *Aurantioporus alborubescens, Ceriporiopsis gilvescens, Phellinus conchatus, Ph. linteus, Polyporus badius, P. tuberaster,*— классифицируемые нами как лесостепные виды. В экологическом отношении это, скорее всего, термофильные ксеротолеранты. Один из них — *Ph. linteus* — пантропический вид, северная граница ареала которого приходится на юг Западной Сибири (Бондарцева, Пармасто, 1986).

Среди трутовых грибов нет видов, специфичных для лесотундры и северной тайги. Только один вид — *D. scutellata* — характерен для гипоарктического пояса (лесотундра — северная тайга). Он развивается на древесине ольхи кустарниковой и в своем распространении ограничен районами ее расселения. По всей видимости, его можно рассматривать как гипоарктический, мезофильно-психротолерантный вид.

Наряду с эври- и стенобионтными видами существует серия видов промежуточной валентности. Одни из них широко представлены во всех природно-климатических зонах юга равнины, но не проникают (по зональным биотопам) в ее северную часть. Это такие виды, как *Antrodia albida, Oligoporus sericeomollis, Oxyporus corticola, Polyporus a. cularius, P. ciliatus, P. squamosus, Tyromyces kmetii, Junghuhnia nitida.* Их следует рассмат-

Схема 4



ривать как бореально-лесостепные термофильно-ксеротолерантные виды, расселение которых на север равнины (это можно утверждать однозначно) ограничивается климатическими факторами, так как виды древесных, с которыми они связаны, проникают на север значительно дальше. К бореально-лесостепным видам принадлежат, скорее всего, и *Ceriporiopsis pannocincta, Datronia stereoides, Trametes gibbosa, Piptoporus pseudobetulinus, Polyporus melanopus, Ganoderma applanatum*, встречающиеся от лесостепи до средней тайги включительно.

Вторая группа видов, переходных по своей экологической валентности между эври- и стенобионтами, по своему зонально-географическому распределению на равнине отнесена нами к бореально-гипоарктическим. Они — *Fomitopsis officinalis, Leptoporus mollis, Oligoporus caesius, Pycnoporus cinnabarinus, Trichaptum laricinum, Phellinus chrysoloma* — широко представлены во всех подзонах севера равнины, а на юге ограничены подзоной южной тайги. В экологическом отношении названные виды, вероятно, психротолерантные мезофилы.

Общая картина распределения трутовых грибов (%) западносибирской микобиоты по группам экологической толерантности отражена на схеме 4.

3.2. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ ВАЛЕНТНОСТЬ И ТИП ГИФАЛЬНОЙ СИСТЕМЫ ТРУТОВЫХ ГРИБОВ

Понятие «гифальная система» впервые было предложено Корнером; оно предполагает существование разных типов гиф: скелетные, связывающие, генеративные. Комбинации гиф различного типа дают разные виды гифальных систем — мономитическую (представлены только генеративные гифы), димитиче-

скую (генеративные гифы в сочетании со скелетными или связывающими), тримитическую, где одновременно представлены все типы гиф. Тип гифальной системы — один из важных таксономических признаков, лежащих в основе современных классификаций трутовых грибов (Бондарцева, 1961).

По мнению М. А. Бондарцевой (1961, 1963, 1974), гифальная система является элементом приспособительной эволюции грибов. Она пишет: «...тот факт, что консистенция плодовых тел, а следовательно, их анатомическая структура увязываются с образом жизни вида, подтверждает положение, что гифальная система является элементом приспособительной эволюции» (Бондарцева, 1974, с. 35). Плодовые тела с мономитической системой относятся к числу резупинантных, однолетних с гигрофильными, реже мезофильными свойствами. Такие виды преобладают в зоне умеренного климата. Базидиомы с димитической гифальной системой, как правило, многолетние, часто деревянистой консистенции. Форма их разнообразна, но редко резупинантная, в основном это мезофильные виды. Тримитическая система характерна для многолетних плодовых тел большинства ксерофильных грибов (Бондарцева, 1963, 1974). М. А. Бондарцева считает, что мономитическая и димитическая со связующими гифами системы инадаптивны, а адаптивными являются димитическая со скелетными гифами и тримитическая гифальные системы. Принимая точку зрения М. А. Бондарцевой, можно сделать вывод, что тип гифальной системы определяет, в известной мере, адаптивный потенциал вида, а соответственно и его эколого-географическое распределение, экологическую валентность.

В составе трутовых грибов Западно-Сибирской равнины представлены виды всех трех типов гифальных систем. Приведем соотношение видов разных гифальных систем в различных районах Западно-Сибирской равнины, где (здесь и далее) *m* — мономитический, *d* — димитический, *t* — тримитический типы гифальной системы, %:

Природная зона	Общее число видов	*m*	*d*	*t*
Лесотундра	50	24,0	44,0	32,0
Южная тайга	110	33,6	40,9	25,5
Лесостепь	53	26,4	45,3	28,3
Западно-Сибирская равнина в целом	123	35,8	41,4	22,8

Большинство из них характеризуется димитической гифальной системой. Виды с мономитической системой составляют 35,8, а с тримитической — 22,8 %. В этом отношении флора трутовых грибов Западной Сибири существенно не отличается, скажем, от флоры Фенноскандии, где мономитические и димитические виды составляют 41—42 %, а тримитические — около 17 % (рассчитано по материалам L. Ryvarden, 1976, 1978).

В зональных микобиотах соотношение видов с разными гифальными системами различно. В южнотаежной подзоне, как мы наглядно убедились, представленность видов всех трех типов почти не отличается от таковой для всей равнины в целом. В условиях полярной границы леса доля мономитических видов снижается, но и здесь они составляют значительную часть трутовых грибов — 24,0 %. В то же время возрастает удельный вес тримитических видов, они составляют третью часть всех трутовиков лесотундры. В условиях южной границы леса (в сравнении с южной тайгой) снижается роль мономитических видов. Доля тримитических остается практически неизменной.

Рассмотренные данные свидетельствуют, что в любых условиях — от оптимальных до крайне пессимальных — среди трутовых грибов представлены виды всех типов гифальных систем, но в районах северной и южной границ лесной растительности в составе микобиоты относительно возрастает число видов с ди- и тримитической гифальной системой. Это согласуется с мнением М. А. Бондарцевой, Л. Г. Свищ (1988), отмечавших, что до границ распространения пород-хозяев как на севере, так и на юге доходят виды с более совершенным типом гифальной системы.

Большая часть ди- и тримитических видов трутовых грибов западносибирской микобиоты относится к группе эврибионтов, а виды с мономитической системой — чаще стенобионты. Приведем распределение видов с разным типом гифальной системы по группам экологической валентности, %:

Тип гифальной системы	Общее число видов	Эврибионты	Стенобионты	Виды промежуточной экологической валентности
Мономитическая	37	27,0	56,8	16,2
Димитическая	46	52,2	26,1	21,7
Тримитическая	25	56,0	20,0	24,0

Аналогичная тенденция выявляется и при анализе распределения видов по группам экологической валентности в пределах отдельных родов, отличающихся типом гифальной системы (табл. 7). Как можно видеть, в составе тримитических родов — *Fomitopsis, Gloeophyllum, Trametes* — преобладают эврибионтные виды. Наоборот, в мономитических родах — *Ceriporia, Ceriporiopsis, Oligoporus, Oxyporus, Tyromyces* — эврибионтные виды либо отсутствуют, либо составляют меньшинство. Исключение — мономитический род *Inonotus*, все виды которого эврибионтны.

У димитических родов ситуация противоречивая. С одной стороны, среди видов родов *Antrodia, Trichaptum, Phellinus* пре-

Таблица 7

Количество эврибионтных видов в составе крупных родов (три и более вида) трутовых грибов с разных типом гифальной системы

Род	Тип гифальной системы	Количество видов	
		всего в роде	эврибионтных
Antrodia	*d*	5	3/60,0
Ceriporia	*m*	3	—
Ceriporiopsis	*m*	3	1/33,3
Datronia	*d*	3	1/33,3
Fomitopsis	*t*	4	3/75,0
Gloeophyllum	*t*	4	3/75,0
Oligoporus	*m*	12	2/16,7
Oxyporus	*m*	4	—
Skeletocutis	*d*	5	1/20,0
Trametes	*t*	9	5/55,6
Trichaptum	*d*	4	3/75,0
Tyromyces	*m*	4	—
Inonotus	*m*	3	3/100,0
Phellinus	*d*	13	9/69,2
Jungnuhnia	*d*	4	—
Polyporus	*d*	8	1/12,5

Примечание. В числителе — шт., знаменателе — %.

Таблица 8

Тип гифальной системы и трофическая пластичность трутовых грибов

Тип гифальной системы	Древесина хвойных		Древесина лиственных		Эвритрофы первого порядка
	стенотрофы	эвритрофы второго порядка	стенотрофы	эвритрофы второго порядка	
m	9/20,5	10/22,7	6/13,6	8/18,2	11/25,0
d	4/7,5	11/20,8	10/18,9	13/24,5	15/28,3
t	—	3/11,5	1/3,8	10/38,5	12/46,2

Примечание. В числителе — число видов, шт., знаменателе — %.

обладают эврибионтные, с другой — виды димитических родов *Datronia*, *Skeletocutis*, *Polyporus* в большинстве своем обнаруживают ту или иную степень стенобионтности. Среди видов *Junghuhnia* эврибионтов вообще нет. Все названные рода (за исключением *Polyporus*) имеют димитическую систему со скелетными гифами, т. е. такой ее тип, который М. А. Бондарцева (1963, 1974) рассматривает как адаптивный.

В целом, как мы считаем, между типом гифальной системы и экологической пластичностью трутовых грибов можно констатировать наличие определенной связи: виды со сложным устройством гифальной системы чаще обнаруживают высокую экологическую пластичность, тогда как мономитические виды большей частью ограничены районами с относительно благоприятными гидротермическими условиями.

Интересно, что у трутовых грибов подобная зависимость наблюдается между типом гифальной системы и их трофической пластичностью. Так, среди мономитических видов стенотрофы составляют 34,1 %, среди димитических — 26,4 %, а тримитических — 3,8 %; единственный представитель — *Trametes foliaceodentata* (табл. 8). Здесь также можно видеть, что грибы с более сложной гифальной системой чаще отличаются и более высокой трофической (одна из форм экологической) пластичностью.

Вместе с тем тип гифальной системы не является необходимым и достаточным условием высокой или низкой экологической пластичности трутовых грибов, т. е. не определяет автоматически эти экологические черты видов. Это можно объяснить следующими причинами. Во-первых, усложнение гифальной системы, возможно, повышает адаптивный потенциал вида, но его реализация достигается не всегда. Во-вторых, нельзя полностью исключить того, что наблюдаемая связь между типом гифальной системы и экологической пластичностью вида обусловлена не собственно морфологией мицелия, а какими-то иными чертами, признаками, лишь коррелятивно связанными с разнообразием гиф. Тем не менее высокая экологическая пластичность большинства ди- и тримитических видов — реальный факт, требующий, однако, своего дальнейшего объяснения.

3.3. СИНЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОПТИМУМЫ И ШИРОТНЫЕ ЦЕНОАРЕАЛЫ

Проведенный выше анализ вскрывает одну, но чрезвычайно важную сторону зонально-географического расселения видов — диапазон условий их существования, определяемый экологической пластичностью. Однако это лишь один из возможных уровней описания широтного распределения видов, не дающий исчер-

пывающей картины. Наиболее точно широтное расселение грибов, их реакцию на комплексный градиент можно оценить, учитывая зонально-географическую динамику численности видов. В особенности это важно для оценки распределения эврибионтных видов. Представленность последних во всех районах равнины может ошибочно рассматриваться как свидетельство отсутствия какой-либо реакции с их стороны на зональные разности среды.

На наш взгляд (Mukhin, 1989), поведение вида в экологическом градиенте достаточно полно описывается с помощью нескольких характеристик. 1. Диапазон условий обитания, характеризующий экологическую толерантность, валентность вида. 2. Ценоареал — «часть ареала, в пределах которой наблюдается массовое произрастание данного вида или вообще повышенная обычность его, заметное участие в образовании... группировок на фоне преимущественно рассеянного произрастания в других частях ареала» (Толмачев, 1974, с. 21). 3. Синэкологический оптимум — набор условий, когда вид достигает максимального развития при наличии конкуренции (Миркин, Розенберг, 1983). Остающиеся за пределами синэкологического оптимума участки ценоареала, очевидно, могут рассматриваться как районы с субоптимальными для вида условиями. Данный комплекс характеристик позволяет описать поведение вида в полном соответствии с известной схемой валентности экологических факторов, предложенной Гесс (Троян, 1988).

Как свидетельствуют данные рис. 6, численность грибов существенно меняется от одной природной зоны к другой и они обнаруживают видоспецифичность в их реакции на широтный градиент. Даже близкородственные виды (виды одного рода) резко различаются в своем зональном расселении. Примером могут служить виды рода *Trichaptum*. *T. laricinum* в его расселении на равнине преимущественно ограничен гипоарктическим ботанико-географическим поясом. На этот район приходятся его синэкологический оптимум и широтный ценоареал. В противоположность ему, *T. fusco-violaceum* максимальное развитие получает в южных частях бореальной зоны — южной тайге и подтайге, а его ценоареал охватывает районы от лесостепи до северной тайги включительно. По характеру широтного расселения *T. abietinum* занимает промежуточное место по отношению к рассмотренным видам. Распределение этого вида в широтном профиле ограничено ареалом ели, а ценоареал приходится на таежную зону. Максимальное свое развитие вид получает в средней тайге. Широтное распределение *T. biforme* напоминает в общих чертах таковое *T. fusco-violaceum*. Его численность мало меняется в большом диапазоне условий — от северотаежных до подтаежных лесов и лишь на юге равнины численность резко возрастает, достигая максимума в лесостепи (см. рис. 6).

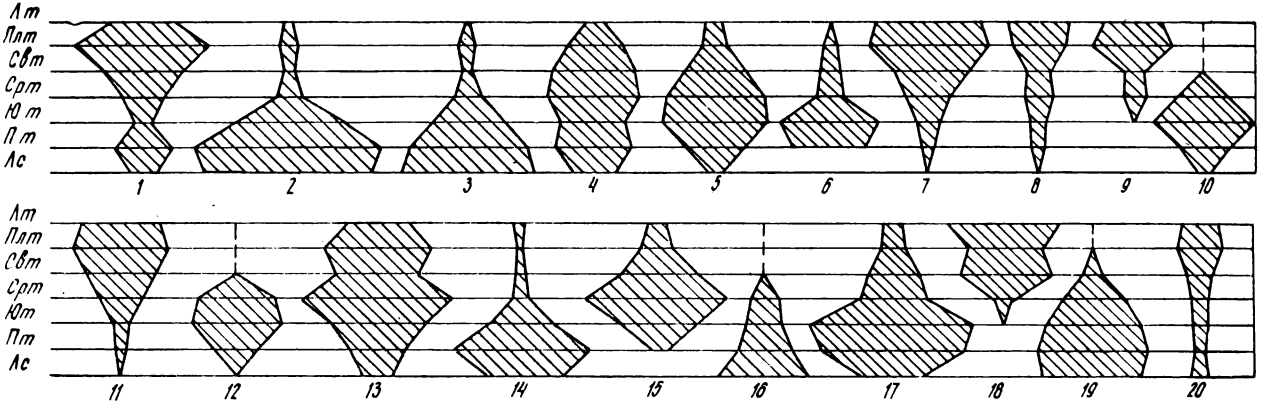


Рис. 6. Широтная динамика численности ксилотрофных базидиомицетов на Западно-Сибирской равнине.

Лт — лесотундра; Плт — предлесотундра; Свт — северная тайга; Срт — средняя тайга; Ют — южная тайга; Пт — подтайга; Лс — лесостепь.

1 — Cerrena unicolor; 2 — Daedaleopsis confragosa; 3 — Exidia glandulosa; 4 — Fomes, fomentarius; 5 — Fomitopsis pinicola; 6 — F. rosea;7 — Gloephyllum sepiarium; 8 — Inonotus obliquus; 9 — Phellinus chrysoloma; 10 — Bjekandera adusta; 11 — Phellinus igniarius; 12 — Ph. tremulae; 13 — Piptoporus betulinus; 14 — Stereum hirsutum; 15 — Trichaptum abietinum; 16 — T. biforme; 17 — T.fusco-violaceum; 18 — T. laricinum; 19 — Trametes versicolor; 20 — Gloeoporus dichrous

Видоспецифичность реакции ксилотрофных базидиомицетов на широтный градиент условий показывает приложимость к ним принципа Глизона-Раменского, утверждающего, что «каждый вид распределен по-своему, в соответствии со своими генетическими, физиологическими и связанными с жизненным циклом характеристиками, и по-своему относится как к физическим факторам среды, так и к другим видам» (Уиттекер, 1980, с. 125). Как мы считаем, градиентный анализ является достаточно эффективным средством оценки эколого-географического хиатуса между видами и может рассматриваться в качестве одного из методов современной систематики грибов (Mukhin, 1989). Его возможности хорошо иллюстрируются на примере симпатрической группы рассмотренных ранее видов *Trichaptum abietinum*, *T. fusco-violaceum*, *T. laricinum*, образующих так называемый «*Polyporus abietinus*» комплекс (Burnett, 1983). Как уже говорилось, для каждого из этих видов характерна особая реакция на широтный градиент, и это может служить дополнительным доказательством их видовой индивидуальности, ранее установленной с помощью биологического критерия вида (Macrae, 1967; Magasi, 1976).

Несмотря на видоспецифичность реакции ксилотрофных базидиомицетов на широтный градиент, можно выделить несколько их экогеографических групп. Они включают виды, сходным образом реагирующие на широтные разности среды, ценоареалы и экологические оптимумы которых приходятся на одни и те же близкие по природным условиям зоны. Разумеется, выделение экогеографических групп сопряжено с известным огрублением особенностей зонально-географического расселения видов. Однако данная операция дает возможность выявить некоторые общие и существенные аспекты экологии изучаемых организмов. Прежде всего, в результате этого удается сгруппировать виды по их отношению к ведущим факторам среды, которые, как уже отмечалось, зонально специфичны.

Для ряда видов — *Phellinus igniarius*, *Ph. chrysoloma*, *Inonotus obliquus*, *Cerrena unicolor*, *Trichaptum laricinum*, *Gloeophyllum sepiarium* — общим является возрастание численности к северу от южной тайги. Максимальная их численность, а следовательно, и экологические оптимумы, приходятся на гипоарктический ботанико-географический пояс, включающий районы от типичных тундр до северной тайги (Юрцев, 1964).

По особенностям экологических оптимумов и широтных ценоареалов такие виды, как *I. obliquus*, *T. laricinum*, *Ph. chrysoloma*, *C. unicolor*, мы относим к гипоарктическим, а *Ph. igniarius*, *G. sepiarium* — к бореально-гипоарктическим видам. У первых как ценоареалы, так и экологические оптимумы приходятся на Гипоарктику. У вторых ценоареалы охватывают и более южные районы тайги, но экологические оптимумы наблюдаются в Гипоарктике (см. рис. 6).

Исходя из известных особенностей климата высоких широт, мы считаем возможным рассматривать гипоарктические и бореально-гипоарктические виды как психротолеранты, приспособленные к развитию при остром дефиците терморесурсов. Исчезающе малая численность некоторых из них (*Ph. igniarius*, *I. obliquus*, *C. unicolor*) в подтаежных и лесостепных экосистемах, видимо, свидетельствует об их требовательности к влажности среды. В отношении этого фактора названные виды, скорее всего, относятся к мезофилам. Вывод о мезофильности некоторых из названных видов согласуется с представлениями Э. Х. Пармасто (1955) и М. А. Бондарцевой (1965), относящих виды родов *Inonotus*, *Phellinus* к мезофилам. Поэтому гипоарктические и бореально-гипоарктические виды могут быть охарактеризованы как мезофильные психротолеранты.

G. sepiarium данными авторами рассматривается как ксерофильный вид. По нашим данным, в северных частях равнины *G. sepiarium* предпочитает разреженные древостои надпойменных террас и водоразделов, к тому же часто нарушенные рубками, пожарами. В этих условиях сказывается иссушающее действие ветров. Поэтому типичные для данного вида биотопы — засушливые местообитания и его следует, видимо, относить к ксерофильным психротолерантам. Приведем биотопическое распределение *G. sepiarium* в северной части Западно-Сибирской равнины, экз./га:

Подзона	Надпойменные террасы и водоразделы	Лесные массивы по поймам рек
Лесотундра	11,3±6,0	2,7±1,4
Предлесотундровые редкостойные леса . . .	6,8±2,9	**2,8±0,8**
Северная тайга	7,2±1,4	2,3±1,5

По данным Шопа (Shope, 1931, цит. по: А. С. Бондарцев, 1953), в горах *G. sepiarium* также преимущественно встречается в районах верхней границы леса. Таким образом, закономерности распределения этого вида относительно высотного градиента условий соответствуют таковым его распределения на широтном профиле Западно-Сибирской равнины. В то же время оно, видимо, отличается от широтного распределения данного вида в Восточной Сибири, где, по Э. Пармасто (Parmasto, 1977), он относительно редок в северных районах.

Пики численности *Fomitopsis pinicola*, *F. rosea*, *Phellinus tremulae*, *Trichaptum fusco-violaceum*, *Bjerkandera adusta* приходятся на подзону южной тайги. При этом экологический оптимум *F. pinicola*, *Ph. tremulae* включает еще и среднетаежные районы, а *T. fusco-violaceum* одинаково активен как в юж-

ной тайге, так и в подтаежных лесах (см. рис. 6). Их ценоареалы охватывают не только названные районы, но и иные подзоны тайги, и они классифицируются нами как бореально-южнотаежные виды. Учитывая относительную оптимальность гидротермического режима районов их экологического оптимума, они, скорее всего,— термофильные мезофилы, что согласуется с имеющимися литературными данными (Бондарцев, 1953; Пармасто, 1955; Бондарцева, 1965). В работах данных исследователей однозначно подчеркивается принадлежность *F. pinicola*, *F. rosea*, *F. adusta*, а также видов рода *Phellinus* к мезофилам.

Близко к этой группе видов стоит и *Trichaptum abietinum*, у которого, как говорилось, экологический оптимум приходится на среднюю тайгу. Мы не находим оснований для отнесения этого вида к ксерофилам, как это делают Э. Х. Пармасто (1955) и М. А. Бондарцева (1965). Зональное расселение *T. abietinum* на Западно-Сибирской равнине указывает на его принадлежность к мезофилам, а в зонально-географическом отношении — это бореально-среднетаежный вид.

Несомненно, ксеротолерантный характер обнаруживают *Exidia glandulosa, Trichaptum biforme, Stereum hirsutum, Daedaleopsis confragosa*, экологические оптимумы которых приурочены к районам относительного избытка терморесурсов и дефицита влаги. Ценоареалы данных видов охватывают и южную тайгу (см. рис. 6), и поэтому мы их рассматриваем как бореально-лесостепные. Падение их численности в северных районах, несомненно, указывает на термофильный характер этих видов. Скорее всего, бореально-лесостепные виды являются термофильными ксеротолерантами.

Широтная динамика численности *Fomes fomentarius* отличается от таковой других ксилотрофных базидиомицетов. Экологический оптимум у него предельно широкий — вся бореальная зона, а широтный ценоареал включает все природно-климатические зоны равнины, за исключением лесотундровой (см. рис. 6). Особенности зонального распределения этого вида свидетельствуют о его крайне высокой экологической пластичности, и мы относим его к экологически пластичным полизональным видам.

В какой-то мере подобными чертами характеризуется и *Piptoporus betulinus*, которого также отличает обширный ценоареал, охватывающий практически все природные зоны равнины. Однако в сравнении с *F. fomentarius* синэкологический оптимум *P. betulinus* достаточно четко выражен и приходится на среднетаежную зону. Учитывая это и известную асимметричность ценоареала *P. betulinus* в пользу северных районов равнины (см. рис. 6), мы находим целесообразным отнести его к полизональным, экологически пластичным видам с выраженной мезофильностью и психротолерантностью.

3.4. ЗОНАЛЬНОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ И ЭКОЛОГО-ЦЕНОТИЧЕСКИЕ СТРАТЕГИИ АДАПТАЦИЙ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ

На наш взгляд, каждая из выделенных экогеографических групп включает не просто виды сходного зонально-географического распределения, но и виды определенных адаптивных линий, жизненных стратегий.

Под стратегией жизни, эколого-ценотической стратегией понимается «совокупность приспособлений, обеспечивающих виду возможность обитать совместно с другими организмами и занимать определенное положение в соответствующих биогеоценозах» (Работнов, 1975, с. 5). Обзор существующих представлений о типах жизненных стратегий содержится в работе Б. М. Миркина (1985), который предлагает разработанную им синтетическую систему эколого-ценотических стратегий, включающую пять типов стратегий — виоленты, экотопические и фитоценотические патиенты, типичные и ложные эксплеренты. В ряде работ в общем виде рассматриваются и жизненные стратегии грибов. В частности, Л. Л. Великанов и И. И. Сидорова (1983) выделяют пять типов жизненных стратегий грибов: рудералов, конкурентов, стресс-толерантов, патиентов и переживающих видов.

В отношении ксилотрофных базидиомицетов, как мы считаем, можно говорить о всех трех основных типах жизненных стратегий — виолентах, патиентах, эксплерентах,— каждая из которых характерна для видов определенного зонального распространения. Виолентность, патиентность, эксплерентность — существенные признаки видов, и каждый из них может быть соответствующим образом охарактеризован по степени выраженности данных признаков (Работнов, 1983), но мы ставим цель лишь в общем виде обсудить связь между зонально-географическим распределением и эколого-ценотическими стратегиями адаптаций ксилотрофных базидиомицетов.

Районы обитания гипоарктических и бореально-гипоарктических видов являются термодефицитными, а условия среды отличаются крайней пессимальностью, по крайней мере, в Гипоарктике. Роль конкурентных отношений здесь незначительна, и ведущим фактором отбора выступают абиотические условия. Поэтому виды данных экогеографических групп необходимо рассматривать как экотопических патиентов, приспособленных к перенесению жестких климатических условий высоких широт.

Отличительными чертами обменных процессов патиентов являются их умение существовать за счет самых ограниченных ресурсов и «скаредная» экономика (Миркин, 1985). Как можно видеть из материалов (см. рис. 9), для таких бореально-гипоарктических видов, как *Phellinus igniarius, Gloeophyllum sepia-*

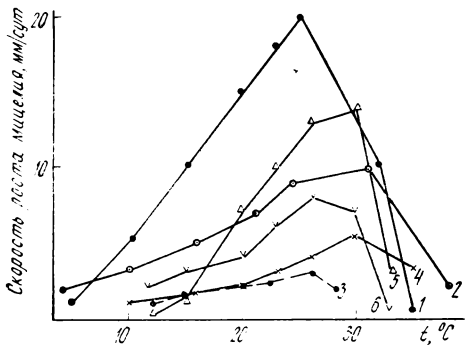


Рис. 7. Температурные кривые роста ксилотрофных базидиомицетов (по материалам В. Ripачек (1967), Т. А. Давыдкиной (1980), Wälchli (1977)).

1 — Stereum hirsutum; 2 — Trametes versicolor; 3 — Phellinus igniarius; 4 — Gloeophyllum sepiarium; 5 — Bjerkandera adusta; 6 — Fomes fomentarius

rium, характерны вяло текущие ростовые процессы. При этом они устойчивы к резким перепадам температур в субоптимальном диапазоне (см. табл. 1). Обе эти черты присущи экотопическим патиентам и могут рассматриваться как приспособительные к условиям Севера. По мнению Ю. И. Чернова (1985), типичным арктическим видам характерен пассивный путь освоения среды, суть которого выражается понятиями «подчинение» и «экономия». Таким организмам, как он отмечает, свойственны замедленный рост, растянутое развитие, общий пониженный метаболизм, способность замедлять или ускорять развитие в зависимости от внешних условий.

Распределение в широтном градиенте гипоарктических и бореально-гипоарктических видов находится в вопиющем противоречии с их температурными требованиями, установленными экспериментально. Например, для *Ph. igniarius*, *G. sepiarium* характерны достаточно высокие температурные оптимумы — 25—30 °С (рис. 7). Исходя из этого, можно было бы ожидать максимального преуспевания данных видов в южных районах равнины, но в природе мы наблюдаем совсем противоположное. Следовательно, аут- и синэкологические оптимумы (гиперобъемы реализованной и фундаментальной ниш) у «северных» видов не совпадают. Это характерно для типичных патиентов — видов, не утративших способности развиваться более успешно при устранении экстремальных условий среды (Работнов, 1983).

В пользу этого свидетельствует и характер ареалов большинства гипоарктических и бореально-гипоарктических видов. Согласно Гильбертсону, Ривардену (Gilbertson, Ryvarden, 1987), М. А. Бондарцевой, Э. Х. Пармасто (1986), *Ph. igniarius, Ph. chrysoloma* — космополитические виды, а *Inonotus obliquus* встречается не только в Северном полушарии, но и в Австралии. К космополитическим видам А. С. Бондарцев (1953) относит и *Cerrena unicolor*. Обширность ареалов данных видов, очевидно, исключает саму возможность их принадлежности к специализированным субарктическим патиентам. Единственный вид,

для которого исключить такую возможность мы пока не можем,— *Trichaptum laricinum*. Его ареал охватывает только северные хвойные леса Америки, Евразии (Parmasto, 1977; Gilbertson, Ryvarden, 1987). Окончательное решение о характере патиентности этого вида станет возможным, лишь когда будут известны его физиологические характеристики.

К иному адаптивному типу, на наш взгляд, относятся бореально-южнотаежные виды. В районах их экологического оптимума ограничивающее действие гидротермических условий минимально и основным условием, определяющим возможность преуспевания здесь вида, выступает его конкурентоспособность. Другими словами, в экосистемах южной тайги мы имеем примат биотических отношений грибов над абиотическими факторами.

Данный тезис, утверждающий высокую интенсивность конкурентных отношений между ксилотрофными грибами в южнотаежных лесах, подтверждается, как мы считаем, наблюдаемым зональным распределением гипоарктических, бореально-гипоарктических и бореально-лесостепных видов. Ни с климатическими, ни с субстратными факторами нельзя связать резкое снижение численности этих видов, происходящее в данной подзоне. Она отличается оптимальностью гидротермических условий, максимальным разнообразием древесных субстратов и именно здесь численность видов названных групп резко снижается. Наиболее вероятным объяснением этого явления может быть лишь конкурентное ограничение северных и южных видов со стороны бореально-южнотаежных.

Постулируемая высокая интенсивность конкуренции в экосистемах южной тайги предполагает и высокую конкурентоспособность видов, синэкологический оптимум которых наблюдается в этих районах. Такой тип эколого-ценотической стратегии известен как виолентность или К-отбор. Последний характерен для насыщенной видами среды обитания (в южной тайге, как будет показано в следующих главах, максимальное видовое разнообразие ксилотрофных базидиомицетов) с достаточно определенным и предсказуемым климатом, когда заметно проявляются эффекты плотности. В таких условиях конкуренция острая, а оптимальной стратегией приспособления будет расходование большого количества энергии на преодоление конкуренции, повышение собственной выживаемости и на продуцирование более конкурентоспособных потомков (Уиттекер, 1980; Пианка, 1981).

Виоленты проявляют свою конкурентную способность лишь в благоприятных для них условиях, и их фактический оптимум может совпадать с потенциальным или быть близким к нему (Работнов, 1983). По его мнению, именно степень сближенности аут- и синэкологических оптимумов может служить критерием различения патиентов, виолентов, эксплерентов. Поэтому вновь

можно обратиться к температурным преферендумам видов рассматриваемой группы. Согласно экспериментальным данным, температурные оптимумы *Fomitopsis pinicola, F. rosea, Bjerkandera adusta* находятся в пределах 25—29 °С. На термофильность указывают и высокие минимальные температуры, необходимые для начала их роста: 8—15 °С (см. главу 2). Данные факты не противоречат наблюдаемому зональному распределению этих видов и можно предполагать близость их аут- и синэкологических оптимумов.

Виолентный характер некоторых бореально-южнотаежных видов находит, как мы считаем, свое подтверждение в имеющихся литературных данных. Доманский (Domanski, 1982) экспериментально показал высокую биологическую активность *B. adusta* как против базидиомицетов (*Stereum hirsutum, Trametes hirsuta, T. versicolor*), так и против грибов других таксономических групп. По его мнению, три важнейшие черты отличают этот гриб: способность к быстрой колонизации древесины, интенсивное размножение, способность подавлять конкурентные макро- и микрогрибы. Первые две особенности характерны для эксплерентов и нельзя исключать, что *B. adusta* представляет этот тип жизненной стратегии, более характерный, на наш взгляд, для условий лесостепных районов.

В лесостепи, где температурный режим приближается к оптимумам большинства грибов, создаются предпосылки для максимальной активизации их обменных процессов. В то же время неустойчивость влажностного режима ведет, и это очень важно отметить, к тому, что интенсивность межвидовой конкуренции в лесостепных районах должна варьировать как в течение летнего периода, так и от одного вегетационного сезона к другому. В таких условиях преимущество получают эксплеренты (Миркин, 1985), представляющие *r*-стратегию в приспособлении. Она характерна для организмов, обитающих в условиях изменчивого, неопределенного и непредсказуемого климата, когда конкуренция ослаблена. В этой ситуации лучшей адаптивной стратегией является максимальный вклад вещества и энергии в размножение, с целью продуцировать как можно больше потомков в самые короткие сроки: *r*-отбор (Пианка, 1981). В сукцессионных рядах многие эксплеренты связаны с первыми стадиями и не играют существенной роли на поздних этапах формирования сообществ, они классифицируются как типичные (Миркин, 1985), или сукцессионные (Работнов, 1975), эксплеренты.

Некоторые из ксилотрофных базидиомицетов, относимых нами к бореально-лесостепным, несомненно, принадлежат к этой группе (например, *S. hirsutum*). Этот вид расселяется спорами и является одним из первых поселенцев (из числа базидиомицетов) на древесных остатках (Carruthers, Rayner, 1979; Runge, 1975; Boddy, Rayner, 1981; Rayner, Todd, 1982; Coates,

Rayner, 1985, 1985a), а также обычным обитателем нарушенных хозяйственной деятельностью местообитаний. В частности, он широко представлен в зеленых насаждениях городов (Юпина, 1987; Gaper, 1985).

Единого мнения о соотношении аут- и синэкологического оптимумов у эксплерентов нет. Т. А. Работнов (1983) считает, что для многих эксплерентов их фактический оптимум, по-видимому, совпадает с потенцальным, а по Миркину (1985), у видов данной адаптивной стратегии эти оптимумы резко различаются и соответственно они имеют несовпадающие гиперобъемы актуальной и фундаментальной ниш. Если взять *F. hirsutum*, то его широтное распределение в общем соответствует известным температурным кривым роста данного вида, а синэкологический оптимум приходится на районы, термический режим которых приближается к температурному оптимуму. Это позволяет, по-видимому, говорить о близости аут- и синэкологических оптимумов у *S. hirsutum*.

Намеченные типы жизненных стратегий ксилотрофных базидиомицетов являются лишь преимущественными направлениями адаптивных процессов грибов в разных широтных частях равнины. Известно, что организмы чаще всего сочетают различные типы стратегий, находя компромисс между разными вариантами отбора, а также меняют тип стратегии в разных частях ареала (Работнов, 1983; Великанов, Сидорова, 1983; Миркин, Розенберг, 1983; Миркин, 1985; Пианка, 1981). Это ведет к возникновению вторичных, по Грайму (Graime, 1979), типов адаптивных стратегий.

Смена эколого-ценотических стратегий в широтном градиенте, очевидно, происходит и у видов рассмотренных выше экогеографических групп ксилотрофных базидиомицетов. На наш взгляд, в экосистемах южной тайги экотопические патиенты являются ценопатиентами (фитоценотическими по геоботанической терминологии). Виоленты и эксплеренты за пределами их экологических оптимумов в той или иной мере проявляют патиентность. Степень выраженности последней будет зависеть от того, насколько условия конкретной среды отличаются от оптимальных для них. И все же у большинства ксилотрофных базидиомицетов, очевидно, существует какая-то одна наиболее предпочтительная для них адаптивная реакция, при которой они достигают максимального преуспевания. Лишь для некоторых видов можно предполагать равноценное значение разных эколого-ценотических стратегий. Примером такого рода видов может служить, как мы считаем, *F. fomentarius*, отличающийся высокой и довольно стабильной численностью в большинстве природных зон равнины. Думается, что столь высокая экологическая пластичность предполагает успешное использование настоящим трутовиком разных адаптивных стратегий в различных частях его широтного ареала.

Конечно, многие наши высказывания о жизненных стратегиях ксилотрофных базидиомицетов всего лишь предположения, так как на практике оценить тип эколого-ценотических стратегий часто затруднительно, может преобладать существенная доля субъективизма (Миркин, 1985). Однако они могут стать основой для понимания общих закономерностей отбора и адаптивных процессов у этой группы организмов. В силу этого разработка теории жизненных стратегий грибов, изучение экобиологических свойств видов различных адаптивных стратегий — перспективное направление исследований в экологии грибов.

ФОРМАЦИОННАЯ СТРУКТУРА МИКОБИОТЫ

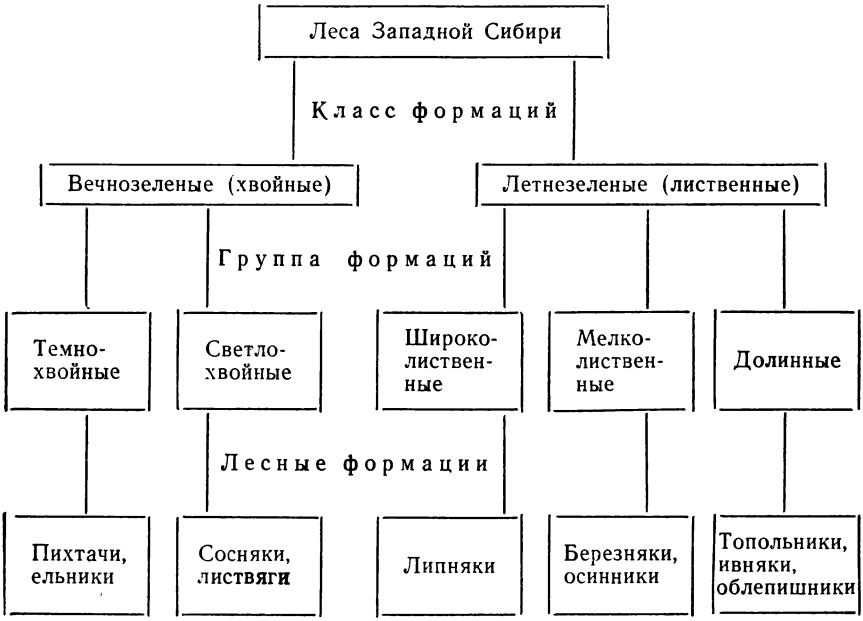
Трофическая, или субстратная, специализация ксилотрофных базидиомицетов приводит к тому, что они своеобразным образом распределяются по лесным формациям — формационную структуру лесов Западной Сибири характеризует схема 5; по материалам Г. В. Крылова (1961) — и каждая из них «получает свой набор грибов, образующих формационные микобиоты,— совокупность грибов, связанных в своем существовании с определенными лесными формациями». Анализ формационных биот ксилотрофных базидиомицетов собственно представляет собой частный случай формационного анализа флоры, который, по мнению А. И. Толмачева (1974, с. 183), «позволяет проследить связи развития ее с развитием различных типов растительности и обусловливающей его совокупностью условий среды, выявить своеобразные пути развития растительного покрова изучаемой территории, а отчасти, и разобраться в генезисе определенных типов растительности. Он позволяет распознать черты относительной древности (или молодости) различных типов растительных формаций, углубить представления о генетической связи различных элементов флоры с определенными, в частности, формационными, т. е. биоценотическими условиями...». Поэтому для решения этого комплекса вопросов, важных для понимания природы западносибирской биоты ксилотрофных базидиомицетов, рассмотрим особенности микобиот отдельных лесных формаций.

4.1. БИОТА КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ХВОЙНЫХ ФОРМАЦИЙ

Биота ксилотрофных базидиомицетов хвойных формаций Западно-Сибирской равнины характеризуется значительным таксономическим богатством: 208 видов, 118 родов, 22 семейства (табл. 9). Значительная часть видов — 106, или 50,9 %,— являются специфичными для данного класса лесных формаций, что придает высокое абсолютное своеобразие их микобиоте; 51,4 % характеристических видов являются субстрат-специфичными, а остальные — эвритрофы второго порядка.

Формационный эндемизм отмечается и на уровне надвидо-

Схема 5



вых таксонов. Только в составе микобиоты хвойных встречаются *Amylocystis, Anomoporia, Dichomitus, Diplomitoporus, Leptoporus, Parmastomyces, Aleurodiscus, Amylocorticium, Athelia, Boidinia, Botryochypochnus, Confertobasidium, Crustoderma, Cytidiella, Fibulomyces, Metulodontia, Piloderma, Resinicium, Asterodon, Onnia, Cystostereum, Crustomyces, Fibricium, Columnocystis, Laurilia, Serpula, Dichostereum, Asterostroma, Scytinostroma, Lentaria, Entoloma, Ditiola, Guepiniopsis, Pseudohydnum, Paxillus* и семейства Clavariaceae, Paxillaceae, Entolomataceae. В большинстве своем это одновидовые таксоны.

Ведущими семействами биоты ксилотрофных базидиомицетов хвойных лесов являются Corticiaceae, Poriaceae, включающие 64,9 % всех видов микобиоты. Многие семейства — Auriscalpiaceae, Schizophyllaceae, Hericiaceae, Clavariaceae, Paxillaceae, Entolomataceae, Ganodermataceae, Pluteaceae — представлены в микобиоте одним видом каждое. В среднем коэффициент видовой насыщенности семейств составляет 9,5, а родовой — 5,4. Видовая насыщенность родов равна 1,8 (см. табл. 9).

Таксономический спектр комплекса характеристических видов более обедненный, но ведущими являются те же семейства; 43,8 % семейств комплекса — одновидовые. Поэтому коэффициент видовой насыщенности семейства здесь составляет все-

Таблица 9

Таксономическая структура биоты ксилотрофных базидиомицетов хвойных лесов Западно-Сибирской равнины

Семейство	Микобиота хвойных лесов в целом	Комплекс специфических видов
Poriaceae	64/30,8	29/27,4
Corticiaceae	71/34,1	41/38,7
Hymenochaetaceae	11/5,3	8/7,5
Steccherinaceae	8/3,8	5/4,7
Stereaceae	5/2,4	3/2,8
Coniophoraceae	6/2,9	1/0,9
Auriscalpiaceae	1/0,5	—
Schizophyllaceae	1/0,5	—
Dichostereaceae	5/2,4	4/3,8
Hericiaceae	1/0,5	—
Clavariaceae	1/0,5	1/0,9
Polyporaceae s. str.	5/2,4	1/0,9
Tricholomataceae	6/2,9	1/0,9
Crepidotaceae	3/1,4	2/1,9
Strophariaceae	4/1,9	—
Paxillaceae	1/0,5	1/0,9
Entolomataceae	1/0,5	1/0,9
Tulasnellaceae	2/1,0	1/0,9
Dacrymycetaceae	4/1,9	2/1,9
Tremellaceae	6/2,9	5/4,7
Ganodermataceae	1/0,5	—
Pluteaceae	1/0,5	—
Число видов, родов, семейств	208; 118; 22	106; 71; 16

Примечание. В числителе — шт., знаменателе — %.

го 6,6. Низкой является и видовая насыщенность рода — 1,5 (см. табл. 9).

Хвойные леса составляют основу растительности таежной зоны и, как считал П. Н. Крылов (1898), собственно их изначально и называли тайгой. Поэтому микобиота хвойных формаций иначе может быть названа таежной, а комплекс специфических видов представляет собой ту часть, которая абсолютно ее отличает от микобиот других типов лесной растительности Евразии. Вместе с тем таежная микобиота неоднородна и в ее составе выделяются биоты ксилотрофных базидиомицетов отдельных хвойных формаций, проявляющих различную степень самобытности.

4.1.1. БИОТА КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ТЕМНОХВОЙНЫХ ФОРМАЦИЙ

Темнохвойные леса отличаются высоким видовым богатством — 178 видов, представляющих 109 родов и 21 семейство. Основу микобиоты составляют виды семейств Poriaceae,

Таблица 10

Таксономическая структура биоты ксилотрофных базидиомицетов темнохвойных лесов Западно-Сибирской равнины

Семейство	Формация			Темнохвойная тайга	Комплекс специфических видов
	Picea obovata	*Abies sibirica*	*Pinus sibirica*		
Poriaceae	52	38	28	58	8
Corticiaceae	42	20	13	50	16
Hymenochaetaceae	9	6	5	11	3
Steccherinaceae	5	5	1	8	3
Stereaceae	5	4	4	5	—
Coniophoraceae	5	5	5	6	1
Auriscalpiaceae	1	1	—	1	—
Schizophyllaceae	1	—	—	1	—
Dichostereaceae	2	3	—	5	3
Hericiaceae	—	1	—	1	—
Clavariaceae	1	—	—	1	1
Polyporaceae s. str.	4	2	2	5	—
Tricholomataceae	1	6	1	6	1
Crepidotaceae	3	1	1	3	2
Strophariaceae	3	2	—	4	—
Paxillaceae	1	1	—	1	1
Entolomataceae	—	1	—	1	1
Tulasnellaceae	1	—	—	1	1
Dacrymycetaceae	1	2	2	3	1
Tremellaceae	5	2	1	6	3
Ganodermataceae	1	—	—	1	—
Число видов, родов, семейств	143; 89; 19	99; 71; 17	63; 42; 11	178; 109 21	45; 37; 14

Corticiaceae, Hymenochaetaceae. Для нее характерна невысокая видовая насыщенность рода (1,6), а также видовая и родовая насыщенность семейств — 8,5 и 5,2 соответственно. Наибольшим видовым богатством отличается микобиота еловых лесов * — 143 вида. Значительное разнообразие ксилотрофов отмечается и для пихтачей — 99 видов. Для кедровых лесов отмечено всего 63 вида ксилотрофных базидиомицетов (табл. 10).

Своеобразие рассматриваемых формационных микобиот выражается не только в их различном таксономическом богатстве, но и в существовании видов, специфических для них. В составе микобиоты ельников таких видов 18 — *Ceriporia excelsa, Diplomitoporus crustulinus, Oxyporus undosus, O. obducens, Boidinia subasperispora, Ceraceomyces sublaevis, Fibulomyces mutabilis, Hyphoderma roseocremeum, Peniophora septen-*

* Здесь и далее: говоря о лесной формации, мы имеем в виду господствующую породу и связанные с ней виды ксилотрофных грибов.

trionalis, Piloderma croceum, Trechispora fastidiosa, Asterodon ferruginosus, Junghuhnia luteoalba, Scytinostroma ochroleucum, Lentaria soluta, Crepidotus pubescens, Tulasnella fusco-violacea, Tremella encephala,— что составляет 12,6% всех видов данной формационной микобиоты. Только в пихтовых лесах отмечены *Anomoporia bombycina, Antrodia heteromorpha, Oxyporus populinus, Aleurodiscus amorphus, Hyphodontia abieticola, Metulodontia nivea, Phanerochaete joseferreirae, Hymenochaete mougeotii, Phellinus hartigii, Crepidotus subabruptus, Asterostroma ochroleucum, Scytinostroma galactinum, Panellus mitis, Entoloma byssisedum, Guepiniopsis chrysocoma, Pseudohydnum gelatinosum.* Биота ксилотрофных базидиомицетов кедровых лесов имеет минимальное абсолютное своеобразие: три специфических вида — *Amylocorticium cebennense, Phanerochaete galactites, Serpula himantioides.*

Вышеперечисленные группы формационно специфичных видов, а также *Amylocystis lapponica, Amylocorticium subincarnatum, Peniophora picea, Phlebia centrifuga, Cystostereum murraii, Crepidotus fulvifibrillosus, Paxillus panuoides, Exidia pithya*, которые, не являясь специфичными для отдельных темнохвойных формаций, в то же время характерны только для темнохвойных лесов, придают высокое абсолютное своеобразие их микобиоте. Фактически каждый четвертый вид (25,3 %) биоты ксилотрофных базидиомицетов этой группы лесных формаций отсутствует в других типах лесной растительности Западно-Сибирской равнины.

Формационный эндемизм большинства названных видов не носит абсолютного характера, так как в разных участках своих ареалов они меняют свои трофические преферендумы и формационные связи. Например, *Diplomitoporus crustulinus* в Скандинавии встречается, как и в нашем случае, на *Picea* (Ryvarden, 1976), а в Северной Америке он отмечен на древесине *Abies, Picea, Tsuga, Betula, Populus* (Gilbertson, Ryvarden, 1986).

Вероятнее всего, здесь мы сталкиваемся с ситуацией, когда в зависимости от конкретных условий вид специфически реализует свою потенциальную экологическую нишу. Реализованная ниша не может быть чем-то случайным, а представляет собой итог приспособления грибов к конкретным физическим и биотическим условиям среды. Поэтому формационно специфичные виды несут, как мы считаем, важную информацию об истории лесов и биоты ксилотрофных грибов анализируемого региона. В частности, в соответствии с развиваемыми нами взглядами субстратная специализация ксилотрофных грибов, определяющая формационную принадлежность видов,— результат длительной сопряженной эволюции грибов и древесных растений. Поэтому эндемичные для темнохвойной тайги виды ксилотрофных базидиомицетов, вероятно, прошли длительный

период коэволюции и составляют «ядро» микобиоты этих лесных формаций.

Значительная часть (36 %) специфических видов микобиоты темнохвойной тайги принадлежит к Corticiaceа. Многие семейства и большая часть родов — одновидовые и коэффициент видовой насыщенности рода составляет 1,2, а семейства — 3,2. Низкой является и родовая насыщенность семейств — 2,6 (см. табл. 10). Шесть родов (16 %) — *Asterodon*, *Metulodontia*, *Crustomyces*, *Pseudohydnum*, *Amylocystis*, *Cystostereum* — являются монотипическими.

Многозначительной чертой комплекса специфических видов является то, что значительная часть родов (48,6 %) не отмечены в других формационных микобиотах. Более того, три семейства — Clavariaceae, Paxillaceae, Entolomataceae — являются формационными эндемиками * темнохвойной тайги. Поэтому для микобиоты темнохвойных формаций мы находим возможным выделить, наряду с видовым формационным эндемизмом, и родовой, семейственный.

Уже само по себе существование обширной группы формационных эндемиков (45 видов) может указывать на относительную древность биоты ксилотрофных базидиомицетов темнохвойных формаций — существование своей специфической флоры в определенных растительных формациях может служить указанием как относительной древности растительности соответствующего типа, так и того комплекса условий внешней среды, которым поддерживается ее развитие (Толмачев, 1974). В пользу относительной древности анализируемой микобиоты может свидетельствовать и отмеченный факт наличия в ее составе монотипных родов. Здесь уместно вспомнить, что, по мнению П. Н. Крылова (1898), значительная доля (по его оценкам, 15 %) монотипических родов во флоре хвойных лесов свидетельствует об их древности. Родовой, семейственный эндемизм также отражает значительную продолжительность развития соответствующей флоры (Толмачев, 1974), поэтому присутствие в составе микобиоты темнохвойных формаций формационно-эндемичных родов, семейств, если и не подтверждает однозначно ее древность, то, по крайней мере, может быть еще одним аргументом в пользу такой точки зрения.

Думается, что даже высокая видовая общность микобиот темнохвойных формаций (более 50 %) в какой-то степени указывает на длительность их существования, так как это может быть результатом отмечаемых Г. В. Крыловым (1961) длительного сосуществования, экологического сходства и географической близости участников пихтовой и кедровой формаций. С этим связано, как можно предположить, и существование

---

* Имеется в виду отсутствие ксилотрофных грибов данного таксона в составе других лесных формаций.

видов, характеристических не для отдельных формаций, а для темнохвойной тайги в целом. Логично полагать, что такие виды отражают как ценогенетическую близость лесных формаций и соответствующих биот ксилотрофных базидиомицетов, так и длительность их совместного развития.

Таким образом, ряд характеристик биоты ксилотрофных базидиомицетов темнохвойных лесов Западно-Сибирской равнины указывают на ее относительную древность. В целом это согласуется с существующими представлениями о возрасте темнохвойных формаций. Установлено (Крылов, 1898; Толмачев, 1943; Крылов, 1961; Растительный покров..., 1985), что они представляют наиболее древнее и устойчивое ядро современных таежных биогеоценозов. Начало формирования пихтовой и еловой формаций относят к олигоцену, а кедровой — к олигоцену-миоцену (Крылов, 1961). Согласно представлениям А. И. Толмачева (1943), темнохвойные леса исходно формировались в горных районах Евразии, а затем горно-таежная растительность спустилась на равнины и, претерпев известные изменения, дала начало зональной тайге, становление которой — основной по своему значению момент в истории преобразований растительного покрова Северного полушария на протяжении от миоцена до наших дней. Сообразно этим представлениям о возрасте и месте формирования темнохвойной тайги можно полагать, что начало формирования микобиоты этих лесов относится ко времени становления первичных горно-таежных комплексов. Собственно, эту идею высказывал ранее К. Е. Мурашкинский (1939), писавший, что формирование флоры горно-таежных трутовиков должно быть связано в отношении места и времени со становлением восточносибирской тайги. Приняв эту точку зрения, мы должны признать, что микобиота темнохвойных формаций представляет собой достаточно древнее образование, начавшее формироваться еще в третичный период. Сообразно этому решается вопрос и о ее возрасте. «Определяющим возраст флоры (могущий определяться вообще только приближенно) является «момент» истории Земли, к которому приурочено формирование основных черт данного флористического комплекса, как сочетания определенных элементов флоры, приобретающего более или менее устойчивый характер, т. е. «момент», когда происходит первичный синтез этих элементов во флору как целое» (Толмачев, 1986, с. 57).

Конечно, изменения горно-таежных лесов в ходе приобретения ими положения зонального типа растительности не могли не сказаться на характере их микобиоты. Скорее всего, проходившие при этом процессы укладываются в схему, предложенную А. И. Толмачевым (1943): «...Если определенный ландшафт расширяет свои границы за счет смежных ландшафтов, «захватываемые» им территории никогда не получат пол-

Таблица 11

Таксономическая структура биоты ксилотрофных базидиомицетов светлохвойных лесов Западно-Сибирской равнины

Семейство	Формация		Светлохвойные леса
	Pinus silvestris	*Larix sibirica*	
Poriaceae	38	18	41
Corticiaceae	48	3	49
Hymenochaetaceae . . .	7	4	7
Steccherinaceae	4	—	4
Stereaceae	1	3	3
Coniophoraceae	5	—	5
Dichostereaceae . . .	1	—	1
Polyporaceae s. str. . .	3	1	3
Tricholomataceae . . .	1	1	2
Pluteaceae	1	—	1
Dacrymycetaceae . . .	1	—	1
Tremellaceae	1	3	3
Tullasnellaceae	—	1	1
Число видов, родов, семейств	111; 64; 12	34; 25; 8	121; 71; 13

ностью ту флору, которая свойственна территориям, давно занятым соответствующим ландшафтом. Флора новых районов его распространения будет формироваться из волны мигрантов, слагающих «костяк» характерных для этого (наступающего) ландшафта ценозов, и пережитков прежней растительности, по своей индивидуальной природе не оказывающихся обреченными на вымирание в изменяющейся обстановке» (с. 14). Исторически в конце третичного периода горно-таежные темнохвойные леса замещали хвойно-широколиственные леса как зональный тип растительности Евразии (Толмачев, 1943).

Сейчас крайне трудно сказать, в какой степени темнохвойные леса унаследовали биоту ксилотрофных базидиомицетов предшествовавшей им растительности. Однако некоторые соображения на этот счет были высказаны нами (см. главу 2), когда рассматривались реликтовые виды западносибирской микобиоты.

4.1.2. БИОТА КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ СВЕТЛОХВОЙНЫХ ФОРМАЦИЙ

Светлохвойные леса, представленные сосновой и лиственничной формациями, характеризуются более низким, чем темнохвойные формации, таксономическим богатством дереворазрушающих грибов — 121 вид, 13 семейств, 71 род (табл. 11). Однако пропорции микобиоты светлохвойной тайги несколько

превышают таковые микобиоты темнохвойных лесов. Коэффициент видовой насыщенности семейств микобиоты светлохвойных лесов составляет 9,3, а рода — 1,7. Коэффициент родовой насыщенности семейств равен 5,5. Как и в случае с микобиотой темнохвойной тайги, основу микобиоты светлохвойных лесов составляют виды семейств Poriaceae, Corticiaceae, Hymenochaetaceae, включающие 80 % видов (см. табл. 11).

Различаются микобиоты названных формаций и по уровню абсолютной специфичности. Если для сосняков выделяется 17 специфичных видов — *Ceriporiopsis purpurea, Hapalopilus salmonicolor, Oxyporus johnstonii, Phaeolus schweinitzii, Amylocorticium sulphureum, Athelia acrospora, A. bombacina, Botryobasidium angustisporum, Ceraceomyces albostramineus, Cytidiella melzerii, Hyphoderma argillaceum, Hyphodontia alutacea, Hypochnicium punctulatum, Leptosporomyces roseus, Sistotremastrum suecicum, Trechispora farinacea, Ditiola radicata* (15,3 % всех видов микобиоты), то для лиственничников таковых не отмечено. Большая часть (70 %) специфических для сосняков видов относится к Corticiaceae.

Как нам представляется, объединение биот ксилотрофных базидиомицетов сосновой и лиственничной формаций в одну группу не оправдано. Каждая из них обладает высокой индивидуальностью и малой схожестью в отношении друг к другу. Уровень видовой общности данных микобиот составляет всего 33 %. Вероятно, это связано с известными различиями во времени и месте формирования светлохвойных формаций, а также с экологическими особенностями лесообразующих пород.

Согласно существующим представлениям (Дылис, 1961), история современных лиственниц уходит в глубь третичной эпохи. По его мнению, в период плиоцен-плейстоцен — начало голоцена Северо-Восточная Азия явилась ареной, на которой в роде *Larix* развернулся широкий и разветвленный видообразовательный процесс, не завершившийся и в наши дни. Как особая лесная формация, лиственничники начинают формироваться в плиоцене и плейстоцене, а особое развитие они получают в плейстоцене (Толмачев, 1943; Дылис, 1947, 1961) и в раннем голоцене, когда лиственница оказалась в числе первых древесных пород, начавших заселять освободившиеся от льда и вод пространства, в частности, в Приобье (Горчаковский, 1947). В связи с этим можно предположить, что микобиота лиственничников представляет собой комплекс психротолерантных видов, сложившийся преимущественно в климатических условиях плейстоцена. Соответственно этому можно определить и ее формационный возраст — плейстоценовый.

В голоцене началось сокращение лиственничников, среди причин которого называется и вытеснение лиственницы сосной (Горчаковский, 1947; Дылис, 1947). И в наше время в равнинной части Западной Сибири уже на широте Сибирских увалов

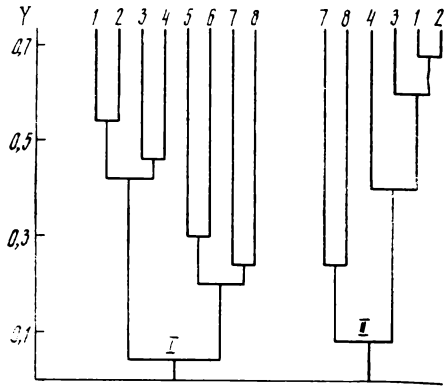


Рис. 8. Сходство видового состава формационных микобиот в редкостойных предлесотундровых лесах (*I*) и в северотаежных лесах долины р. Ляпин (*II*).

Микобиоты: *1* — сосняков; *2* — кедрачей; *3* — ельников; *4* — лиственничников; *5* — ивняков; *6* — ольшатников; *7* — березняков; *8* — осинников.
V — коэффициент видового сходства Серенсена-Чекановского. Здесь и далее: кластерный анализ выполнен по методу присоединения среднего (Песенко, 1962)

сосна вытесняет лиственницу и становится доминирующей породой (Растительный покров..., 1985).

Ценоареалы сосны и лиственницы перекрываются только в северных районах, где выделяется два зональных варианта северотаежных сосняков: северный, представленный сосновыми лесами с большим участием лиственницы, и южный — с единичной примесью лиственницы (Растительный покров..., 1985). Но и в этих условиях, несмотря на существование смешанных древостоев, микобиота сосняков обнаруживает наибольшее сходство не с микобиотой лиственничников, а кедрачей, т. е. с формацией, образуемой филогенетически близкой породой — *Pinus sibirica* (рис. 8). Другими словами, и в районах совместного произрастания сосны и лиственницы не наблюдается усиления интегративных процессов их микобиот. Известный уровень видовой общности микобиот сосняков и лиственничников обусловлен наличием в их составе таких видов, как *Antrodia serialis, A. xantha, Antrodiella semisupina, Dichomitus squalens, Fomitopsis cajanderi, F. pinicola, Gloeophyllum sepiarium, G. odoratum, G. protractum, Gloeoporus taxicola, Leptoporus mollis, Oligoporus caesius, Phellinus chrysoloma, Ph. nigrolimitatus, Ph. pini, Trichaptum abietinum, T. laricinum, T. fusco-violaceum, Stereum sanguinolentum, Phanerochaete sanguinea, Tubulicrinis calothrix, Hymenochaete tabacina, Laurilla sulcata, Lentinus lepideus, Exidia saccharina,* которые в своем существовании связаны с широким кругом лесных формаций.

Как отмечали П. Л. Горчаковский (1947), Н. В. Дылис (1947), в таежной зоне Западной Сибири идет и процесс вытеснения лиственницы темнохвойными породами. Наибольшее сходство микобиот лиственничников и темнохвойных формаций наблюдается в лесотундре, где последние представлены гипоарктическими еловыми редколесьями. В более южных районах равнины видовая общность биот ксилотрофных базидиомицетов ельников и лиственничников снижается, достигая своего

минимума в подзоне южной тайги Западно-Сибирской равнины, что можно видеть наглядно:

Микобиота	Район: лесотундра	северная тайга	средняя тайга	южная тайга	лесостепь
Ельники × кедрачи . . .	—	0,53	0,51	0,43	—
Ельники × сосняки . . .	—	0,38	0,54	0,55	0,52
Ельники × лиственничники	0,57	0,35	0,20	0,07	—

В средне- и южнотаежных подзонах, где лиственница встречается лишь отдельными массивами или в качестве примеси к другим породам, тем не менее не происходит каких-либо крупных изменений в структуре и таксономическом богатстве ее микобиоты. И это несмотря на то, что она взаимодействует со многими формационными микобиотами, существенно превосходящими ее по уровню разнообразия и сложности структуры, т. е. она не конвергирует с ними, а сохраняет присущие ей особенности — крайне низкое таксономическое богатство и упрощенную структуру.

В отличие от лиственничной формации сосняки — один из древних типов хвойных лесов, начавших формироваться еще в эоцене-миоцене в западных районах Евразии — Средней и Южной России, Северном Казахстане (Толмачев, 1943; Крылов, 1961). По мнению А. И. Толмачева, развитие сосновых лесов, возможно, проходило вне тесной зависимости от процесса становления зональной темнохвойной тайги, а их вхождение в состав таежной зоны как одного из частных типов растительности представляет собой явление вторичное.

Можно предположить, что при этом сосняки восприняли во многом биоту ксилотрофных базидиомицетов темнохвойной тайги, более адаптированную к условиям таежной зоны и более развитую в смысле ее таксономического богатства. Мыслим и обратный переход части видов микобиоты сосняков в состав грибов темнохвойных формаций. Следствием этих процессов может быть наблюдаемый высокий уровень видового сходства микобиот сосняков и ельников, общими для которых являются 83 вида. При этом высокая степень интегрированности рассматриваемых микобиот фиксируется, как уже отмечалось, в большинстве районов совместного произрастания сосны и ели. Существенной чертой ельников и сосняков является и наличие видов, общих для них — *Oligoporus leucomalellus, O. placentus, Skeletocutis subincarnata, Bothryochipochnus isabellinus, Botryobasidium subcoronatum, Crustoderma dryinum, Hyphodontia hastata, Peniophora pini, Resinicium bicolor, Trechispora vaga, Onnia leporina, Junghuhnia collabens, Dichostereum granulosum.* Такие виды, как мы отмечали, скорее всего, отражают ценогенетическую близость лесных формаций и их микобиот.

4.2. БИОТА КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ЛИСТВЕННЫХ ФОРМАЦИЙ

По видовому богатству ксилотрофных базидиомицетов микобиота лиственных лесов превосходит таковую хвойных формаций — 239 видов против 208. Вместе с тем она отличается несколько более обедненным составом семейств, среди которых наиболее крупными являются Corticiaceae, Poriaceae. Третьим по значению выступает Polyporaceae s. str. (табл. 12). В таежной микобиоте такую позицию занимает Hymenochaetaceae. Одновидовых семейств четыре — Auriscalpiaceae, Schizophyllaceae, Dichostereaceae, Tulasnellaceae,— или 20 % от их общего числа. В среднем видовая насыщенность семейств составляет 11,9, т. е. превосходит аналогичный показатель для таежной микобиоты. Более высокой является и видовая насыщенность родов (2,1), а родовая насыщенность семейств находится на одном уровне с таковой таежной микобиоты — 5,7.

Биота ксилотрофных базидиомицетов лиственных лесов характеризуется высоким абсолютным своеобразием — 137 видов грибов, или 56,9 %, в своем существовании связаны только с данным классом лесных формаций. Многие рода — *Aurantioporus, Ceriporiopsis, Cerrena, Daedaleopsis, Datronia, Piptoporus, Pycnoporus, Spongipellis, Inonotus, Auriculariopsis, Cytidia, Intextomyces, Laeticorticium, Laxitextum, Merulius, Byssomerulius, Plicatura, Plicaturopsis, Radulomyces, Scopuloides, Vuilleminia, Schizopora, Punctularia, Xylobolus Climacodon, Donkia, Creolopus, Phyllotopsis, Resupinatus, Pleurotellus, Flammulaster, Phaeomarasmius, Craterocolla, Eichleriella, Tectella* также являются эндемиками лиственных формаций. Из семейств к таковым можно отнести лишь «Hydnaceae».

Несмотря на высокий уровень формационного эндемизма, биоты ксилотрофных базидиомицетов хвойных и лиственных лесов обнаруживают достаточно высокую видовую общность. Интеграция микобиот хвойных и лиственных формаций, оцениваемая по их видовой общности, закономерным образом меняется в зависимости от условий. Свое максимальное выражение она получает в подзоне южной тайги. По мере же продвижения на север и юг от этой зоны видовая общность микобиот снижается и минимальные ее значения отмечаются в районах полярной и южной границ леса (табл. 13).

Такая же тенденция просматривается и на примере микобиот двух широко распространенных формаций — еловой и березовой (см. табл. 13). Это свидетельствует, как мы считаем, о том, что процессы интеграции биот хвойных и лиственных формаций определяются не только особенностями формационной структуры лесного покрова в разных частях равнины, но и собственно климатическими условиями соответствующих территорий. Чем они благоприятнее, тем большее развитие получают про-

Таблица 12

Таксономическая структура биоты ксилотрофных базидиомицетов лиственных лесов Западно-Сибирской равнины

Семейство	Микобиота лиственных лесов	Комплекс специфических видов
Poriaceae	63/26,4	28/20,4
Corticiaceae	74/30,9	43/31,4
Hymenochaetaceae	13/5,4	10/7,3
Steccherinaceae	7/2,9	4/2,9
Stereaceae	7/2,9	5/3,6
Coniophoraceae	5/2,1	—
Auriscalpiaceae	1/0,4	—
Schizophyllaceae	1/0,4	—
Dichostereaceae	1/0,4	—
Hericiaceae	2/0,8	1/0,7
Polyporaceae s. str.	20/8,4	17/12,4
Tricholomataceae	10/4,2	5/3,6
Crepidotaceae	5/2,1	4/2,9
Strophariaceae	11/4,6	7/5,1
Tulasnellaceae	1/0,4	—
Dacrymycetaceae	2/0,8	—
Tremellaceae	8/3,3	7/5,1
Ganodermataceae	2/0,8	1/0,7
«Hydnaceae»	2/0,8	2/1,5
Pluteaceae	4/1,7	3/2,2
Число видов, родов, семейств	239; 114; 20	137; 64; 17

Примечание. В числителе — шт., знаменателе — %.

Таблица 13

Видовая общность биот ксилотрофных базидиомицетов хвойных и лиственных формаций в разных зонах Западно-Сибирской равнины

Природная зона	Хвойные и лиственные формации	Еловая и березовая формации
Лесотундра	9/0,14	7/0,14
Северная тайга	20/0,21	10/0,15
Средняя тайга	32/0,25	17/0,19
Южная тайга	62/0,39	26/0,26
Подтайга	20/0,22	8/0,13
Лесостепь	11/0,15	—

Примечание. В числителе — число общих видов, знаменателе — коэффициент видовой общности (Y — здесь и далее).

цессы интеграции микобиот, и наоборот. В результате в районах с экстремальными для лесной растительности условиями биота ксилотрофных базидиомицетов как бы распадается на две слабосвязанные между собой части, приуроченные к определенным классам лесных формаций.

4.2.1. БИОТА КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ОСИНОВОЙ И БЕРЕЗОВОЙ ФОРМАЦИЙ

Микобиота березово-осиновых лесов насчитывает 210 видов ксилотрофных базидиомицетов и по их видовому богатству превосходит любую другую группу лесных формаций. Пропорции микобиоты 1 : 5; 7 : 11,1, а видовая насыщенность рода равна 1,9. Большая часть видов микобиоты относится к Poriaceae, Corticiaceae, Polyporaceae s. str., возглавляющих список ее ведущих семейств (табл. 14).

Большая группа видов является формационными эндемиками березово-осиновых лесов. Часть из них — *Aurantioporus alborubescens, Ceriporiopsis gilvescens, Trametes foliaceo-dentata. Gloeocystidiellum convolvens, Phellinus tremulae, Junghuhnia pseudozilingiana, Steccherinum subcrinale, Lentinus cyathyformis, L. suavissimus, Pluteus hiatulus* — характерна только для осиновых лесов. Еще более обширная группа специфических видов присутствует в составе микобиоты березняков — *Oligoporus floriformis, Piptoporus betulinus, Tyromyces fissilis, Hyphoderma litschaueri, H. puberum, Hyphodontia subalutacea, Hypochnicium eichleri, Peniophora laurentii, Plicaturopsis crispa, Inonotus obliquus, Phellinus nigricans, Xylobolus subpileatus, Donkia pulcherrima, Phyllotopsis nidulans, Polyporus badius, P. tuberaster, Resupinatus trichotis, Pholiota flammuloides, Pluteus curtisii, P. pellitus.* Они составляют 11,8 % видов данной формационной микобиоты.

Несмотря на высокий уровень своеобразия, биоты ксилотрофных базидиомицетов осиновой и березовой формаций обнаруживают высокое видовое сходство — 0,66. Такие виды, как *Oxyporus ravidus, Punctularia strigoso-zonata, Climacodon septentrionalis, Creolopus cirrhatus, Lentinus martianoffianus, L. strigosus, Pleurotus calyptratus, P. cornucopiae, P. dryinus,* встречающиеся как в осинниках, так и в березняках, и отсутствующие среди грибов других лесных формаций, указывают на длительное сосуществование микобиот этой группы лесов.

Интегрированность биот ксилотрофных базидиомицетов березовой и осиновой формаций подвержена зональным вариациям. Тенденция здесь та же, что и в рассмотренном случае хвойных формаций — максимальная интеграция отмечается в южной тайге, а к северу и к югу от нее она последовательно снижается (рис. 9).

Таблица 14

Таксономическая структура биоты ксилотрофных базидиомицетов осиново-берёзовых лесов Западно-Сибирской равнины

Семейство	Формация		Мелколиственные леса	Комплекс специфических видов мелколиственных лесов
	Populus tremulae	*Betula pubescens*		
Poriaceae	48	44	59	7
Corticiaceae	33	49	59	7
Hymenochaetaceae	8	7	11	3
Steccherinaceae	7	4	7	2
Stereaceae	4	4	5	2
Coniophoraceae	3	3	5	—
Auriscalpiaceae	1	1	1	—
Schizophyllaceae	1	1	1	—
«Hydnaceae»	1	2	2	2
Dichostereaceae	1	1	1	—
Hericiaceae	1	2	2	1
Polyporaceae s. str.	16	17	19	11
Tricholomataceae	5	8	9	1
Crepidotaceae	3	3	4	—
Strophariaceae	6	11	11	1
Pluteaceae	2	3	4	3
Tulasnellaceae	—	1	1	—
Tremellaceae	4	6	7	—
Ganodermataceae	1	2	2	—
Число видов, родов, семейств	145; 82; 18	169; 92; 19	210; 110; 19	40; 29; 11

Таблица 15

Изменения биоты ксилотрофных базидиомицетов мелколиственных формаций при вхождении березы и осины в состав хвойных формаций

Природная зона	Коренные и производные мелколиств. леса			Хвойные леса			*Y*
	род	вид	семейство	вид	род	семейство	
Лесостепь	39 26	30 22	12 9	56 27	43 27	13 11	0,61 0,53
Подтайга	48 38	37 30	12 10	57 51	41 36	13 13	0,70 0,56
Южная тайга	53 43	44 33	11 11	65 69	48 50	14 16	0,71 0,64

Примечание. В числителе — данные для микобиоты березняков, в знаменателе — для осинников.

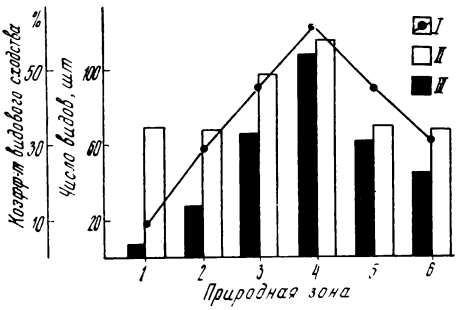


Рис. 9. Видовое богатство и сходство (*I*) биот ксилотрофных базидиомицетов березовой (*II*) и осиновой (*III*) формаций в разных частях их широтных ареалов. *1* — лесотундра; *2* — северная тайга; *3* — средняя тайга; *4* — южная тайга; *5* — подтайга; *6* — лесостепь

Во всех районах Западно-Сибирской равнины береза и осина входят в состав разнообразных лесных формаций, в частности, хвойных. Вхождение мелколиственных пород в хвойные формации не ведет к деградации их биоты ксилотрофных базидиомицетов, а наоборот, сопровождается преобразованиями, ведущими к росту ее таксономического разнообразия. Как следствие, состав ксилотрофных базидиомицетов оказывается не полностью тождественным тому, что наблюдается в собственно мелколиственных лесах. О глубине этих изменений можно судить по коэффициенту видовой общности (табл. 15).

Изменяясь, микобиота сохраняет присущее ей своеобразие. Происходит как бы наложение разных формационных микобиот без полного их смешивания и взаимопоглощения. Поэтому биоты ксилотрофных базидиомицетов березовой и осиновой формаций, следуя за соответствующими видами древесных, входящими в состав многих лесных формаций, сохраняются как качественно особые образования (рис. 10).

Ядро микобиоты рассматриваемых лесных формаций образует группа формационных эндемиков, насчитывающих сорок видов. Видовая насыщенность рода (1,4), семейства (3,6), а также родовая насыщенность семейства (2,6) близки или равны таковым для комплекса специфических видов темнохвойных формаций. Наиболее крупную группу специфических видов составляют грибы Polyporaceae s. str. Виды данного семейства отсутствуют в составе специфических видов микобиоты темнохвойных формаций. Видимо, эволюцию данного семейства в рассматриваемом регионе логично связывать именно с развитием мелколиственных формаций, а его появление в микобиоте темнохвойной тайги — явление вторичное и происходившее в ограниченных масштабах. Из 21 вида данного семейства четыре отмечены в темнохвойных формациях, но три из них одновременно представлены и в микобиоте березово-осиновых лесов.

Девять родов — *Aurantioporus, Plicaturopsis, Punctularia, Xylobolus, Donkia, Creolopus, Phyllotopsis, Resupinatus, Climacodon* — не отмечены вне березово-осиновых лесов, и они являются формационными эндемиками этой группы лесных форма-

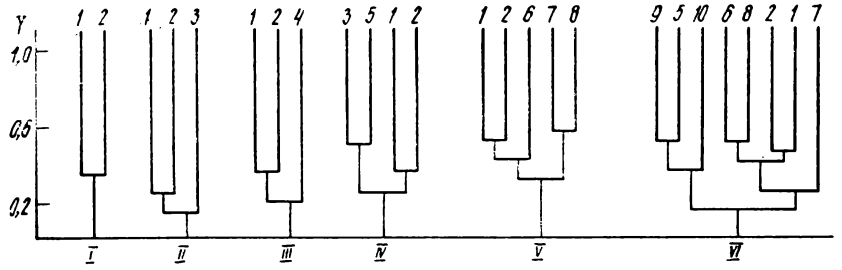


Рис. 10. Сходство видового состава ксилотрофных базидиомицетов, развивающихся на древесине березы и осины.

В мелколиственных лесах: *I* — лесостепные березово-осиновые колки; *III* — подтаежные березово-осиновые леса; *V* — производные южнотаежные березняки; в составе хвойных лесов: *II* — лесостепные сосновые боры; *IV* — подтаежные сосновые боры; *VI* — коренные темнохвойные леса.

Комплексы грибов, развивающихся на древесине: *1* — березы; *2* — осины; *3* — сосны; *4* — черемухи; *5* — ели; *6* — липы; *7* — ивы; *8* — рябины; *9* — кедра; *10* — пихты.

Y — коэффициент видового сходства

ций так же, как и единственное специфическое для лиственных формаций семейство «Hydnaceae».

Таким образом, налицо видовой, родовой и даже семейственный формационный эндемизм биоты ксилотрофных базидиомицетов мелколиственных лесов. Однако в сравнении с таковым микобиоты темнохвойных лесов он менее выражен. Возможно, это связано с относительной молодостью мелколиственных формаций. П. Н. Крылов (1898) относил березово-осиновые леса Сибири к формациям, возникшим в современный четвертичный период, и поэтому более молодым, чем темнохвойная тайга. Осиновая и березовая формации существовали уже в третичное время — миоцен-плиоцен (Горчаковский, 1949; Крылов, 1961). В начале плейстоцена березняки получают широкое развитие и играют заметную роль в ландшафтах того времени. В последующем «бетулетальный» комплекс, широко расселившийся по территории Евразии, смешался с другими ценогенетическими элементами и вошел в состав многих растительных формаций. Сама же флора березовых лесов поглотила много чуждых ей видов (Горчаковский, 1949).

4.2.2. БИОТА КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ И ДОЛИННЫХ ЛЕСНЫХ ФОРМАЦИЙ

Наряду с биотой ксилотрофных базидиомицетов березово-осиновых лесов выделяются еще две группы формационных микобиот лиственных формаций. Одну из них образуют биоты ивняков и ольшатников, а вторую — липняки с примыкающими к ним комплексами консортов рябины и черемухи.

Микобиота ивняков, имеющих широкое распространение в пойменных биотопах Западно-Сибирской равнины, насчитывает

86 видов ксилотрофных базидиомицетов, большая часть которых относится к Poriaceae, Corticiaceae (табл. 16). Абсолютное своеобразие данной микобиоты незначительно, так как только три вида являются специфичными для нее — *Phlebia ochraceofulva, Ph. subserialis, Crepidotus subsphaesporus*. Она обнаруживает высокое сходство с биотами ксилотрофных базидиомицетов березняков, липняков и ольшатников. Однако при группировке в ходе кластерного анализа она объединяется с микобиотой последних, которые (как и ивняки) получают особое развитие в поймах рек. Поэтому наблюдаемое объединение находит свое объяснение в экологическом сходстве лесообразователей.

По видовому богатству микобиота ольшатников находится на одном уровне с таковой ивняков (92 вида) и те же два семейства — Poriaceae, Corticiaceae — образуют ее основу. Два вида — *Datronia scutellata, Exidiopsis griseo-brunnea* — являются эндемичными для ольшатников. Второй вид в Сибири развивается исключительно на древесине ольхи кустарной (Райтвир, 1967; Wells, Raitviir, 1977).

Ксилотрофных базидиомицетов, специфичных для долинных лесов, как группы лесных формаций нет. Общая характеристика таксономической структуры микобиоты этой группы лесных формаций дана в табл. 16. Ее отличия от таковой березово-осиновых лесов заключаются в меньшем таксономическом разнообразии, в более низких пропорциях — 1 : 5,0 : 8,2 и видовой насыщенности родов — 1,6. В микобиоте долинных лесов снижается удельный вес семейства Polyporaceae s. str., которое занимает здесь лишь пятое место. Несколько меняется и относительная значимость семейств Poriaceae, Corticiaceae. В микобиоте долинных формаций последнее — самое крупное, тогда как в микобиоте березово-осиновых лесов оба семейства равны по объему. Нельзя не отметить и такую черту микобиоты долинных лесов, как низкий уровень видового формационного эндемизма (в 5 раз меньше, чем у микобиоты березово-осиновых лесов), полное отсутствие родового и семейственного эндемизма.

Липа и образуемые ею липняки представляют в лесном покрове Западно-Сибирской равнины неморальный тип растительности. По нашим данным (табл. 17), с ним связано 55 видов ксилотрофных базидиомицетов, из которых только два — *Hyhoderma cremeoalbum, Peniophora rufomarginata* — специфичны. Второй из них, несомненно, представляет неморальный элемент в микобиоте Западно-Сибирской равнины, так как в пределах всего своего ареала отмечен исключительно на древесных остатках липы. Этого нельзя сказать о *H. cremeoalbum*, который, например, в Северной Европе развивается преимущественно на древесине хвойных и мелколиственных пород (Eriksson et al., 1978; Jülich, Stalpers, 1980). В нашем случае приуроченность данного вида к липнякам — либо его региональная экологическая черта, либо отражает неполноту выявленного нами его

Таблица 16

Таксономическая структура биоты ксилотрофных базидиомицетов долинных лесов Западно-Сибирской равнины

Семейство	Формация		Долинные леса
	Salix sp.	*Alnus fruticosa*	
Poriaceae	24	23	30
Corticiaceae	28	33	43
Hymenochaetaceae	4	5	5
Steccherinaceae	2	1	2
Stereaceae	2	2	3
Coniophoraceae	1	1	2
Auriscalpiaceae	1	1	1
Schizophyllaceae	1	—	1
Polyporaceae s. str.	5	4	6
Tricholomataceae	5	8	8
Crepidotaceae	2	1	3
Strophariaceae	5	6	9
Dacrymycetaceae	—	1	1
Tremellaceae	5	6	8
Ganodermataceae	1	—	1
Число видов, родов, семейств	86; 62; 14	92; 67; 13	123; 77; 15

Таблица 17

Таксономическая структура биоты ксилотрофных базидиомицетов липняков и консортов рябины, черемухи

Семейство	Формация	Консорты	
	Tilia cordata	*Sorbus sibirica*	*Padus avium*
Poriaceae	18	19	13
Corticiaceae	17	23	10
Hymenochaetaceae	2	6	5
Steccherinaceae	3	3	—
Stereaceae	2	1	1
Schizophyllaceae	1	—	1
Polyporaceae s. str.	4	4	3
Crepidotaceae	1	1	1
Strophariaceae	3	—	—
Tremellaceae	3	3	1
Ganodermataceae	1	—	1
Tricholomataceae	—	3	2
Число видов, родов, семейств	55; 40; 11	63; 41; 9	38; 32; 10

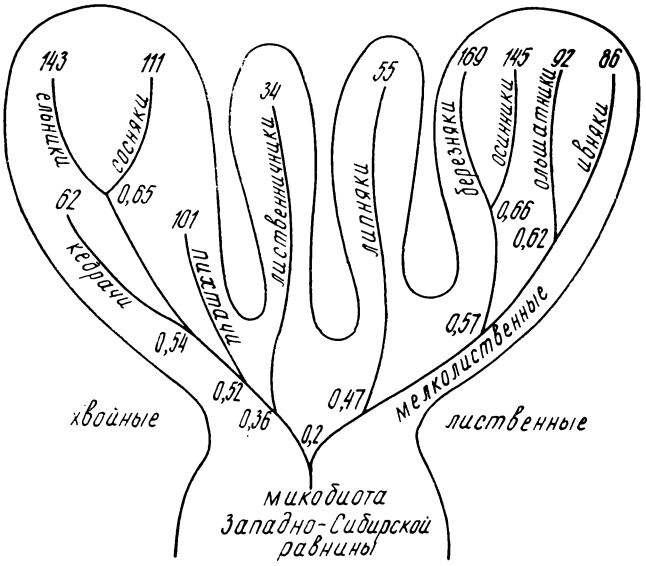


Рис. 11. Формационная структура биоты ксилотрофных базидиомицетов **Западно-Сибирской равнины.**

Целые числа — количество видов в составе формационной микобиоты; дробь — коэффициент видового сходства формационных микобиот

трофического спектра. Вероятность этого существует и в случае некоторых специфических видов других лесных формаций.

Таким образом, несмотря на то, что липа представляет в растительном покрове равнины реликтовый тип лесной растительности, микобиота липняков характеризуется едва ли не полным отсутствием формационных эндемиков. Ранее такая же ситуация была отмечена К. Е. Мурашкинским (1940), изучавшим дереворазрушающие грибы реликтовых липняков Горной Шории: «...сибирская реликтовая липа... не сыграла роли консерватора реликтовых трутовиков» (с. 23).

Наибольшее сходство микобиота липняков обнаруживает с комплексами грибов, развивающихся на древесине *Padus avium* и *Sorbus sibirica*. Их систематический состав характеризуют материалы табл. 17. Как для рябины, так и для черемухи отмечаются субстрат-специфичные виды. В первом случае это *Hyphodontia pilaecystidiata, Peniophora incarnata*, а во втором — *Phellinus conchatus*. На Урале, по данным Н. Т. Степановой-Картавенко (1967), последний вид встречен на древесине ильма — одной из реликтовых для этого региона широколиственных пород, тогда как в других частях ареала он отмечен на древесине многих лиственных пород (Бондарцева, Пармасто, 1986), К. Е. Мурашкинский (1939) считал, что «выявление таких несовпадений обещает много дать для изучения путей ми-

грации трутовиков и возникновения биологических видов» (с. 101). *H. pilaecystidiata, P. incarnata* также нельзя отнести к строгим стенотрофам. В других частях ареала они развиваются на древесине многих лиственных и даже хвойных пород (Eriksson, Ryvarden, 1975; Eriksson et al., 1978).

Подводя итоги формационному анализу западносибирской биоты ксилотрофных базидиомицетов, мы можем констатировать, что она состоит из серии формационных микобиот, обладающих различной степенью специфичности. Сосуществование и взаимодействие формационных микобиот ведут к формированию региональной биоты ксилотрофных базидиомицетов, характеризующейся известной целостностью, обусловленной существованием видов общих для групп и классов лесных формаций. Число формационных микобиот, их отношение друг к другу определяют формационную структуру западносибирской региональной биоты ксилотрофных базидиомицетов, которая, как мы ее видим, представлена на рис. 11.

Существенным элементов формационной структуры западносибирской микобиоты является наличие хорошо обособленных микобиот хвойных и лиственных лесов. В свою очередь, каждая из них включает ряд биот ксилотрофных базидиомицетов, связанных с отдельными формациями и их группами. Микобиота лиственных лесов распадается на микобиоты широко- и мелколиственных лесов, а в составе последней выделяются биоты ксилотрофов осиново-березовых и долинных лесов. Аналогична ситуация и для микобиоты хвойных лесов, где заметно выделяется микобиота лиственничников. Остальные формационные микобиоты образуют относительно единую и хорошо обособленную группу, включающую главным образом грибы темнохвойных формаций. Однако наряду с ними сюда же входит и биота ксилотрофных базидиомицетов сосновых лесов, обнаруживающая высокое сходство с таковой ельников. Пожалуй, это единственная черта, отличающая формационные структуры лесов и микобиоты Западно-Сибирской равнины.

Глава 5

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА МИКОБИОТЫ

К числу важнейших особенностей Западно-Сибирской равнины следует отнести присущую ей ландшафтно-климатическую зональность. В силу данного обстоятельства западносибирская микобиота в целом и формационные микобиоты в частности сформировались и существуют на территории, широтные части которой значительно различаются по своим экологическим условиям. Логично полагать, что и она зонально дифференцирована: обладает определенной пространственной структурой.

Специальные исследования по изучению закономерностей зональной дифференциации биоты ксилотрофных базидиомицетов до сих пор отсутствуют. Однако в ряде работ отдельные вопросы, относящиеся к этой проблеме, в той или иной мере рассматриваются. В частности, во многих работах (Пармасто, 1963, 1967, 1977; Васильков, 1966; Степанова, 1971; Любарский, Васильева, 1975; Бондарцева, Свищ, 1988) отмечается общее обеднение видового состава дереворазрушающих грибов при движении с юга на север, отсутствие либо слабая представленность в северных районах специфических для них видов. Аналогичная тенденция наблюдается и для высотной поясности (Степанова, 1971; Любарский, Васильева, 1975; Wälchli, 1970; Harsh, Bisht, 1982; Aandstad, Ryvarden, 1987).

В наиболее систематизированной форме вопросы зональной дифференциации биоты ксилотрофных базидиомицетов были рассмотрены Н. Т. Степановой (1971). Она показала, что максимальное видовое богатство деревообразующих грибов отмечается в таежной и неморальной зонах Урала, а на северной и южной границах распространения лесной растительности микобиота значительно обедняется. По ее данным, снижение видового богатства более значительно в экосистемах полярной границы леса, где специфических видов (встречающихся только в этих районах) всего 5,6 %. В таежной микобиоте таковых 33,7 %, в неморальной — 24,2, а в лесостепной — 20,1 %. Другими словами, происходят значительные изменения в специфичности зональных микобиот. Л. В. Любарский (1962), Л. В. Любарский, Л. Н. Васильева (1975) говорили о микогео-

графической зональности, в основе которой лежат особенности состава дереворазрушающих грибов разных ботанико-географических зон. Например, для Сахалина Л. В. Любарский (1962) выделял три микогеографические зоны, наиболее обособленной из которых является северная, приуроченная к подзоне лиственничных лесов. Тем самым Л. В. Любарский придавал зональным вариациям состава ксилотрофных грибов не случайный, а детерминированный характер.

По мнению многих исследователей (Пармасто, 1963, 1967; Eriksson, Strid, 1969; Kotiranta, Niemelä, 1981; Aandstad, Ryvarden, 1987), зональные изменения биоты ксилотрофных базидиомицетов вызваны совокупным действием экологических факторов, важнейшими среди которых выступают особенности климата и наличие требуемого субстрата. Последнее, очевидно, зависит от формационной структуры лесного покрова территории. Микологическая зональность связывается и с историей формирования флоры (Любарский, Васильева, 1975).

Существующий на настоящий момент уровень знаний о закономерностях зональных преобразований биоты ксилотрофных базидиомицетов является явно недостаточным. Между тем их изучение необходимо для понимания особенностей формирования микобиоты в разных экологических условиях, для раскрытия ее адаптивного характера. Это и определило наше обращение к изучению широтных преобразований западносибирской микобиоты.

5.1. ШИРОТНЫЕ ПРЕОБРАЗОВАНИЯ ФОРМАЦИОННЫХ БИОТ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ

На территории равнины многие лесные формации имеют значительную широтную протяженность. В результате разные части микобиоты оказываются приуроченными к районам с различными экологическими режимами. Общей тенденцией для большинства формационных микобиот является снижение абсолютного таксономического разнообразия грибов в предельных для лесной растительности условиях (лесотундра и лесостепь). Однако выраженность этих процессов для разных формационных микобиот различна. Так, если для биоты березовых лесов можно говорить о симметричном снижении видового богатства на северной и южной границах распространения данной формации, то для микобиоты ельников и особенно сосняков обеднение более значительно в северных районах. В целом в северных термодефицитных районах обеднение формационных микобиот выражено более резко, чем в южных частях равнины. Максимальное таксономическое богатство микобиот хвойных формаций наблюдается в условиях средней и южной тайги, а мелколист-

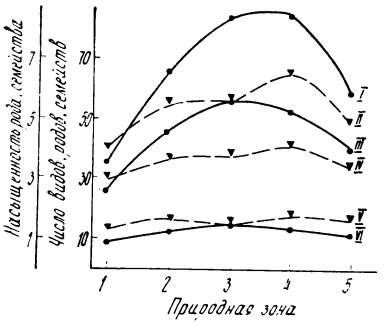


Рис. 12. Абсолютные и относительные показатели биоты ксилотрофных базидиомицетов еловой формации в разных частях ее широтного ареала.

1 — лесотундра; *2* — северная тайга; *3* — средняя тайга; *4* — южная тайга; *5* — подтайга *II* — видовая насыщенность семейства; *IV* — родовая насыщенность семейства; *V* — видовая насыщенность рода; *I* — число видов; *III* — число родов; *VI* — число семейств

венных формаций — во второй из названных подзон. Поэтому областью экологического оптимума биот ксилотрофных базидиомицетов мелколиственных лесов является южнотаежная подзона, а у микобиот хвойных формаций она шире и включает (наряду с южной тайгой) и среднетаежную подзону. Область экологического оптимума микобиоты сосновых лесов можно еще расширить за счет включения в ее состав подтайги, где видовое богатство мало отличается от такового в средней и южной тайге (табл. 18, 19; рис. 12).

Как известно, южнотаежная подзона является областью экологического оптимума темнохвойных пород, главным образом ели и пихты. Скорее всего, формационные микобиоты наибольшее развитие получают в оптимальных (или близких к ним) условиях для лесных формаций, а по мере приближения к границам ареалов происходит прогрессирующее снижение видового богатства ксилотрофных базидиомицетов. Здесь явно видна параллель с тем, что отмечала Л. Г. Бурова (1986), исследовавшая биотопическое распределение ксилотрофных грибов Agaricales: максимальное разнообразие ксилотрофов наблюдается в лесах, находящихся в оптимальных условиях, а с ухудшением эдафических, гидротермических условий происходит обеднение сообществ дереворазрушающих грибов.

Анализ относительных характеристик («пропорций флоры») формационных микобиот также показывает их зональные вариации. У большинства формационных микобиот они минимальны на границах широтных ареалов древесных пород и максимальны в тех же условиях, где фиксируется и наибольшее абсолютное таксономическое разнообразие грибов. Видовая насыщенность рода менее всего подвержена широтным вариациям (см. табл. 18, 19; рис. 12). Следует отметить своеобразие зональных преобразований биоты ксилотрофных базидиомицетов лиственничников. Максимальное ее богатство, а также наиболее высокая видовая и родовая насыщенность семейств наблюдаются не в южных районах произрастания лиственницы, а в условиях полярной границы леса (табл. 20). Вероятно, это сви-

Таблица 18

Характеристика биоты ксилотрофных базидиомицетов сосновых лесов в разных частях их широтных ареалов

Зона равнины	Количество			Коэффициент		
	видов (В)	родов (Р)	семейств (С)	В/Р	В/С	Р/С
Северная тайга	22	15	6	1,5	3,7	2,5
Средняя тайга	61	36	8	1,7	7,6	4,5
Южная тайга	62	39	9	1,6	6,9	4,3
Подтайга	54	31	8	1,7	6,8	3,9
Лесостепь	41	34	9	1,2	4,6	3,8

Таблица 19

Характеристики биот ксилотрофных базидиомицетов березовых (числитель) и осиновых (знаменатель) лесов в разных частях их широтных ареалов

Зона равнины	Количество			Коэффициент		
	видов (В)	родов (Р)	семейств (С)	В/Р	В/С	Р/С
Лесотундра	67/5	48/4	10/2	1,4/1,3	6,7/2,5	4,7/2,0
Северная тайга	65/26	46/21	11/10	1,4/1,2	5,9/2,6	4,2/2,1
Средняя тайга	96/63	61/48	15/14	1,6/1,3	6,4/4,5	4,1/3,4
Южная тайга	114/108	74/66	17/16	1,5/1,6	6,7/6,8	4,4/4,1
Подтайга	68/61	48/42	13/13	1,4/1,4	5,2/4,7	3,7/3,3
Лесостепь	66/42	46/34	14/13	1,4/1,2	4,7/3,2	3,3/2,6

Таблица 20

Биота ксилотрофных базидиомицетов лиственничных лесов в разных частях их широтного ареала

Зона равнины	Количество			Коэффициент		
	видов (В)	родов (Р)	семейств (С)	В/Р	В/С	Р/С
Лесотундра	25	17	6	1,5	4,2	2,8
Северная тайга	17	10	5	1,7	3,4	2,0
Средняя тайга	16	11	6	1,5	2,7	1,8

детельство психрофильного характера данной формационной микобиоты, формирование которой, как уже отмечалось, протекало в климатических условиях плейстоцена.

Зональные преобразования затрагивают и систематическую структуру формационных микобиот. Например, в лесотундре и северной тайге четверку * ведущих семейств микобиоты березняков составляют Corticiaceae, Poriaceae, Hymenochaetaceae, Tricholomataceae. Во всех остальных районах рассматриваемая микобиота характеризуется преобладанием в ее составе видов первых трех семейств и Polyporaceae s. str. (табл. 21).

Зональные изменения в относительной значимости выражены и для самых крупных семейств — Corticiaceae, Poriaceae. В большинстве районов равнины для микобиот хвойных формаций характерно преобладание Poriaceae. Однако на южной границе распространения сосновых и еловых лесов наблюдается либо одинаковая значимость этих семейств, либо преобладание Corticiaceae (рис. 13). Возможно, есть смысл говорить об общей тенденции усиления относительной значимости Corticiaceae в термоизбыточных районах. Несмотря на зональные изменения в объеме ведущих семейств, их суммарная значимость меняется в широтном плане незначительно. Так, виды семейств Corticiaceae, Poriaceae составляют в составе зональных микобиот сосновой формации 72—81 %, березняков — 53—59, осинников — 54—64 %. Для микобиоты ельников этот показатель колеблется от 60 до 76 %, т. е. несколько больше (табл. 22). Однако и в этом случае нет оснований говорить о какой-либо устойчивой широтной тенденции.

Установленный характер зональных преобразований формационных биот ксилотрофных базидиомицетов аналогичен во многом зональным преобразованиям флоры сосудистых растений. Как писал В. М. Шмидт (1984), рассматривавший параметры флор высших растений в зависимости от географической широты их местоположения, с широтой сильнее всего связаны показатели флористического богатства: число видов, родов, семейств. Из «пропорций флоры» наиболее резко меняются видовая и родовая насыщенность семейства, а видовая насыщенность рода менее всего подвержена зональным изменениям. Близкую схему зональных изменений флоры высших растений дает и Н. С. Водопьянова (1984): с юга на север уменьшается число видов, родов, возрастает доля ведущих семейств, сокращается видовая насыщенность родов. Все это говорит о существовании общих закономерностей широтных преобразований биот грибов и флор сосудистых растений.

---

* Расширение круга ведущих семейств до десяти ведет к тому, что в состав таковых приходится включать двух-трех и даже одновидовые семейства. Последнее, очевидно, извращает сам смысл понятия ведущего семейства.

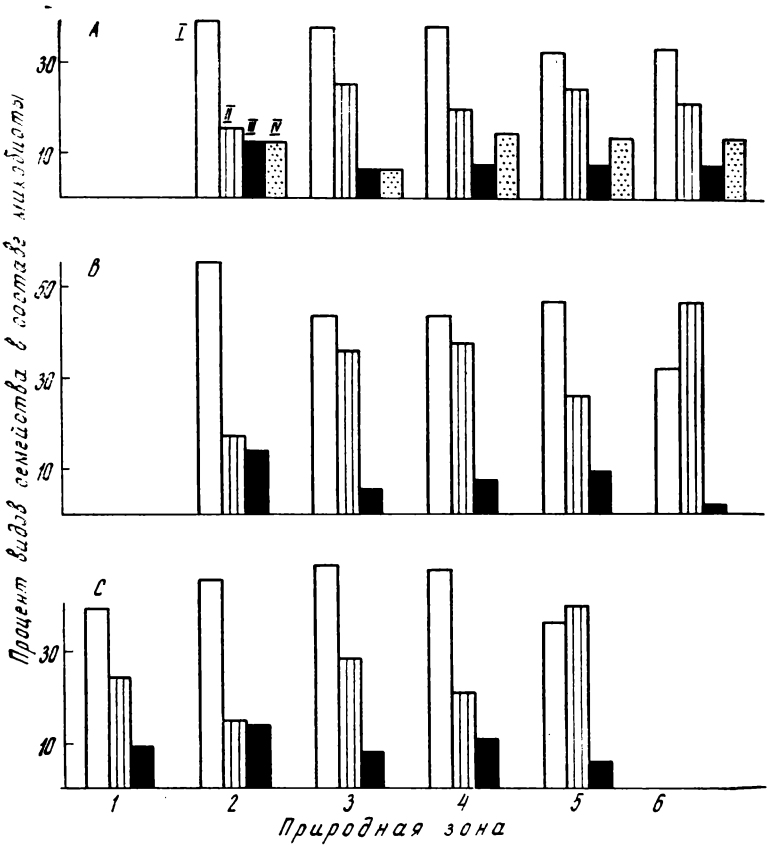


Рис. 13. Представленность семейств Poriaceae (*I*), Corticiaceae (*II*), Hymenochaetaceae (*III*), Polyporaceae s. str. (*IV*) в зональных вариантах микобиот осинников (*A*), сосняков (*B*), ельников (*C*).

1 — лесотундра; *2* — северная тайга; *3* — средняя тайга; *4* — южная тайга; *5* — подтайга; *6* — лесостепь

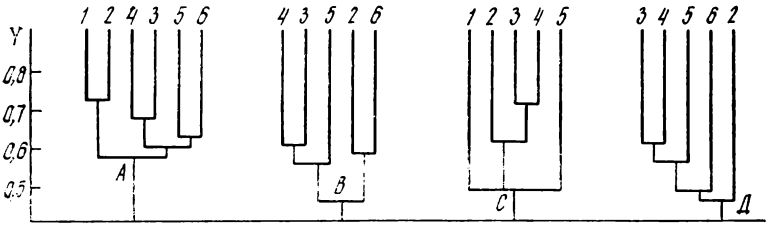


Рис. 14. Сходство видового состава одноименных формационных микобиот в различных частях их широтных ареалов.

Микобиоты: *A* — березняков, *B* — осинников, *C* — ельников, *Д* — сосняков.
1 — лесотундра; *2* — северная тайга; *3* — средняя тайга; *4* — южная тайга; *5* — подтайга; *6* — лесостепь.
Y — коэффициент видового сходства

Таблица 21

Ведущие семейства биот ксилотрофных базидиомицетов березовых лесов в разных частях их широтного ареала

Семейство	Лесотундра	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Подтайга	Лесостепь
Poriaceae	26,9*	35,4	32,3	33,3	33,8	33,3
Corticiaceae	29,9	23,1	22,9	21,9	19,1	22,7
Hymenochaetaceae . .	10,4	9,2	7,3	6,1	10,3	6,1
Polyporaceae s. str. . .	1,5	3,1	8,3	7,0	11,8	13,6
Tricholomataceae . . .	11,9	8,9	4,2	6,1	4,4	1,5

* Процент от общего числа видов.

Таблица 22

Доля видов Corticiaceae, Poriaceae в составе зональных вариантов формационных биот ксилотрофных базидиомицетов, %

Микобиота	Лесотундра	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Подтайга	Лесостепь
Еловые леса	62,9	60,0	75,9	67,4	75,6	—
Сосновые леса	—	72,7	78,7	80,6	72,2	78,0
Березняки	56,8 / 68,7	58,5 / 70,8	55,2 / 70,8	55,2 / 68,3	52,9 / 75,0	56,0 / 75,7
Осинники	—	53,9	63,5	56,4	55,7	54,7

Примечание. Для микобиоты березняков в знаменателе указана суммарная значимость четырех семейств — Corticiaceae, Poriaceae, Hymenochaetaceae, Polyporaceae s. str.

Таблица 23

Представленность специфичных видов в формационных микобиотах разных природных зон Западно-Сибирской равнины

Микобиота	Лесотундра	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Подтайга	Лесостепь
Сосняков	—	1/4,5	14/22,9	15/24,2	12/22,2	10/24,4
Ельников	2/5,7	11/16,9	17/20,5	13/15,6	15/25,9	—
Березняков	5/7,5	3/4,6	12/12,5	27/23,7	5/7,4	10/15,2
Осинников	—	2/7,7	9/14,3	41/37,9	11/18,0	10/23,8

Примечание. В числителе — шт., знаменателе — %.

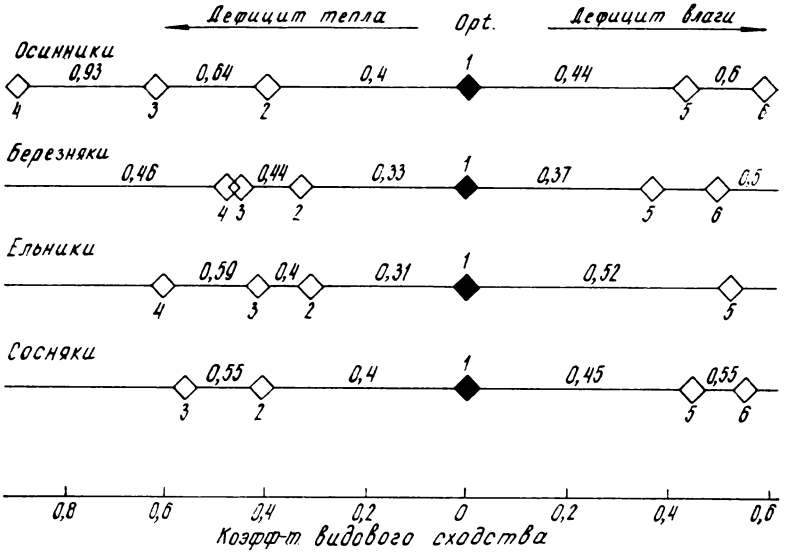


Рис. 15. Градиентные преобразования формационных микобиот.

1 — южной тайги; *2* — средней тайги; *3* — северной тайги; *4* — лесотундры; *5* — подтайги; *6* — лесостепи. Микобиота каждой из подзон равнины сравнивалась с таковой южной тайги, условия которой характеризуются оптимальностью гидротермических условий,— своего рода экологический нуль в градиенте

Широтные преобразования формационных микобиот приводят к тому, что каждая из них распадается на ряд зональных вариантов (рис. 14). При этом наибольшее видовое сходство обнаруживают ксилотрофы смежных зон, а по мере же нарастания географической удаленности зон, роста экологической контрастности между ними наблюдается усиление различий (рис. 15).

Другими словами, бета-разнообразие, или разнообразие между местообитаниями, характеризующее степень изменяемости видового состава вдоль градиента (Уиттекер, 1980), возрастает по мере усиления контрастности экологических условий. Однако при одинаковом изменении природной обстановки интенсивность широтных преобразований формационных микобиот различна. Например, во влагодефицитных районах микобиота ельников меняется более резко, чем микобиота сосняков. Наоборот, с ростом термодефицитности более резкие зональные изменения претерпевает микобиота последней формации (см. рис. 15). Названный рисунок показывает и бóльшую чувствительность к широтным разностям среды биоты ксилотрофов осинников, чем микобиоты березовых лесов.

Общим правилом является резкое уменьшение количества специфических видов в северных районах. Для биоты ксилотрофных базидиомицетов мелколиственных формаций хорошо

выражено, хотя и в меньшей степени, чем на севере, снижение числа специфических видов и в южных районах равнины. Для микобиот хвойных формаций этого не наблюдается. Они отличаются относительно высокой и стабильной абсолютной специфичностью в широком диапазоне условий, снижающейся лишь на северной границе их распространения. Тогда как у биот мелколиственных формаций зональный максимум абсолютного своеобразия, приходящийся на южнотаежную подзону (табл. 23), хорошо выражен.

Как уже говорилось, причины зональных преобразований микобиоты обычно видятся в совокупном действии многих экологических факторов и, прежде всего, климатических, субстратных. В случае формационных биот ксилотрофных базидиомицетов последний фактор не может рассматриваться как ведущий, так как виды формационной микобиоты связаны во всех природных зонах с одной лесной формацией. Тем самым происходит своеобразное выключение субстратного фактора из числа операционно значимых для зональных преобразований микобиоты, а наблюдаемые широтные изменения формационных биот имеют климатическую детерминацию. В связи с этим появляется возможность связать описываемые широтные особенности биот ксилотрофных базидиомицетов с определенными климатическими условиями среды, а зональные преобразования микобиот рассматривать как адаптивные процессы, ведущие к формированию широтных климатипов.

5.2. ЗОНАЛЬНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ БИОТЫ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ

Зональные преобразования формационных микобиот и зональные особенности формационной структуры лесного покрова ведут к широтной неоднородности западносибирской микобиоты. Это выражается в том, что каждая из ландшафтно-климатических зон равнины характеризуется особой биотой ксилотрофных базидиомицетов. Рассмотрим основные черты зональных микобиот.

Микобиота южной тайги. В ряду других зональных микобиот ее отличает максимальное таксономическое богатство, наиболее высокие показатели коэффициентов видовой и родовой насыщенности семейств и видовой насыщенности родов (табл. 24). К числу существенных особенностей микобиоты южной тайги следует отнести наличие в ее составе большой группы видов (39), встречающихся только в пределах данной подзоны: *Anomoporia bombycina, Antrodia heteromorpha, Ceriporia reticulata, Hapalopilus salmonicolor, Oligoporus johnstonii, O. undosus, Oxyporus obducens, O. populinus, Phaeolus schweinitzii, Spongipellus spumeus, Trametes foliaceo-dentata, Hymenochaete cinnamomea, Crustomyces subabruptus, Junghuhnia luteoalba, Schizopora para-*

Таблица 24

Таксономические характеристики зональных биот ксилотрофных базидиомицетов

Природная зона	Количество			Коэффициент			Эвribионтные виды, %	Специфические виды, %
	видов (В)	родов (Р)	семейств (С)	В/Р	В/С	Р/С		
Лесотундра	119	69	15	1,7	7,9	4,6	48,3	2,5
Северная тайга . . .	172	94	16	1,8	10,8	5,9	42,4	4,7
Средняя тайга . . .	222	114	20	1,9	11,1	5,7	32,9	6,3
Южная тайга	260	126	21	2,1	12,3	6,0	28,1	15,0
Подтайга	167	90	17	1,9	9,8	5,3	43,7	5,4
Лесостепь	132	79	18	1,7	7,3	4,4	43,9	12,9
Западно-Сибирская равнина в целом	345	151	23	2,3	15,0	6,6	21,1	—

Таблица 25

Видовая представленность родов ксилотрофных базидиомицетов в зональных биотах, шт.

Микобиота	Число родов, представленных данным числом видов												
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*
Лесотундры	46	11	6	2	2	1	—	1	—	—	—	—	—
Северной тайги . . .	64	11	8	6	2	—	—	1	1	—	1	—	—
Средней тайги . . .	72	17	10	7	3	—	2	1	—	1	1	—	—
Южной тайги	84	11	10	8	3	4	1	2	1	1	1	—	—
Подтайги	59	13	8	4	1	2	1	1	—	1	—	—	—
Лесостепи	54	11	6	4	2	2	—	—	—	—	—	—	—
Западно-Сибирской равнины в целом	102	11	10	10	4	3	2	2	2	1	—	2	2

Таблица 26

Таксономические характеристики биот ксилотрофных базидиомицетов зональных биотопов разных природных зон Западно-Сибирской равнины

Природная зона	Количество			Коэффициент			Эвribионтные виды, %	Специфические виды, %
	видов (В)	родов (Р)	семейств (С)	В/Р	В/С	Р/С		
Лесотундра	78	49	9	1,6	8,7	5,4	70,5	1,3
Северная тайга . . .	120	69	12	1,7	10,0	5,8	55,8	4,2
Средняя тайга . . .	188	94	20	2,0	9,4	4,7	35,1	5,3
Южная тайга	243	119	20	2,0	12,2	5,9	30,0	11,9
Подтайга	167	90	17	1,9	9,8	5,3	43,7	5,4
Лесостепь	132	79	18	1,7	7,3	4,4	43,9	12,9

doxa, Climacodon septentrionalis, Scytinostroma galactinum, Amylocorticium subsulphureum, Athelia bombacina, A. desipiens, Byssomerulius corium, Ceraceomyces tessulatus, Hyphoderma cremeoalbum, H. litschaueri, Hyphodontia abieticola, Metulodontia nivea, Phanerochaete galactites, P. jose-ferreirae, Phlebia ochraceofulva, Ph. subserialis, Trechispora fastidiosa, Lentinus martianoffianus, L. tigrinus, Crepidotus fulvifibrillosus, C. subsphaerosporus, Pholiota spumosa, Phaeomarasmius erinaceus, Entoloma byssisedum, Pseudohydnum gelatinosum.

Состав ведущих семейств южнотаежной микобиоты близок к таковому микобиоты равнины: Poriaceae, Corticiaceae, Hymenochaetaceae, Polyporaceae s. str., Steccherinaceae, Tremellaceae, Stereaceae — Tricholomataceae, Coniophoraceae — Strophariaceae *, которые включают 92,5 % видов.

Доля одновидовых родов составляет 66,7 %, а 31 род насчитывает три и более вида (табл. 25). Самыми крупными родами, содержащими 5—11 видов, являются *Phellinus, Oligoporus, Trametes, Hyphodontia, Phanerochaete, Peniophora, Phlebia, Lentinus, Polyporus, Hyphoderma, Antrodia, Pleurotus, Exidia.*

Микобиота подтайги. В сравнении с южнотаежной, микобиота подтайги обнаруживает все признаки обеднения — видовое богатство ксилотрофных базидиомицетов сокращается почти на сто видов. Существенно снижается и число родов, семейств. Все это сопровождается снижением пропорций биоты (см. табл. 24). Резко снижается количество специфических видов, которых здесь всего девять — *Phellinus conchatus, Lentaria soluta, Boidinia subasperispora, Fibulomyces mutabilis, Hyphoderma roseocremeum, Piloderma croceum, Polyporus badius, P. tuberaster, Pluteus hiatulus,*— и одновременно возрастает доля эврибионтных. Если в южной тайге последние составляют 28,1 %, то в подтайге их уже 43,7 % (см. табл. 24).

Состав ведущих семейств сокращается, если в число таковых включить те, что содержат более чем три вида, то они будут располагаться в следующем порядке: Poriaceae-Corticiaceae, Hymenochaetaceae, Polyporaceae s. str., Steccherinaceae, Tricholomataceae-Tremellaceae. Данные семь семейств включают 88,9 % видов подтаежной микобиоты.

Доля одновидовых родов остается на прежнем уровне (65,6 %), но сокращается число крупных родов, которых в составе данной зональной микобиоты всего шесть — *Phanerochaete, Oligoporus, Hyphoderma, Polyporus, Hyphodontia, Phellinus.*

Микобиота лесостепи. Биота ксилотрофных базидиомицетов лесостепи, приуроченная к южной окраине равнины, характеризуется одним из наиболее низких уровней таксономического

* Здесь и далее ведущие семейства располагаются в порядке убывания их относительной значимости, а через дефис объединяются семейства равного объема.

разнообразия, максимально низкими значениями коэффициентов видовой и родовой насыщенности семейств и видовой насыщенности родов (см. табл. 24). Ее отличает относительно высокая представленность специфических (12,1 %) и одновременно эврибионтных (43,9 %) видов. К числу специфических относятся *Phellinus linteus, Xylobolus subpileatus,* а также *Ceriporiopsis gilvescens, Aurantioporus alborubescens, Steccherinum subcrinale, Botryobasidium pruinatum, Cytidiella melzeri, Erythricium hypnophilum, Hyphoderma puberum, Hyphodontia sambuci, Hypochnicium eichleri, Leptosporomyces roseus, Peniophora incarnata, Pholiota flammuloides, Ditiola radicata, Pleurotus ostreatus.*

Если отнести к группе ведущих семейства, включающие более трех видов, то это будут Corticiaceae, Poriaceae, Polyporaceae s. str., Hymenochaetaceae, Stereaceae-Steccherinaceae-Strophariaceae. В общей сложности к ним относится 88,7% видов лесостепной микобиоты. Одновидовые рода составляют 68,4 % (см. табл. 25), но лишь четыре — *Trametes, Polyporus, Phellinus, Peniophora* — включают более пяти видов.

Микобиота средней тайги. Данная подзона открывает ряд термодефицитных районов равнины. В сравнении с микобиотой южной тайги таковая средней представляется лишь несколько более обедненной. Близки и их пропорции (см. табл. 24). Группа ведущих семейств хорошо выражена и включает те же таксоны, как и в южной тайге — Poriaceae, Corticiaceae, Hymenochaetaceae, Polyporaceae s. str., Tremellaceae, Tricholomataceae, Stereaceae, Coniophoraceae-Strophariaceae, Steccherinaceae. К ним относятся 93,1 % видов среднетаежной микобиоты.

Довольно обширна группа крупных родов (5—11 видов) —*Skeletocutis, Polyporus, Exidia, Peniophora, Phanerochaete, Trametes, Oligoporus, Phellinus,* но, как и во всех рассмотренных зональных микобиотах, преобладают одновидовые рода (см. табл. 25).

Специфических видов для микобиоты средней тайги немного — *Ceriporia purpurea, Oligoporus floriformis, O. placentus, Tyromyces fissilis, Serpula himantioides, Botryobasidium angustisporum, Ceraceomerulius albostramineus, Gloecystidiellum convolvens, Sistotremastrum suecicum, Phyllotopsis nidulans, Pluteus curtissii, P. pellitus, Tulasnella fusco-violacea, Hypochicium punctulatum.*

Микобиота северной тайги. По своим показателям микобиота северной тайги ближе всего стоит к подтаежной микобиоте: близкий уровень таксономического разнообразия, пропорций биоты (см. табл. 24). В то же время по всем этим показателям северотаежная микобиота заметно отличается от биоты ксилотрофных базидиомицетов средней тайги.

У северотаежной микобиоты мы отмечаем дальнейшее снижение числа специфических видов — *Scytinostroma ochroleucum, Athelia acrospora, Amylocorticium cebennense, Hyphodontia pilaecystidiata, Crepidotus pubescens, Guepiniopsis chrysocoma,*

Tremella encephala, Peniophora picea — и возрастание доли эврибионтных (см. табл. 24).

Десятка ведущих семейств Poriaceae, Corticiaceae, Hymenochaetaceae, Stereaceae-Tremellaceae, Tricholomataceae, Polyporaceae s. str., Coniophoraceae, Crepidotaceae-Strophariaceae) включает 94,2 % видов микобиоты.

Микобиота лесотундры. Лесотундра замыкает ряд термодефицитных районов Западно-Сибирской равнины и ее микобиота во многом представляет как бы зеркальный вариант лесостепной. В микобиоте лесотундры всего 119 видов, а видовая, родовая насыщенность семейств, видовая насыщенность родов находятся на одном уровне с таковыми лесостепной. Характерными чертами лесотундровой микобиоты являются высокий процент эврибионтных видов (практически каждый второй вид) и крайне низкая представленность специфических (см. табл. 24), которых всего три — *Hyphodontia subalutaceae, Flammulaster siparia, Peniophora laurentii.* Последнее заметно отличает биоту ксилотрофных базидиомицетов районов полярной границы леса от лесостепной, где группа специфических видов хорошо выражена.

Ведущими семействами лесотундровой биоты ксилотрофных базидиомицетов являются Poriaceae, Corticiaceae, Hymenochaetaceae, Tricholomataceae, Tremellaceae, Stereaceae, Strophariaceae, включающие 89,1 % видов.

Около 70 % родов лесотундровой микобиоты — одновидовые и лишь четыре рода содержат пять и более видов — *Phellinus, Trametes, Peniophora, Hyphodontia.* Первые три из них входят в число наиболее крупных родов и лесостепной микобиоты.

Рассмотренные материалы показывают, с одной стороны, особенности зональных биот ксилотрофных базидиомицетов, каждая из которых представляет собой широтный климатип, сформировавшийся в соответствии с ландшафтно-климатическими условиями той или иной части равнины. С другой стороны, мы видим те же закономерности зональных преобразований, как и в случае формационных микобиот. Максимальное развитие биота ксилотрофных базидиомицетов получает в районах с оптимальными гидротермическими условиями и высоким разнообразием лесных формаций, а по мере нарастания жесткости экологических условий происходит прогрессирующее упрощение микобиоты. Максимальное свое выражение данные процессы получают в районах полярной и южной границ лесной растительности. Обеднение микобиоты сопровождается и своеобразным ее обезличиванием. Это вызвано сокращением в ее составе специфических видов и увеличением числа эврибионтных. В результате, например, микобиота лесотундры оказывается состоящей из относительно небольшого числа широко распространенных, экологически пластичных видов. Ранее на такие черты гипоарктических флор дереворазрушающих грибов указывали

Таблица 27

Общность видового состава пойменных и зональных комплексов ксилотрофных базидиомицетов одноименных формационных микобиот

Природная зона	Микобиота					
	ельников	кедрачей	березняков	осинников	ивняков	ольшатников
Лесотундра	0,71	—	0,71	—	0,54	0,47
Северная тайга	0,53	0,57	0,74	0,50	0,41	0,58
Средняя тайга	0,54	0,60	0,65	0,31	0,53	0,38

Б. П. Васильков (1966) и Э. Х. Пармасто (1967), отмечавшие отсутствие в лесотундровой зоне специфических ксилотрофов и наличие здесь только обычных, широко распространенных видов.

Данные закономерности зональных изменений биоты ксилотрофных базидиомицетов получают еще большую отчетливость, если брать во внимание лишь микобиоту зональных ландшафтов. Рассчитанные таким образом характеристики зональных микобиот представлены в табл. 26. Можно видеть, что в этом случае более отчетливо выступает обедненность зональных биот ксилотрофных базидиомицетов северной части равнины, усиление значимости здесь эврибионтных видов, снижение роли специфических. Эти материалы показывают, что группировки грибов азональной растительности (в нашем случае пойменные леса) не тождественны таковым зональных биотопов и они, в известной мере, ослабляют широтную дифференциацию микобиоты. В свете этого рассмотрим биоту ксилотрофных базидиомицетов пойменных лесов равнины.

5.3. БИОТА КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ПОЙМЕННЫХ ЛЕСОВ

Различия в видовом составе пойменных и зональных микобиот обусловлены не только особенностями видового состава лесов, но и собственно биотопической избирательностью грибов. Об этом свидетельствуют материалы табл. 27, показывающей отсутствие полного тождества между пойменными и зональными комплексами ксилотрофных базидиомицетов одноименных формационных микобиот.

Биоте ксилотрофных базидиомицетов пойменных лесов придают своеобразие виды, не встречающиеся в северной части равнины вне этих местообитаний. Например, *Ceriporia excelsa,*

Ceriporiopsis resinascens, Climacocystis borealis, Oligoporus serioceomollis, Oxyporus corticola, O. ravidus, Perenniporia subacida, Skeletocutis nivea, S. tschulymica, Phellinus hartigii, Cystostereum murraii, Junghuhnia collabens, Amylostereum chailletii, Stereum subtomentosum, Asterostroma ochroleucum, Dichostereum granulosum, Ceraceomyces sublaevis, Cloeocystidiellum luridum, G. porosum, Hyphodontia alutaria, H. arguta, H. aspera, H. crustosa, Intextomyces contiguus, Phlebia rufa, Trechispora vaga, Polyporus arcularius, P. ciliatus, P. sguamosus, Crepidotus epybrius, Pholiota alnicola, Ph. curvipes, Ph. destruens, Pluteus atricapillus, которые обычны в зональных биотопах южной тайги, но севернее встречаются лишь в пойменных лесах. Причин этому может быть несколько. Некоторые из названных видов, являясь стенотрофами, оказываются как бы «привязанными» к биотопическому распределению соответствующих древесных пород. Например, *Ph. hartigii* развивается только на древесине пихты, которая в подзоне северной тайги произрастает исключительно в пойменных биотопах. Отсюда становится совершенно понятным и биотопическое распределение названного ксилотрофа.

Совершенно другая ситуация у эвритрофных видов. Их биотопическое распределение не может быть лимитировано распределением древесных. Для данных видов следует, очевидно, предполагать климатическую детерминацию биотопического распределения. Они представляют собой термофильные виды, проникающие в термодефицитные районы равнины, используя относительно благоприятные условия пойменных биотопов. Как считают С. С. Шварц, Н. Н. Данилов (1972), широко распространенные виды, используя долины рек в качестве «экологических желобов», проникают на Север, где их популяции приспосабливаются к своеобразным природным режимам этих районов. Постепенно они могут включаться в качестве постоянных членов в зональные сообщества.

Оригинальную точку зрения на роль пойменной растительности высказывал и К. Е. Мурашкинский (1940), считавший, что для ряда дереворазрушающих грибов пойменные биотопы являются убежищем. Это он связывал с их меньшей эксплуатацией, малой подверженностью пожарам, что обусловливает возможность сохранения здесь грибных сукцессий, приближающихся к тем, какие они были в первобытных лесах.

Можно назвать еще две группы видов, придающих своеобразие микобиоте пойменных лесов северных районов равнины. Одна из них состоит из видов, которые, начиная с подзоны северной тайги, не встречаются в зональных биотопах: *Antrodiella semisupina, Gloeophyllum abietinum; Oligoporus ptychoqaster, Pycnoporellus fulgens, Skeleocutis stellae, Tyromyces subcaesius, Hymenochaete mougeotii, Ganoderma applanatum, G. carnosum, Coniophora arida, C. putenana, Hericium clathroides, Aleu-*

Таблица 28

Таксономические показатели биот ксилотрофных базидиомицетов пойменных лесов северной части Западно-Сибирской равнины

Природная зона	Пойменные леса рек	Количество			Коэффициент			Y
		видов (B)	родов (P)	семейств (C)	B/P	B/C	P/C	
Лесотундра	Яходыяха	57	44	9	1,3	6,3	4,9	0,67
	Хадытаяха	81	55	14	1,5	5,8	3,9	0,69
	Полуй	89	54	13	1,6	6,8	4,2	0,79
Северная тайга	Куноват	104	68	14	1,5	7,4	4,9	0,72
	Ляпин	114	69	14	1,7	8,1	4,9	0,60
Средняя тайга	Северная Сосьва	97	62	13	1,6	7,5	4,8	0,64
	Тапсуй	72	47	14	1,5	5,1	3,4	0,55
	Ковенская	122	75	16	1,6	7,6	4,7	0,56

rodiscus amorphus, Ceraceomerulius serpens, Hyphodontia hastata, Peniophora cinerea, Phlebia centrifuga, Tubulicrinis calothrix, Vuilleminia comedens, Polyporus melanopus, Hoehenbuehelia atrocaerulea, Marasmiellus ramealis, Crepidotus mollis, Kuehneromyces mutabilis, Dacrymyces, chrysospermus, Eichleriella deglubens, Femsjonia pezizaeformis, Craterocolla cerasi. Вторую группу образуют виды, приуроченные к поймам рек лесотундровой зоны, но еще встречающиеся в зональных северотаежных лесах — *Datronia mollis, Ischnoderma resinosum, Phellinus ferrugineo-fuscus, Ph. laevigatus, Coniophora olivacea, Chondrostereum purpureum, Confertobasidium olivaceoalbum, Hyphoderma praetermissum, Hypochnicium bombicinum, Merulius tremellosus, Peniophora pythia, Hypsizygus ulmarius, Panellus serotinus, P. stipticus, Exidia cartilaginea.*

В лесотундровой и северотаежной микобиотах часть одно-двухвидовых семейств представлена только в интразональных биотопах. В микобиоте лесотундры таких семейств шесть — Steccherinaceae, Coniophoraceae, Crepidotaceae, Tulasnellaceae, Dacrymycetaceae, Ganodermataceae (40 % семейств микобиоты), — а в северотаежной три — Dacrymycetaceae, Ganodermataceae, Pluteaceae (15 %). Одно такое семейство — Paxillaceae — отмечено и для среднетаежной микобиоты.

Условия той или иной природной зоны накладывают свой отпечаток и на характер интразональных биот ксилотрофных базидиомицетов. Поэтому, несмотря на наличие у них некоторых общих черт, они заметно отличаются друг от друга (табл. 28). В зависимости от состава видов можно выделить два типа пойменных микобиот: микобиоты среднетаежной подзоны, а также

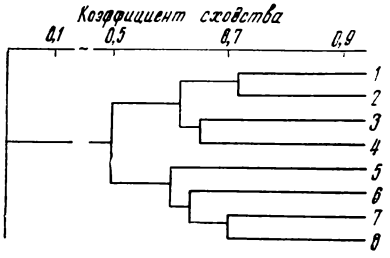


Рис. 16. Сходство видового состава ксилотрофных базидиомицетов пойменных лесов северной части Западно-Сибирской равнины.

1—8 — реки: *1* — Полуй; *2* — Куноват; *3* — Яходыяха; *4* — Хадытаяха; *5* — Тапсуй; *6* — Ковенская; *7* — Северная Сосьва; *8* — Ляпин

южной части северотаежной, с одной стороны, и микобиоты пойменных лесов лесотундры, предлесотундровых редколесий — с другой (рис. 16). Выделяемые группы пойменных микобиот хорошо обосновываются с лесоведческих позиций. В поймах рек среднетаежной подзоны, а также южной части северотаежной климаксовая растительность представлена темнохвойными пихто-еловыми с кедром лесами. По своей структуре и типологии они близки или схожи с южнотаежными лесами зональных ландшафтов (Городков, 1946). Лесную растительность рассматриваемой группы пойм можно, образно говоря, уподобить «метастазам» южной тайги, благодаря которым ксилотрофные базидиомицеты соответствующего зонального расселения проникают в северные районы. В поймах рек предлесотундровых редкостойных лесов и лесотундры пихта отсутствует, и здесь на заключительных стадиях гидросерий лесной растительности преобладают еловые леса. Сначала с участием кедра (р. Куноват), а затем без него с лиственницей (реки Полуй, Хадытаяха). В северной части лесотундры (р. Яходыяха) ель в пойме практически отсутствует, а в качестве климаксового типа здесь представлены лиственничники. Сходство микобиот пойменных лесов Ямала находит объяснение и в истории формирования данных лесных массивов. Они рассматриваются как реликтовые, сохранившиеся в силу благоприятных микроклиматических условий с того периода голоцена, когда леса проникали значительно севернее их нынешнего зонального положения (Западная Сибирь, 1963; Плотников, 1984). По мнению В. В. Плотникова, консервация исходного ядра таежного комплекса в поймах рек Южного Ямала могла произойти не позднее 4500 лет назад.

Выделяемые группы пойменных микобиот отличаются по абсолютным показателям таксономического богатства, относительной представленности интразональных видов. По остальным показателям рассматриваемые группы интразональных микобиот близки. У микобиоты интразональных биотопов мы также находим тенденцию снижения таксономического разнообразия по мере продвижения на Север. Приведем таксономические пока-

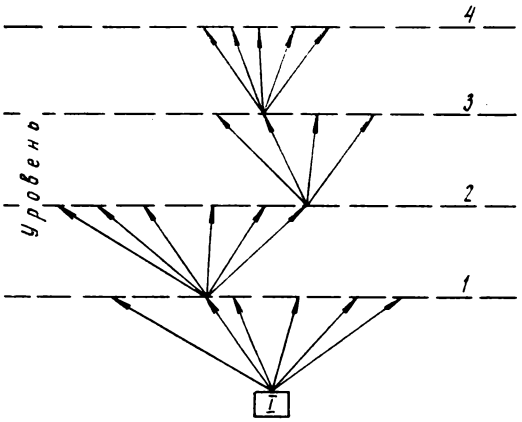


Рис. 17. Уровни экологической дифференциации биоты ксилотрофных базидиомицетов.

1 — формационный; *2* — зонально-географический; *3* — биотопический, или внутриландшафтный; *4* — ценотический

затели биоты ксилотрофных базидиомицетов пойменных биотопов северной половины Западно-Сибирской равнины:

Микобиота	Количество			Коэффициент			Интразональные виды
	видов (В)	родов (Р)	семейств (С)	В/Р	В/С	Р/С	
Пойменных лесов лесо- и предлесотундры	138	84	15	1,6	9,2	5,6	34,1
Пойменных лесов средней тайги	176	101	18	1,7	9,8	5,6	23,3

Сопоставление данных материалов табл. 26 предшествующего раздела показывает, что среднетаежная пойменная микобиота по анализируемым характеристикам близка к микобиоте зональных ландшафтов этой подзоны, а микобиота пойменных лесов лесо- и предлесотундры превосходит по таксономическому богатству биоту ксилотрофных базидиомицетов соответствующих им зональных местообитаний.

Наличие биотопической дифференциации микобиоты, дополняющей зональную, наводит на мысль о существовании нескольких уровней ее экологической дифференциации (рис. 17). Первый из них — формационный — связан с избирательным отношением ксилотрофов к древесным породам, лесным формациям. На этом уровне региональная микобиота оказывается состоящей из серии формационных микобиот. Второй уровень экологической дифференциации биоты ксилотрофных базидиомицетов,

который можно определить как зонально-географический, ведет к возникновению широтных вариантов формационных микобиот. Существование этого уровня — следствие видоспецифичности реакций ксилотрофных базидиомицетов на широтный комплексный градиент. В свою очередь, в пределах каждой из природных зон грибы распределяются по биотопам сообразно их экологическим особенностям. С этим связан третий уровень дифференциации формационных микобиот — биотопический, или внутриландшафтный. И, наконец, в пределах биотопа дереворазрушающие грибы определенным образом распределяются по отдельным фракциям древесных остатков, поступающих в «цепи разложения» лесных биогеоценозов (см., например, В. А. Мухин, 1979, 1984, 1985). Данный уровень и связанные с ним процессы уже выходят за рамки собственно флористического анализа и нами здесь не рассматриваются.

5.4. ЗОНАЛЬНАЯ СТРУКТУРА МИКОБИОТЫ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

Выделение широтных климатипов микобиоты по геоботаническим зонам есть акт до некоторой степени искусственный, так как границы зональных элементов микобиоты устанавливаются по соответствующим рубежам лесной растительности. Однако в силу различий в реакции грибов и растений (как организмов принципиально различной организации) на один и тот же градиент условий зональные структуры микобиоты и растительности могут и не совпадать. Поэтому более объективным является выделение широтных климатипов микобиоты на основе собственно ее зональных черт — особенностей видового, семейственного состава, специфических видов, пропорций и т. д. Такой подход предполагает, прежде всего, количественную оценку сходства видового состава ксилотрофных базидиомицетов в разных районах равнины. Располагая описаниями 26 локальных микобиот, характеризующих изменение видового состава в широтном градиенте (см. Приложение, табл. 1), мы провели кластерный анализ, а его результаты представлены на рис. 18.

Рассматривая полученный дендрит, можно видеть, что локальные микобиоты группируются вполне определенным образом. Выделяются два крупных и хорошо обособленных их комплекса. Первый из них включает биоты северной части равнины (лесотундра — средняя тайга), а второй — южной (южная тайга — лесостепь). В свою очередь каждый из названных комплексов содержит в своем составе по две группы. Комплекс *А* включает биоты грибов, приуроченных к лесотундровой зоне (*В*), а также к подзонам северной и средней тайги (*Г*). Комплекс *Б* распадается на микобиоты лесостепи и березово-осиновых подтаежных лесов, с одной стороны, (*Е*) и южной тайги и подтаежных сосняков — с другой (*Д*).

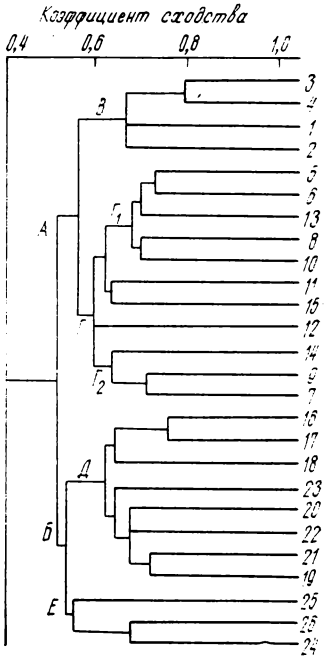


Рис. 18. Сходство видового состава конкретных биот ксилотрофных базидиомицетов широтного профиля Западно-Сибирской равнины.

Микобиоты: *1* — леса поймы р. Яходыяхи; *2* — леса поймы р. Хадытаяхи; *3* — леса поймы р. Полуя; *4* — гипоарктические редколесья; *5* — редкостойные предлесотундровые леса; *6* — леса поймы р. Куноват; *7* — леса долины р. Ляпин; *8* — леса поймы р. Ляпин; *9* — леса долины р. Северной Сосьвы; *10* — леса поймы р. Северной Сосьвы; *11* — сосновые леса Кондо-Сосьвинского междуречья; *12* — пойменные леса Кондо-Сосьвинского междуречья; *13* — темнохвойные леса правобережья р. Оби; *14* — сосновые леса долины р. Ковенской; *15* — леса поймы р. Ковенской; *16* — темнохвойные леса нижнего течения р. Иртыша; *17* — леса поймы р. Иртыша; *18* — производные леса долины р. Иртыша; *19* — сосняки нижнего течения р. Тобола; *20* — темнохвойные леса долины р. Тобола; *21* — производные леса долины р. Тобола; *22* — темнохвойные леса долины р. Туры; *23* — сосновые леса долины р. Пышмы; *24* — подтаежные березово-осиновые леса; *25* — лесостепные притобольские боры; *26* — лесостепные березово-колочные леса

Таким образом, биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины содержит ряд отличных друг от друга частей, обладающих определенной зональной специфичностью. Это дает основу для выделения в ее составе серии широтных климатипов, совокупность которых и составляет суть зональной структуры микобиоты. Проецируя рассмотренный дендрит на карту Западно-Сибирской равнины, мы получаем соответствующую карту-схему зональной структуры западносибирской биоты (рис. 19).

Мы находим возможным выделить две зоны * микобиоты. Первая из них — бореально-субарктическая — приурочена к термодефицитным районам равнины. Она включает подзоны лесотундровой и психробореальной микобиоты. Последняя объединяет районы северной и средней тайги, так как, исходя из особенностей видового состава грибов, выделение северо- и среднетаежных микобиот неоправданно: их видовые комплексы взаимопоглощаются (см. рис. 18). Поэтому правильнее рассматривать микобиоту этих подзон как единый комплекс видов, дальнейшая дифференциация которого идет преимущественно по лесным формациям. В частности, здесь хорошо обособляются микобиоты темнохвойных и светлохвойных формаций.

Вторая зона микобиоты — суббореально-лесостепная — приходится на южную часть равнины и содержит подзоны южно-

* Ранг выделяемых зональных элементов микобиоты устанавливался достаточно произвольно по совокупности признаков: сходству видового состава, таксономическому разнообразию, наличию специфических таксонов.

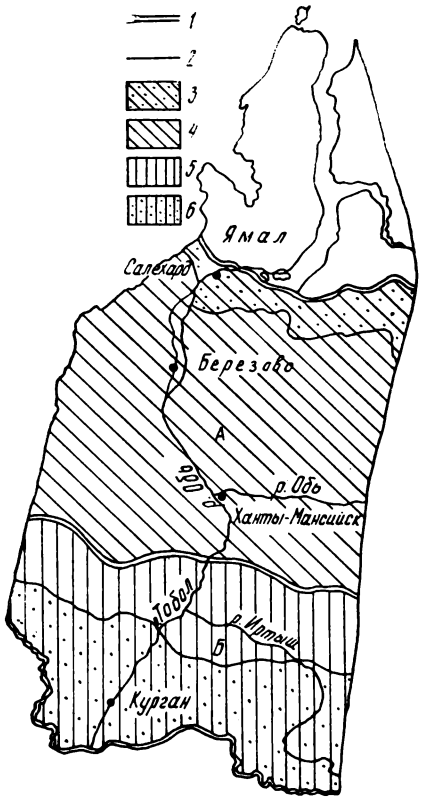


Рис. 19. Схема широтной дифференциации биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины.

Границы: *1* — микобиотических зон; *2* — подзон. Зоны микобиоты: *А* — бореально-субарктическая; *Б* — суббореально-лесостепная.
Подзоны: *3* — лесотундровая; *4* — психробореальная; *5* — южнотаежная; *6* — лесостепная

таежной и лесостепной микобиот. Первая из них приурочена к районам с оптимальными гидротермическими условиями, а вторая — к термоизбыточным, но в обоих случаях термообеспеченность не является лимитирующим фактором. Ксилотрофные базидиомицеты подтайги самостоятельный зональный элемент не образуют. Микобиота хвойных лесов этой подзоны обнаруживает близость с южнотаежной микобиотой, микобиота мелколиственных лесов ближе всего стоит к таковой осиново-березовых колочных лесов лесостепи (см. рис. 18). Учитывая зональный характер для подтайги мелколиственных лесов, на карте-схеме территориально ее объединили с лесостепной (см. рис. 19).

Зона суббореально-лесостепной микобиоты отличается максимальным разнообразием ксилотрофных грибов. Здесь обитает 89 % всех найденных на равнине видов. Треть из них — специфические для этой зоны и обеспечивают ее высокое абсолютное своеобразие (табл. 29).

Данную группу ксилотрофов образуют виды, специфические для подзон южной тайги, подтайги и лесостепи, а также те, которые, не будучи приуроченными к какой-либо одной из названных подзон, в своем распространении все же ограничены только этими районами. К таким принадлежат *Antrodia albida, Tyromyces kmetii, Schizophyllum commune, Junghuhnia nitida, J. pseudozilingiana, Steccherinum fimbriatum, Amphinema byssoides, Bothryohypochnus isabellinus, Botryobasidium subcoronatum, Hyphoderma argillaceum, Hyphodontia alutacea, H. pallidula, Mycoacia fuscoatra, Peniophora rufomarginata, Phanero-*

chaete filamentosa, Resinicium bicolor, Slopulaides hydnoides, Sistotrema coroniferum, Thechispora mollusca, Tubulicrinis medius, Lentinus suavissimus, Pleurotus calyptratus.

Специфическими для данной зоны микобиоты являются и многие рода — *Anomoporia, Aurantioporus, Phaeolus, Spongipellis, Lentaria, Schizophyllum, Boidinia, Fibulomyces, Piloderma, Crustomyces, Schizopora, Byssomerulius, Cytidiella, Erythricium, Botryohypochnus, Metulodontia, Mycoacia, Resinicium, Scopuloides, Sistotrema, Amphynema, Climacodon, Entoloma, Phaeomarasmius, Ditiola, Pseudohydnum.* К характеристическим родам следует отнести и такие, как *Trechispora, Ceraceomerulius, Junghuhnia, Oxyporus*, виды которых обитают в зональных биотопах юга равнины, но некоторые из них встречаются в пойменных лесах среднетаежной подзоны. Специфические для рассматриваемой зоны и некоторые одновидовые семейства — Schizophyllaceae, Entolomataceae, Clavariaceae.

Плотность видов в пределах обсуждаемой зоны не одинакова, а минимальное их число отмечается в лесостепной подзоне микобиоты.

Минимального значения в данной зоне достигают как абсолютные, так и относительные показатели микобиоты. Наоборот, южнотаежная подзона микобиоты характеризуется наиболее высокими значениями этих показателей (см. табл. 29).

Зона бореально-субарктической микобиоты характеризуется меньшим таксономическим разнообразием — здесь на 16 % ниже видовое богатство и на 9—12 % меньше разнообразие родов, семейств (см. табл. 29). Она отличается и более низким уровнем абсолютного своеобразия — в ее составе всего 13,9 % характеристических видов. Эту группу образуют виды, специфические для лесотундры, северной и средней тайги, и небольшой круг видов — *Datronia scutellata, Stereum rugosum, Gloeocytidiellum leucoxanthum, Hyphodontia quercina, Plicatura nivea, Resupinatus trichotis, Exidiopsis qriseo-brunnea, Marasmiellus ramealis, Femsjonia pezizaeformis, Cratecorolla cerasi, Phanerochaete calotricha*, встречающихся только в северной части равнины. Десять родов — *Resupinatus, Flammulaster, Phyllotopsis, Marasmiellus, Serpula, Sistotremastrum, Plicatura, Guepiniopsis, Femsjonia, Cratecolla* — характерны для бореально-субарктической зоны. На уровне семейств специфичности она не имеет. Однако между зонами микобиоты наблюдаются различия в распределении ведущих семейств, состав которых для разных климатипов представлен в табл. 30.

Психробореальная подзона мало отличается по своим характеристикам от таковых всей бореально-субарктической микобиоты. Лесотундровый же климатип обнаруживает крайнюю степень упрощения, и в его составе почти отсутствуют специфические виды.

Таблица 29

Таксономические характеристики широтных климатипов биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины

Широтный климатип	Количество			Коэффициент			Специфические виды
	видов (В)	родов (Р)	семейств (С)	В/Р	В/С	Р/С	
Лесотундровый	119	69	15	1,7	7,9	4,6	3/2,5
Психробореальный . . .	244	123	20	2,0	12,2	6,1	25/10,2
Бореально-субарктический	258	127	20	2,0	12,9	6,4	36/13,9
Южнотаежный	282	137	22	2,1	12,9	6,2	50/17,7
Лесостепной	151	84	18	1,8	8,4	4,7	22/14,6
Суббореально-лесостепной	308	144	23	2,1	13,4	6,3	87/28,2

Примечание. В числителе — шт., знаменателе — %.

Таблица 30

Ведущие семейства широтных климатипов биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины

Семейство	Климатип микобиоты					
	лесотундровый	психробореальный	бореально-субарктический	южнотаежный	лесостепной	суббореально-лесостепной
Poriaceae	36/30,0	75/30,7	77/27,9	84/29,7	42/27,8	100/32,5
Corticiaceae . . .	34/28,3	66/27,0	74/28,6	88/31,1	52/34,4	86/27,9
Polyporaceae s. str.	3/2,5	14/5,7	14/5,4	20/7,1	13/8,6	20/6,5
Hymenochaetaceae	12/10,0	18/7,4	18/6,9	19/6,7	11/7,3	21/6,8
Steccherinaceae .	2/1,6	4/1,6	5/1,9	11/3,9	6/3,7	12/3,9
Stereaceae	5/4,2	9/3,7	9/3,5	8/2,8	5/3,3	9/2,9
Strophariaceae . .	4/3,3	7/2,9	8/3,1	7/2,5	5/3,3	10/3,2
Coniophoraceae . .	2/1,6	6/2,5	6/2,3	—	3/1,9	—
Tremellaceae . . .	7/5,8	12/4,9	12/4,6	10/3,5	3/1,9	10/3,2
Tricholomataceae . .	9/7,5	11/4,5	11/4,2	9/3,2	2/1,3	9/2,9
Crepidotaceae . .	—	4/1,6	5/1,9	6/2,1	2/1,3	6/1,9
Dichostereaceae .	—	4/1,6	—	—	—	—

Примечание. В числителе — шт., знаменателе — %.

Выделяемые зоны микобиоты хорошо диагностируются и комплексами активных видов, а, как отмечает Л. И. Малышев (1973), привлечение критерия активности видов делает флористическое районирование более обоснованным.

5.5. АКТИВНЫЕ ВИДЫ ЗАПАДНОСИБИРСКОЙ МИКОБИОТЫ

С экологических позиций, в микобиоте выделяется две категории видов — фоновые и малочисленные, редкие. Виды, отличающиеся повышенной численностью, широкой экологической амплитудой и сравнительно равномерным распределением по территории, Б. А. Юрцев (1964) называет активными. По его мнению, эколого-биологические свойства активных видов соответствуют общей ландшафтно-климатической обстановке территории.

В западносибирской микобиоте группа активных видов по объему относительно невелика и включает около трех десятков видов, состав которых характеризует табл. 31. Большая часть активных видов представлена трутовыми грибами. Вместе с тем, мы находим среди них и представителей Corticiaceae, Stereaceae, порядков Agaricales, Tremellales. Таким образом, активные виды западносибирской микобиоты представляют собой достаточно разнородную в систематическом отношении группу.

Эта группа разнородна и с точки зрения эколого-биологических свойств составляющих ее видов. В их составе мы встречаем как сапротрофов, так и факультативных паразитов древесных, виды с многолетними и однолетними, однолетними зимующими базидиомами, а также эври- и стенотрофов. Большая часть активных видов представляет собой лигнинразрушающие грибы, а целлюлозоразрушающие грибы представлены всего четырьмя видами — *Fomitopsis pinicola, F. rosea, Piptoporus betulinus, Gloeophyllum sepiarium.* Гетерогенность активных видов, скорее всего, обусловливается разнообразием природных режимов равнины.

Все активные виды западносибирской микобиоты обнаруживают определенную широтную динамику численности и в большинстве случаев активны только в известном диапазоне условий (см. табл. 31). Это позволяет использовать зональные особенности состава активных видов для целей выделения широтных элементов микобиоты. Как считает Б. А. Юрцев (1964, с. 5), «одним из самых естественных критериев зональных рубежей является существенное обновление в широтном направлении состава активных видов, в частности, массовый уход с водоразделов одних и выход на водоразделы других видов».

При всей индивидуальности широтных изменений в активности видов хорошо выделяются группы грибов, активных в северной части равнины (средняя тайга — лесотундра) и в юж-

Таблица 31

Активные виды ксилотрофных базидиомицетов зональных биотопов Западно-Сибирской равнины и их численность, экз./га

Вид	Природная зона						
	лесотундра	предлесо-тундровые редколесья	северная тайга	средняя тайга	южная тайга	подтайга	лесостепь
Phellinus chrysoloma *	2,9	3,7	0,9	1,0	0,3	—	—
P. igniarius coll. . . .	35,1	35,9	26,7	15,9	2,3	2,1	ед.
P. pini	—	—	ед.	3,9	ед.	0,3	ед.
P. tremulae **	ед.	1,4	ед.	8,2	8,8	4,4	ед.
Inonotus obliquus . . .	6,5	5,0	2,2	2,4	1,3	0,6	ед.
Fomes fomentarius . .	6,7	51,7	65,1	71,9	54,8	76,8	33,7
Piptoporus betulinus . .	10,7	21,8	16,4	29,9	18,4	10,2	7,2
Stereum hirsutum . . .	1,0	0,7	0,7	2,1	10,6	28,9	15,3
S. sanguinolentum . . .	2,7	5,0	3,4	4,6	4,5	4,3	0,9
Daedaleopsis confragosa	2,4	3,1	2,3	4,1	22,7	37,9	33,7
Trichaptum abietinum . .	1,8	2,6	7,6	14,7	8,0	1,5	—
T. biforme	ед.	ед.	1,1	6,8	7,1	10,0	18,8
Trichaptum fusco-violaceum	3,7	4,0	10,0	13,1	33,5	31,4	10,8
T. laricinum *	22,1	15,0	18,0	1,2	ед.	—	—
Fomitopsis pinicola . .	3,3	4,7	12,1	19,9	21,2	11,3	1,1
F. rosea *	ед.	0,4	1,0	1,1	5,5	3,5	—
Gloeophyllum sepiarium	10,9	12,5	7,2	4,2	1,8	1,4	ед.
Pleurotus calyptratus **	—	—	—	—	1,9	3,5	3,8
P. pulmonarius	1,2	10,6	1,1	4,6	2,5	4,0	1,0
Exidia glandulosa . . .	0,5	1,1	0,7	2,6	7,9	12,5	13,4
Hymenochaete mougeotii *	—	—	—	ед.	8,2	—	—
Dichomitus squalens . .	ед.	0,6	2,5	4,5	ед.	ед.	1,2
Grepidotus mollis . . .	—	—	—	ед.	8,0	ед.	ед.
Trametes ochracea ** . .	0,7	1,5	0,4	5,9	3,5	2,5	0,5
T. trogii **	—	ед.	ед.	ед.	2,7	1,6	3,3
Gloeoporus dichrous . .	1,8	2,1	1,1	0,6	0,7	0,5	0,7
Cerrena unicolor . . .	2,6	7,1	4,2	1,7	0,9	2,6	1,1
Auriculariopsis ampla **	—	—	—	ед.	3,1	2,9	7,8

* Численность указана для темнохвойных лесов. ** Численность для биотопов, где осина — постоянно представленный вид.

ной (южная тайга — лесостепь). Каждая из таких групп оказывается диагностической для выделяемых нами зон микобиоты. К числу специфических для бореально-субарктической микобиоты принадлежат *Phellinus chrysoloma, Ph. pini, Ph. igniarius coll, Inonotus obliquus, Trichaptum laricinum, Gloephyllum sepiarium, Cerrena unicolor, Gloeoporus dichrous.* К ним же относятся и *Plicatura nivea, Peniophora aurantiaca, Tectella patellaris, Inonotus radiatus,* развивающиеся на древесных остатках *Alnus fruticosa* в поймах рек. Однако данная группа биотопов не учтена в табл. 31. Для суббореально-лесостепной зоны микобиоты характеристическими являются *Stereum hirsutum, Daedaleopsis confragosa, Trichaptum biforme, Exidia glandulosa, Pleurotus calyptratus, Hymenochaete mougeotii, Trametes trogii, Auriculariopsis ampla, Fomitopsis rosea, Crepidotus mollis.* Группа активных видов этой зоны более разнородна в систематическом отношении и включает виды трех порядков — Aphyllophorales, Agaricales, Tremellales. Активные виды северной части равнины относятся к одному порядку — Aphyllophorales.

Наряду с видами, активность которых зонально специфична, существуют виды, активные в широком диапазоне экологических условий и потому общие для микологических зон. Это *Fomes fomentarius, Piptoporus betulinus, Trichaptum fusco-violaceum, T. abietinum, Fomitopsis pinicola, Pleurotus pulmonarius, Phellinus tremulae, Stereum sanguinolentum, Trametes ochracea, Dichomitus squalens.* К этой же группе принадлежат и *Pholiota aurivella* — вид, широко представленный в пойменных ивняках большинства природных зон равнины.

Различия между группами активных видов северной и южной зон микобиоты касаются не только особенностей их состава, но и эколого-биологических свойств. Виды, специфические для северной микобиоты имеют (за единственным исключением — *Gloeoporus dichrous*) многолетние базидиомы. Все (кроме *Gloeophyllim sepiarium*) принадлежат к лигнинразрушающим и многие из них — *Phellinus pini, Ph. chrysoloma, Ph. igniarius coll., Inonotus obliquus* — являются факультативными паразитами древесных. Специфические для суббореально-лесостепной микобиоты активные виды (кроме *F. rosea*) характеризуются однолетними зимующими базидиомами, среди них нет паразитических, преобладают лигнинразрушающие грибы. Лишь *Fomitopsis rosea* представляет здесь целлюлозоразрушающие грибы.

Очевидно, что состав активных видов не носит случайного характера, а является результатом отбора грибов на соответствие их эколого-биологических свойств ландшафтно-климатическим условиям различных территорий. В силу массовости они играют важную роль в биологическом разложении древесины, выступая в качестве экологических доминантов.

Глава 6

ДОМИНИРУЮЩИЕ ВИДЫ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ

Не все организмы сообщества играют одинаково важную роль в определении его природы и функций. Обычно лишь относительно немногие виды оказывают на сообщество определяющее воздействие, обусловленное их численностью, размером, продукцией. Такие виды, принимающие значительное участие в регуляции энергетического обмена и оказывающие существенное влияние на среду обитания, известны как экологические доминанты (Одум, 1975). Ю. Одум указывал, что понятие «доминирование» не применялось к сапрофитному уровню, но есть все основания признать, что среди бактерий и других сапротрофов одни виды имеют большее значение, чем другие. Более определенно по этому поводу высказывались В. Я. Частухин и М. А. Николаевская (1969, с. 306): «...как среди высших растений в каждой ассоциации имеются виды-эдификаторы, так и среди сапрофитных грибов можно выделить основные формы дезинтеграторов».

6.1. ОЦЕНКА БИОГЕОЦЕНОТИЧЕСКОЙ ЗНАЧИМОСТИ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ И КОНЦЕНТРАЦИЯ ДОМИНИРОВАНИЯ В ИХ СООБЩЕСТВАХ

Практическое применение концепции экологического доминирования в экологии грибов связано с рядом трудностей. Это вызвано, прежде всего, сложностью получения точных количественных оценок для популяций грибов. Для ксилотрофных грибов в качестве показателя численности можно предложить количество субстратов, на которых развивается тот или иной вид. Дискретность древесных остатков делает такую оценку сравнительно простой процедурой. Полученные таким образом материалы представлены на рис. 20. Как они свидетельствуют, сообщества ксилотрофных базидиомицетов всех зональных типов лесных экосистем Западно-Сибирской равнины состоят из отно-

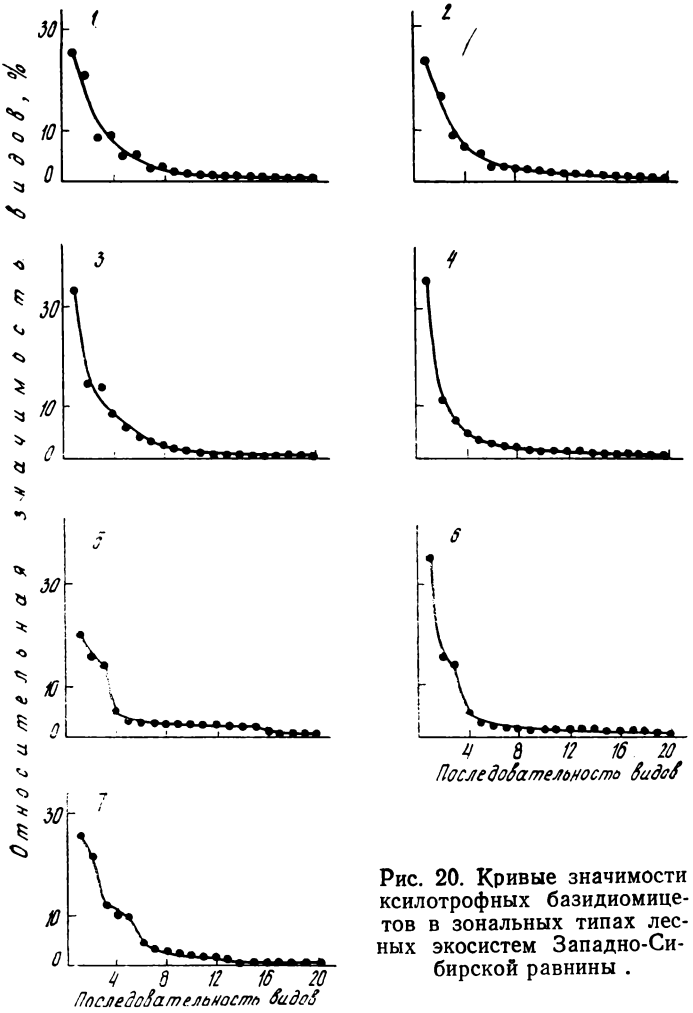


Рис. 20. Кривые значимости ксилотрофных базидиомицетов в зональных типах лесных экосистем Западно-Сибирской равнины .

1 — гипоарктические редколесья; *2* — предлесотундровые редкостойные леса; *3* — северотаежные леса; *4* — среднетаежные леса; *5* — южнотаежные леса; *6* — подтаежные мелколиственные леса; *7* — лесостепные колочные леса

сительно большого числа малочисленных видов и нескольких массовых, доминирующих.

Однако и в этом случае оценка значимости вида оказывается затруднительной. Если климатические факторы среды с определенной поправкой на локальные условия и можно считать равнодействующими (в пределах определенной территории) на все виды, то этого нельзя сказать в отношении субстратных факторов. Представленность древесных пород (производное от этого — количество древесных остатков) может быть весьма различной даже при одинаковом климатическом фоне. Соответственно и численность грибов, развивающихся на древесине разных пород, будет существенно различаться. Поэтому мы предлагаем оценивать значимость того или иного ксилотрофного базидиомицета в биологическом разложении древесины по его положению в иерархической структуре численности видов, связанных с определенной древесной породой. В таком варианте в основу выделения экологических доминантов положены данные о встречаемости видов на древесных остатках определенных пород. По сути, в таком варианте доминирующие ксилотрофы представляют собой группу активных видов, характерную для отдельных лесных формаций.

Как можно видеть (рис. 21), в группировках грибов, участвующих в разложении одной древесной породы, хорошо выделяются виды с высокой встречаемостью — 10 % и более. Такие виды, как следует ожидать, участвуют в разложении значительной части древесных остатков, перерабатывая тем самым большие объемы древесины, поступающей в «цепи разложения» лесных биогеоценозов. Последнее не является бесспорным. С одной стороны, логично полагать, что массовые виды, заселяя многие субстраты, перерабатывают значительные объемы древесины. С другой, не исключено, что отдельные часто встречающиеся виды в силу каких-то присущих им биологических особенностей развиваются в ограниченных объемах древесины, а более редкие виды могут занимать и перерабатывать значительные объемы древесины. Немаловажным обстоятельством, влияющим на соотношение между численностью вида и его биогеоценотической ролью выступают различия в дереворазрушающей активности. Последняя определяет скорость разложения древесины, а тем самым и значимость в этих процессах грибов.

К сожалению, эти параметры (объем занимаемой грибом древесины и его активность) в природных условиях трудно, если вообще возможно, определить. Это делает проблематичной саму возможность точной оценки экологической значимости конкретных видов дереворазрушающих грибов. Единственно доступным на настоящий момент показателем роли вида в биологическом разложении древесины все же остается его численность. Такой подход уже нашел свое отражение во многих работах (Частухин, 1945; Пармасто, 1963, 1967; Васильков, 1966; Частухин,

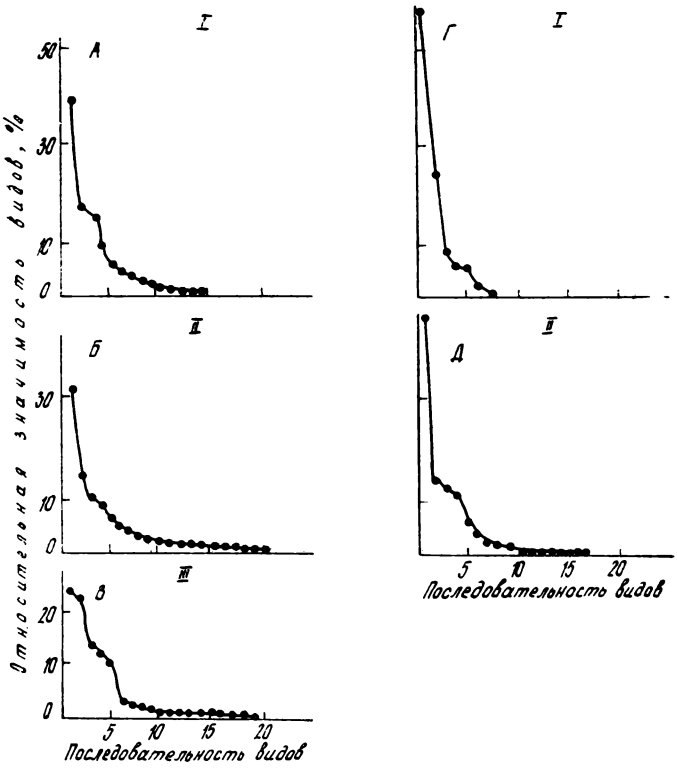


Рис. 21. Кривые значимости видов в сообществах деструкторов древесины березы (*А — В*) и ели (*Г, Д*).

I — гипоарктические редколесья; *II* — южнотаежные леса; *III* — лесостепные колочные леса

Николаевская, 1969; Любарский, Захарова, 1970; Паламарчук и др., 1976; Петренко, 1978; Иванов, 1981), в которых на основе встречаемости выделяются доминантные виды, развивающиеся на определенных древесных породах.

Интегральным показателем распределения биогеоценотических функций между членами сообщества является показатель Симпсона (Одум, 1975; Уиттекер, 1980). Табл. 32 дает представление о концентрации доминирования в сообществах деструкторов древесины березы и ели. Можно видеть, что концентрация доминирования в целом невелика и варьирует в зависимости от типа биотопа и его зонального положения в пределах от 0,15 до 0,47. Тенденции зональных изменений концентрации доминирования не выражены четко.

Однако можно отметить, что максимальные ее значения наблюдаются все же в экосистемах Севера. Это соответствует принятым в экологии взглядам, согласно которым в сообществах,

Таблица 32

Концентрация доминирования в сообществах деструкторов древесины ели и березы в экосистемах Западно-Сибирской равнины

Природная зона	Ель		Береза	
	пойменные леса	леса зонального типа	пойменные леса	леса зонального типа
Лесотундра	0,26	0,39	0,30	0,22
Северная тайга	0,20	0,22	0,39	0,30
Средняя тайга	0,27	0,19	0,26	0,28
Южная тайга	—	0,27	0,15	0,19
Подтайга	—	0,16	—	0,19
Лесостепь	—	—	—	0,16

Таблица 33

Концентрация доминирования в сообществах ксилотрофных базидиомицетов Приобской лесотундры

Сообщества	Пойменные леса рек			Гипоарктические редколесья водоразделов
	Хадытаяхи	Яходыяхи	Полуя	
Березняки	0,38	0,23	0,31	0,22
Ольшатники	0,43	0,42	0,25	—
Ивняки	0,40	0,92	0,85	—
Ельники	0,30	—	0,23	0,39
Лиственничники	0,34	0,48	0,41	0,42

Таблица 34

Доминирующие виды ксилотрофных базидиомицетов кедровых и лиственничных лесов северной части Западно-Сибирской равнины

Вид	Лиственничники			Кедрачи северной тайги	
	Лесотундра		Северная тайга		
	Южный Ямал, пойменные леса	гипоарктические редколесья		северная часть	южная часть
Trichaptum laricinum	12,5 *	59,4	48,3	48,4	38,8
T. fusco-violaceum . .	—	—	2,5	17,2	21,2
Stereum sunguinolentum	31,6	23,5	32,5	0,8	7,1
Phellinus chrysoloma	56,0	7,8	7,9	5,5	—
Fomitopsis pinicola . .	—	—	—	11,7	11,8

* Здесь и далее: в таблицах указан средний процент древесных остатков соответствующей породы, заселенный видом в биотопах указанного типа.

Схема 6

	Субдоминанты	
T. laricinum (доминант)	Кедрачи	*T. fusco-violaceum, F. pinicola*
	Сосняки	*T. fusco-violaceum, G. sepiarium*
	Ельники	*G. sepiarium (F. pinicola, T. abietinum)* *
	Лиственяги	*S. sanguinolentum*

* Входят в состав субдоминантов в северной тайге.

обитающих в экстремальных условиях, доминирование более выражено (Одум, 1975; Уиттекер, 1980).

В табл. 33 содержатся материалы, характеризующие концентрацию доминирования в сообществах ксилотрофов Приобской лесотундры. В большинстве случаев максимальные значения показателя Симпсона составляют около 0,40 и лишь в ивняках могут достигать 0,85—0,92.

6.2. ДОМИНАНТНЫЕ ВИДЫ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ХВОЙНЫХ ФОРМАЦИЙ

В хвойных лесах Западно-Сибирской равнины доминантными видами выступают *Trichaptum abietinum, T. laricinum, fusco-violaceum, Gloeophyllum sepiarium, Fomitopsis pinicola, F. rosea, Phellinus chrysoloma, Ph. pini, Stereum sanguinolentum, Antrodia xantha, Hymenochaete mougeotii* *.

В Гипоарктике (лесотундра — северная тайга) биологическое разложение древесины хвойных в зональных биотопах протекает при определяющем воздействии нескольких групп доминантов, общей чертой которых является ведущая роль в них *T. laricinum*. Различия между ними связаны с особенностями состава субдоминантов. Поэтому мы находим возможным говорить о едином для этих районов комплексе доминантов, образуемых названным видом и включающим ряд формационно специфичных вариантов. Его структура отражена на схеме 6. Для гипоарктических ельников существует два зональных варианта доминирующих видов. Первый — лесотундровый — включает *T. laricinum, G. sepiarium*, а второй — северотаежный,— образуемый названными видами и *F. pinicola, T. abietinum*.

В этой части равнины отмечается и ряд групп доминантов, приуроченных к лесной растительности пойм. Так, в пойменных лесах Южного Ямала отмечен особый комплекс, характерный для лиственничников и образованный *Ph. chrysoloma, T. laricinum, S. sanguinolentum*. При этом наиболее массовым видом

* Здесь и далее к доминирующим видам мы относим те, что встречаются на десяти и более процентах древесных остатков соответствующих пород. Введение такого единого «стандарта» позволяет объективизировать выделение экологических доминантов.

является не *T. laricinum,* а *Ph. chrysoloma* (табл. 34). По данным Э. Пармасто (Parmasto, 1976), *Phellinus chrysoloma* — наиболее массовый вид трутовых грибов в Северной и Центральной Якутии, в том числе и в районах полярной границы распространения *Larix dahurica.*

Для пойменных ельников Ямала характерен комплекс доминантов, который включает *Trichaptum laricinum, Gloeophyllim sepiarium,* а также *Phellinus chrysoloma, Stereum sanguinolentum.* Для пойменных ельников южной части лесотундры отмечается тот же набор доминирующих ксилотрофов, что и для зональных биотопов северной тайги. Правда, он несколько отличается от северотаежного за счет появления в числе субдоминантов *Ph. chrysoloma* (табл. 35).

Иной состав доминантов мы встречаем в пойменных ельниках северотаежной зоны. Доминантом в данном случае выступает *F. pinicola,* а *T. laricinum, T. abietinum, F. rosea* являются субдоминантами (см. табл. 35). Еще один комплекс доминантов, связанных с интразональной растительностью этой подзоны, характерен для пойменных пихтарников. Его образуют *T. fusco-violaceum* (доминант) и *F. pinicola.* Этот комплекс сохраняется во всех районах произрастания пихтовых лесов, и лишь в южной тайге он пополняется *H. mougeotii*:

Вид	Пойменные леса северотаежной зоны	Средняя тайга		Южная тайга
		пойменные леса	зональные ландшафты	
Trichaptum fusco-violaceum	68,7	73,8	60,9	53,9
Fomitopsis pinicola . .	13,7	14,4	19,6	14,2
Hymenochaete mougeotii	6,0	3,8	2,2	14,8

В средней тайге оба названных комплекса становятся типичными и для зональных ландшафтов, приобретая тем самым статус зональных образований. При этом из состава доминантных видов деструкторов древесины ели выходит *T. laricinum* и для ельников средней тайги комплекс доминантов приобретает следующий вид — *Fomitopsis pinicola, F. rosea, Trichaptum abietinum* (см. табл. 35). Он является единым как для зональных, так и для интразональных биотопов. Его структура сохраняется и в более южных районах произрастания ели (южной тайге и подтайге), хотя и наблюдаются известные изменения в относительной значимости видов в пределах рассматриваемого комплекса.

С *F. pinicola* связано существование еще одного комплекса доминантов, типичного для средне- и южнотаежных сосняков. Он включает *F. pinicola, Trichaptum fusco-violaceum,* а в некоторых случаях и *A. xantha, Ph. pini.* Если в среднетаежных сосняках имеет место содоминирование *F. pinicola* и *T. fusco-violaceum,* то в южнотаежных преобладает первый из них (табл. 36). Это позволяет сближать средне- и южнотаежные

Таблица 35

Доминирующие виды ксилотрофных базидиомицетов еловых лесов Западно-Сибирской равнины

Вид	Лесотундра			Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Подтайга
	Южный Ямал, пойменные леса	южная часть, пойменные леса	гипоарктические редколесья				
Trichaptum laricinum . .	41,8	38,4	48,7	28,6 9,5	0,2 0,5	—	—
Trichaptum abietinus . .	2,5	11,4	4,9	13,9 22,2	25,6 11,1	14,3	10,6
T. fusco-violaceum . . .	—	—	8,6	7,5 7,1	5,4 10,3	8,6	6,6
Gloeophyllim sepiarium	12,2	10,9	22,8	16,9 3,5	5,6 5,1	4,0	4,8
Fomitopsis pinicola . .	1,3	21,1	5,3	16,1 30,2	36,4 40,7	41,3	26,4
Phellinus chrysoloma . .	30,4	12,9	8,1	5,8 6,4	1,9 0,9	0,2	—
Stereum sanguinolentum	11,4	1,7	1,2	3,0 3,0	5,4 4,6	2,9	—
Fomitopsis rosea . . .	0,4	3,6	0,5	1,8 18,8	9,8 16,5	10,9	25,3

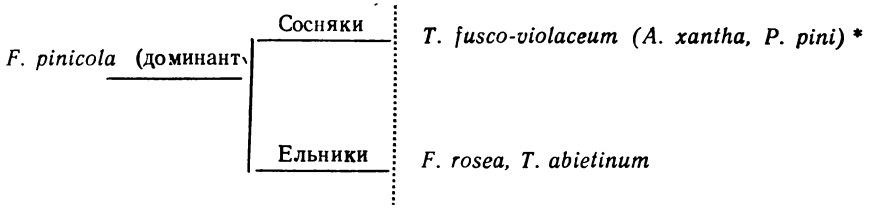
Примечание. Здесь и в табл. 37 в числителе — зональные, знаменателе — пойменные биотопы.

Таблица 36

Доминирующие виды ксилотрофных базидиомицетов сосновых лесов Западно-Сибирской равнины

Вид	Природная зона				
	северная тайга	средняя тайга	южная тайга	подтайга	лесостепь
Trichaptum fusco-violaceum	25,8	25,9	25,8	59,3	64,8
T. laricinum	32,3	1,1	—	—	—
Fomitopsis pinicola . .	8,1	24,5	36,7	9,3	6,1
Gloeophyllum sepiarium	12,9	3,1	6,3	—	1,0
Phellinus pini	—	10,9	3,1	0,6	—
Antrodia xantha . . .	6,5	14,4	3,1	0,6	0,5

Схема 7



* Среднетаежный вариант субдоминантов.

комплексы доминантных ксилотрофов сосняков с таковыми ельников и рассматривать их как формационные варианты единого образования, что отражено на схеме 7.

В сосновых лесах подтайги и лесостепи происходит усиление роли *T. fusco-violaceum*, а *F. pinicola* вообще выходит из состава доминирующих базидиомицетов. Поэтому биологическое разложение древесины сосны в этих районах равнины протекает при определяющем значении *T. fusco-violaceum* (см. табл. 36).

6.3. ДОМИНАНТНЫЕ ВИДЫ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ЛИСТВЕННЫХ ФОРМАЦИЙ

Несмотря на широкое распространение на равнине лиственных лесов, для них характерен ограниченный круг доминирующих ксилотрофных базидиомицетов. В соответствии с принятым нами «стандартом», к числу доминирующих видов для березовых лесов относятся *Phellinus igniarius, Piptoporus betulinus, Inonotus obliquus, Daedaleopsis confragosa, Stereum hirsutum, Trichaptum biforme.* Для осинников доминирующими являются *Phellinus tremulae, Trametes trogii, T. ochracea, Auriculariopsis ampla, Pleurotus calyptratus, Crepidotus mollis.* Общим для них является *Fomes fomentarius.* Они образуют серию комплексов доминантных видов, определенным образом меняющихся в широтном градиенте.

Широтная динамика комплексов хорошо просматривается на примере березняков, представленных во всех природных зонах равнины. На полярной границе леса комплекс доминантов образуют *Ph. igniarius* (доминант) и *I. obliquus, P. betulinus* (субдоминанты). В пойменных лесах Ямала он упрощается за счет выхода из его состава *P. betulinus.* Начиная с предлесотундровых редкостойных лесов для березняков характерен комплекс доминантов, образуемый *F. fomentarius* (доминант) совместно с *Ph. igniarius, P. betulinis.* Он един для зональных и интразональных биотопов северо- и среднетаежных подзон и вместе

Таблица 37

Доминирующие виды ксилотрофных базидиомицетов березовых лесов Западно-Сибирской равнины

Вид	Природная зона					
	лесотундра	северная тайга	средняя тайга	южная тайга	подтайга	лесостепь
Fomes fomentarius . .	8,7	45,9 56,7	45,4 47,8	36,6	42,7	21,4
Phellinus igniarius . .	39,1 46,2	26,0 17,5	10,2 9,3	1,6	1,2	—
Piptoporus betulinus . .	17,0 1,0	11,4 11,9	20,5 13,6	12,9	5,8	6,7
Inonotus obliquus . .	14,8 22,9	4,2 1,3	1,6 0,8	0,6	0,3	—
Daedaleopsis confragosa	4,3 0,2	1,2 0,7	3,3 2,8	12,5	19,5	24,6
Stereum hirsutum . .	1,2	0,3 0,4	1,3 1,9	6,4	12,7	10,5
Trichaptum biforme . .	—	0,3 0,4	4,4 5,1	6,5	5,5	14,5

Таблица 38

Доминирующие виды ксилотрофных базидиомицетов осиновых лесов Западно-Сибирской равнины

Вид	Природная зона				
	средняя тайга	южная тайга		мелколиственные подтаежные леса	лесостепные колочные леса
		темнохвойные леса	производные леса		
Fomes fomentarius . .	3,0	12,6	1,4	17,4	26,9
Phellinus tremulae . .	48,5	23,7	21,3	17,4	0,9
Auriculariopsis ampla . .	2,1	8,6	5,8	11,6	26,0
Pleurotus calyptratus . .	—	0,8	1,4	13,2	12,8
Trametes ochracea . . .	16,3	3,9	5,8	6,8	0,9
T. trogii	—	0,6	0,5	6,3	10,5
Crepidotus mollis . . .	—	15,1	26,8	—	—

с лесами северотаежного типа проникает по поймам рек в южную часть лесотундры (табл. 37).

В южнотаежных экосистемах мы сталкиваемся с новой его зональной модификацией: из состава доминантов выходит *Ph. igniarius,* а появляется *D.confragosa.* Поэтому в южнотаежных березняках набор доминантов выглядит следующим образом: *F. fomentarius, D. confragosa, P. betulinus.* Очередное преобразование комплекса происходит в подтайге. Здесь при сохранении доминирующей роли *F. fomentarius* вновь обновляется состав субдоминантов, в качестве которых выступают *D. confragosa, S. hirsutum,* а в лесостепных лесах к ним добавляется *T. biforme.* Одновременно в лесостепи усиливается роль *D. confragosa,* который здесь содоминирует с *F. fomentarius* (см. табл. 37).

В соответствии с изложенными материалами для березовых лесов Западно-Сибирской равнины следует выделить два основных комплекса доминирующих видов ксилотрофных базидиомицетов. Первый из них формируется *Phellinus igniarius* и приурочен к лесотундровой зоне, а второй, образуемый *Fomes fomentarius,* отличается значительным распространением, но образует серию зонально специфичных вариантов. Так как рассматриваемые комплексы и их широтные варианты представляют собой группировки грибов, развивающиеся на одном и том же субстрате, то мы вправе предполагать их климатическую детерминацию. Как и в случае с рассмотренными ранее комплексами доминантов хвойных лесов, наблюдаемые градиентные преобразования представляют собой результат экологического замещения видов, которое носит постепенный континуальный характер, но крайние члены этих рядов хорошо обособлены.

Существует еще один формационный вариант комплекса «*Fomes fomentarius*», характерный для подтаежных и лесостепных осинников. В подтайге *F. fomentarius* содоминирует с *Phellinus tremulae,* а в лесостепи — с *Auriculariopsis ampla* (табл. 38). В соответствии с этим можно выделить его подтаежный и лесостепной варианты. Общая структура комплекса доминирующих базидиомицетов, образуемого *F. fomentarius,* представлена на схеме 8 (*I* — березовые леса северной, *II* — средней, *III* — южной тайги; *IV* — подтаежные, *V* — лесостепные осинники).

Для осинников отмечается и особый комплекс доминирующих ксилотрофов, главенствующую роль в котором играет *Ph. tremulae.* Он характерен для средне-, южнотаежных районов и представлен двумя вариантами — среднетаежный (*Phellinus tremulae, Trametes ochracea*) и южнотаежный, обычно включающий *Ph. tremulae, C. mollis,* но в темнохвойных лесах в число субдоминантов входит и *Fomes fomentarius* (см. табл. 38).

К широко распространенным в Западной Сибири породам принадлежат ольха кустарниковая и древовидные ивы. Ольха кустарниковая широко представлена в поймах рек лесотундровой зоны и в меньшей степени она характерна для гипоаркти-

Схема 8

Субдоминанты

F. fomentarius (доминант)	*I*	*Ph. igniarius, P. betulinus*
	II	*P. betulinus, D. confragosa*
	III	*D. confragosa, S. hirsutum (T. biforme)**
	IV	*Ph. tremulae, A. ampla, P. calyptratus*
	V	*A. ampla, P. calyptratus, T. trogii*

* Входит в число субдоминантов в лесостепных сообществах.

ческих редколесий. В обоих случаях доминирующими деструкторами ее древесины являются *Plicatura nivea, Penophora aurantiaca.* Это единственная ситуация, когда древесина разрушается при преимущественном влиянии грибов Corticiaceae. В пойменных лесах Южного Ямала в число субдоминантов входит и представитель трутовых грибов — *I. radiatus,* занимающий третье место по значимости и в гипоарктических редколесьях. Однако здесь он не достигает до принятой нами пороговой величины встречаемости (табл. 39).

Древовидные ивы — неотъемлемый компонент растительности пойменных биотопов всех природных зон равнины. Интразональный характер ее расселения, по-видимому, обусловливает и большое однообразие комплекса доминантных ксилотрофов ивняков, ядро которого образуют *Phellinus igniarius, Daedaleopsis confragosa.* Третьим по значению является *Pholiota aurivella,* но не

Таблица 39

Доминирующие виды ксилотрофных базидиомицетов ольшатников и ивняков Западно-Сибирской равнины

Вид	Ольшатники		Ивняки	
	Ямала, пойменные леса	гипоарктического редколесья	Ямала, пойменные леса	южной тайги, поймы рек
Plicatura nivea . . .	41,7	60,2	—	—
Peniophora aurantiaca	29,5	19,0	—	—
Inonotus radiatus . . .	12,4	8,8	—	—
Tectella patellaris . . .	8,9	6,3	—	—
Phellinus igniarius . .	3,3	2,5	57,9	31,3
Pholiota aurivella . . .	0,5	1,0	7,5	11,2
Stereum hirsutum . . .	—	—	—	9,8

Таблица 40

Комплексы доминирующих в экосистемах зональных ландшафтов Западно-Сибирской равнины ксилотрофных базидиомицетов

Комплекс доминирующих видов	Зональное распространение	Лесная формация	Название комплекса
«*Trichaptum laricinum*»	Лесотундра — северная тайга	Хвойные леса	Гипоарктический
«*Fomitopsis pinicola*»	Средняя и южная тайга	Ельники, сосняки	Умеренно-бореальный
«*Trichaptum fusco-violaceum*»	Средняя тайга — лесостепь	Пихтачи и подтаежные лесостепные сосняки	Южно-бореальный
«*Phellinus igniarius*»	Лесотундра	Березняки	Лесотундровый бореальный
«*Fomes fomentarius*»	Северная тайга — лесостепь	Березняки, осинники	
1*. *Ph. igniarius, P. betulinis*	Северная и средняя тайга	Березняки	Психобореальный
2. *P. betulinus, D. confragosa*	Южная тайга	Березняки	Южнотаежный
3. *D. confragosa, S. hirsutum*	Подтайга — лесостепь	Березняки	Лесостепной
«*Phellinus tremulae*»	Средняя и южная тайга	Осинники	Умеренно-бореальный

* Даны основные зональные варианты комплекса.

всегда достигающий принятого нами порога значимости (см. табл. 39). В некоторых случаях к названным видам могут присоединяться и другие ксилотрофы, например, *Stereum hirsutum* в поймах рек южнотаежной подзоны (см. табл. 39).

Проведенный анализ показывает, что для лесных экосистем Западно-Сибирской равнины характерно ограниченное число доминирующих видов ксилотрофных базидиомицетов и образуемых ими комплексов, общий список которых дан в табл. 40. В зависимости от условий внешней среды, типа лесной формации состав доминантов меняется, что ведет к возникновению его формационных и зонально-биотопических вариантов. В силу этого в разных биотопах и лесных формациях биологическое разложение древесины осуществляется сообществами грибов, отличающихся не только видовой структурой, но и составом доминантов.

Широтные преобразования комплексов доминирующих видов позволяют использовать их в качестве диагностирующих при анализе зональной структуры микобиоты. В этой связи мы находим возможным вернуться к этому вопросу и рассмотреть его с позиций зональных особенностей доминирующих ксилотрофных базидиомицетов.

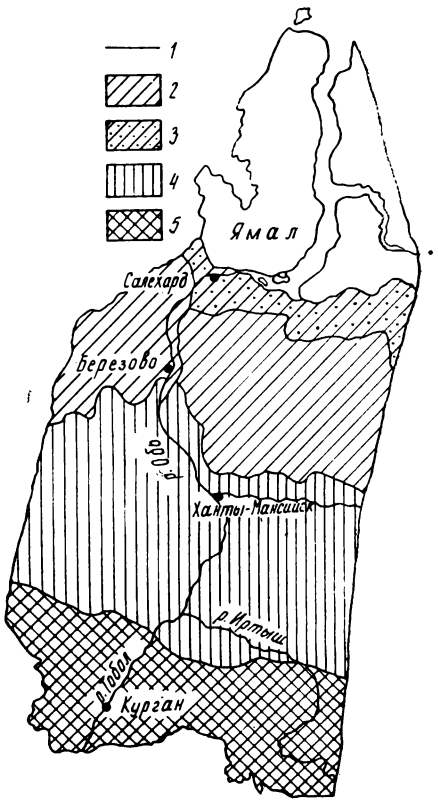


Рис. 22. Зональная структура биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины (на основе зональных особенностей доминирующих видов).

1 — границы зональных элементов микобиоты; зоны микобиоты: *2* — гипоарктическая; *4* — умеренно-бореальная; *5* — лесостепная; *3* — лесотундровая подзона

Опираясь на материалы табл. 40, можно предложить следующую версию зональной структуры западносибирской микобиоты. По гипоарктическому комплексу *«Trichaptum laricinum»* хорошо выделяется гипоарктическая часть микобиоты, а комплекс *«Phellinus igniarius»* обособляет в ее пределах лесотундровую микобиоту. Средне- и южнотаежная микобиоты характеризуются зонально специфичным комплексом *«Fomitopsis pinicola»* хвойных лесов, а также комплексом *«Phellinus tremulae»*. Поэтому мы выделяем умеренно-бореальную часть микобиоты. Для микобиоты оставшихся районов равнины (подтайга — лесостепь) характеристическим комплексом может рассматриваться *«Trichaptum fusco-violaceum»*. Он широко представлен на равнине, однако для сосновых лесов характерен в подтайге и лесостепи. Кроме того, специфическим для этих районов является и один из зональных вариантов комплеса *«Fomes fomentarius»*.

Таким образом, мы находим, что в составе западносибирской микобиоты выделяются три ее широтных части, отличающихся составом доминирующих видов: гипоарктическая, умеренно-бореальная и лесостепная. Условно названным широтным частям микобиоты можно присвоить ранг зоны и соответственно говорить о трех зонах микобиоты. В первой из них необходимо выделить лесотундровую микобиоту в ранге подзоны. В соответствии с этим можно предложить карту-схему зональной дифференциации биоты ксилотрофных базидиомицетов (рис. 22). Ее отличие от ранее приведенной заключается в том, что в данном случае средне- и южнотаежные микобиоты объединяются в один зональный элемент. Такое несовпадение не смущает нас, так

как предлагаемые схемы зональной структуры микобиоты отражают разные аспекты ее зональных преобразований. В первом случае — это изменения видового состава, а во втором — изменения в широтной активности видов. Как отмечалось, видовой состав определяется не только современными природными режимами территорий, но и их историей. Численность, активность грибов контролируется современными экологическими условиями. Собственно, мы встречаемся с уже известной ситуацией — «флористическое районирование гораздо больше отражает различия в особенностях исторического становления растительного покрова на выделах территории, тогда как фитоценотические районы в основном отражают влияние современных физико-географических условий на облик растительного покрова» (Малышев, 1973, с. 1581).

БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗЛОЖЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ В ЭКОСИСТЕМАХ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

Разложение древесины — процесс, контролирующий в лесных экосистемах ряд важнейших функций — иммобилизацию углерода и минеральных элементов, средообразование,— во многом остается мало исследованным экологическим явлением. В частности, за исключением отдельных сведений (Молчанов, 1947; Вакуров, 1974; Картавенко, Колесников, 1962; Степанова, Мухин, 1979; Казанцева, 1970), отсутствуют материалы, характеризующие скорость биологического разложения древесины в лесных экосистемах. Этот аспект биодеструкционных процессов крайне важен, так как отражает интенсивность преобразования вещества и энергии в детритных пищевых цепях. Поэтому нам представляется необходимым рассмотреть скорость биологического разложения древесины в лесах Западно-Сибирской равнины и дать тем самым общую характеристику процесса, участниками которого являются исследуемые нами организмы. Но предварительно целесообразно проанализировать кратко сам процесс и факторы, его определяющие.

7.1. ДИНАМИКА БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗЛОЖЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ

Организмы, населяющие древесину, используют ее как трофический ресурс, и в результате происходит прогрессирующее потребление субстрата, что фиксируется в постепенном уменьшении его массы. Как показывают наши исследования, разложение древесины пропорционально времени ее нахождения в подстилке, т. е. интенсивность этого процесса относительно постоянна в течение длительных периодов времени (рис. 23). Это согласуется с ранее высказанными нами представлениями (Степанова, Мухин, 1979), согласно которым вследствие сукцессии грибов достигается относительная стабильность скорости биодеструкции, за исключением, конечно, начальных и заключительных стадий процесса.

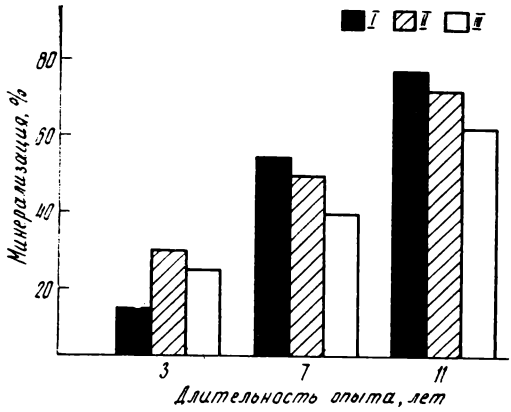


Рис. 23. Динамика разложения веточного опада березы *I*, сосны *II*, ели *III* в подтаежном ельнике зеленомошно-хвощовом

Когда можно считать процесс биологического разложения древесины завершившимся? Казалось бы, наиболее очевидным показателем является ее полная минерализация. Однако по мере протекания процесса накапливаются продукты разложения, которые со временем начинают составлять основную часть органических веществ. Например, при 60—74 %-й потере массы древесины остатки представляют собой труху, смешанную с почвой и остатками коры, что позволяет говорить об утрате древесиной присущих ей физико-химических свойств. Поэтому оставшиеся органические вещества рассматривать в качестве древесины вряд ли правомочно, а их минерализация — это, скорее всего, уже особый процесс, не имеющий отношения собственно к биодеструкции древесины. По всей видимости, его лучше рассматривать как часть преобразований органических веществ в гумусовом слое подстилки, где к тому времени и оказывается веточный опад.

На наш взгляд, процесс биологического разложения древесины можно считать завершившимся, если убыль массы древесных остатков составляет 80 % от ее исходной величины. Можно оспаривать величину предлагаемого уровня, но мы исходим из того, что при достижении почти 80 %-го уровня минерализации древесины скорость ее биодеструкции не снижается (см. рис. 23), что свидетельствует, как мы считаем, о разложении одного комплекса соединений — древесины.

В соответствии с принятым нами критерием рассчитывается время, необходимое для полного разложения древесины: $T = M\,(80\,\%)/V$, где V — скорость минерализации древесины, выраженная в процентах. Прогнозы, получаемые на основании опытов различной длительности, хорошо согласуются. Данные одиннадцатилетнего опыта (см. рис. 23) показывают, что полное разложение веточного опада ели в подтаежных ельниках произойдет за 15 лет. Аналогичная цифра получается и в случае использования материалов шестилетнего опыта. Если же рассчитать время полного разложения, исходя из данных трехлетних наблюдений, то мы получаем несколько отличающуюся величину, но все же близкую — 13 лет. Поэтому наблюдения за

разложением древесины в течение трех — шести лет, как это принято в нашей работе, позволяют достаточно точно оценить длительность процесса и его скорость.

Установка на более длительные наблюдения не совсем оправдана, так как может приводить к искажениям в оценке скорости биологического разложения. Причины этого обсуждались выше. Ошибки неизбежны и при проведении работ в более короткие сроки. В первые годы протекают сложные процессы, связанные с первичным заселением древесины грибами (в наших опытах из базидиомицетов это *Stereum sanguinolentum, S. hirsutum, Steccherinum, ochraceum, Trametes versicolor, Phanerochaete sanguinea, Scopuloides hydnoides, Hyphoderma setigerum, Chaetoderma luna, Hymenochaete tabacina, Exidia glandulosa*), когда преимущественно потребляются ее легкодоступные соединения и масса древесных остатков снижается более значительно, чем в последующие годы (Степанова, Мухин, 1979). Это делает оценки скорости разложения, выполненные в данный период, не достаточно корректными, что ощущается и в выполненных расчетах — трехлетние наблюдения показывают более высокую интенсивность разложения.

7.2. ФАКТОРЫ, ОПРЕДЕЛЯЮЩИЕ ТЕМПЫ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗЛОЖЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ

Скорость биодеструкции древесины контролируется рядом факторов, которые в общем виде можно разделить на две группы: физико-химические особенности древесины и факторы, внешние по отношению к ней — гидротермические условия, особенности дереворазрушающих организмов. Первая группа факторов проявляет себя в различной устойчивости древесины разных видов к разложению при прочих равных условиях. Табл. 41 показывает этот феномен на примере южнотаежных темнохвойных лесов. В зависимости от скорости разложения древесные остатки можно расположить следующим образом: веточный опад липы, осины→березы→сосны, кедра→ели. Частным случаем проявления этих факторов является зависимость скорости разложения древесных остатков от их размера. В рассматриваемом подтаежном ельнике зеленомошно-хвощовом одновременно с образцами веточного опада были оставлены и образцы стволовой древесины: метровые отрезки стволов 80-летних елей. Через одиннадцать лет они были лишены коры и покрыты дерновиной мхов с обильными всходами ели. Центральная часть их была сильно разрушена — III стадия разложения. Визуально объем гнили составлял 30—50 %. Периферийные части характеризовались I стадией гнили и локально — II. Последнее типично для поверхностных слоев древесины. Как уже отмечалось, в этих же условиях за 11 лет веточный опад ели минерализуется

Таблица 41

Скорость биологического разложения древесины в южнотаежных темнохвойных лесах ($n=35$)

Древесина	Потеря массы, %	
	$\overline{X} \pm m$	Lim
Tilia cordata	62,8±1,4/72,6±1,8	49,3—74,5/47,5±89,3
Populus tremulae	38,2±1,6/70,8±1,6	22,5—55,2/51,7—88,2
Betula pubescens	33,2±2,3/52,7±2,7	11,0—54,3/30,9—77,8
Pinus silvestris	28,5±1,7/47,9±2,5	10,2—51,4/19,0—70,2
P. sibirica	27,7±1,7/42,1±1,2	8,2—51,5/25,1—53,9
Picea obovata	26,7±1,1/34,4±1,7	15,3—35,0/23,0—62,7

Примечание. В числителе — данные трех-, знаменателе — шестилетних опытов.

Таблица 42

Скорость биологического разложения древесины в подтаежных лесах, потеря массы за шестилетний период ($n=35$), %

Древесина	Тип леса			
	березняк мелкотравный	сосняк-черничник	осинник	ельник-зеленомошник*
Picea obovata	17,7±1,5	15,5±1,6	13,7±1,5	32,6±2,2
Pinus silvestris	37,0±2,2	32,8±2,7	25,4±3,3	45,5±2,7
Betula pubescens	46,1±2,6	23,2±2,8	19,4±2,9	46,0±3,3
Populus tremulae	59,3±1,7	28,8±1,7	35,5±2,5	—

* Данные за семилетний период наблюдения.

Таблица 43

Скорость разложения древесных остатков в естественных древостоях и на вырубке (сосняк черничниковый, среднетаежное Сосьвинское Приобье), потеря массы за трехлетний период, %

Древесина	Естественный древостой		Вырубка	
	$\overline{X} \pm m$	Lim	$\overline{X} \pm m$	Lim
Pinus sibirica	15,3±1,3	0—26,6	14,9±1,2	0—31,1
P. silvestris	26,7±1,1	12,7—45,2	18,1±1,2	0—45,2
Picea obovata	15,3±1,3	0—28,1	11,9±1,2	0—25,7
Larix sibirica	15,3±0,8	6,9—23,1	12,0±1,0	0—22,5
Betula pubescens	25,9±0,9	16,7—38,5	22,1±1,4	15,1—42,8

на 60 %. Это указывает на необходимость более длительного времени для полного разложения стволовой древесины.

Об этом свидетельствуют и литературные данные. По данным А. А. Молчанова (1947), в северной тайге европейской части СССР сосновые стволы диаметром до 16 см превращаются в труху за 15 лет, до 24 см — через 40—50, а более крупные сохраняются и до 90 лет. Наши экспериментальные работы (Степанова, Мухин, 1979) показали, что *Gloeophyllum sepiarium, Fomitopsis rosea* разрушают образцы древесины, различающиеся по массе в 10 раз, с разной интенсивностью: более крупные из них разрушаются в 2—4 раза медленнее.

В зависимости от биотопа скорость разложения существенно меняется, что является следствием действия уже второй группы экологических факторов. Анализ табл. 42 показывает, что для каждого типа леса характерна своя интенсивность биодеструкционных процессов. В случае с древесиной березы, ели возможно утверждение, что скорость разложения выше там, где в составе древостоев преобладают соответствующие виды древесных. Например, для полного разложения веточного опада ели в подтаежных березняках, осинниках и сосняках требуется 27—36 лет, а в рассмотренном выше ельнике зеленомошно-хвощовом этот процесс заканчивается за 15 лет. Аналогичное явление было описано нами и для сосновых лесов Южного Урала, где в средневозрастном сосняке, формирующемся на месте производного березняка, активно разрушаются древесные остатки березы, а в спелом сосновом лесу наиболее активно разрушается древесина сосны (Степанова, Мухин, 1979). Это мы связываем с особенностями сообществ ксилотрофных грибов, присущих разным типам леса.

Характер сообществ дереворазрушающих грибов определяется через специфику древесных остатков, поступающих в цепи разложения лесных биогеоценозов: формируются сообщества, специализированные на разложении древесины преобладающих видов. Скорость разложения древесины других видов будет зависеть от сходства ее физико-химических свойств с таковыми господствующей породы. В результате этого лесной биогеоценоз приобретает своеобразную «настройку» на разложение древесных остатков определенных видов. Поэтому, вероятно, разрушение древостоев рубками отрицательно сказывается на темпах биологического разложения древесины и, прежде всего, господствующей породы. В рассматриваемом нами случае (табл. 43) таковой является сосна, скорость разложения веточного опада которой существенно снижается на вырубке. Это мы связываем с разрушением группировок деструкторов древесных остатков этой породы. Если бы решающее значение имело изменение гидротермических условий, то на вырубке были бы ниже темпы биодеструкции древесины всех видов, чего, однако, не наблюдалось.

Гидротермический режим местообитаний играет большую роль в определении темпов биологического разложения древесины. В частности, избыточное увлажнение в сочетании с пониженными температурами ингибирует эти процессы. Такие условия складываются, например, при обильном развитии напочвенных мхов, что вызывает 2—4-кратное снижение скорости биологического разложения древесины. Скорее всего, это дополняется и известным (см., например, В. Рипачек, 1967) антибиотическим действием мхов на развитие грибов. Приведем данные скорости разложения древесины в условиях сильного и слабого развития напочвенных мхов, потеря массы за 11 лет ($n = 35$), %:

Древесина	Сильное развитие мхов		Слабое развитие мхов	
	$\bar{x} \pm m$	Lim	$\bar{x} \pm m$	Lim
Betula pubescens . . .	17,0±1,2	8,6—47,5	74,1±2,5	26,9—92,9
Picea obovata	36,0±1,1	21,7—48,9	60,1±1,4	45,6—72,5

Существует еще одна группа факторов, контролирующих интенсивность биологического разложения древесины в естественных экосистемах. Их действие проявляется в сильной неоднородности темпов биодеструкции древесных остатков, близких по размерам и находящихся практически в одинаковых условиях. Особенности нашей методики таковы, что все образцы укладываются рядом (см. Степанова, Мухин, 1979), но степень их разложения оказывается различной (см. табл. 41, 43). Конечно, в какой-то мере это результат возможных отличий отдельных ветвей, их фрагментов. И все же основная причина наблюдаемого явления нам видится в другом: неравномерность заселения древесных остатков ксилобионтными организмами (Степанова, Мухин, 1979). Обратившись к материалам табл. 43, мы видим, что на вырубке скорость разложения остатков сосны варьирует от 0 до 45,2 %. Анализ образцов показал, что только на некоторых из них были видны следы деятельности беспозвоночных и сформировавшиеся карпофоры *Stereum sanguinolentum, Phanerochaete sanguinea.*

Очевидно, что заселение субстратов — процесс, детерминируемый многими факторам. При равенстве условий, главными могут быть чисто стохастические факторы — случайное попадание спор грибов, насекомых на отдельные древесные остатки и соответственно быстрое их заселение и разложение. В связи с этим представляется далеко не случайным тот факт, что в относительно обедненных в видовом отношении и характеризующихся низкой численностью деструкторов древесины северных экосистемах постоянно обнаруживаются образцы с нулевой потерей массы, а в южных лесах мы этого не наблюдали.

Значительное варьирование темпов биодеструкции, вызванное стахостическими факторами, ведет к интересному следствию — коль скоро отдельные древесные субстраты разрушаются значительно быстрее среднестатических и это связано с их быстрым заселением грибами и другими организмами, то, регулируя данный процесс, можно управлять интенсивностью процессов биологического разложения. В частности, увеличивая численность деструкторов, повышая интенсивность заселения древесных остатков, мы тем самым можем усилить скорость их биологического разложения. Очень важно, что при этом нет необходимости менять какие-либо параметры внешней среды. Этот прием целесообразно использовать для ускорения процессов биологической очистки лесосек от порубочных остатков и гарей от послепожарных, что, как отмечал В. А. Соловьев (1983), полезно во многих отношениях.

7.3. СКОРОСТЬ БИОЛОГИЧЕСКОГО РАЗЛОЖЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ В ОСНОВНЫХ ЛАНДШАФТНО-КЛИМАТИЧЕСКИХ ЗОНАХ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

Лесотундра. Лесотундровые районы характеризуются сочетанием тундр, гипоарктических редколесий и лесов, приуроченных к поймам рек южной части зоны. Как показывают материалы, в кустарниковой тундре разложение побегов карликовых берез и ив протекает с одинаковой интенсивностью, а ежегодная минерализация составляет 3,7—3,9 % *. При таких темпах, полное разложение веточек должно достигаться за 21 год. С такой же интенсивностью происходит биодеструкция побегов *Betula nana* и в лесах пойм Южного Ямала (табл. 44).

В пойменных лесах наиболее высокая интенсивность разложения характерна для древесных остатков ольхи кустарной: минерализация может достигать 7,3 % в год. В этих условиях относительно высоки и темпы биологического разложения древесины березы — до 5,1 % (см. табл. 44). Полное разложение древесных остатков этих пород в пойменных лесах Ямала может заканчиваться за 11—16 лет.

Значительно большее время в этих же условиях требуется для завершения биодеструкции древесины ели и лиственницы. Темпы минерализации веточного опада пород в лесах поймы Хадытаяхи не превышают 3,1 % в год, а полное его разложение достигается за 25 лет. Еще медленнее протекает разложение лиственничной древесины в лесах поймы Яходыяхи — 2,2 % в год — и для полного разложения веточного опада требуется

* Здесь и далее: при наличии данных за шестилетний период нахождения образцов в подстилке, при расчете темпов минерализации мы исходили из них, а не из материалов трехлетних опытов.

Таблица 44

Скорость разложения древесины в Приобской лесотундре, потеря массы ($n=35$), %

Древесина	Пойменные леса рек		Гипоарктические редколесья	Кустарниковая тундра
	Хадытаяхи	Яходыяхи		
Alnus fruticosa	24,8±0,66	14,0±1,0	—	—
	43,6±1,63	33,6±1,7		
Larix sibirica	11,3±0,63	0,97±0,3	13,6±1,5	—
	18,6±0,63	12,9±0,81	26,0±1,4	
Picea obovata	12,7±0,45	—	13,1±1,4	—
	18,7±0,54		23,9±2,3	
Betula pubescens	13.6±0,69	10,6±1,0	12,9±1,4	—
	23,3±1,37	30,3±1,9	29,5±1,5	
B. nana	12,1±0,79	—	—	13,4±0,98
				23,3±1,29
Salix sp.	—	—	—	14,5±1,19
				23,2±1,16

Примечание. В числителе — потеря массы за три года, знаменателе — за шесть лет, кроме гипоарктических редколесий, где данные за семь лет наблюдений.

Таблица 45

Скорость разложения древесины в северотаежных лесах, потеря массы ($n=35$), %

Древесина	Редкостойные предлесотундровые леса		Северотаежные сосновые леса, потеря мессы за 3 года*
	потеря массы за 3 года	потеря массы за 6 лет	
Picea obovata	9,5±1,41	—	14,2±1,59
			36,0±2,0
Pinus sibirica	15,4±1,56	29,0±2,0	13,7±1,18
			43,0±2,52
P. silvestris	—	—	14,7±1,57
			39,3±2,19
Larix sibirica	9,5±1,23	22,8±1,4	4,4±0,58
			27,8±1,83
Betula pubescens	33,3±2,4	45,6±2,1	10,1±1,06
			30,0±2,05

* На всех образцах (независимо от породы древесины) отмечалось активное развитие *Phanerochaete sanguinea*.

40 лет. Для условий поймы Яходыяхи было отмечено уникальное явление — практически полное отсутствие существенных признаков разложения древесных остатков лиственницы в первые три года их нахождения в подстилке (см. табл. 44).

В гипоарктических редколесьях биологическое разложение древесных остатков ели, лиственницы и березы в целом протекает с такой же интенсивностью, что и в пойменных лесах (см. табл. 44), а для их полного разложения необходимо от 19 до 25 лет.

Северная тайга. Подзона северной тайги отличается значительной протяженностью с севера на юг и неоднородна в широтном плане. Северная ее часть выделяется в качестве подзональной полосы редкостойных предлесотундровых лесов. Скорость разложения древесных остатков ели, лиственницы в предлесотундре существенно не отличается от темпов их биодеструкции в лесотундре и их разложение в данных условиях длится 21—26 лет. Более активно здесь протекают процессы биологического разложения древесины кедра — 4,8 % в год. Самые высокие темпы разложения характерны для древесных остатков березы — до 7,6 % в год и для полного завершения процессов требуется около 11 лет (табл. 45).

В южных частях северотаежной зоны (долина р. Ляпин) ежегодная минерализация древесины кедра, сосны, ели достигает 6,0—7,2 % (см. табл. 45), а время, необходимое для завершения процессов, сокращается до 11—13 лет. Древесина лиственницы разрушается медленнее и скорость ее биодеструкции соизмерима с таковой веточного опада березы, а время, необходимое для их полного разложения, составляет 16—17 лет. Таким образом, если в северной части подзоны северной тайги темпы биологического разложения древесины хвойных еще сохраняются на уровне таковых лесотундровых экосистем, то для ее южных районов можно констатировать их активизацию.

Средняя тайга. Скорость биологического разложения древесины в лесах средней тайги характеризуют материалы табл. 46 и ранее обсуждавшейся табл. 43. Можно видеть, что в большинстве случаев темпы минерализации древесных остатков *B. pubescens* остаются на уровне, близком для Гипоарктики — 3,8—4,5 % в год. И лишь в сосняках-черничниках их интенсивность возрастает до 8,6 %. При такой интенсивности время, необходимое для полного разложения веточного опада березы, составляет 18—19 лет, снижаясь в черничниках до девяти лет.

В средней тайге темпы минерализации веточного опада ели, лиственницы, кедра варьируют от 4,9 до 7,3 % в год, что соответствует скорости биодеструкции веточного опада березы. Соответственно и время полного разложения мало отличается, составляя 11—16 лет в зависимости от породы и биотопа. Правда, для сосняков долины Северной Сосьвы отмечены крайне низкие темпы разложения древесных остатков ели и листвен-

Таблица 46

Скорость разложения древесины в среднетаежных лесах Сосьвинского Приобья, потеря массы (n=35), %

Древесина	Сосновые леса		Темнохвойные леса*
	долины р. Северной Сосьвы	Кондо-Сосьвинского междуречья	
Pinus silvestris	24,8±1,66 / 35,6±2,11	14,3±1,3	23,8±2,0
P. sibirica	19,2±1,63 / 29,6±1,55	18,4±1,6	22,0±1,6
Picea obovata	5,6±1,13 / 18,5±2,06	15,9±1,0	17,6±1,7
Larix sibirica	7,1±1,02 / 15,9±1,52	14,6±1,2	17,1±1,4
Betula pubescens	12,5±1,41 / 22,8±2,53	13,4±1,1	12,8±1,5

Примечание. В числителе — данные трех-, знаменателе — шестилетних опытов.
* Ельник зеленомошно-брусничный Кондо-Сосьвинского междуречья.

ницы (см. табл. 46). Ежегодная их минерализация здесь составляет всего 2,7—3,1 %, а полное разложение, видимо, охватывает период в 26—30 лет.

В большинстве случаев в среднетаежных лесах процессы биологического разложения древесных остатков сосны протекают наиболее активно: 7,9—8,9 % в год (см. табл. 43, 46). При таких темпах полное разложение веточного опада сосны достигается всего за девять-десять лет. В лесах долины Северной Сосьвы разложение веточного опада сосны требует более длительного времени — 14 лет (см. табл. 46).

Южная тайга. Выше, в табл. 41, были представлены материалы, касающиеся скорости разложения веточного опада в темнохвойных южнотаежных лесах. Ежегодная минерализация веточного опада осины и липы здесь составляет 11,8—12,1 %, березы — 8,8 %, а хвойных пород — 5,7—7,9 %. Соответственно время, необходимое для полного разложения, составляет для древесных остатков липы и осины около семи лет, березы — девять лет, сосны и кедра — 10—11, а ели — 14 лет. Близкие данные были получены нами и для южнотаежных сосняков Южного Урала (Степанова, Мухин, 1979). Здесь полное разложение ветвей березы, сосны достигается за восемь-девять лет.

Подтайга. В лесах этой подзоны биологическое разложение древесины протекает достаточно активно. Как отмечалось (см. раздел 7.1), в подтаежных ельниках зеленомошно-хвощовых полное разложение веточного опада березы, сосны достигается за 12, а ели — за 15 лет. Близкие результаты получены и для ельников зеленомошно-кисличных, где древесные остатки сосны

и березы разрушаются за восемь — десять лет, а ели — 14. Приведем данные скорости разложения древесины в подтаежных ельниках зеленомошно-кисличных, потеря массы (n=35), %:

Древесина	4 года	6 лет
Pinus silvestris	27,4±2,1	63,5±2,5
Picea obovata	20,3±1,9	33,7±2,6
Betula pubescens . . .	27,8±2,5	49,2±2,6

В сосняках скорость биологического разложения ниже, здесь, например, веточный опад сосны полностью разрушается за 15 лет (см. табл. 42).

Мелколиственные подтаежные леса также характеризуются высокими темпами биологического разложения древесины. В березовых лесах за шестилетний период минерализация веточного опада березы и осины составляет соответственно 46,1 и 59,3 %, а полное его разложение заканчивается за восемь — десять лет. В осиновых лесах активность рассматриваемых процессов снижается и время полного разложения веточного опада господствующей породы увеличивается до 14 лет (см. табл. 42).

Лесостепь. Скорость биологического разложения древесины в лесостепных борах достаточно высокая, и ежегодная минерализация веточного опада березы и сосны составляет 7,2—7,4 %. Полная его деструкция достигается примерно за 11 лет. В целом активность разложения здесь находится на том же уровне, что и в подтаежных лесах. Скорость разложения древесины в притобольских сосновых борах, потеря массы (n=35), %:

Древесина	4 года	7 лет
Pinus silvestris	32,2±2,1	50,3±2,7
Betula pubescens . . .	32,8±3,0	51,6±2,5

Тенденцию изменения интенсивности биологического разложения древесины в широтном градиенте иллюстрируют материалы табл. 47, 48. Первая показывает средние значения ежегодной минерализации древесины в каждой из подзон. Можно видеть, что скорость биодеструкции древесных остатков всех пород возрастает с севера на юг, достигая своего максимума в южной тайге. В дальнейшем она снижается, но остается выше, чем в Гипоарктике. Соответственно этому в зональных экосистемах лесотундры полное разложение веточного опада происходит за 18—26 лет, а в северной, средней тайге продолжительность процессов сокращается до 13—15 лет. В южной тайге веточный опад разрушается за 8—12, а в подтаежных и лесостепных экосистемах — за 10—13 лет. (см. табл. 48).

Исходя из представлений об относительной сбалансированности в экосистемах продукционных и деструкционных процессов, следует ожидать наличия известного соответствия между интенсивностью прироста древесины и скоростью ее биодеструкции. Гипоарктические леса (лесотундра — северная тайга)

Таблица 47

Широтные изменения скорости разложения древесины в лесах Западно-Сибирской равнины, % ежегодной потери массы

Зона	Древесные остатки				
	Pinus silvestris	*Picea obovata*	*Larix sibirica*	*Pinus sibirica*	*Betula pubescens*
Лесотундра	—	3,2	3,0	—	4,4
Северная тайга	6,6	4,6	4,2	6,0	6,3
Средняя тайга	6,9	4,9	5,2	5,8	5,3
Южная тайга	7,9	5,7	—	7,0	8,8
Подтайга	7,2	5,1	—	—	7,9
Лесостепь	7,2	—	—	—	7,4

Таблица 48

Расчетная продолжительность процессов разложения веточного опада в экосистемах Западно-Сибирской равнины

Зона	Древесные остатки	
	лиственных	хвойных
Лесотундра	18	26
Северная тайга	13	15
Средняя тайга	15	14
Южная тайга	8	12
Подтайга	10	13
Лесостепь	11	11

Таблица 49

Активность ксилофагов в процессах биологического разложения веточного опада, % образцов с энтомоповреждениями

Зона	Древесные остатки							
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*
Лесотундра	2,9	—	0,9	—	1,9	1,4	—	—
Северная тайга	51,4	9,5	4,8	54,3	0,0	—	—	—
Средняя тайга	45,0	57,1	14,3	45,0	0,7	—	—	—
Южная тайга	14,3	17,1	—	8,6	0,0	—	0,0	0,0
Подтайга	7,1	—	—	31,4	9,3	—	0,0	—
Лесостепь	—	—	—	65,7	5,7	—	—	—
Северная тайга	—	—	—	—	—	—	—	—
Редкостойные еловые и лиственные леса	17,1	1,4	0,0	—	0,0	—	—	—
Северотаежные сосняки	85,7	25,7	14,3	54,3	0,0	—	—	—

Примечание. *1 — Picea obovata; 2 — Pinus sibirica; 3 — Larix sibirica; 4 — Pinus silvestris; 5 — Betula pubescens; 6 — Alnus fruticosa; 7 — Populus tremulae; 8 — Tilia cordata.*

отличаются низкой продукцией древесины — в среднем 0,5 м³/га. В южных частях равнины (южная тайга — лесостепь) продуктивность лесов выше и составляет в среднем 2,2 м³/га в год (Крылов, 1967). Таким образом, в Гипоарктике прирост древесины в 4 раза ниже, чем в лесах юга равнины. Ниже здесь и темпы биологического разложения древесины — в 2 раза. Учитывая приближенный характер наших расчетов, а также цифр, приводимых Г. В. Крыловым, разнице получаемых величин, очевидно, нельзя придавать принципиального характера и можно констатировать наличие положительной зависимости между темпами прироста древесины и скоростью ее биодеструкции, т. е. относительную сбалансированность данных процессов.

Подводя итог рассмотренным материалам, мы можем отметить, что биологическое разложение древесины в лесных экосистемах Западно-Сибирской равнины представляет собой медленно текущий процесс, для завершения которого требуются многие годы. Прослеживаются широтные изменения в его интенсивности, логично увязывающиеся с гидротермическими условиями, продуктивностью лесов. Основываясь на зональных особенностях в активности биологического разложения древесины, можно выделить две широтные части равнины: северные леса (лесотундра — средняя тайга) с заторможенным круговоротом и леса ее южной части (южная тайга — лесостепь) с их сравнительно высокой интенсивностью круговорота. Они соответствуют ранее выделенным бореально-субарктической и суббореально-лесостепной зонам биоты ксилотрофных базидиомицетов.

7.4. РОЛЬ ГРИБОВ В БИОЛОГИЧЕСКОМ РАЗЛОЖЕНИИ ДРЕВЕСИНЫ

Биологическое разложение древесины, как уже отмечалось,— результат совокупного действия организмов, образующих ксилофильные сообщества, выжнейшими группами которых являются грибы и беспозвоночные животные. Поэтому В. Я. Частухин, М. А. Николаевская (1969) находили возможным выделять два основных типа распада органических веществ — фитогенный и зоогенный или, что правильнее, микогенный и зоогенный.

В большинстве районов Западно-Сибирской равнины участие беспозвоночных в разложении веточного опада лиственных пород незначительно, а в случае опада осины, липы присутствие ксилофагов не отмечено вообще. И лишь в подтаежных и лесостепных лесах становится заметным участие этой группы деструкторов в разложении березовой древесины (табл. 49). Ранее (Мухин, Степанова, 1979; Мухин, 1979) мы отмечали слабое участие ксилофагов в разложении веточного опада мелколиственных пород и в сосновых лесах Южного

Урала. Вместе с тем беспозвоночные являются непременными участниками ксилофильных сообществ хвойной древесины и ее биологическое разложение протекает при значительном участии ксилофагов. В особенности это отличает процессы разложения веточного опада сосны (см. таб. 49).

На примере биодеструкции древесины хвойных просматриваются зональные вариации в активности беспозвоночных ксилофагов. Зоогенное разложение веточного опада хвойных максимально в северной и средней тайге. При этом на юге подзоны северной тайги активность ксилофагов высокая и здесь зоогенное разложение хорошо выражено, а в ее северной части (редкостойные предлесотундровые леса) оно незначительное (табл. 49). Последнее характерно и для процессов биологического разложения древесины хвойных в лесотундровых экосистемах (см. табл. 49). Поэтому можно говорить о существовании в данных широтах практически только микогенного разложения.

Энтомологические исследования, проведенные в Приобской лесотундре (Ольшванг, 1980; Мухин, Ольшванг, 1983), показали крайнее обеднение на северной границе леса комплекса ксилофагов. Здесь обнаружено всего десять видов жуков-ксилофагов, ксилофильная долгоножка и рогохвост, которых отличает низкая численность: средняя плотность наиболее часто встречающихся жуков составляет около 0,01 экз./м^2. Такая крайняя обедненность населения ксилофагов в качественном и количественном отношениях говорит о том, что в лесотундре беспозвоночные не могут иметь существенного значения в процессах биодеструкции древесины (Мухин, Ольшванг, 1983). Такая же ситуация и с бактериальным разложением. По мнению Г. А. Кулай, Н. Ф. Ищенко (1974), О. М. Паринкиной (1989), разложение клетчатки в Арктике и Субарктике идет за счет деятельности грибов.

Деятельность беспозвоночных, не имеющих ферментов, расщепляющих лигнин, и в большинстве своем лишенных собственных целлюлолитических ферментов, дефицит которых покрывается за счет симбиотической микрофлоры (Сриганова, 1975; Орлова, 1976; Мамаев, 1977), выражается в механическом измельчении древесины. Участие сапрофагов в разложении органических веществ активизирует эти процессы (Сриганова, 1975). Однако, как нам представляется, выраженной связи между скоростью разложения древесины и активностью ксилофагов не прослеживается. Во-первых, веточный опад лиственных пород разлагается при крайне незначительном их участии, а скорость биодеструкции этой фракции подстилки не ниже, а чаще выше, чем для древесных остатков хвойных. Во-вторых, разложение древесины наиболее быстро протекает в южной тайге, а если судить по принятому нами показателю активности зоогенного разложения, то роль животных здесь заметно ниже,

чем в северо- и среднетаежных экосистемах, где скорость биодеструкции пониженная. Очевидно несовпадение активности и скорости разложения, а это свидетельствует, что рассматриваемая группа деструкторов не может быть ответственна за наблюдаемые различия в темпах биологического разложения веточного опада. Ведущее значение в данных процессах имеют грибы, выступающие в экосистемах полярной границы леса практически единственными организмами, обеспечивающими разложение древесины. Признавая за грибами ведущую роль в биологическом разложении древесины, мы далеки от мысли противопоставлять их беспозвоночным и разделяем мнение Б. М. Мамаева (1961), что эти две группы организмов не заменяют, а дополняют друг друга.

7.5. ПУТИ МИКОГЕННОГО РАЗЛОЖЕНИЯ ДРЕВЕСИНЫ В ЛЕСНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ

Одним из интереснейших феноменов биологического разложения древесины являются сукцессии грибов. Как правило, исследователи выделяют ряд стадий, фаз в биодеструкции древесины, каждая из которых характеризуется особым составом грибов (Частухин, 1945; Николаевская, Частухин, 1945; Частухин, Николаевская, 1948, 1953, 1969; Горшин, 1953; Петренко, 1972; Mangenot, 1952; Meredith, 1960; Butcher, 1968; Hudson, 1968; Runge, 1969, 1975, 1978, 1982, 1986, 1986а). При всем многообразии частных схем грибных сукцессий, отражающих особенности внешней среды и субстратов, можно выделить два их основных типа (Käärik, 1974): 1 — сукцессии, начинающиеся с поражения живого дерева, 2 — сукцессии на мертвой древесине.

Как мы считаем, тип сукцессии определяет специфику, путь микогенного разложения древесины. Первый тип сукцессий дает нам фитопатогенный путь биологического разложения древесины, а второй — сапротрофный. В типичной форме фитопатогенный путь разложения древесины наблюдается при поражении деревьев паразитическими ксилотрофными базидиомицетами. В составе западносибирской микобиоты таковых немного, это, прежде всего, широко известные трутовые грибы — *Inonotus obliquus, Phellinus igniarius, Ph. chrysoloma, Ph. hartigii, Ph. pini, Ph. tremulae, Fomitopsis officinalis, Heterobasidion annosum, Onnia circinata, Polyporus squamosus,*— способные поражать живые деревья, а после их гибели развиваться уже в качестве сапротрофов. А. С. Паламарчук и др. (1978) высказывали интересную мысль о том, что при обилии отмершей древесины они переходят на сапротрофный образ питания, а при ее недостатке — на паразитический.

Соотношение сапротрофного и фитопатогенного путей разложения древесины можно оценить через долю древесных остаков, разлагаемых при участии паразитических дереворазру-

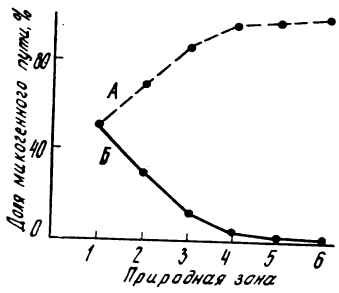


Рис. 24. Соотношение фитопатогенного (*А*) и сапротрофного (*Б*) путей микогенного разложения древесины березы в лесных экосистемах Западно-Сибирской равнины.

1 — лесотундра; *2* — северная тайга; *3* — средняя тайга; *4* — южная тайга; *5* — подтайга; *6* — лесостепь

шающих базидиомицетов. Для лесотундры такого рода оценки даны в табл. 50. Видно, что в экосистемах этой подзоны часто преобладающим является именно фитопатогенный путь. Особенно это выражено для процессов разложения древесных остатков *L. sibirica*, *B. pubescens*, *Salix* sp. в лесах Ямала. В гипоарктических редколесьях при значительном участии паразитических ксилотрофов протекает лишь процесс разложения древесины березы.

Методика учета не позволяет учесть грибы при отсутствии на субстрате их базидиом, а как показывают материалы, например, в гипоарктических редколесьях значительное число деревьев имеют «скрытую гниль». Приведем данные встречаемости «скрытой гнили» в гипоарктических редколесьях Приобской лесотундры (в числителе — шт., знаменателе — %):

Древесная порода	Число обследованных деревьев, шт.	Без признаков поражения	«Со скрытой гнилью»
Larix sibirica	15	11	4/27
Picea obovata	15	13	2/13
Betula pubescens . . .	15	11	4/27

Поэтому численность паразитических ксилотрофов и их биогеоценотическая роль оказываются заниженными. Однако даже с учетом этой поправки мы не можем считать преобладающим в гипоарктических редколесьях тот путь микогенного разложения древесины, в начале которого стоят фитопатогенные ксилотрофы. Преобладает здесь сапротрофный путь и значение его все более возрастает по мере перехода от северных районов равнины к южным. Соответственно снижается значение альтернативного — фитопатогенного пути (рис. 24).

Эта тенденция отмечается для процессов разложения древесины всех пород, в том числе осины и сосны, для которых максимум активности фитопатогенных грибов приходится не на лесотундру, а на среднюю тайгу. Например, в средней тайге при участии *Phellinus tremulae* разлагается 49 % стволовой древесины, а в лесостепных колочных лесах — лишь 0,9 % (см.

Таблица 50

Доля древесных остатков, разрушаемых в Приобской лесотундре при участии паразитических дереворазрушающих грибов, %

Древесина	Пойменные леса			Гипоарктические редколесья водоразделов
	Хадытаяхи	Яходыяхи	Полуя	
Picea obovata	30,0	—	13,0	8,0
Larix sibirica	54,0	55,0	24,0	8,0
Betula pubescens . . .	98,0	60,0	42,0	50,0
Salix sp.	58,0	90,0	89,0	—
Alnus fruticosa	2,0	5,0	22,0	—

Таблица 51

Объем стволовых гнилей (% от объема ствола), вызываемых ксилотрофными грибами — факультативными паразитами — у вегетирующих деревьев в Приобской лесотундре

Древесная порода	Общий объем гнили	Объем гнили с разной степенью разложения древесины			
		1	*2*	*3*	*4*
Phellinus igniarius					
Betula pubescens . . .	33,3	4,0	23,9	5,4	0,0
Salix sp.	43,8	14,9	22,9	6,0	0,0
Inonotus obliquus					
Betula pubescens . . .	23,0	13,6	6,5	2,8	0,1
Phellinus chrysoloma					
Picea obovata	79,4	28,4	14,2	26,4	10,4
Larix sibirica	54,8	13,1	7,1	16,5	18,3

Примечание. *1—4* — древесина: *1* — сохранившая полностью механическую прочность; *2* — частично потерявшая прочность и распадающаяся на кусочки; *3* — при растирании пальцами скатывается в комочки; *4* — древесная труха с большими пустотами.

Таблица 52

Систематический состав грибов бурой гнили западносибирской микобиоты

Семейство	Число видов, шт.	Семейство	Число видов, шт.
Poriaceae	34	Streaceae	1
Polyporaceae s. str. . .	7	Paxillaceae	1
Coniophoraceae . . .	6	Общее число видов, шт.	52
Corticiaceae	3		

табл. 38). Единственным исключением из этого правила являются процессы разложения в ивняках. Во всех природных зонах они протекают при значительном участии в них *Phellinus igniarius* — одного из наиболее массовых фитопатогенных грибов западносибирской микобиоты.

По нашему мнению, фитопатогенный путь разложения древесины характеризуется тремя основными особенностями. Во-первых, разложение древесины начинается задолго до гибели дерева, а в результате значительные объемы древесины разрушаются грибами еще при его жизни. Так, в лесотундре от 20 до 80 % стволовой древесины вегетирующих елей, лиственниц, берез и ив может быть охвачено разложением, вызываемым *Phellinus igniarius, Ph. chrysoloma, Inonotus obliquus* (табл. 51). Во-вторых, вследствие деятельности ксилотрофных грибов уменьшается продолжительность жизни деревьев и тем самым ускоряется поступление древесины в «цепи разложения» лесных биогеоценозов. В-третьих, после гибели дерева в толще древесины существует развитый мицелий грибов, что обеспечивает последующую активную сапротрофную биодеструкцию древесины и не требуется дополнительного времени, необходимого для колонизации древесины сапротрофными грибами.

Названные особенности фитопатогенного пути ведут к интенсификации круговорота веществ, входящих в состав древесины. Действительно, время круговорота такого рода элементов определяется, с одной стороны, продолжительностью жизни древесных растений, а с другой, длительностью процессов биологического разложения древесины. Как писал Уиттекер (1980, с. 252—253), «...Питательные вещества концентрируются и во внутренней мертвой древесине, где сохраняются десятилетиями или столетиями, пока деревья не умрут и не упадут, а их ствол — не разложится». Деятельность паразитических ксилотрофов объективно направлена на уменьшение как жизни деревьев, так и времени, необходимого для разложения древесины. В этом состоит важное экологическое значение рассматриваемой группы грибов (Мухин, 1979). Их роль особенно велика в условиях, где биологический круговорот заторможен. Такая ситуация как раз и существует в экосистемах Гипоарктики (Никонов, 1985).

В какой-то мере заторможенность круговорота экосистем Гипоарктики можно показать и на примере рассматриваемых нами процессов разложения древесины. Как отмечалось, интенсивность круговорота элементов древесины связана с долголетием деревьев. И, согласно данным Г. Е. Комина (1987), в северной части равнины (лесотундра — северная тайга) продолжительность жизни древесных составляет 400—600 лет, в центральных районах равнины (средняя и южная тайга) — 200—400, а в подтайге и лесостепи она снижается до 100—200 лет. Аналогичная тенденция описана и Ю. В. Полюшкиным (1987), от-

Таблица 53

Распределение целлюлозо-(Ц) и лигнинразрушающих (Л) трутовых грибов по лесным формациям Западно-Сибирской равнины

Физиологический тип грибов	Микобиота		
	Западно-Сибирской равнины в целом	хвойных лесов	лиственных лесов
Ц	34	29/15	19/5
Л	90	46/21	69/44
Ц : Л	1 : 2,6	1 : 1,6/1 : 1,4	1 : 3,6/1 : 8,8

Примечание. В числителе — общее число видов, знаменателе — специфических, шт.

мечавшим, что реально наблюдаемая продолжительность жизни деревьев сокращается с севера на юг равнины.

Интерпретируя эти материалы в нужном для нас контексте, мы можем сделать вывод, что в Гипоарктике увеличивается время консервации биофильных элементов в древесине и соответственно снижается интенсивность их круговорота. Поэтому-то в этих условиях деятельность ксилотрофных грибов — факультативных паразитов древесины — и является положительным фактором. Однако традиционные фитопатологические мероприятия ориентированы против них. Очевидно, что при разработке систем ведения лесного хозяйства в притундровых лесах, необходимо учитывать место этой группы грибов и создавать зонально обоснованную систему защиты леса.

Как уже отмечалось, ксилотрофные базидиомицеты могут быть двух физиологических типов: лигнинразрушающие грибы, вызывающие белую, коррозионную гниль, древесины и целлюлозоразрушающие, ассоциирующиеся с бурой гнилью древесины. В основе данных физиологических типов лежат особенности ферментативного аппарата грибов. В западносибирской микобиоте преобладают грибы белой гнили, составляющие 84,9 % всех видов микобиоты. Грибов альтернативного типа насчитывается всего 52 вида, а их распределение по таксонам дано в табл. 52.

Грибы бурой гнили представлены в основном в микобиоте хвойных лесов. Это можно проиллюстрировать на примере трутовых грибов: 29 видов из 34 отмечены в микобиоте хвойных и лишь 19 — в лиственных формациях (табл. 53). Если в первых соотношение между грибами бурой и белой гнили равно 1 : 1,6, то во вторых — 1 : 3,6. Разная представленность грибов гнили и в группах формационно-специфичных видов. Среди трутовиков, специфичных для хвойных лесов, грибы рассматриваемого типа составляют 41,7, а в составе лиственных формаций — всего 10,2 %.

Преимущественная приуроченность грибов бурой гнили к хвойным известна (Gilbertson, 1980; Gilbertson, Ryvarden, 1986).

Названные исследователи отмечали, что эти грибы в основном распространены в хвойных лесах Северного полушария и их эволюция, по-видимому, тесно связана с эволюцией хвойных. Они предполагают, что данная группа либо изначально возникла в районах распространения хвойных, либо быстро их освоила в силу лучшей приспособленности. В частности, грибы бурой гнили отличает способность успешно развиваться в холодных сухих местообитаниях, где короткий вегетационный сезон, и при одинаковых условиях они более быстро разрушают древесину, чем лигнинразрушающие грибы.

Именно в хвойных лесах мы отмечали высокую активность грибов бурой гнили, и здесь они обладают наибольшей биогеоценотической значимостью. Например, такие виды, как *Fomitopsis pinicola, F. rosea, Antrodia xantha, Gloeophyllum sepiarium,* входят в число экологических доминантов процессов биодеструкции хвойной древесины. В составе же доминирующих ксилотрофов лиственных формаций грибов данного физиологического типа всего один вид — *Piptoporus betulinus.*

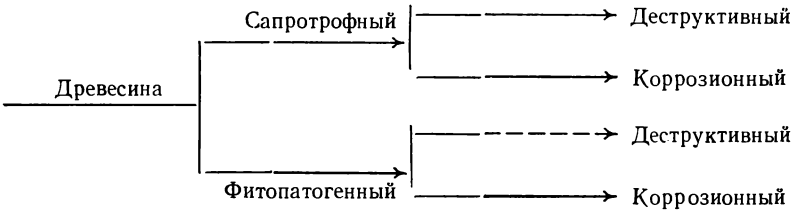
Сообразно данным по встречаемости доминантных видов, приводимых в таблицах предшествующих разделов, можно дать приблизительную оценку доли древесных остатков, разрушаемых грибами бурой гнили в хвойных и лиственных лесах равнины. Приведем данные, рассчитанные таким образом. Доля древесных остатков, разлагающихся при участии грибов бурой гнили, в лесных экосистемах Западно-Сибирской равнины составляет, %:

Лесная формация	Природная зона					
	Лесотундра	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Подтайга	Лесостепь
Ельники	28,6	34,8	51,7	56,2	57,1	—
Сосняки	—	27,5	42,0	46,1	9,9	7,6
Пихтачи	—	—	19,6	14,2	—	—
Березняки	17,0	11,4	20,5	12,9	5,8	6,7

Можно видеть, что деструктивное разложение древесины наиболее выражено в ельниках, особенно в средне- и южнотаежных, подтаежных. В этих условиях при участии грибов бурой гнили разрушается более 50 % учтенных древесных остатков. Высока роль названной группы и в процессах биодеструкции древесины в сосновых лесах. В других хвойных формациях деструктивное разложение менее выражено и носит явно подчиненный характер. Это в полной мере приложимо и к березовым лесам — единственной из лиственных формаций, где вообще выражено деструктивное разложение древесины.

На наш взгляд, коррозионное и деструктивное разложения древесины, обусловленные существованием физиологических типов ксилотрофных базидиомицетов, представляют собой еще

Схема 9



два пути ее микогенной биодеструкции. Их связь с ранее рассмотренными раскрывает схема 9.

В хвойных лесах Западно-Сибирской равнины сапротрофное разложение древесины идет как деструктивным, так и коррозионным путем, а в лиственных имеет место преимущественно коррозионное разложение древесины. Фитопатогенный путь разложения древесины во всех случаях сочетается, как правило, с коррозионным. В условиях полярной границы леса из целлюлозоразрушающих паразитических грибов можно назвать лишь один — *Fomitopsis officinalis*, поражающий лиственницу. Однако в силу его малой численности деструктивное разложение крайне слабо выражено и может рассматриваться как исключение. Аналогичная ситуация и в более южных районах равнины, где деструктивные паразитические ксилотрофы, например, *Phaeolus schweinitzii*, встречаются спорадически.

Выделяемые пути микогенного разложения древесины, скорее всего, не являются специфическими для лесных экосистем Западно-Сибирской равнины, а носят универсальный характер, так как определяются общими эколого-биологическими свойствами ксилотрофных базидиомицетов. Однако конкретные экологические условия способны менять численность грибов разных групп, а тем самым менять и относительную значимость отдельных путей микогенного разложения — перераспределять потоки вещества и энергии в пределах трофического уровня, образуемого дереворазрушающими грибами.

Переключение процессов разложения с одного на другой путь микогенного разложения древесины влечет за собой ряд существенных биогеоценотических следствий. Относительно таковых фитопатогенного пути мы уже имели возможность высказаться выше. Специфика же биохимической природы деструктивного и коррозионного путей определяет своеобразие продуктов биологического разложения древесины. Известно, что почвы лесов содержат до 30 % по объему остатков деструктивного разложения древесины, которые крайне стабильны (сохраняются до 500 лет), а почвы, их содержащие, отличаются высокой водопоглощающей способностью, катионной емкостью, кислым pH, более высокими температурами. Это создает благоприятные возможности для прорастания семян и развития всходов древес-

ных, Кроме того, бурые гнили древесины представляют собой основное место для развития эктомикоризных грибов и здесь отмечается несимбиотическая фиксация азота (Gilbertson, 1980; Gilbertson, Ryvarden, 1986). В зависимости от химической природы биодеструкции древесины меняется и состав ксилофильных сообществ. Так, с бурыми и белыми гнилями древесины ассоциируются разные группы ксилобионтных насекомых (Мамаев, 1977, 1977а). По его мнению, специализация насекомых к развитию в определенного типа гнилях представляет собой одно из направлений в эволюции их взаимоотношений с грибами.

Таковы некоторые из известных на настоящее время биогеоценотических следствий, вытекающих из своеобразия деструктивного и коррозионного путей микогенного разложения древесины.

Современная биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины, насчитывающая 345 видов пяти порядков и 23 семейств, преимущественно сложена панголарктическими и эврирегиональными видами. Основу ее составляют виды порядков Aphyllophorales, Agaricales, а группу ведущих семейств образуют Corticiaceae, Poriaceae, Hymenochaetaceae, Polyporaceae s. str., Tremellaceae, Steccherinaceae, Tricholomataceae, Strophariaceae, Stereaceae, Crepidotaceae. Видовая и родовая насыщенность семейств составляет в среднем 15 и 6,6 соответственно, а видовая насыщенность родов равна 2,3. По основным чертам систематической структуры западносибирская микобиота не отличается от других региональных микобиот бореальной зоны, а по видовому составу ближе всего стоит к микобиотам Урала, Европы. Размещение западносибирской биоты ксилотрофных базидиомицетов в зоне контакта европейских и сибирских микобиот определяет ее региональное своеобразие — здесь происходит смешивание «западных» и «восточных» геоэлементов.

На территории равнины микобиота не имела непрерывного развития, а возникновение современной западносибирской биоты ксилотрофных базидиомицетов представляет собой относительно недавнее событие, вызванное к жизни расселением в послеледниковье на равнине лесных формаций и их формационных микобиот. Поэтому в ландшафтном отношении это молодое образование голоценового возраста, формирование которого происходило за счет формационных микобиот, сложившихся в основных своих чертах за пределами равнины. В силу этого западносибирская биота ксилотрофных базидиомицетов имеет миграционное происхождение и образована видами, сумевшими приспособиться к природным режимам равнины. В сущности, биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины представляет природную систему, образуемую формационными микобиотами, имеющими разный возраст и собственные линии развития, определяемые историческими судьбами лесных формаций. Ценогеноз последних сопряжен в отношении места и времени с образованием формационных биот ксилотрофных базидиомицетов, возраст которых приблизительно равен

возрасту соответствующих лесных формаций. Поэтому возраст формационных микобиот значительно превышает ландшафтный возраст западносибирской региональной биоты ксилотрофных базидиомицетов.

В зависимости от длительности сосуществования (в отношении места и времени) лесных формаций, а также эколого-биологических особенностей лесообразователей происходит интеграция формационных микобиот, выражающаяся в повышении их видового сходства. Однако полного их смешивания не происходит, и каждая сохраняет самобытность. Взаимное наложение формационных микобиот определяет территориальные и биотопические особенности видового состава ксилотрофных базидиомицетов. Высокой видовой общностью, интегрированностью характеризуются биоты темнохвойных лесов, осиновой и березовой формаций, а также ивняков и ольшатников. Микобиоты лиственничников и липняков (реликтовые для современного растительного покрова равнины лесные формации) хорошо обособляются от микобиот других формаций и отличаются низким видовым богатством и абсолютным своеобразием.

Характер современной биоты ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины определяется в основном особенностями микобиот темнохвойной тайги и березово-осиновых лесов, включающих в общей сложности 89 % всех видов. Лесохозяйственная деятельность способна привести к радикальным изменениям формационного состава лесов, что в исторически короткое время изменит характер западносибирской биоты ксилотрофных базидиомицетов. Особенно нежелательным является снижение разнообразия микобиоты за счет исчезновения редких видов, многие из которых представляют собой реликтовые. Для предотвращения этого процесса необходимо создание системы лесных резерватов, особенно в средне- и южнотаежных районах.

Распределение видов относительно широтного градиента индивидуально и отражает различия в приспособительных возможностях грибов к основным типам природных режимов Северной Евразии. Как правило, ди- и тримитические виды обнаруживают более высокую экологическую пластичность, чем мономитические. По сходству зонального расселения выделяется ряд экогеографических групп видов, ценоареалы и экологические оптимумы которых наблюдаются в одних и тех же или смежных природных зонах. В силу зональной специфичности ведущих факторов отбора виды экогеографических групп реализуют различные типы адаптивных стратегий. На полярной границе основной является экотопическая патиентность неспецифического характера. В засушливых, термоизбыточных южных районах преимущественным направлением адаптивных реакций грибов выступает эксплерентность, а в условиях гидротермического оптимума — виолентность.

В результате реакций грибов на широтный градиент проис-

ходят градиентные, климатически детерминированные преобразования формационных микобиот. Они выражаются в закономерном снижении таксономического разнообразия, видовой и родовой насыщенности семейств, а также абсолютного своеобразия формационных микобиот по мере нарастания экстремальности условий. Это сопровождается изменениями и в уровне интеграции формационных микобиот. Максимальное выражение эти процессы находят на северной и южной границах распространения лесной растительности, а наибольшее развитие формационные микобиоты получают в условиях южнотаежной подзоны. Лишь биоты ксилотрофных базидиомицетов лиственничной формации достигаю наибольшего развития в лесотундре.

Широтные преобразования формационных микобиот ведут к их дифференциации, выражающейся в формировании зональных климатипов микобиоты. Каждый из них представляет собой совокупность видов, сформировавшуюся в соответствии с климатическими условиями определенной части равнины. По мере усиления различий в природных условиях возрастает и контрастность климатипов микобиоты. Градиентные преобразования формационных микобиот в совокупности с широтными изменениями формационной структуры лесов приводят к зональной дифференциации всей западносибирской биоты ксилотрофов, и каждая из природных зон равнины характеризуется особым составом деревообразующих грибов. Максимальное их число отмечается в южнотаежной подзоне, а по мере нарастания жесткости экологических условий (к северу и югу от этой подзоны) происходит прогрессирующее упрощение микобиоты. Этот процесс сопровождается и своеобразным обезличиванием микобиоты — уменьшается число специфичных видов и возрастает роль эврибионтных.

Зональная структура микобиоты равнины включает две зоны — бореально-субарктическую и суббореально-лесостепную, отличающиеся составом ксилотрофных базидиомицетов, их разнообразием, систематической структурой и группами активных видов. Зона суббореально-лесостепной микобиот характеризуется наибольшим разнообразием грибов, здесь обитает 89 % всех видов западносибирской биоты ксилотрофных базидиомицетов. Для этого климатипа свойственны высокие таксономические пропорции, высокое абсолютное своеобразие: около трети видов не встречаются вне пределов этой части равнины. Бореально-субарктическая микобиота отличается меньшим таксономическим разнообразием базидиомицетов и в ее составе в 2 раза меньше характеристических видов. Лесотундровый климатип обнаруживает крайнюю степень упрощения, он состоит из относительно небольшого числа широко распространенных, экологически пластичных видов дереворазрушающих грибов. Зональная структура биоты ксилотрофных базидиомицетов отражает не только широтную специфичность экологических ре-

жимов северной и южной части равнины, но и различия в ландшафтном возрасте лесных формаций этих территорий. Климатипы северной микобиоты являются более молодыми, чем климатипы микобиоты юга равнины.

Зональность микобиоты нарушается комплексами ксилотрофных базидиомицетов пойменных лесов. В силу их благоприятных условий, виды южного распространения проникают в северные районы и как следствие этого бореально-субарктическая микобиота состоит из зональных и интразональных микобиот. Последние являются элементами ее пространственной структуры и представляют следующий этап экологической дифференциации микобиоты — биотопический, или внутриландшафтный. По особенностям видового состава грибов выделяются два широтных типа пойменных микобиот. К первому относятся микобиоты среднетаежной подзоны и южной части северотаежной. Второй образован микобиотами пойменных лесов пред- и лесотундры и отличается меньшим видовым разнообразием.

Формационная и пространственная структуры отражают разные стороны экологической дифференциации биоты ксилотрофных базидиомицетов и являются элементами ее экологической структуры, отражающей развитие микобиоты на определенной территории и в определенный исторический отрезок времени. Поэтому биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины, с одной стороны, есть результат сложных и длительных процессов сопряженной эволюции древесных растений и грибов, ценогенеза лесных формаций, а с другой, в силу того, что данные процессы разворачивались в регионе с особой структурой природной среды, она приобрела характерные для нее региональные черты и экологическую структуру. Это можно выразить в виде следующего положения: западносибирская микобиота — продукт эволюционных и исторических процессов, реализовавшихся в экологических условиях данного региона Евразии.

В лесных экосистемах Западно-Сибирской равнины биота ксилотрофных базидиомицетов выполняет важную экологическую функцию — обеспечивает биологическое разложение древесины. В лесотундровых и предлесотундровых экосистемах имеет место практически чисто микогенное разложение древесных остатков, а в районах, лежащих южнее этих зон, в биодеструкцию древесины включаются и беспозвоночные животные, но во всех случаях зоогенное разложение носит подчиненный характер.

В силу экологической дифференциации микобиоты в разных природных зонах биодеструкция древесины осуществляется сообществами грибов различной видовой структуры и при определяющем значении разных групп доминирующих видов. Для лесных экосистем Западно-Сибирской равнины характерно ограниченное число доминирующих ксилотрофов и образуемых ими комплексов, состав их имеет широтную и формационную специфичность, а их зональные преобразования — следствие экологи-

ческого замещения видов в комплексном широтном градиенте.

По составу доминантов выделяются три широтные части: гипоарктическая (лесотундра, северная тайга), умеренно-бореальная (средняя и южная тайга) и лесостепная (подтайга и лесостепь). В пределах первой из них резко обособляется лесотундровая микобиота. Это является отражением зональной дифференциации биоты ксилотрофных базидиомицетов, обусловленной особенностями современных природных условий соответствующих территорий равнины.

В ряду других зональных типов лесов гипоарктические леса отличаются наиболее низкой интенсивностью биологического разложения древесины, а максимальная активизация этих процессов происходит в южнотаежных лесах. Для Западно-Сибирской равнины возможно выделение двух широтных частей, лесные экосистемы которых отличаются скоростью биодеструкции древесины. Они соответствуют бореально-субарктической и суббореально-лесостепной зонам микобиоты. Широтные вариации в интенсивности биологического разложения древесины обусловлены зональными особенностями климата и биоты ксилотрофных базидиомицетов.

Эколого-биологические особенности ксилотрофов определяют существование нескольких путей микогенного разложения древесины: сапротрофный, фитопатогенный, коррозионный и деструктивный. Фитопатогенный путь биологического разложения древесины типичен для экосистем полярной границы леса, что является своеобразной экосистемной адаптацией, ведущей к интенсификации биологического круговорота субарктических лесов. В более южных районах он теряет свое прежнее значение, но в северо- и среднетаежных подзонах еще выражен для процессов биодеструкции древесины березы, осины. В южной тайге он типичен лишь для осинников. Для ивняков данный путь — основной во всем диапазоне природных режимов равнины.

Снижение роли фитопатогенного пути биодеструкции древесины сопровождается адекватным усилением альтернативного, сапротрофного пути, становящегося в южных районах основным, а в лесостепных экосистемах — единственным. Фитопатогенное разложение практически сочетается лишь с коррозионным, а сапротрофное — как с коррозионным, так и с деструктивным. В хвойных лесах средней и южной тайги они имеют равное значение, а в лиственных деструктивный путь либо не выражен, либо играет второстепенную роль.

Таким образом, в зависимости от условий внешней среды и экологической дифференциации микобиоты происходит смена путей микогенного разложения древесины, чем достигается перераспределение потоков вещества и энергии в пределах трофического уровня, образуемого ксилотрофными базидиомицетами, изменяются интенсивность разложения древесины, состав продуктов распада.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Аврамчик М. Н. К подзональной характеристике растительного покрова тундры, лесотундры и тайги Западно-Сибирской низменности // Ботан. журн. 1969. Т. 54, № 3. С. 410—420.

Адо Ю. В. Биржевая гниль // Тр. Архангел. лесотехн. ин-та. 1935. С. 43—54.

Адо Ю. В. Влияние внешних условий на рост мицелия грибов — разрушителей древесины // Тр. Архангел. лесотехн. ин-та. 1955. С. 45—65.

Архипов С. А., Вдовин В. В., Мизеров Б. В., Николаев В. А. Западно-Сибирская равнина. М.: Наука, 1970. 278 с.

Беленков Д. А., Петри В. Н., Пермитин И. П. Изучение стойкости гниения древесины различных пород в лабораторных условиях // Вопросы предохранения древесины от гниения. Свердловск, 1960. С. 73—97; Биологический энциклопедический словарь / Под ред. М. С. Гилярова. М.: Сов. энциклопедия, 1986. 831 с.

Бойко М. И. Влияние температуры и кислотности среды на рост штаммов гриба *Fomitopsis pinicola* (Fr.) Karst. // Микология и фитопатология. 1979. Т. 19, вып. 2. С. 141—146.

Болин Б. Круговорот углерода // Биосфера. М., 1972. С. 91—104.

Бондарцев А. С. Трутовики. Петроград, 1916. 3 с. (Зап. Имп. Акад. наук. Физ.-мат. отд.; Т. 28, № 23).

Бондарцев А. С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.

Бондарцев А. С. Пособие для определения домовых грибов. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956. 80 с.

Бондарцева М. А. Обзор порядка Aphyllophorales Ленинградской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1963.

Бондарцева М. А. Критический обзор новейших систем семейства Polyporaceae // Ботан. журн. 1961. Т. 46, № 4. С. 587—593.

Бондарцева М. А. Факторы, влияющие на распространение афиллофоровых грибов по типам леса // Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту, 1965. С. 23—28.

Бондарцева М. А. Жизненные формы базидиальных макромицетов // Новости систематики низших растений. Л., 1974. Т. 11. С. 29—40.

Бондарцева М. А. К флоре трутовых грибов Сибири. 2. Трутовики Иркутской области // Новости систематики низших растений. Л., 1975. Т. 12. С. 192—196.

Бондарцева М. А., Пармасто Э. Х. Семейства гименохетовые, лахнокладиевые, кониофоровые, щелелистниковые. Л.: Наука, 1986. 192 с. (Определитель грибов СССР; Порядок афиллофоровые; Вып. 1.).

Бондарцева М. А., Свищ Л. Г. Жизненные формы дереворазрушающих грибов // Тез. докл. IV Всесоюзн. конф. «Изучение грибов в биогеоценозах». Свердловск, 1988. С. 7.

Бородуля Э. И. Влияние некоторых факторов на рост окаймленного трутовика *Fomitopsis pinicola* (Fr.) Karst. в чистой культуре // Лесоведение и лесное хозяйство. Минск, 1972. Вып. 6. С. 131—133.

Бурова Л. Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с.

Вакуров А. Д. Условия разрушения и сроки сохранности древесины в северной тайге // Лесн. журн. 1974. Т. 2, № 17. С. 162—164.

Ванин С. И. Древесиноведение. Л.: Гослестехиздат, 1934. 548 с.

Ванин С. И. Лесная фитопатология. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1955.

Васильков Б. П. Ксилофитные грибы восточноевропейской и западносибирской лесотундры // Ботан. журн. 1966. Т. 51, № 5. С. 660—669.

Василевич В. И., Ипатов В. С. Некоторые черты структуры надорганизменных системных уровней // Журн. общей биологии. 1969. Т. 30, № 6. С. 643—651.

Василевич В. И. Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983. 248 с.

Василяускас А. Корневая губка и устойчивость экосистем хвойных лесов. Вильнюс: Мокслас, 1989. 175 с.

Величко А. А. Природный процесс в плейстоцене. М.: Наука, 1973. 256 с.

Великанов Л. Л., Сидорова И. И. Некоторые биохимические аспекты в экологии грибов // Успехи микробиологии. 1983. Т. 18. С. 112—132.

Водопьянова Н. С. Зональность флоры Средне-Сибирского плоскогорья. Новосибирск: Наука, 1984. 156 с.

Волкова В. С. Стратиграфия и история растительности Западной Сибири в позднем кайнозое. М.: Наука, 1977. 240 с.

Гашкова М. Я. Смена грибов в древесине березы в связи с их физиологическими особенностями // Облагораживание древесины и биологическая переработка ее отходов. Л., 1969. С. 34—41.

Глумов Г. А. Естественные леса южной части лесостепи Зауралья // Природные условия и леса лесостепного Зауралья. Свердловск, 1960. С. 49—75.

Говорухин В. С. Динамика ландшафтов и климатические колебания на Крайнем Севере // Изв. ВГО. 1947. № 3. С. 317—324.

Головко А. И. К специализации группы ложных трутовиков // Докл. АН БССР. 1986. Т. 30, № 3. С. 270—272.

Головко А. И. Сравнительные исследования дереворазрушающей способности грибов из группы ложного трутовика // Тез. докл. IV Закавказ. совещ. по споровым растениям. Ереван, 1972. С. 14—15.

Гордиенко П. В., Горленко М. В. Антропогенное воздействие на развитие грибных болезней леса // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, вып. 4. С. 377—387.

Горленко М. В. Микология в X пятилетке и перспективы ее развития в ближайшие годы // Микология и фитопатология. 1981. Т. 15, вып. 5. С. 353—360.

Городков Б. Н. Опыт деления Западно-Сибирской низменности на ботанико-географические области // Ежегодник Тобол. губ. музея. 1916. Вып. 27. С. 1—56.

Городков Б. Н. Движение растительности на севере лесной зоны Западно-Сибирской низменности // Проблемы физической географии. Вып. XII. М.; Л., 1946. С. 81—105.

Горчаковский П. Л. О реликтовом характере некоторых местонахождений *Larix sibirica* Ledb. в Южном Приобье // Докл. АН СССР. 1947. Т. 57, № 1. С. 77—80.

Горчаковский П. Л. Таежные и лесостепные березняки Приобья (ботанико-географический очерк) // Сборник трудов по лесному хозяйству. Свердловск, 1949. Вып. 1. С. 62—100.

Горчаковский П. Л. О соотношении между горизонтальной зональностью и вертикальной поясностью растительного покрова на примере Урала и прилегающих равнин // Тр. Ин-та биологии УФАН СССР. Вып. 42. Свердловск, 1965. С. 3—32.

Горчаковский П. Л. Основные проблемы исторической фитогеографии Урала. Свердловск: УФАН СССР, 1969. 285 с.

Горшин С. Н. Дождевание древесины. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1953. 224 с.

Давыдкина Т. А. О значении биологических признаков для систематики грибов рода *Stereum* Pers. ex S. F. Gray s. lato // Микология и фитопатология. 1974. Т. 8, вып. 2. С. 78—81.

Давыдкина Т. А. Влияние некоторых факторов культивирования на развитие видов рода *Stereum* Pers. ex S. F. Gray s. lato // Микология и фитопатология. 1974а. Т. 8, вып. 4. С. 301—306.

Давыдкина Т. А. К экологии грибов рода *Stereum* Pers. ex S. F. Gray s. lato // Микология и фитопатология. 1974б. Т. 8, вып. 6. С. 520—521.

Давыдкина Т. А. Стереумовые грибы Советского Союза. Л.: Наука, 1980. 143 с.

Драверт В. П. Сердцевинная гниль сосны в Соколовской и Боровлянской лесных дачах Бийского округа (Таксационное обследование) // Тр. Сиб. ин-та сел. хоз-ва и лесоводства. 1929. Т. 12, вып. 1—3. С. 21—33.

Драверт В. П., Попов В. В. Комлевые гнили пихты в Горной Шории // Тр. Сиб. науч.-исслед. ин-та лесн. хоз-ва и лесоэксплуатации. 1938. Вып. 4. 20 с.

Дылис Н. В. Сибирская лиственница. М.: Изд-во МОИП, 1947. 137 с. (Новая сер. Отд. ботан. Вып. 2. (X)).

Дылис Н. В. Лиственница Восточной Сибири и Дальнего Востока (изменчивость и природное разнообразие). М.: Изд-во АН СССР, 1961. 208 с.

Жуков А. М. Важнейшие грибные болезни осинников и березняков Новосибирской обл. // Микология и фитопатология. 1967. Т. 1, вып. 1. С. 69—73.

Жуков А. М. Поражение осины настоящим трутовиком в Сузунском леспромхозе (Приобье) // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1970. Ч. 1(3). С. 179—182.

Жуков А. М. Черный рак осины в Сузунском леспромхозе (Приобье) // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1970а. Ч. 1(3). С. 184—188.

Жуков А. М. Малоизвестные грибы — разрушители древесины на лесных складах Западной Сибири // Изв. СО АН СССР. Сер. биол. 1970б. Вып. 1, № 5. С. 119—121.

Жуков А. М. К микофлоре черневой тайги Салаира // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1972. Ч. 2(4). С. 166—177.

Жуков А. М. Новые для флоры Сибири грибы порядка Aphyllophorales // Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и степной зон Сибири. Новосибирск, 1973. С. 109—116.

Жуков А. М. Грибные болезни лесов Верхнего Приобья. Новосибирск: Наука, 1978. 247 с.

Жуков А. М. Дереворазрушающие грибы Приобья // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. М., 1980. С. 114—183.

Жуков А. М. Очерк флоры патогенных грибов лесов Южного Приобья (Зап. Сибирь). Деп. ЦБНТИлесхоз. 1985. № 436-лх. 126 с.

Западная Сибирь / Отв. ред. Г. Д. Рихтер. М.: Изд-во АН СССР, 1963. 488 с.

Золотарева Г. С. Макромицеты на лесокультурной площади с внесением в почву размельченной древесины // Экология и защита леса; Экология лесных животных. Л., 1986. С. 95—97.

Зубарева Р. С. Лесная растительность припышминских боров Зауралья // Природные условия и леса лесостепного Зауралья. Свердловск, 1960. С. 97—124.

Иванов А. И. Агариковые грибы — ксилотрофы Пензенской области // Микология и фитопатология. 1981. Т. 15, вып. 3. С. 192—197.

Имшенецкий А. А. Микробиология целлюлозы. М.: Изд-во АН СССР, 1953. 438 с.

Ипатов В. С. О понятии фитоценоз и элементарной ячейки общественной жизни растений // Вестн. МГУ. Сер. биол. 1966. Вып. 3, № 15. С. 56—62.

Казанцева Л. К. К вопросу о скорости распада древесины некото-

рых пород в условиях Полярного Урала // Материалы отчетной сессии института экологии растений и животных за 1968 г. Свердловск, 1970. С. 83—86.

Картавенко Н. Т. Лиственничная губка (*Fomitopsis officinalis* (Vill.) Bond. et Sing.) в островных борах лесостепи Зауралья // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 4. С. 583—584.

Картавенко Н. Т. Грибные болезни сосны островных боров лесостепи Зауралья // Материалы по грибным болезням растений Урала. Свердловск, 1960. С. 107—130.

Картавенко Н. Т. Редкие виды грибов, обнаруженные на Урале // Ботанические материалы отдела споровых растений. М.; Л., 1961. Т. 14. С. 189—196.

Картавенко Н. Т., Колесников Б. П. К вопросу о скорости распада порубочных остатков на сплошных вырубках // Ин-т биологии УФАН СССР. 1962. Вып. 28. С. 119—130.

Кац Н. Я., Кац С. В. История растительности болот севера Сибири как показатель изменений послеледникового ландшафта // Проблемы палеогеографии четвертичного периода. М.; Л., 1946. С. 331—348 (Тр. Ин-та географии; Вып. 37).

Кац Н. Я., Кац С. В. К истории флоры и растительности севера Западной Сибири в послеледниковое и позднеледниковое время // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 7. С. 998—1014.

Кац Н. Я. О климате четвертичного периода в Западной Сибири в свете различных методов исследования // Проблемы ботаники. Т. XI. Вопросы ценологии, географии, экологии и использования растительного покрова СССР. Л., 1969. С. 301—313.

Кинд Н. В. Геохронология позднего антропогена по изотопным данным. М.: Наука, 1974. 254 с. (Тр. Геол. ин-та; Вып. 257.)

Комин Г. Е. Условия дендро-хронологических исследований в Западной Сибири // Дендро-хронологические методы в лесоведении и экологическом прогнозировании (Тез. междунар. рабочего совещ.). Иркутск, 1987. С. 40—44.

Комплексное районирование лесов Тюменской области (Метод. рекомендации). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1980. 87 с.

Косарев М. Ф. К истории взаимоотношений человека и природы в Западной Сибири // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М., 1981. С. 125—141.

Конев Г. И. Сердцевинная гниль сосны в Чумышском лесничестве Барнаульского округа (Таксационное обследование) // Тр. Сиб. ин-та сел. хоз-ва и лесоводства. 1929. Т. 12, вып. 1—3. С. 5—20.

Константинская А. А. Микроскопические исследования древесины ели и лиственницы, зараженной деревоокрашивающими грибами // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 1. С. 105—109.

Кравцев Б. И. Грибные болезни сибирской пихты. Омск, 1933. 30 с.

Крапивина И. Г. Разрушение грибами синевы вторичного слоя клеточной стенки // Лесн. журн. 1960. № 1(3). С. 130—133.

Крапивина И. Г. К вопросу об изменениях в древесине, вызываемых плесневыми грибами // Вестн. МГУ. Сер. 6. 1962. Т. 5, № 17. С. 47—51.

Красная книга СССР: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды животных и растений. 2-е изд., переработ. и доп. М.: Лесн. пром-сть, 1984. Т. 2. 480 с.

Красикова Л. В. Дереворазрушающие грибы пихты сибирской в условиях Красноярского края // Тр. Краснояр. с.-х. ин-та. 1968. Т. 19. С. 408—415.

Криштофович А. Н. Палеоботаника. 4-е изд. Л.: Гослестехиздат, 1957. 650 с.

Крылов П. Н. Тайга с естественноисторической точки зрения // Из серии публичных лекций, организованных Томским отделом Имп. Моск. об-ва сельск. х-ва в осеннем полугодии 1898 г. Томск, 1987. 15 с.

Крылов Г. В. Леса Западной Сибири. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 286 с.

Кулай Г. А., Ищенко Н. Ф. Состав и динамика микофлоры почв лесотундры // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 72—86 (Тр. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР; Вып. 88).

Куркин К. А. Эколого-ценотический режим замкнутости луговых биогеоценозов // Проблемы биоценологии. М., 1973. С. 137—148.

Кэмпбелл В. Г. Биологическое разложение древесины // Химия древесины. М.; Л., 1960. Т. 2. С. 335—380.

Лавров Н. Н. Березовая губка // Сибирская советская энциклопедия. 1920. Т. 1. С. 281.

Лавров Н. Н. Корневая губка // Сибирская советская энциклопедия. 1931. Т. 2. С. 952.

Лавров Н. Н. Флора грибов и слизевиков Сибири. Вып. 5. Очерк микофлоры злаков Сибири. Томск, 1951. 104 с. (Тр. Томск. гос. ун-та; Т. 113).

Лесков А. И. Северный предел распространения кедра (*Pinus sibirica* Мауг) и сосны (*Pinus silvestris* L.) в бассейне р. Полуя // Ботан. журн. 1935. Т. 20, № 1. С. 95—100.

Лесков А. И. Фитоценотический очерк редколесий бассейна р. Полуя // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1940. Вып. 4. С. 253—276.

Лесков А. И. Очерк растительности долины р. Полуя // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. 3. Геоботаника. 1940а. Вып. 4. С. 277—337.

Любарский Л. В. О географической зональности в распределении дереворазрушающих грибов на Сахалине // Материалы 2-го науч. совещ. географов Сибири и Дальнего Востока: Тез. докл. II секция биогеографии. Владивосток, 1962. С. 60—64.

Любарский Л. В., Захарова В. Н. К изучению дереворазрушающих грибов Магаданской области // Тр. Дальневосточ. НИИ лесн. хоз-ва. 1970. № 10. С. 230—236.

Любарский Л. В., Васильева Л. Н. Дереворазрушающие грибы Дальнего Востока. Новосибирск: Наука, 1975. 164 с.

Малышев Л. И. Флористическое районирование на основе количественных признаков // Ботан. журн. 1973. Т. 58, № 11. С. 1581—1588.

Мамаев Б. М. Деятельность крупных беспозвоночных — один из основных факторов естественного разрушения древесины // Pedobiologia. 1961. Т. 1, № 1. С. 38—52.

Мамаев Б. М. Стволовые вредители лесов Сибири и Дальнего Востока. М.: Агропромиздат, 1985. 208 с.

Мамаев Б. М. Энтомология. М.: ВИНИТИ, 1977. Т. 3. Биология насекомых — разрушителей древесины. 213 с.

Мамаев С. А., Семериков Л. Ф., Махнев А. К. О популяционном подходе в лесоводстве // Лесоведение. 1988. № 1. С. 3—9.

Марков Н. Н., Бурашникова Т. А., Муратова М. В., Суетова И. А. Климатическая модель и географические зоны времен голоценового оптимума на территории СССР // Антропогенные факторы в истории развития современных экосистем. М., 1981. С. 230—250.

Мезенцев В. С., Карнацевич И. В., Гидролого-климатическая характеристика Западно-Сибирской равнины // Тепловой и водный режим некоторых районов Сибири. Л., 1970. С. 23—42.

Майер Е. И. Определитель деревоокрашивающих грибов. М.; Л.: Гослесбумиздат, 1953. 116 с.

Мелик-Хачатрян Дж. Г. Взаимоотношения различных экологических групп грибов в эксперименте // Микология и фитопатология. 1985. Т. 19, вып. 4. С. 286—289.

Методические указания по изучению и охране редких и находящихся под угрозой исчезновения грибов-макромицетов. М.: Госкомприрода; ВНИИПриорода, 1989. 35 с.

Мильков Ф. Н. Природные зоны СССР. 2-е изд., доп. и перераб. М.: Мысль, 1977. 290 с.

Миловидова Л. С., Плац М. Ш., Толстова Н. Ю. Видовой

состав базидиальных грибов Томского Приобья // Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири. М., 1980. С. 183—213.

Миркин Б. М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с.

Миркин Б. М., Розенберг Г. С. Толковый словарь современной фитоценологии. М.: Наука, 1983. 133 с.

Молчанов А. А. Быстрота разложения соснового и елового опада // Докл. АН СССР. 1947. Т. 56, № 8. С. 869—872.

Мурашкинский К. Е. Очерк истории, результатов и перспектив изучения микофлоры Сибирского края // Тр. I Сиб. краев. науч.-исслед. съезда. Секция «Поверхность». Новосибирск, 1927. Т. 3. С. 170—175.

Мурашкинский К. Е. Лиственничная губка. Омск, 1927а. 20 с.

Мурашкинский К. Е., Зилинг М. К. Материалы по микофлоре Алтая и Саян // Тр. Сиб. ин-та сел. хоз-ва и лесоводства. 1928. Т. 10, вып. 4. С. 1—31.

Мурашкинский К. Е. Иностранная литература по микофлоре Западной Сибири за 1923—1933 гг. Омск: Изд. Сиб. ин-та сел. хоз-ва, 1933. 4 с.

Мурашкинский К. Е. Горно-таежные трутовики // Тр. Омск. с.-х. ин-та. 1939. Т. 17. С. 75—108.

Мурашкинский К. Е. Трутовики Сибири. II. О некоторых видах на лиственных породах. Омск: Изд. Омск. с.-х. ин-та, 1940. 27 с.

Мухин В. А. Сукцессия грибов при разложении древесины в сосняках зеленомошно-ягодниковых // Микологические исследования на Урале. Свердловск, 1977. С. 23—30 (Тр. ИЭРиЖ; Вып. 107).

Мухин В. А. Структура флоры базидиальных дереворазрушающих грибов евразиатской части Голарктики (СССР) // Микология и фитопатология. 1978. Т. 12, вып. 1. С. 55—60.

Мухин В. А. Особенности экологических ниш березового и настоящего трутовика (трофический аспект) // Экология. 1979. № 3. С. 83—85.

Мухин В. А. Базидиальные дереворазрушающие грибы Советского Союза // Биогеоценотическая роль грибов. Свердловск, 1979. С. 46—48.

Мухин В. А. Биогеоценотическое значение дереворазрушающих грибов факультативных паразитов в пойменных лесах Субарктики // Проблемы экологии, рационального использования и охраны природных ресурсов на Урале. Свердловск, 1980. С. 67—69.

Мухин В. А. Особенности флорогенеза трутовых грибов лесотундровых редколесий Западной Сибири // Биологические проблемы Севера (Тез. докл. IX симпоз.). Сыктывкар, 1981а. Ч. 1. С. 68.

Мухин В. А. Роль базидиальных дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах // Лесоведение. 1981б. № 1. С. 46—53.

Мухин В. А. Доминирующие виды ксилотрофных базидиальных грибов в горных лесах предлесотундрового типа на Полярном Урале // Изучение и освоение флоры и растительности высокогорий. Свердловск, 1982. С. 59.

Мухин В. А. Численность ксилотрофных базидиальных грибов в гипоарктических редколесьях Приобской лесотундры // Биологические проблемы Севера (Тез. докл. X симпоз.). Магадан, 1983а. Ч. 1. С. 158—159.

Мухин В. А. Численность чаги в Нижнем Приобье // Проблемы продовольственного и кормового использования недревесных и второстепенных лесных ресурсов. Красноярск, 1983б. С. 255.

Мухин В. А. Консорции древесных растений на полярном пределе их распространения. Ксилотрофные базидиальные грибы // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1983в. С. 61—63.

Мухин В. А. Ксилотрофные базидиальные грибы Приобской лесотундры: (Эколого-флористический очерк). Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984а. 84 с.

Мухин В. А. Экологические оптимумы некоторых видов трутовых грибов в Западной Сибири // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1984б. С. 76—77.

Мухин В. А. Флора и экология ксилотрофных базидиомицетов предлесотундровых редколесий Северного Приобья. Препринт. Свердловск: УНЦ АН СССР, 1985а. 70 с.

Мухин В. А. Экологические оптимумы возбудителей стволовых гнилей в Западной Сибири // Современные проблемы лесозащиты и пути их решения. Минск, 1985б. С. 89—90.

Мухин В. А. Структура сообществ ксилотрофных базидиомицетов и вопросы их классификации // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1985в. С. 7.

Мухин В. А. Консорции древесных растений в предлесотундровых редкостойных лесах Северного Приобья. I. Доминирующие виды ксилотрофных базидиомицетов // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1985г. С. 173—179.

Мухин В. А. Уровни пищевой специализации и трофические ниши ксилотрофных базидиомицетов // Экология и защита леса; Экология лесных животных. Л., 1986а. С. 91—95.

Мухин В. А. Организация детритных пищевых цепей лесных экосистем на полярном пределе их распространения // Биологические проблемы Севера: (Тез. докл. XI Всесоюз. симпоз.). Якутск, 1986б. Вып. 1. С. 163—164.

Мухин В. А. Систематическая структура флоры ксилотрофных базидиомицетов гипоарктического пояса Западной Сибири // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1986в. С. 15.

Мухин В. А. Флора ксилотрофных базидиальных грибов предлесотундровых редколесий Северного Приобья // Микология и фитопатология. 1987а. Т. 21, вып. 2. С. 130—134.

Мухин В. А. Структура активного ядра субарктической флоры ксилотрофных базидиомицетов Западной Сибири // Микология и фитопатология 1987б. Т. 21, вып. 3. С. 195—199.

Мухин В. А. Микоценоячейки ксилотрофных базидиомицетов как структурные элементы консорций древесных // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1987в. С. 91—97.

Мухин В. А. Скорость биодеструкции древесины в северных районах Западно-Сибирской равнины // Тез. докл. III Всесоюзной конф. по биоповреждениям. М., 1987г. С. 35—36.

Мухин В. А. Экологическая валентность трутовых грибов в Северной Евразии // Изучение грибов в биогеоценозах (Тез. докл. IV Всесоюз. конф.). Свердловск, 1988а. С. 25.

Мухин В. А. Флора ксилотрофных базидиомицетов лесостепного Зауралья // Изучение грибов в биогеоценозах (Тез. докл. IV Всесоюз. конф.). Свердловск, 1988б. С. 24.

Мухин В. А. Микоценоячейка как элементарная единица ценотической организации у ксилотрофных базидиомицетов // Ботанические исследования на Урале. Свердловск, 1988в. С. 73.

Мухин В. А. Экологические оптимумы и ценоареалы доминирующих в Западной Сибири ксилотрофных базидиомицетов // Экология. 1988г. № 1. С. 78—80.

Мухин В. А., Степанова Н. Т. Баланс веществ, образующихся при разложении древесины дереворазрушающими грибами // Экология. 1976. № 6. С. 42—45.

Мухин В. А., Степанова Н. Т. Роль базидиальных дереворазрушающих грибов в процессе минерализации древесины // Структурно-функциональные взаимосвязи в биогеоценозах Южного Урала. Свердловск, 1979. С. 109—116.

Мухин В. А., Степанова Н. Т. Возбудители корневых гнилей деревьев на Крайнем Севере Западной Сибири // Защита хвойных насаждений от корневых гнилей (Тез. докл. зон. науч.-произв. конф. Белоруссии и республик Прибалтики). Минск, 1981. С. 48—49.

Мухин В. А., Степанова Н. Т. Трутовые грибы Приобской лесотундры // Микология и фитопатология. 1982а. Т. 16, вып. 1. С. 12—16.

Мухин В. А., Степанова Н. Т. Температурный режим в разру-

шаемой грибами древесине // Экология и биология низших растений (Тез. докл. Всесоюз. симпоз. микологов и лихенологов. IX симпоз. микологов и лихенологов Прибалтийских республик и Белорусской ССР). Минск, 1982б. С. 105—106.

Мухин В. А., Степанова Н. Т. Зональные особенности флоры и сообществ ксилотрофных базидиальных грибов севера Западно-Сибирской равнины // Тез. докл. VII съезда делегатов ВБО. Л., 1983а. С. 113—114.

Мухин В. А., Степанова Н. Т. Роль кортициевых грибов в разложении древесины на Ямале // Микология и фитопатология. 1983б. Т. 17, вып. 4. С. 345—348.

Мухин В. А., Ольшванг В. Н. Разложение древесины в пойменных лесах Ямала // Экология. 1983в. № 1. С. 44—48.

Мухин В. А., Тарчевская О. Б. Экологический мониторинг детритных пищевых цепей лесных экосистем // Мониторинг лесных экосистем: (Тез. докл.). Каунас, 1986. С. 235—236.

Надеждин Б. В. Об условиях почвообразования в припышминских борах Свердловской области // Природные условия и леса лесостепного Зауралья. Свердловск, 1960. С. 37—48 (Тр. Ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 19.)

Наплекова И. Н. Анаэробное разложение целлюлозы микроорганизмами в почвах Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1974. 250 с.

Насимович Ю. А. Взаимоотношения между *Fomes fomentarius* (Fr.) Gill., *Piptoporus betulinus* (Fr.) Karst., *Phellinus igniarius* (Fr.) Quel., поселяющимися на березе пушистой // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1983. Т. 88, № 1. С. 124—128.

Негруцкий С. Ф. Роль температуры в развитии грибов *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. // Ботан. журн. 1962. Т. 47, № 3. С. 416—418.

Негруцкий С. Ф. Корневая губка. М.: Лесн. пром-сть, 1973. 200 с.

Негруцкий С. Ф., Фильчаков Л. П. Влияние температуры на рост *Fomitopsis annosa* (Fr.) Karst. и его антагониста *Hirschioporus abietinus* (Fr.) Donk. // Биол. науки. 1981. № 6. С. 75—78.

Негруцька Г. М., Подгорнова Л. Вылив деяких атмосферних забруднювачів на ріст дереворуйнівних грибів // Интродукція та акклиматиз. рослин на Україні. Киев, 1981. № 19. С. 83—86.

Негруцкая Г. М., Петрыкина Л. В. Токсичность кислых газов и тяжелых металлов для некоторых дереворазрушающих грибов // Пути ускорения научно-технического прогресса в лесном хозяйстве (Тез. докл. науч.-практ. совещ. Прибалтийских республик в Белоруссии. Секция 1). Каунас, 1986. С. 220—221.

Нейштадт М. И. История лесов и палеогеография СССР в голоцене. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 404 с.

Низковская О. П., Милова Н. М. К сравнительно-физиологической характеристике грибов из порядков Афиллофоровые и Агариковые в культуре // Кормовые белки и физиологически активные вещества для животноводства. М.; Л., 1965. С. 6—11.

Низковская О. П., Милова Н. М. Особенности роста и развития штаммов трутового гриба *Inonotus obliquus* (Pers.) Pil. в культуре // Кормовые белки и физиологически активные вещества для животноводства. М.; Л., 1965а. С. 12—22.

Никитин Н. И. Химия древесины. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951. 579 с.

Николаевская М. А., Частухин В. Я. Микрофлора еловой древесины на разных фазах распада // Почвоведение. 1945. № 8. С. 403—412.

Николаева Т. Л. Флора споровых растений СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1961. Т. VI: Грибы (2). 431 с.

Никонов В. В. Общие особенности первичной биологической продуктивности и биогеохимических циклов на Крайнем Севере (на примере Кольского полуострова) // Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985. С. 79—90.

Ноздренко М. В. Виды домовых грибов в Новосибирской обла-

сти // Водоросли и грибы Западной Сибири. Новосибирск, 1964. Вып. 8(1). С. 192—195.

Одум Е. Основы экологии. М.: Мир, 1975. 740 с.

Ольшванг В. Н. Насекомые Полярного Урала и Приобского Севера // Фауна и экология насекомых Приобского Севера. Свердловск, 1980. С. 3—36.

Орлова Э. А. Роль микроорганизмов в физиологии пищеварительных процессов у термитов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1976.

Орлов В. А. Историческое развитие флоры афиллофоровых грибов Переднеазиатских нагорий СССР // Изв. АН ТССР. Сер. биол. 1980. № 6. С. 74—76.

Паламарчук А. С., Паламарчук Г. Л., Елисеева Л. И. Зависимость видового состава, разнообразия трутовых грибов от фитоценозов и эдафических условий // Значение консортивных связей в организации биогеоценозов. Пермь, 1976. Т. 118—119 (Уч. зап. ПГПИ; Т. 150).

Паринкина О. М. Микофлора тундровых почв. Л.: Наука, 1989. 159 с.

Пармасто Э. Трутовые грибы Эстонской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Тарту, 1955.

Пармасто Э. Х. Трутовые грибы Эстонской ССР // Споровые растения (Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 11). 1959. Вып. 12. С. 213—273.

Пармасто Э. О распространении некоторых редких трутовых грибов // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1959а. Т. 8, № 4. С. 266—277.

Пармасто Э. Х. К микологической флоре Коми АССР // Тр. по ботанике (Уч. зап. Тартусского ун-та). 1963. Вып. 136. С. 103—129.

Пармасто Э. Х. К флоре грибов полуострова Камчатки // Исследование природы Дальнего Востока. Таллинн, 1963а. С. 221—289.

Пармасто Э. Х. Трутовые грибы Севера Советского Союза // Микология и фитопатология. 1967. Т. 1, вып. 4. С. 280—286.

Пармасто Э. Распространение афиллофоровых грибов базидиоспорами. 2. Биология распространения *Polyporus squamosus* (Polyporaceae) // Изв. АН ЭССР. 1978. Т. 27, № 2. С. 141—149.

Пармасто Э. Генезис флоры дереворазрушающих афиллофоровых грибов Советского Дальнего Востока // Тез. докл. XIV Тихоокеан. науч. конгр.: (Ботаника). М., 1979. С. 39—40.

Пармасто Э., Каламеэс К. Охрана грибов в СССР // Экология и биология низших растений (Тез. докл. Всесоюз. симпоз. микологов и лихенологов. IX симпоз. микологов и лихенологов Прибалтийских республик и Белорусской ССР). Минск, 1982. С. 120—121.

Песенко Ю. Л. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

Петренко И. А. Стойкость заболони и ядра лиственницы сибирской к поражению различными видами домовых грибов // Тр. Сиб. технол. ин-та. 1964. Т. 39. С. 261—264.

Петренко И. А. Разрушение древесины сосны при полигонных испытаниях в условиях Красноярского края // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. Новосибирск, 1972. Ч. 2(4). С. 152—155.

Петренко И. А. Разрушение древесины сосны в почве (в условиях Средней Сибири). Новосибирск: Наука, 1973. 192 с.

Петренко И. А. Микро- и макромицеты лесов Якутии. Новосибирск: Наука, 1978. 132 с.

Пешкова Н. В. Продуктивность растительных сообществ стационара «Хадыта» и влияние грызунов на травяной покров полигонов // Биоценотическая роль животных в лесотундре Ямала (Тр. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР). Свердловск, 1977. Вып. 106. С. 134—145.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: Мир, 1981. 399 с.

Плотников В. В. Динамика лесных экосистем Субарктики (на примере бассейна р. Хадытаяха). Свердловск: УНЦ АН СССР, 1984. 126 с.

Полюшкин Ю. В. Индикация функциональных типов геосистем методами дендрохронологии // Дендрохронологические методы в лесоведении и

экологическом прогнозировании (Тез. междунар. рабочего совещ.). Иркутск, 1987. С. 57—62.

Пономарева В. Жизнь леса // Наука и жизнь. 1976. № 7. С. 21—26.

Работнов Т. А. Изучение ценотических популяций растений в целях выяснения «стратегии жизни» видов растений // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1975. Т. 80, вып. 2. С. 5—17.

Работнов Т. А. Фитоценология. 2-е изд. М.: Изд-во МГУ, 1983. 296 с.

Работнов Т. А. О некоторых терминах, используемых в микологии // Микология и фитопатология. 1985. Т. 19, вып. 6. С. 519—520.

Радзиевская М. Г., Бобко И. Н. Темные зональные линии в древесине. I. Образование линий *Armilariella mellea* (Vahl: Fr.) P. Karst. // Микология и фитопатология. 1985. Т. 19, вып. 3. С. 214—220.

Радзиевская М. Г., Бобко И. Н. Темные зональные линии в древесине. II. Использование линий в изучении популяционной структуры дереворазрушающих гименомицетов // Микология и фитопатология. 1985а. Т. 19, вып. 5. С. 394—398.

Райтвир А. Г. Определитель гетеробазидиальных грибов (Heterobasidiomycetidae) СССР. Л.: Наука, 1967. 113 с.

Растительный покров Западно-Сибирской равнины / Под ред. И. С. Ильина, Е. И. Лапшина, Н. Н. Лавренко и др. Новосибирск: Наука, 1985. 149 с.

Рафалович Э. И. Распределение трутовых грибов по типам леса в условиях Латвийской ССР // Вопросы биологии. Рига, 1969. С. 31—37.

Рафалович Э. И., Дубовская Л. М. Приуроченность трутовых грибов к древесным породам в условиях Латвийской ССР // Экология и биология низших растений (Тез. докл. Всесоюзн. симпоз. микологов и лихенологов. IX симпоз. микологов и лихенологов Прибалтийских республик и Белорусской ССР). Минск, 1982. С. 143—144.

Ремезов Н. П. Динамика взаимодействия широколиственного леса с почвой // Проблемы почвоведения. М., 1962. С. 101—147.

Рипачек В. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесн. пром-сть, 1967. 276 с.

Родин Л. Е., Базилевич Н. И. Динамика органического вещества и биологический круговорот зональных элементов в основных типах растительности земного шара. М.; Л.: Наука, 1965. 253 с.

Серебрянный Л. Р. Распространение древесных пород на северо-западе СССР в послеледниковое время // Палинология голоцена и маринопалинология (Тр. III Междунар. палинолог. конф.). М., 1973. С. 58—64.

Сирко А. В. О микофлоре полуостровов озера Медвежьего (Курганская область) // Зап. Свердл. отд. ВБО. 1966. Вып. 4. С. 157—162.

Соловьев Ф. А. Материалы к типологии островных сосновых лесов Притоболья и южной части Челябинской области // Природные условия и леса лесостепного Зауралья. Свердловск, 1960. С. 77—96 (Тр. ин-та биологии УФАН СССР; Вып. 19).

Соловьев В. А. Дыхательный газообмен древесины. Л.: Изд-во ЛГУ, 1983. 300 с.

Соловьев В. А., Малышева О. Н., Саплина В. И. Разложение древесины осины некоторыми лигнинразрушающими грибами // Защита леса. Л., 1978. Вып. 3. С. 79—82.

Соломахина В. М. Значение заповедников в сохранении и изучении грибов // Экологические особенности низших растений Советской Прибалтики. Вильнюс, 1970. С. 230—231.

Соломахина В. М. О необходимости создания микрозаказников для охраны грибов // Охрана лесных экосистем (Тез. докл. респ. науч.-техн. конф., 15—17 окт. 1986). Львов, 1986. С. 146—147.

Сосьвинское Приобье / Под ред. Ю. П. Михайлова. Иркутск, 1975. 512 с. (Тр. ин-та географии Сибири и Дальнего Востока).

Сочава В. Б. Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 256 с.

Степанова-Картавенко Н. Т. Афиллофоровые грибы Урала. Свердловск: УФАН СССР, 1967. 293 с.

Степанова Н. Т. Эколого-географическая характеристика афиллофоровых грибов Урала: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Свердловск, 1971.

Степанова Н. Т., Сирко А. В. О микофлоре Полярного Урала // Микология и фитопатология. 1970. Т. 4, вып. 5. С. 409—412.

Степанова Н. Т., Мухин В. А. Основы экологии дереворазрушающих грибов. М.: Наука, 1979. 100 с.

Степанова О. А. О разложении разновозрастной древесины базидиальными грибами // Микология и фитопатология. 1973. Т. 6, вып. 2. С. 105—111.

Стриганова Б. Р. Роль почвообитающих беспозвоночных в деструкционных процессах // Роль животных в функционировании экосистем. М., 1975. С. 58—61.

Суворов П. А. Изучение биологических свойств штаммов *Ganoderma applanatum* (Pers.) Pat. с различных древесных пород // Уч. зап. Горьк. ун-та. 1959. Вып. 1. С. 4—17.

Суворов П. А. Биология серно-желтого трутовика *Laetiporus sulphureus* (Bull.) Bond. et Sing. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1963. Т. 63, вып. 5. С. 66—67.

Суворов П. А. Некоторые итоги изучения биологии дереворазрушающих грибов // Уч. зап. Горьк. ун-та. 1968. Вып. 90. С. 140—143.

Суворов П. А. Биология березового трутовика (*Polyporus betulinus* Fr.) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1968а. Т. 73, вып. 4. С. 78—91.

Суворов П. А. Биология *Polyporus vulpinus* Fr. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970. Т. 75, вып. 2. С. 108—119.

Суворов П. А. Биология дереворазрушающего гриба *Daedalea unicolor* Fr. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1970а. Т. 75, вып. 6. С. 108—120.

Суворов П. А. Биология дереворазрушающего гриба *Daedalea gibbosa* Fr. // Бюл. МОИП. Отд. биол. 1972. Т. 77, вып. 5. С. 139—148.

Сукачев В. Н. К вопросу об изменениях климата и растительности на севере Сибири в послетретичное время // Проблемы болотоведения, палеоботаники и палеогеографии. Л., 1973. С. 239—249 (Избр. тр. Т. 2.)

Тараненко П. Х. Испытание устойчивости древесины разных видов дуба к ложному трутовику *Phellinus robustus* (Karst.) Bourd. et Galz. в лабораторных условиях // Лесн. журн. 1976. № 3. С. 21—23.

Тимофеев А. Ф. Дереворазрушающая активность некоторых базидиальных грибов // Микоризные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 81—89.

Толмачев А. И. К вопросу о происхождении тайги как зонального растительного ландшафта // Сов. ботаника. 1943. № 4. С. 8—23.

Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.

Толмачев А. И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 195 с.

Трембач О. Г. Плодоношение некоторых агариковых грибов в культуре в зависимости от освещения и температуры // Тр. конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Ашхабад, 1974. Ч. II. С. 365—366.

Троян П. Экологическая биоклиматология. М.: Высш. шк., 1988. 207 с.

Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980. 327 с.

Урбонас В. А., Матялис А. А. К вопросу охраны макромицетов Литовской ССР // Тез. докл. II симпоз. микологов и лихенологов Прибалтийских республик и Белоруссии. Таллинн, 1988. С. 93—96.

Федоров Н. И. Корневые гнили хвойных пород. М.: Лесн. пром-сть, 1984. 160 с.

Федоров Н. И., Стайченко Н. И. Динамика спорулящии корневой губки в БССР // Микология и фитопатология. 1970. Т. 4, вып. 5. С. 454—458.

Фомина В. И., Гаврилова Л. П. Лабораторные исследования по образованию плодовых тел *Pleurotus ostreatus* (Fr.) Kumm. на отходах деревообработки // Производство высших съедобных грибов в СССР. Киев, 1978. С. 117—120.

Хотинский Н. А. Голоцен Северной Евразии. М.: Наука, 1977. 198 с.

Частухин В. Я. Экологический анализ распада растительных остатков в еловых лесах // Почвоведение. 1945. № 2. С. 102—114.

Частухин В. Я. Распад растительных остатков и роль грибов в процессе почвообразования // Агробиология. 1952. № 4. С. 12—25.

Частухин В. Я., Николаевская М. А. Исследования по экологии грибов, образующих антибиотические вещества // Микробиология. 1948. Т. 17, вып. 1. С. 3—9.

Частухин В. Я., Николаевская М. А. Исследования по разложению органических остатков под влиянием грибов и бактерий в дубравах, степях и полезащитных полосах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. II. 1953. Вып. 8. С. 201—326.

Частухин В. Я., Николаевская М. А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969. 324 с.

Чернов Ю. И. Среда и сообщества тундровой зоны // Сообщества Крайнего Севера и человек. М., 1985. С. 9—22.

Шварц С. С., Данилов Н. Н. Биогеоценозы лесотундры и южной тундры // Журн. общей биологии. 1972. Т. 33, № 6. С. 648—656.

Шевченко С. В. Лесная фитопатология. Львов: Выща шк., 1978. 320 с.

Шиятов С. Г. Климат стационара «Харп» // Биомасса и динамика растительного покрова и животного населения в лесотундре. Свердловск, 1974. С. 9—12 (Тр. ИЭРиЖ УНЦ АН СССР; Вып. 88).

Шмидт В. М. Математические методы в ботанике: Уч. пособие. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с.

Шубин В. И. К экологии микоризных грибов, растущих на гнилой древесине // Микозные грибы и микоризы лесообразующих пород Севера. Петрозаводск, 1980. С. 89—97.

Шумилова Л. В. Ботаническая география Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1962. 439 с.

Южная тайга Прииртышья: Опыт стационарного исследования южнотаежных топогеосистем / Под ред. Г. В. Бачурина, Е. Г. Нечаева. Новосибирск: Наука, 1975. 247 с.

Юпина Г. А. Дереворазрушающие грибы антропогенных территорий // Микология и фитопатология. 1987. Т. 21, вып. 3. С. 224—225.

Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры (Комаровские чтения). М.; Л.: Наука, 1964. Т. 19. 94 с.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. Б. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9—104.

Ячевский А. А. Основы микологии. М.; Л.: Гос. изд-во колхоз. и совхоз. лит., 1933. 1036 с.

Яценко-Хмелевский А. А., Арзуманян Г. А. Естественная стойкость древесных пород к гниению // Вопросы защиты древесины. М.; Л., 1961. С. 48—52.

Aandstadt S., Ryvarden L. Aphyllophorales on wooden fences in Norway // Windahlia. 1987, N 17. P. 49—54.

Anfsess H. Uber die Wirkung verschiedener Antagonisten auf das Mycelwachstum von einigen Stammfäule pilzen // Mater. und Organism. 1976. Bd 11, N 3. S. 183—196.

Aschan K. The production of fruit bodies in *Collibia velutipes*. 1. Influense of diferent culture conditions // Physiol, plant. 1954. V. 7, N 3. P. 571—591.

Bakshi B. K. Indian Polyporaceae (On trees and Timber). New Delhi: Indian Council of Agricultural Research, 1971. 246 p.

Bernicchia A. Una Polyporaceae rara: *Trametes Ljubarskyi* Pilat, primo ritrovamento in Italia. VII // G. bot. ital. 1983. V. 117, N 3—4. P. 129—134.

Bisby G. R. The distribution of Fungi as compared with that of Phanerogams // Amer. J. Bot. 1933. V. 20. P. 246—254.

Bjurman J. Canditions for basidiospore production in the brown rot

fungus *Gloephyllum sepiarium* in axenic culture // Mater. und Organism. 1985. V. 20, N 2. P. 121—131.

Blanchette R. A., Sotherland J. B., Crawford D. L. Actinomycetes in discolored wood of living silver malpe // Can. J. Bot. 1981. V. 59, N 1. P. 1—7.

Blumenfeld S. N. Studies on the degradation of pine wood blocks by Aphyllophorales // Mater. und Organism. 1984. V. 19. N 4. P. 253—262.

Boddy L. Effect of temperature and water potential on growth rate wood-rotting basidiomycetes // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1983. V. 80, N 1. P. 141—149.

Boddy L., Rayner A. D. M. Fungal communities and formatiсn of heat-wood wings in attached oak branchen undergoing decay // Ann. Bot. 1981. V. 47, N 2. P. 271—274.

Bohaychrik W. R., Whitney R. D. Environmental factors influensing basidiospore discharge in *Polyporus tomentosus* // Gan. J. Bot. 1973. V. 51, N 4. P. 801—815.

Bourdot H. Hymenomycetes nouveaux on pen conmis // Bull. Soc. Myccol. France. 1932. V. 48, N 2. P. 204—232.

Burnett J. H. Speciation in fungi // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1983. V. 81, N 1. P. 1—14.

Burt E. A. Hymenomycetous fungi of Siberia and Eastern Asia-mostly of wood destroying species // Ann. Missouri Bot. Garden. 1931. N 18. P. 469—487.

Butcher J. A. The ecology of fungi infecting untreated sapwood of *Pinus radiata* // Can. J. Bot. 1968. V. 46, N 12. P. 1577—1589.

Carruthers S. M., Rayner A. D. M. Fungal communities in decaying hard-wood branches // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1979. V. 72, N 2. P. 283—289.

Coates D., Rayner A. D. M. Fungal population and community development in cut beech logs. I. Establishment via the aerial surface // New Phytol. 1985. V. 101, N 1. P. 153—171.

Coates D., Rayner A. D. M. Fungal population and community development in cut beech logs. II / Establishment via the buried cut surface // New Phytol. 1985a. V. 101, N 1. P. 173—181.

Coates D., Rayner A. D. M. Fungal populationand community development in cut beech logs. III. Spatial dinamics interactions and strategies // New Phytol. 1985 b. V. 101, N 1. P. 183—198.

Courtois H. Sporulation und Konidiengrösse von *Fomes annosus* (Fr.) Cooke // Phytopathol. Z. 1972. Bd 73, N 4. S. 310—325.

Davidson R. W., Lentz P. L., Mckay H. The fungus causing Pecky Cypress // Mycologia. 1960. V. 52, N 2. P. 260—279.

Domanski S. *Bjerkandera adusta* on young *Quercus rubra* and *Quercus robur* injured by late spring frosts in the Upper Silesia Industrial District of Poland // Eur. J. For. Pathology. 1982. V. 12, N 6—7. P. 406—413.

Domanski S. Lignicolous macrofungi occuring on felled pine wood in forests injured by air pollutants in Upper Silesia Industrial Region in Poland // Rev. Biol. 1983. N 12. P. 121—130.

Eriksson J., Strid A. Studies in the Aphyllophorales (Basidiomycetes) on Northern Finland // Ann. Univ. Turku A. (Rep. Kevo Subarctic Sta. 4). 1969. V. 11, N 40. S. 112—158.

Eriksson J., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. Oslo: Fungiflora, 1975. V. 3: *Coronicium-Hyphoderma*. S. 287—546.

Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe. Oslo: Fungiflora, 1978. V. 5: *Mycoaciella — Phanerochaete*. S. 889—1047.

Eslyn W. E., Nakasone K. K. Fifteen little-known Wood-products-inhabiting Hymenomycetes // Mater. und Org. 1984. Bd 19, N 3. S. 201—240.

Eusebio M. A. Decay capacity, temperature relation, and oxidase reaction of Philippine fungi, associated with deterioration of wood products // Philippine Phytopathology. 1969. V. 5, N 1—2. P. 20—28.

Gilbertson R. L. Wood-rotting fungi of North America // Mycologia. 1980. V. 72, N 1. P. 1—54.

Gilbertson R. L., Ryvarden L. North American Polypores. Oslo: Fungiflora, 1986. V. 1 / *Abortiporus-Lindtneria,* 433 s.

Gilbertson R. L., Ryvarden L. North American Polypores. Oslo: Fungiflora, 1987. V. 2: *Megaspoporia — Wrightoporia.* S. 437—885.

Grime J. P. Plant strategies and vegetation processes. Wiley: Chichester etc.,. 1979. 371 p.

Grinda M. Abhängigkeit des Holzabranes durch Basidiomyceten von der Temperatur // Mater. und Org. 1976. Bd 11, N 3. S. 187—196.

Guillanmin J. J. Phénoménes' dantagonisme entre les éspens d' Armillaires du groupe Mellea // Colloq. INRA. 1983. N 18. P. 193—197.

Gáper J. Drevokazné huby poskodzujúce dreving y ulicnych výsadbach // Vztahy najdôlezit. sodl. cinitetov lesn. drev. a lesn. prostred.: Zb. ref. semin. medzinar. úcast., Zvolen, 17—18 sept. Zvolen, 1985. S. 109—115.

Hallenberg N. On speciation in Corticiaceae (Basidiomycetes) // Windahlia. 1987. N 17. P. 19—25.

Harsh N. S. K., Bisht M. S. Altitudinal distribution of some common wood-decaying fungi in Kumann, India // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1982. V. 79, N 1. P. 182—186.

Henningsson B. Physiology and decay activity of the birch conk fungus *Polyporus betulinus* (Bull.) Fr. Stud. forest. Sues. Stockholm. 1965. N 34. 77p.

Herrmann M., Kuthan J. Zur Problematik des Naturschutzes Höherer Pilze // Mycol. Mitteilingsbl. 1981. Bd 25, N 2. S. 8—13.

Holdenrieder O. Untersuchungen zur biologischen Bekämpfung von *Heterobasidion annosum* an Fichte *(Picea abies)* mit antagonistischun Pilzen. II. Interaktionstests auf Holz // Eur. J. Forest. Pathol. 1984. V. 14, N 3. P. 137—153.

Hudson H. J. The ecology of fungi on plant remains above the soil // New Phytol. 1968. V. 67, N 4. P. 837—874.

Hulme M. A., Schields J. K. Biological control of decay fungi in wood by competition for non-stractural Carbohydrates // Nature. V. 227, N 5255. P. 300—301.

Hulme M. A., Schields J. K. Interaction between fungi in wood blocks // Can. J. Bot. 1972. V. 50, N 6. P. 1421—1427.

Ikendingwn W. E. O. The interface in Hyphal interference by *Peniophora gigantea* against *Heterobasidion annosum* // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1976. V. 66, N 2. P. 91—296.

Imberton H., Brian C., Granit S. Neue *Pleurotus* (Austernpilz) — Szämme: Die Wichtigsten Kultureigenscraften // Champignon. 1983. N 258. S. 12—17.

Jablonský I. Einfluss der Belichtungsintensitäta und anderer Faktoren des Miliens auf die Entwicklüng der Fruchtkörper des Austernseitlings-*Pleurotus ostreatus* (Jacq. ex Fr.) Kumm. // Ceská mykol. 1975. Sv. 29, N 3. S. 140—152.

Jahn H., Kotlaba F., Pouzar Z. *Ganoderma atkinsonii* Jahn, Kotl. et Pouz., spec. nova, a parallel species to *Ganoderma lucidum* // Westfälische Pilzbriefe. 1980. Bd 11, N 6. S. 97—121.

Jensen K. Effect of constant and fluctuating temperature on growth of pour wood-decaying fungi // Phytopathol. 1969. V. 59, N 5. P. 645—647.

Johansen L., Ryvarden L. Wood-inhabiting fungi (Aphyllophorales, Homobasidiomycetes) in two Norwegian forest reserves // Medd. Norsk. Inst. Skogforsk. 1977. Bd 33. N 11. S. 456—477.

Julich W., Stalpers J. A. The resupinate nonporoid Aphyllophorales of the temperate Northern Hemisphere. Amsterdam: North-Holland Publishing Company, 1980. 335 p.

Julich W. Parasitic Heterobasidiomycetes on other fungi. A key to the European taxa // Int. J. Myc. Lich. 1983. V. 1, N 2. P. 189—203.

Jülich W. Kleine Kryptogamenflora. Jena: Gustav Fischer Verlag, 1984. Bd 11, b/1: Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze. 626 s.

Käärik A. A. Decomposition of wood // Biology of Plant Litter Decomposition. N. J., 1974. V. 1, N 44. P. 129—174.

Killermann S. Hymenomyceteae // Die hatürlichen Pflanzenfamilien. 1928. N 6. S. 99—283.

Killermann S. Pilze aus Bayern: IV Denkscr. d. Bayer./Bot. Gesellsch. in Regensburg. 1931. Bd 18. 127 s.

Klein W. Holzzerstörung durch pilze // Wald-und Holzarb. 1978. N 294. S. 27—32.

Kotiranta H., Niemelä T. Composition of the polypore communities of four forest areas in southern Central Finland // Karstenia. 1981. N 21. P. 31—48.

Kotlaba F., Pouzar Z. Tri vyznacne chorose slovenských Karpat // Ceska Mykol. 1963. T. 17, N 4. C. 174—185.

Kotlaba F. Borealui ohnovec rezavohnedý — *Phellinus ferrugineo-Fuscus* (P. Karst.) Bourd.— nalezen v Ceskoslovemsku // Ceska Mykol. 1965. T. 19, N 1. C. 21—30.

Kotlaba F., Zdenek P. *Spongipellis litschaueri* Lohwag a *Tyromyces kmetii* (Bres.) Bond. et Sing., dravzáché belochorose v Ceskoslovensku // Ceska Mykol. 1965a. T. 19, N 2. C. 69—78.

Kotlaba F. Ecologie a rozsireni ohnovce ohraniceneho — *Phellinus nigrolimitatus* (Romell) Bourd. et Galz. v Ceskoslovensku // Ceska Mycol. 1972. T. 26, N 2. C. 91—102.

Kotlaba F. Prvni palez belochorose kmetova *Tyromyces kmetii* v Cehách a jero rozsireni v Ceskoslovensku // Sb. Jihocesk. muz. Cesk. Budejov. Prir. vedy. 1979. T. 19, N 2. C. 53—59.

Kropp R. B. Fungi from decayed wood as ectomycorrhizal simbionts of western hemlok // Can. J. Forest. Res. 1982. V. 12, N 1. P. 36—39.

Larsen M. J. Tomentelloid fungi of North America. Technical Publications State Univ. college of Forestry at Syracuse Univ, 1968, N 93. 157 p.

Lawrynowicz M. Specyficzne problemy w ochronie zasabów genowych grzybów // Acta Ul. Folia sozol. 1986, N 3. P. 93—101.

Lawrynowicz M. Threatened macrofungi and their concervation in Poland // Mycologist. 1988. V. 2, N 3. P. 113.

Li. C. Y. Phenoloxidase and peroxidase activities in zone lines of *Phellinus weirii* // Mycologia. 1981. V. 73, N 5. P. 811—821.

Litschauer V. Uber *Stereum ambiguum* Peck und *Stereum sulcatum* Burt, zwei neue Burger der Hymenomycetenflora Europas // Arch. f. Protistenkunde. 1930. Bd 72, N 2. S. 302—310.

Lohwag K. Uber die gegenseitige Bee influssung von Myzelich // Sydowia. 1966(1968). Bd 20, N 1—6. S. 176—178.

Lopez-Real J. M. Formation of pseudosclerotia (zone lines) in wood decayed by *Armillaria mellea* and *Stereum hirsutum* 1. Morphological aspects // Trans. Brit. Mycol. Sos. 1975. V. 64, N 3. P. 465—471.

Lopez-Real J. M., Swift M. J. The fotmation of pseudosclerotia ("zone lines") in wood decayed by *Armillaria mellea* and *Stereum hirsutum*. II. Formation in relation to the moisture content of the wood // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1975. V. 64, N 3. P. 473—481.

Macrae R. Pairing incompatibility and other distinctions among *Hirschioporus* (*Polyporus*) *abietinus, H. fusco-violaceus* and *H. laricinus* // Can. J. Bot. 1967. V. 45, N 8. P. 1371—1398.

Magasi C. P. Incompatibility factors in *Polyporus abietinus*, their members and distribution // Mem. N. Y. Bot. Carden. 1976. V. 28, N 1. P. 163—173.

Malkovsky K. M. Über die europaischen Arten d. Gattung *Panus* // Ann. Mycol. 1932. N 30. P. 10—80.

Mangenot M. F. Recherches methodiques sur les champiquons de certains bois en décomposition // Revue gén. Bot. 1952. V. 59, N 381.

McCracken F. I. Some factors affecting basidiospore germination of *Pleurotus sapidus* // Can. J. Bot. 1982. V. 60, N 9. P. 1658—1661.

McKay H. H., Lentz P. L. Descriptions of some fungi associated with forest tree decay in Colorado // Mycopathol. et. Mycol. appl. 1960. V. 13, N 4. P. 265—286.

Meredith D. S. The infection of pine stumps by *Fomes annosus* and other fungi // Ann. Bot. 1959. V. 91. P. 455—476.

Meredith D. S. Further observations on fungi inhabiting pine Stumps // Ann. Bot. Gr. Brit. 1960. V. 24, N 93. P. 63—78.

Miller O. K. Taxonomy of ecto- and ectendomycorrhizal fungi // Methods and Principles of Mycorrhizal Research. St. Paul, Minnesota, 1982. P. 91—101.

Mizumoto S. Physiological studies on *Lentinus lepideus* Fr. fruiting on a coniferous wood // Annu. Rept. res. Mishima Coll. Nihon Univ. Nat. Sci. 1978. N 27. P. 7—15.

Moberg R. Synpunkter pafloravardsarbetef pa Kryptogamsidan // Sven. bot. tidskr. 1988. V. 82, N 6. P. 401—402.

Mukhin V. A. Gradient analysis and taxonomy of fungi // Tenth congress of European Mycologist. Tallinn, 1989. P. 84.

Nakasone K. K., Gilbertson R. L. Three brown-rot fungi in the Corticiaceae // Mycologia. 1982. V. 74, N 4. P. 599—606.

Niemela T. The effect of temperature on the two culture types of *Phellinus tremulae* (Fungi, Hymenochaetaceae) // Hun. bot. J. 1977. V. 14, N 1. P. 21—24.

Nylund J. E. The formation of ectomycorrhiza in conifers: Structural and physiological studies with special reference to the mycobiont *Piloderma croceum* Erikss. & Hjortst. Acta Univ. Upsalensis. Abstracts of Uppsala Dissertations from the Faculty of Science. Uppsala, 1981. 34 p.

Overholts L. O. Geographical distribution of some American Polyporaceae // Mycologia. V. 31, N 6. P. 629—652.

Palmer J. G., Payne R. C. The effects of supraoptimal temperatures upon North American brown-rot fungi in pure culture // Can. J. Forest. res. 1986. V. 16, N 2. P. 169—176.

Parmasto E. *Paulicorticium curiosum* Parm. et Zukov sp. nov. and the Phylogenetical Development of the Basidium of the Corticiaceous Fungi // Ceska Mykol. 1969. T. 23, N 1. P. 73—78.

Parmasto E. Studies on Yakutian fungi. II. Ganodermataceae, Hymenochaetaceae, Polyporaceae s. str.// Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised. Biologia. 1976. T. 25, N 4. P. 316—321.

Parmasto E. Studies on Yakutian fungi. III. Polyporales. Polyporaceae s. l.// Eesti NSV Teaduste Akadeemia Toimetised. Biologia. 1977. V. 26, N 1. P. 17—28.

Parmasto E. On the origin of the Hymenomycetes (What are corticioid fungi?) // Windahlia. 1986. N 16. P. 3—19.

Pegler D. N. The Genus *Lentinus:* A World Monograph. L.: NMSO, 1983. 281 p.

Perrson-Huppel A. The influence of Temperature of the antagonistic effect of *Trichoderma viride* Fr. on *Fomes annosus* (Fr.) Cke. Stud. forest. Suec. Stockholm. 1963. N 4. 13 p.

Pilat A. Monographie der europäischen Stereaceen // Hedwigia. 1930. N 70. S. 10—132.

Pilat A. Uber eint neue *Hymenochaete-Art* aus dem sibirisch-mongolischen Gebirge Sajany: *Hymenochaete Murashkinskyi* sp. n.// Hedwigia. 1931. N 71. S. 322—327.

Pilat A. Uber eine neue *Aleurodiscus-Art* aus dem Sajany-Gebirge *(Aleurodiscus sajanensis* (Murr.) Pilat) // Hedwigia. 1931a. N 71. S. 328—331.

Pilat A. Additamenta ad Floram Sibiriae Asiaequa Orientalis mycologicam // Bull. Soc. Mycol. France. 1932. V. 47, N 1. P. 1—52.

Pilat A. Additamenta ad Floram Sibiriae Asiaequa Orientalis mycologicam // Ext. Bull. Soc. Mycol. France. 1936. V. 51, N 3—4. S. 351—426.

Planks S. Porlingsareale am Ostrand der Alpen (Fungi, Basidiomycetes, Aphyllophorales) // Linz. biol. Beitr. 1981. Bd 13, N 1. S. 66—67.

Przybylowicz P. R., Corden M. E. In situ observations on the

influence of wood moisture content and temperature on spore germination and wood colonization by *Poria carbonica* // Phytopathology. 1986. V. 76, N 2. P. 212—214.

Rayner A. D. M. Dematiaceous hyphomycetes and nerrow dark zones in decaying wood // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1976. V. 67, N 3. P. 546—549.

Rayner A. D. M., Todd N. K. Intraspecific antagonism in natural populations of wood-decaying basidiomycetes // J. Gen. Microbiol. 1977. V. 102, N 1. P. 85—90.

Rayner A. D. M., Hedges M. J. Observations on the specificity and ecological role of Basidiomycetes colonizing dead elm wood // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1982. V. 78, N 2. P. 370—377.

Rayner A. D. M., Todd N. K. Ecological genetics of basidiomycetes populations in decaying wood // Decomposer basidiomycetes: their biology and ecology (British Mycological Society symposia 4). Cambridge, 1982. P. 129—142.

Rayner A. D. M., Todd N. K. Populations structure in wood-decomposing baidiomycetes // Decomposer Basidiomycetes: their biology and ecology (British Mycological Society symposia 4). Cambridge, 1982a. P. 109—128.

Rayner A. D. M., Coates D., Ainsworth A. M. et al. The biological consequensis of the individualistic mycelium // The ecology & Physiology of the Fungal mycelium. Cambridge, 1984. P. 509—540.

Rishbeth J. Effects of soil temperature and atmosphere on growth of *Armillaria* rhizomorpha // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1978. V. 70, N 2. P. 213—220.

Rodin L. E., Basilevich N. I., Rozov N. M. Primary productivity of the main world ecosistems // Proc. ist. Int. Congr. Ecol. Hagua, 1974. Wageningen, 1974. P. 176—181.

Romell L. Remarks on some species of *Polyporus* // Svensk Botan. Tidskr. 1926. B. 20, N 1. P. 1—24.

Runge A. Pilzsukzession auf Eichenstümpfen // Abhaudl. Laudesmuseum Naturkunde Munster Westfalen. 1969. Bd 31, N 2. S. 3—10.

Runge A. Pilzsukzession auf Laubholzstümpfen // Z. Mykol. 1975. Bd 41, N 1—2. S. 31—38.

Runge A. Wechsel in der Pilzgesellschaft // Kosmos (BRD). 1978. Bd 74, N 7. S. 521—525.

Runge A. Pilzsukzession auf Pappelstümpfen // Z. Mykol. 1982, Bd 48, N 1. S. 133—140.

Runge A. Pilzsukzession während der Finalphase auf Pappelstümpfen // Z. Mykol. 1986. Bd 52, N 1. S. 219—224.

Runge A. Pilzsukzession auf Kiefernstümpfen. II // Z. Mykol. 1986a. Bd 52, N 2. S. 429—437.

Rypácek V., Dobrý J., Dzonrzynski A. Wood attack by fungi: Dynamycs of wood decompdsition // Prirodovedué práce úntan Ceskoslovenské akademie ved v Brne. 1986. Sv. 20, N 10. S. 1—25.

Ryvarden L. The Polyporaceae of North Europe. Oslo: Fungiflora, 1976. V. 1: *Albatrellus-Incrustoporia*. 218 p.

Ryvarden L. The Polyporaceae of North Europe. Oslo: Fungiflora, 1978. V. 2: *Inonotus-Tyromyces*. P. 218—507.

Schmidt O., Koternik U. Versuche zur Zucht von Speisepilzen auf Holzreststoffen // Mater. und Org., 1985. Bd 20, N 3. S. 157—170.

Seifert K. A. Decay of wood by the Dacrymycetales // Mycologia. 1983. V. 76, N 6. P. 1011—1018.

Skirgiello A. Ochrona grzybów w systemie ochrony przyrody w Polse // Acta Ul. Folia sozol. 1986. N 3. P. 85—92.

Spiers A. Factors affecting basidiospore release by *Chondrostereum purpureum* in New Zealand // Eur. J. Forest Pathol. 1985. V. 15, N 2. P. 111—126.

Strid A. Wood-inhabiting Fungi of Alder Forests in North-Central Scandinavia. I. Aphyllophorales (Basidiomycetes). Taxonomy, Ecology and Distribution. Wahlebergia, 1975. V. 1. 237 p.

Tortic Milica. Characteristic species of Aphyllophorales (Fungi) in

the Mediterranean area of Yugoslavia // Acta biol. Yigosl. G. 1987. Zv. 13, N 2. S. 101—113.

Tsuneda I., Kennedy L. L. Basidiospore germination and substrate preference in *Fomes fomentarius* and *Fomitopsis cajanderi* // Mycologia. 1980. V. 72, N 1. P. 204—208.

Venn K. Discoloration and microflora in stored pulpwood of birch (*Betula pubescens* Ehrb.) in Norway // Medd. Norske skogforsoksv. 1972. Bd 30, N 3. S. 219—257.

Wälchli O. Notes on the problem of the distribution of wood-destroying fungi at different altitudes // Int. Biodeterior. Bull. 1970. V. 6, N 2. P. 43—52.

Wälchlj O. Der temperatureinfluf auf die Holzzerstörung durch Pilze // Holz. Roh.-und Werkst. 1977. Bd 35, N 2. S. 45—51.

Wells K., Raitviir A. The species of *Exidiopsis* (Tremellaceae) of the USSR // Mycologia. 1977. V. 69, N 5. P. 987—1007.

Wilcox W. W. Anatomical changes in wood cell walls attacked by fungi and bacteria // Bot. Rev. 1970. V. 36, N 1. P. 1—28.

ПРИЛОЖЕНИЕ

Порядок, семейство, вид	Районы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
APHYLLOPHORALES												
Poriaceae												
Amylocystis lapponica (Rom.) Sing.*						+	+	+	+	+		+
Anomoporia bombycina (Fr.) Pouz.												
Aurantioporus alborubescens (Bourd. & Galz.) Jahn *												
Antrodia albida (Fr.) Donk												
A. heteromorpha (Fr.) Donk												
A. serialis (Fr.) Donk		+	+	+	+	+	+	+	+		+	+
A. sinuosa (Fr.) P. Karst.					+		+	+	+	+	+	+
A. xantha (Fr.) Ryv.			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Antrodiella semisupina (Berk. & Curt.) Ryv.*	+							+		+	+	
Bjerkandera adusta (Willd.: Fr.) P. Karst.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Ceriporia excelsa (Lund.) Parm.*												+
C. purpurea (Fr.) Donk *												
C. reticulata (Pers.: Fr.) Dom.												
Ceriporiopsis aneirina (Sommerf.: Fr.) Dom.				+							+	
C. gilvescens (Bres.) Dom.												
C. pannocincta (Rom.) Gilbn. et Ryv.											+	
C. resinascens (Rom.) Dom.*			+									
Cerrena unicolor (Bull.: Fr.) Murr.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Climacocystis borealis (Fr.) Kotl. & Pouz.								+				
Daedaleopsis confragosa (Bolt.: Fr.) Schroet	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Datronia mollis (Sommerf.: Fr.) Donk			+		+	+		+		+		
D. scutellata (Schw.) Gilbn. & Ryv.*	+	+	+		+	+		+	+			
D. stereoides (Fr.) Ryv.												
Dichomitus squalens (P. Karst.) Reid	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	
Diplomitoporus crustulinus (Bres.) Dom.*					+	+	+	+		+		
D. flavescens (Bres.) Dom.					+		+		+		+	

Таблица 1

Западно-Сибирской равнины

исследований													
13	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	*22*	*23*	*24*	*25*	*26*
		+	+				+						
			+										
												+	
			+	+	+	+		+	+		+	+	+
			+										
+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	
	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	
+	+	+	+	+		+	+	+	+	+		+	
+		+	+	+	+		+	+		+	+		
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
	+						+						
									+				
+			+										+
												+	
+	+	+		+	+					+		+	
			+	+									
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		+								+			
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
+				+	+					+	+		+
+	+	+	+	+		+	+		+	+	+	+	
+		+					+			+			
+	+		+			+	+		+	+		+	

Порядок, семейство, вид	Районы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Fomes fomentarius (L.: Fr.) Fr.		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Fomitopsis cajanderi (P. Karst.) Kotl. et Pouz.					+	+	+	+	+	+	+	+
F. officinalis (Vill.: Fr.) Bond. et Sing.			+	+	+		+		+		+	
F. pinicola (Swartz: Fr.) P. Karst.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
F. rosea (Alb. et Schw.: Fr.) P. Karst.		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Gloeophyllum abietinum (Fr.) P. Karst.								+		+	+	+
G. odoratum (Fr.) Imaz.			+	+	+	+						
G. protractum (Fr.) Imaz.				+	+		+	+	+	+	+	
G. sepiarium (Fr.) P. Karst.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Gloeoporus dichrous (Fr.) Bres.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
G. taxicola (Pers.: Fr.) Gilbn. & Ryv.		+		+	+	+	+	+	+	+	+	
Hapalopilus nidulans (Fr.) P. Karst.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
H. salmonicolor (Berk. & Curt.) Pouz.												
Heterobasidion annosum (Fr.) Bref.					+		+	+	+	+		+
Ischnoderma resinosum (Fr.) P. Karst.		+	+		+	+	+	+	+	+		+
Irpex lacteus (Fr.: Fr.) Fr.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Laetiporus sulphureus (Bull.: Fr.) Murr.**												
Lenzites betulina (Fr.) Fr.					+							+
Leptoporus mollis (Pers.: Fr.) Pil.		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+
Oligoporus caesius (Schrad.: Fr.) Gilbn. & Ryv.		+	+	+		+		+		+	+	+
O. floriformis (Quel.) Gilbn. & Ryv.										+		
O. fragilis (Fr.) Gilbn. & Ryv.											+	
O. hibernicus (Berk. & Br.) Gilbn. & Ryv.					+			+	+		+	
O. johnstonii (Murr.) Gilbn. & Ryv.*												
O. leucomallellus (Murr.) Gilbn. & Ryv.*											+	

Продолжение табл. 1

исследований													
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	+		+	+				+		+	+		
									+				
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+		+	+	+	+		+	+	+	+			
+		+	+	+		+	+	+	+	+			
			+	+					+	+			
	+	+		+		+	+	+	+	+		+	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	+	+	+			+	+			+		+	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
				+									
+			+	+			+		+	+			
+		+	+			+	+	+	+				
+		+	+	+	+	+		+	+	+	+	+	+
+				+									
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+		+	+	+									
+		+	+	+			+						
+	+	+	+	+	+	+		+	+	+			
	+		+	+					+	+			
									+				
			+					+		+			

Порядок, семейство, вид	Районы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
O. placentus (Fr.) Gilbn. & Ryv.*											+	
O. ptychogaster (F. Ludwig) R. & Falck*							+				+	
O. sericeomollis (Rom.) Pouz.												
O. stipticus (Pers.: Fr.) Gilbn. & Ryv.*												+
O. tephroleucus (Fr.) Gilbn. & Ryv.	+	+	+	+	+		+	+	+		+	
O. undosus (Pk.) Gilbn. & Ryv.*												
Oxyporus corticola (Fr.) Ryv.									+			
O. obducens (Pers.: Fr.) Donk												
O. populinus (Schum.: Fr.) Donk												
O. ravidus (Fr.) Bond. & Sing.												
Parmastomyces transmutans (Overh.) Ryv. & Gilbn.*										+		
Perenniporia subacida (Pk.) Donk *											+	
Phaeolus schweinitzii (Fr.) Pat.												
Piptoporus betulinus (Bull.: Fr.) P. Karst.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
P. pseudobetulinus (Murashk. ex Pil.) Pil.										+		
Pycnoporellus fulgens (Fr.) Donk					+		+			+		+
Pycnoporus cinnabarinus (Jacq.: Fr.) P. Karst.			+	+	+						+	
Skeletocutis amorpha (Fr.) Kotl. & Pouz.					+		+		+	+	+	
S. nivea (Jungh.) Keller *												
S. stellae (Pil.) Keller *						+						+
S. subincarnata (Pk.) Keller *											+	
S. tschulymica (Pil.) Keller								+				+
Spongipellis spumeus (Sow.: Fr.) Pat.**												
Trametes cervina (Schw.) Bres.					+					+		
T. foliaceo-dentata (Nikol.) Dom.*												

Продолжение табл. 1

исследований													
13	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	20	*21*	*22*	*23*	*24*	*25*	*26*
	+	+											
		+	+	+									
		+	+				+	+	+	+		+	
+			+			+	+	+		+			
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+
							+						
			+	+		+	+				+	+	+
									+				
			+										
		+	+	+				+			+		
+			+										
			+	+									
						+			+				
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+			+	+				+		+	+	+	
+		+	+	+	+	+	+	+	+	+			
+		+	+	+				+	+				
+	+					+	+	+	+	+		+	
		+	+	+	+			+	+				
	+	+											
							+			+			
							+			+	+		
									+				
+		+	+	+		+		+	+				
				+									

Порядок, семейство, вид	Районы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
T. gibbosa (Pers.: Fr.) Fr.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
T. hirsuta (Wulf.: Fr.) Pil.							+					
T. ljubarskyi Pil.*												
T. ochracea (Pers.) Gilbn. & Ryv.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
T. pubescens (Schum.: Fr.) Pil.			+	+	+			+	+		+	
T. suaveolens L.: Fr.			+		+	+				+		
T. trogii Berk. in Trog.					+		+	+		+	+	
T. versicolor (L.: Fr.) Pil.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Trichaptum abietinum (Dicks.: Fr.) Ryv.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
T. biforme (Fr. in Kl.) Ryv.					+		+	+	+	+	+	+
T. fusco-violaceum (Fr.) Ryv.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
T. laricinum (P. Karst.) Ryv.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
Tyromyces chioneus (Fr.) P. Korst.*											+	
T. fissilis (Berk. & Curt.) Donk											+	
T. kmetii (Bres.) Bond. & Sing.												
T. subcaesius David *						+			+			
Corticiaceae												
Aleurodiscus amorphus (Pers.: Fr.) Schroet.								+				
Amphinema byssoides (Pers.: Fr.) J. Erikss.*												
Amylocorticium cebennense (Bourd.) Pouz.*				+								
A. subincarnatum (Peck) Pouz.*								+				+
A. subsulphureum (P. Karst.) Pouz.*												
Athelia acrospora Julich *					+							
A. bombacina Pers.*												
A. decipiens (Hohn. & Litsch.) J. Erikss.*												
Auriculariopsis ampla (Lev.) Maire *												
Boidinia subasperispora (Litsch.) Julich *												

Продолжение табл. 1

исследований													
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
+			+	+			+		+	+	+		+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+				+									
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
		+	+	+	+	+	+		+			+	
	+	+	+	+									
			+	+	+	+	+	+		+	+	+	+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	+	+	+	+		+	+	+	+	+			
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
+	+	+				+							
			+	+									
									+			+	
+		+	+	+	+					+			
+		+	+						+				
						+	+	+		+		+	
										+			
				+			+						
				+									
			+						+				
+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
										+			

Порядок, семейство, вид	Районы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Botryohypochnus isabellinus (Fr.) J. Erikss.												
Botryobasidium angustisporum (Boid.) Talbot *								+				
B. botryosum (Bres.) J. Erikss.								+			+	
B. laeve (J. Erikss.) Parm.			+									
B. pruinatum (Bres.) J. Erikss.*												
B. subcoronatum (Hohn. & Litsch.) Donk *												
Byssomerulius corium (Fr.) Parm.*												
Ceraceomerulius albostramineus (Torr.) Ginns *											+	
C. serpens (Tode: Fr.) J. Erikss. & Ryv.				+		+					+	
Ceraceomyces sublaevis (Bres.) Julich *												
Ceraceomyces tessulatus (Cooke) Julich *												
Chaetoderma luna (Rom.) Julich *				+								
Chondrostereum purpureum (Pers.: Fr.) Pouz.		+			+		+	+		+		
Confertobasidium olivaceoalbum (Bourd. & Galz.) Julich		+			+			+				
Crustoderma dryinum (Berk. & Curt.) Parm.*									+		+	
Culindrobasidium evolvens (Fr.: Fr.) Julich	+	+	+	+	+	+				+		+
Cytidia salicina (Fr.) Burt.	+	+	+	+	+	+		+		+		
Cytidiella melzeri Pouz.*												
Erythricium hypnophilum (P. Karst.) J. Erikss. & Hjortst.*												
Fibulomyces mutabilis (Bres.) Julich *												
Gloeocystidiellum convolvens (P. Karst.) Donk												
G. karstenii (Bourd. & Galz.) Donk *												
G. leucoxanthum (Bres.) Boid.*	+	+	+	+	+	+		+	+	+		

Продолжение табл. 1

исследований													
13	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	*22*	*23*	*24*	*25*	*26*
										+		+	
										+			
			+									+	
													+
										+		+	
			+	+				+	+				
+		+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+
		+							+				
			+						+				
							+					+	
+			+	+							+	+	
+									+				
	+		+						+				
+	+		+	+		+	+	+	+		+	+	+
+			+	+	+							+	
													+
										+			
+													
+	+			+	+					+			+
+		+											

Порядок, семейство, вид	Районы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Gloeocystidiellum luridum (Bres.) Boid.*		+										
G. ochraceum (Fr.: Fr.) Donk *									+			
G. porosum (Berk. & Curt.) Donk *		+										
Hyphoderma argillaceum (Bres.) Donk *												
H. cremeoalbum (Hohn. & Litsch.) Julich												
H. litschaueri (Burt) J. Erikss. & Strid.*												
H. mutatum (Peck) Donk			+	+				+	+	+		
H. praetermissum (Karst.) J. Erikss. & Strid.*		+			+							
H. puberum (Fr.) Wallr.*												
H. radula (Fr.: Fr.) Donk	+		+	+								
H. roseocremeum (Bres.) Donk *												
H. setigerum (Fr.) Donk	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Hyphodontia abieticola (Bourd. & Galz.) J. Erikss.*												
H. alutacea (Fr.) J. Erikss.												
H. alutaria (Burt) J. Erikss.*	+	+										
H. arguta (Fr.) J. Erikss.	+		+									
H. aspera (Fr.) J. Erikss.*						+						
H. barba-jovis (Bull.: Fr.) J. Erikss.					+					+	+	
H. crustosa (Pers.: Fr.) J. Erikss.*	+	+	+			+		+				
H. hastata (Litsch.) J. Erikss.*		+							+			
H. pallidula (Bres.) J. Erikss.												
H. pilaecystidiata (Lund.) J. Erikss.*								+				
H. quercina (Pers.: Fr.) J. Erikss.*	+	+	+	+	+	+		+		+	+	
H. subalutacea (P. Karst.) J. Erikss.			+									
H. sambuci (Pers.) J. Erikss.												
Hypochnicium bombycinum (Sommerf.: Fr.) J. Erikss.*	+	+			+			+	+	+		

Продолжение табл. 1

исследований													
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
											+		
	+		+	+			+		+	+			
									+				
										+		+	
					+								
				+									
+		+	+	+	+			+	+	+	+		
	+	+					+			+		+	
			+		+					+			
										+			
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
							+						
						+				+		+	
				+						+			
			+	+			+		+	+			
		+			+	+	+	+	+	+	+		
				+			+	+	+	+	+		
			+							+			
							+		+	+			
+													
													+
+			+	+								+	

Порядок, семейство, вид	Районы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
H. eichleri (Bres.) J. Erikss. & Ryv.*												
H. punctulatum (Cooke) J. Erikss.*												
Intextomyces contiguus (P. Karst.) J. Erikss. & Ryv.*						+		+		+		
Laeticorticium roseum (Pers.: Fr.) Donk							+	+				
Laxitextum bicolor (Pers.: Fr.) Lentz.					+	+		+				
Leptosporomyces galzinii (Bourd.) Julich *									+			
L. roseus Julich *												
Merulius tremellosus Schrad.: Fr.		+	+		+	+			+	+	+	+
Metulodontia nivea (P. Karst.) Parm.*												
Mycoacia fuscoatra (Fr.: Fr.) Donk												
Peniophora aurantiaca (Bres.) Hohn. & Litsch.*	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	
P. cinerea (Pers.: Fr.) Cooke								+				
P. incarnata (Pres.: Fr.) P. Karst.*												
P. laurentii Lund.*				+								
P. nuda (Fr.) Bres.				+			+	+				
P. picea (Pers.) J. Erikss.*							+	+				
P. pini (Schleich.: Fr.) Boid.					+				+		+	
P. pithya (Pers.) J. Erikss.*	+	+			+	+						
P. polygonia (Pers.: Fr.) Bourd. & Galz.					+	+				+		
P. rufa (Pers.: Fr.) Boid.					+	+						
P. rufomarginata (Pers.) Litsch.*												
P. septentrionalis Laurila *			+	+	+	+	+				+	
Phanerochaete calotricha (P. Karst.) J. Erikss. & Ryv.*								+			+	
P. filamentosa (Berk. & Curt.) Burds.*												
P. galactites (Bourd. & Galz.) J. Erikss. & Ryv.*												

Продолжение табл. 1

исследований													
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
												+	
	+												
			+	+	+			+	+	+	+	+	
+		+	+	+			+	+	+				
+		+	+	+		+		+	+	+	+	+	
										+		+	
												+	
+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
				+									
				+						+		+	
+				+	+								
	+	+	+	+	+		+	+	+	+		+	+
												+	
												+	
	+											+	
+									+	+			
+		+	+	+	+		+	+	+	+			
+			+	+	+		+	+				+	
			+		+	+	+	+	+			+	
									+				
			+									+	+
			+										

Порядок, семейство, вид	Районы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
P. jose-ferreirae (Reid) Reid *												
P. laevis (Fr.) J. Erikss. & Ryv.					+						+	
P. raduloides J. Erikss. & Ryv.*											+	
P. sanguinea (Fr) Pouz.*											+	
P. sordida (P. Karst.) J. Erikss. & Ryv.	+			+	+				+			
P. tuberculata (P. Karst.) Parm.*					+					+		
P. velutina (DC.: Fr.) P. Karst.*	+		+	+	+	+		+	+		+	
Phlebia albida Post in Fr.												
P. centrifuga P. Karst.*					+							
P. ochraceofulva (Bourd. & Galz.) Dohk *												
P. radiata Fr.				+		+					+	
P. rufa (Pers.: Fr.) M. P. Christ.*								+				
P. subserialis (Bourd. & Galz.) Donk *												
Phlebiopsis gigantea (Fr.: Fr.) Julich					+	+		+			+	+
Piloderma croceum J. Erikss. & Hjortst.*												
Plicatura nivea (Sommerf.: Fr.) P. Karst.*	+	+	+	+	+	+				+	+	
Plicaturopsis crispa (Pers.: Fr.) Reid										+	+	
Radulomyces confluens (Fr.: Fr.) M. P. Christ.*	+			+	+	+				+		
Resinicium bicolor (Alb. & Schw.: Fr.) Parm.*												
Scopuloides hydnoides (Cooke & Massee) Hjortst. & Ryv.*												
Sistotrema coroniferum (Hohn. & Litsch.) Donk *												
Sistotremastrum suecicum Litsch. ex J. Erikss.*											+	
Techispora farinacea (Pers.: Fr.) Liberta *												
T. fastidiosa (Pers.: Fr.) Liberta *												

Продолжение табл. 1

исследований													
13	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	*22*	*23*	*24*	*25*	*26*
			+										
+										+			
	+	+				+						+	
+	+								+	+			
		+	+					+	+		+	+	+
		+		+				+	+	+	+		+
					+	+			+	+			
	+			+									
+			+	+			+		+				
				+									
+		+	+	+	+		+			+			
			+	+	+					+	+		
				+									
+	+	+	+				+	+	+	+		+	
										+			
+													
		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
			+	+								+	
			+						+	+			
							+			+			
										+		+	
	+												
												+	
									+				

Порядок, семейство, вид	Районы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
T. mollusca (Pers.: Fr.) Liberta *												
T. vaga (Fr.) Liberta												
Tubulicrinis calothrix (Pat.) Donk *		+							+			
T. glebulosus (Bres.) Donk *	+	+		+				+				
T. medius (Bourd. & Galz.) Oberw.*												
Vesiculomyces citrinus (Pers.) Donk *											+	+
Vuilleminia comedens (Nees.: Fr.) Maire			+							+		
Hymenochaetaceae												
Asterodon ferruginosus Pat.							+					
Hymenochaete cinnamomea (Pers.: Fr.) Bres.*												
H. mougeotii (Fr.) Cooke								+		+		+
H. tabacina (Sow.: Fr.) Lev.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Inonotus obliquus (Pers.: Fr.) Pil.*	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Inonotus radiatus (Sow.: Fr.) P. Karst.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
I. rheades (Pers.) Bond. et Sing.				+	+	+	+	+	+	+		
Onnia leporina (Fr.) Jahn *					+	+	+	+				+
Phellinus chrysoloma (Fr.) Donk	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
P. conchatus (Pers.: Fr.) Quel.*												
P. ferrugineo-fuscus (P. Karst.) Bourd. et Galz.*			+		+	+		+	+		+	+
P. hartigii (Allesch. & Schn.) Bond.								+				+
P. igniarius (L.: Fr.) Quel.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
P. laevigatus (Fr.) Bourd. & Galz.			+		+	+	+	+	+	+	+	+
P. linteus (Berk. et Curt.) Teng												
P. nigricans (Fr.) P. Karst.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
P. pini (Thore: Fr.) A. Ames.					+		+		+		+	+

Продолжение табл. 1

исследований													
13	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	*22*	*23*	*24*	*25*	*26*
			+		+				+			+	
		+				+			+	+		+	
						+				+			
	+					+			+				
							+					+	
			+	+								+	
	+			+					+			+	
			+						+				
			+	+									
+		+	+		+		+	+	+				
+		+	+	+	+	+	+		+	+	+		
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+		
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
			+			+	+		+	+			
+		+	+				+		+				
											+		
+	+	+	+						+	+			
			+	+			+	+	+				
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+
+	+	+	+				+		+	+		+	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+			
+	+	+	+	+	+	+			+	+			

Порядок, семейство, вид	Районы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
P. punctatus (Fr.) Pil.	+	+	+	+	+	+		+		+	+	
P. tremulae (Bond.) Bond. & Boriss.			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
P. viticola (Schw.: Fr.) Donk					+		+		+		+	
Steccherinaceae												
Crustomyces subabruptus (Bourd. & Galz.) Julich *												
Cystostereum murraii (Berk. & Curt.) Pouz.*												+
Fibricium rude (P. Karst.) Julich *											+	
Junghuhnia collabens (Fr.) Ryv.*		+										
J. luteoalba (P. Karst.) Ryv.*												
J. nitida (Fr.) Ryv.												
J. pseudozilingiana (Parm.) Ryv.*												
Schizopora paradoxa (Fr.) Donk.*												
Steccherinum fimbriatum (Pers.: Fr.) J. Erikss.												
S. murashkinskyi (Burt) Maas G.											+	+
S. ochraceum (Pers. in Gmelin: Fr.) S. F. Gray					+	+	+	+	+	+	+	+
S. subcrinale (Peck) Ryv.*												
Ganodermataceae												
Ganoderma applanatum (Pers.) Pat.				+		+		+		+	+	+
G. carnosum Pat.						+		+				
Stereaceae												
Amylostereum chailletii (Pers.: Fr.) Boid.						+		+				
Boreostereum radiatum (Peck) Parm.*								+				
Columnocystis abietina (Pers.: Fr.) Pouz.*		+	+	+			+	+				
Laurilia sulcata (Burt. in Peck) Pouz.	+	+	+	+	+	+		+	+	+	+	
Punctularia strigoso-zonata (Schw.) Talbot					+					+	+	

Продолжение табл. 1

исследований													
13	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	*22*	*23*	*24*	*25*	*26*
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+	+	+			+	+	+	+	+	+		+	
			+										
			+				+		+				
		+	+				+			+		+	
						+				+			
							+						
			+	+		+	+	+	+	+		+	
								+		+			
				+	+								
			+	+				+		+	+	+	
		+	+	+	+	+	+	+		+	+		
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
												+	
+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	
+			+				+		+				
		+	+				+		+				
		+		+									
			+										
+									+				
+			+	+	+	+		+	+	+	+	+	

Порядок, семейство, вид	Районы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Stereum hirsutum (Willd.: Fr.) S. F. Gray	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
S. rugosum (Pers.: Fr.) Fr.			+	+	+			+				
S. sanguinolentum (Alb. & Schw.: Fr.) Fr.	+	+	+			+	+		+	+	+	+
S. subtomentosum Pouz.*								+		+		
Xylobolus subpileatus (Berk. & Curt.) Boidin *												
Coniophoraceae												
Coniophora arida (Fr.) P. Karst.		+						+			+	
C. olivacea (Pers.: Fr.) P. Karst.		+			+						+	
C. puteana (Schum.: Fr.) P. Karst.								+			+	+
Leucogyrophana mollusca (Fr.) Pouz.*					+	+					+	
Pseudomerulius aureus (Fr.) Julich *					+	+						
Serpula himantioides (Fr.) P. Karst.*												
Auriscalpiaceae												
Lentinellus omphalodes (Fr.) P. Karst.*	+	+	+	+	+	+			+	+	+	+
Schizophyllaceae												
Schizophyllum commune Fr.												
Hydnaceae												
Climacodon septentrionalis (Fr.) P. Karst.												
Donkia pulcherrima (Berk. et Curt.) Nikol.*												+
Dichostereaceae												
Asterostroma ochroleucum Bres.									+			
Dichostereum granulosum (Fr.) Boid. & Lanq.*												
Scytinostroma galactinum (Fr.) Donk *												
S. ochroleucum (Bres. & Torrend) Donk								+				

Продолжение табл. 1

исследований													
13	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*	*19*	*20*	*21*	*22*	*23*	*24*	*25*	*26*
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+													
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		+	
				+			+	+				+	+
												+	
+			+			+	+	+	+	+		+	
		+	+	+		+				+			
+		+	+	+	+				+			+	
			+		+		+			+		+	
		+	+					+	+				
		+											
+		+	+	+	+	+				+	+	+	+
			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
			+				+						
				+									
			+							+			
+						+				+			
							+		+				

Порядок, семейство, вид	Районы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Vararia investiens (Schw.) P. Karst.												
Hericiaceae												
Creolopus cirrhatus (Pers.: Fr.) P. Karst.												+
Hericium clathroides (Pallas: Fr.) Pers.								+	+			
Clavariaceae												
Lentaria soluta (P. Karst.) Pil.												
AGARICALES												
Polyporaceae s. str.												
Lentinus cyathiformis (Schaeff.) Bres.							+					
L. lepideus (Fr.: Fr.) Fr.	+	+	+	+	+	+	+		+	+		
L. martianoffianus Kalchbr.*												
L. suavissimus Fr.												
L. tigrinus (Bull.: Fr.) Fr.*												
L. torulosus (Pers.: Fr.) Lloyd												
L. strigosus Schwein.: Fr.												+
Phyllotopsis nidulans (Pers.: Fr.) Sing.												
Pleurotus calyptratus (Lindbl.) Sacc.*												
P. cornucopiae (Paul.) Roll.*												+
Pleurotus dryinus (Pers.: Fr.) Kumm.*												
P. ostreatus (Jacq.: Fr.) Kumm.**												
P. pulmonarius (Fr.) Quel.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
Polyporus arcularius Batsch.: Fr.								+				
P. badius (Pers.: S. F. Gray) Schw.												
P. brumalis Pers.: Fr.												
P. ciliatus Fr.: Fr.*										+		
P. melanopus Fr.								+	+	+		
P. squamosus Huds.: Fr.						+				+		
P. tuberaster Jacq.: Fr.												
P. varius Fr.	+	+	+	+	+			+		+	+	+

Продолжение табл. 1

исследований													
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
	+											+	
	+		+	+	+		+						+
		+	+	+									
										+			
		+	+	+	+	+	+	+			+		+
+	+	+	+	+	+	+				+		+	+
			+	+									
			+		+			+		+			
			+	+									
+			+		+					+	+	+	
		+											
			+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
			+									+	
+			+	+									
													+
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
			+		+					+		+	+
										+			
	+		+	+		+		+					
		+	+						+	+	+	+	+
		+	+				+	+		+	+	+	+
										+	+		
+			+	+	+		+	+	+	+	+	+	+

Порядок, семейство, вид	Районы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Tricholomataceae												
Armillaria mellea (Vahl.: Fr.) Kumm.	+	+	+	+	+							+
Flammulina velutipes (Curt.: Fr.) Sing.	+	+	+	+			+	+		+		
Hoehenbuehelia atrocaerulea (Fr.: Fr.) Sing.*	+							+		+	+	
Hypsizigus ulmarius (Bull.: Fr.) Redhead *			+		+		+					
Marasmiellus ramealis (Bull.: Fr.) Sing.*	+	+	+									
Panellus mitis (Pers.: Fr.) Sing.												
P. serotinus (Schrader: Fr.) Kuhner *		+	+		+	+			+			
P. stypticus (Bull.: Fr.) P. Karst.			+		+	+		+		+	+	+
P. violaceofulvus (Batsch: Fr.) Sing.*												
Resupinatus trichotis (Pers.) Sing.*				+	+							
Tectella patellaris (Fr.) Murr.*	+	+	+	+	+	+		+		+	+	
Crepidotaceae												
Crepidotus epibryus (Fr.) Quel.*		+										
C. fulvifibrillosus Murr.*												
C. mollis (Schaeff.: Fr.) Kumm.						+			+	+		
C. pubescens Bres. s Bres. non Lange *						+						
C subsphaerosporus (Lange) Kuhner et Romag. s. Lange *												
C. variabilis (Pers.: Fr.) Kumm.*					+							
Pleurotellus patelloides Orton *						+						
Strophariaceae												
Flammulaster siparia (Fr.) Watl.*	+	+	+									
Hypholoma fasciculare (Huds.: Fr.) Kumm.		+	+			+				+		
Kuehneromyces mutabilis (Fr.) Sing. et A. H. Sm.								+		+		

исследований

13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
		+	+		+				+	+			
+			+	+	+			+					
+	+	+	+	+	+						+	+	+
			+		+								
+													
+			+										
			+	+									
+		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+		
+										+			
			+										
										+	+	+	+
			+	+									
+			+	+	+					+	+		
				+									
+			+										
										+			
		+								+			
+		+	+		+				+	+	+	+	+

Порядок, семейство, вид	Районы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
Pholiota alnicola (Fr.) Sing.*						+						
P. aurivella (Batsch: Fr.) Kumm.	+	+	+	+		+	+	+		+		
P. curvipes (Fr.) Quel.*												
P. destruens (Brond.) Quel.*												+
P. flammuloides Mozer *												
P. squarrosa (Mull.: Fr.) Kumm.			+	+					+	+	+	+
P. spumosa (Fr.) Sing.*												
Phaeomarasmius erinaceus (Fr.) Kuhner *												
Paxillaceae												
Paxillus panuoides (Fr.: Fr.) Fr.												
Entolomataceae												
Entoloma byssisedum (Pers.: Fr.) Donk *												
Pluteaceae												
Pluteus atricapillus (Secr.) Sing.*								+				
P. curtissi (Bk. & Br.) Sacc.*											+	
P. hiatulus Romagn.*												
P. pellitus (Pers.: Fr.) Kumm.*												
TULASNELLALES												
Tulasnellaceae												
Tulasnella fusco-violacea Bres.*												
T. violea (Quel.) Bourd. et Galz.*		+										
DACRYMYCETALES												
Dacrymycetaceae												
Dacrymyces chrysospermus Berk. & Curt.**		+	+			+				+		+
Ditiola radicata Alb. & SchW.: Fr.												
Femsjonia pezizaeformis (Lev.) P. Karst.*						+					+	
Guepiniopsis chrysocoma (Bull. ex St.-Am.) Brasf.*								+				

Продолжение табл. I

исследований												
13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
												+	
+		+		+	+								
		+											+
			+	+		+						+	
												+	
+		+								+			
			+	+	+								
			+	+	+								
		+	+										
			+										
												+	+
										+			
		+											
+													
				+									
+		+	+	+						+			
												+	

Порядок, семейство, вид	Районы											
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*	*8*	*9*	*10*	*11*	*12*
TREMELLALES												
Tremellaceae												
Craterocolla cerasi (Tul.) Bref.*						+						
Eichleriella deglubens (Berk. & Br.) Reid *						+		+			+	
Exida cartilaginea Lund. & Neuh.*		+			+	+		+	+	+	+	
E. glandulosa Fr.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
E. pithya Alb. & Schw.: Fr.*												+
E. repanda Fr.*		+	+	+							+	
E. saccharina Alb. & Schw.: Fr.*		+	+		+	+	+	+	+		+	+
Exidiopsis calcea (Pers.: St. Amans) Wells *		+	+	+	+	+	+	+	+	+		+
E. griseo-brunnea Wells et Raitv.	+	+	+		+	+					+	
Pseudohydnum gelatinosum (Scop.: Fr.) P. Karst.*												
Tremella encephala Pers. ex Pers.*					+							
T. foliacea (Pers. ex S. F. Gray) Pers.*												
T. mesenterica Retz.*	+	+	+	+	+	+			+		+	

Примечание: *1* — пойма Яходыяхи; *2* — пойма Хадытаяхи; *3* — пойма Полуя; Куновата; *7* — долина Ляпина; *8* — пойма Ляпина; *9* — долина Северной Сосьвы; *10* — Кондо-Сосьвинского междуречья; *13* — темнохвойные леса окрестностей пос. Октябрь Иртыша; *17* — пойма Иртыша; *18* — производные леса долины Иртыша; *19* — сосняки до Тобола; *22* — долина Туры; *23* — сосновые леса долины Пышмы; *24* — подтаежные мелочные леса.

* Виды, указываемые впервые для Западно-Сибирской равнины.

** Встречаются на *Populus nigra* в пойме Тобола.

исследований

13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26
+													
+			+	+		+		+	+	+	+	+	+
+			+		+			+					
+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+
+			+						+				
+	+	+	+		+	+			+				
+	+	+	+		+	+			+				
+		+					+		+	+			
+													
			+										
+			+	+						+			
+			+	+	+			+		+	+	+	

4 — лесотундровые редколесья; *5* — предлесотундровые редкостойные леса; *6* — пойма
пойма Северной Сосьвы; *11* — Кондо-Сосьвинское междуречье; *12* — пойменные леса
ского; *14* — долина Ковеиской; *15* — пойма Ковеиской; *16* — темнохвойные леса долины
лины Тобола; *20* — темнохвойные леса долины Тобола; *21* — производные леса долины
колиственные леса; *25* — лесостепные иритобольские боры; *26* — березово-осиновые ко-

Трофические связи ксилотрофных базидиомицетов в экосистемах

Порядок, семейство, вид	Виды						
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	
APHYLLOPHORALES							
Poriaceae							
Amylocystis lapponica	+	+	+				
Anomoporia bombycina			+				
Aurantioporus alborubescens							
Antrodia albida							
A. heteromorpha			+				
A. serialis	+	+	+	+	+		
A. sinuosa	+	+		+			+
A. xantha	+	+	+	+	+		
Antrodiella semisupina				+	+		+
Bjekandera adusta		+	+	+			+
Ceriporia excelsa		+					
C. purpurea				+			
C. reticulata			+				+
Ceriporiopsis aneirina							+
C. gilvescens							
C. pannocincta							+
C. resinascens							
Cerrena unicolor							+
Climacocystis borealis		+					+
Daedaleopsis confragosa							+
Datronia mollis							+
D. scutellata							
D. stereoides							+
Dichomitus squalens	+	+		+	+		
Diplomitoporus crustulinus		+					
D. flavescens	+	+	+	+			
Fomes fomentarius			+				+
Fomitopsis cajanderi	+	+	+	+	+		
F. officinalis		+			+		
F. pinicola	+	+	+	+	+		+
F. rosea	+	+	+	+			
Gloeophyllum abietinum		+	+	+			
G. odoratum	+	+		+	+		
G. protractum	+	+		+	+		
G. sepiarium	+	+	+	+	+		+
Gloeoporus dichrous		+	+				+
G. taxicola	+	+	+	+	+		
Hapalopilus nidulans		+	+				+
H. salmonicolor				+			
Heterobasidion annosum	+	+	+	+			
Ischnoderma resinosum	+	+	+		+		+
Irpex lacteus		+		+			+

Таблица 2

с древесными растениями Западно-Сибирской равнины

растений										
8	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*
+										
+				+						
+										
	+	+								
+	+	+	+	+	+					
+	+	+	+	+	+					
+	+									
+										
+	+	+								
+										
+	+	+		+						
+	+	+	+	+	+					
+	+	+	+	+	+					
+					+					
+	+	+	+	+	+					
+										
+	+	+	+		+					
+			+							
+		+								
+		+	+		+					
+	+	+	+	+	+					
				+						
+										
+	+	+	+	+	+					

Порядок, семейство, вид	Виды						
	1	2	3	4	5	6	7
Laetiporus sulphureus					+		
Lenzites betulina		+					+
Leptoporus mollis	+	+	+	+	+		
Oligoporus caesius	+	+	+	+	+		
O. floriformis							+
O. fragilis		+	+	+			
O. hibernicus		+	+	+			
O. johnstonii			+				
O. leucomallellus		+		+			
O. placentus		+		+			
O. ptychogaster	+	+	+				+
O. sericeomollis	+	+	+	+			+
O. stipticus		+	+	+			
O. tephroleucus	+	+	+	+			+
O. undosus		+					
Oxyporus corticola							+
O. obducens		+					
O. populinus			+				
O. ravidus							+
Parmastomyces transmutans	+	+		+			
Perenniporia subacida		+	+				
Phaeolus schweinitzii				+			
Piptoporus betulinus							+
P. pseudobetulinus							
Pycnoporellus fulgens	+	+	+	+			+
Pycnoporus cinnabarinus							+
Skeletocutis amorpha	+	+	+	+			+
S. nivea							+
S. stellae	+	+	+	+			
S. subincarnata		+		+			
S. tschulymica		+	+				
Spongipellis spumeus							
Trametes cervina		+					
T. foliacea-dentata							+
T. gibbosa							
T. hirsuta	+	+					+
T. ljubarskyi		+					+
T. ochracea							+
T. pubescens							+
T. suaveolens							+
T. trogii							
T. versicolor		+	+				+
Trichaptum abietinum	+	+	+	+	+		+
T. biforme							
T. fusco-violaceum	+	+	+	+	+		+
T. laricinum	+	+	+	+	+		+
Tyromyces chioneus		+	+				
T. fissilis					+		+
T. kmetii			+				
T. subcaesius							+

Продолжение табл. 2

растений

8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
+						+				
+			+	+						
+										
+		+			+					
+	+	+	+		+					
+				+						
+										
+										
+		+		+						
+										
+		+	+							
+						+				
+	+			+						
+										
+		+	+						+	
+	+	+	+	+	+					
+										
+	+	+		+						
+	+	+		+						
+	+	+	+	+						
+	+	+	+	+	+					
+										
+			+							
+	+	+								

Порядок, семейство, вид	Виды						
	1	2	3	4	5	6	7
Corticiaceae							
Aleurodiscus amorphus			+				
Amphinema byssoides		+		+			+
Amylocorticium cebennense	+						
A. subincarnatum	+	+	+				
A. subsulphureum			+	+			
Athelia acrospora				+			
A. bombacina				+			
A. decipiens		+	+	+			
Auriculariopsis ampla							+
Boidinia subasperispora		+					
Botryohypochnus isabellinus		+		+			
Botryobasidium angustisporum				+			
B. botryosum				+			
B. laeve		+		+			+
B. pruinatum							
B. subcoronatum		+		+			
Ceraceomerulius albostramineus				+			
C. serpens	+	+	+	+			+
Byssomerulius corium							+
Ceraceomyces sublaevis		+					
C. tessulatus						+	
Chaetoderma luna		+		+			+
Chondrostereum purpureum		+					+
Confertobasidium olivaceoalbum	+	+		+			
Crustoderma dryinum	+	+		+			
Cylindrobasidium evolvens	+	+	+	+			+
Cytidia salicina							
Cytidiella melzeri				+			
Erythricium hypnophilum				+			
Fibulomyces mutabilis		+					
Gloeocystidiellum convolvens							
G. karstenii							
G. leucoxanthum							+
G. luridum							+
G. ochraceum	+	+		+			
G. porosum							+
Hyphoderma argillaceum				+			
H. cremeoalbum							
H. litschaueri							+
H. mutatum			+				+
H. praetermissum	+	+	+	+			

Продолжение табл. 2

растений										
8	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*
+										
+	+									
+								+		
+	+			+						
+			+	+						
+										
+	+	+								
+	+	+	+	+	+					
	+	+		+						
+										
+										
+		+								
+	+	+		+						
	+	+								
	+		+							
+	+	+	+	+						
	+									

Порядок, семейство, вид	Виды						
	1	2	3	4	5	6	7
H. puberum							+
H. radula							+
H. roseocremeum		+					
H. setigerum	+	+	+	+			+
Hyphodontia abieticola			+				
H. alutacea				+			
H. alutaria		+		+			
H. arguta		+		+			+
H. aspera	+	+	+	+			+
H. barba-jovis							+
H. crustosa		+					+
H. hastata		+		+			
H. pallidula		+	+	+			
H. pilaecystidiata							
H. quercina							+
H. subalutacea							+
H. sambuci							
Hypochnicium bombycinum							+
H. eichleri							+
H. punctulatum				+			
Intextomyces contiquus							+
Laeticorticium reseum							+
Laxitextum bicolor							+
Leptosporomyces galzinii		+		+			+
L. roseus				+			
Merulius tremellosus							+
Metulodontia nivea			+				
Mycoacia fuscoatra				+			+
Peniophora aurantiaca							+
P. cinerea							+
P. incarnata							
P. laurentii							+
P. nuda							+
P. picea		+	+				
P. pini		+		+			
P. pithya		+			+		
P. polygonia							
P. rufa							
P. rufomarginata							
P. septentrionalis		+					
Phanerochaete calotricha				+			
P. filamentosa							+
P. galactites	+						
P. jose-ferreirae			+				
P. laevis				+			+
P. raduloides							+
P. sanguinea		+	+	+	+		+
P. sordida	+	+	+	+			+
P. tuberculata				+			+
P. velutina	+	+	+	+		+	+

Продолжение табл. 2

растений

8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
+	+	+	+	+						
+	+	+	+	+	+					
	+									
	+									
	+			+						
	+									
	+	+		+	+					
				+						
+	+	+		+	+					
+	+	+	+				+			
+	+	+		+	+					
+		+								
+	+	+	+		+					
+		+								
	+									
	+									
+		+		+	+					
	+			+						
+	+	+	+							
+			+							
			+							
	+			+						
	+			+						
+			+	+						
+		+	+							
+	+			+	+					

Порядок, семейство, вид	Виды						
	1	2	3	4	5	6	7
Phlebia albida							+
P. centrifuga		+	+				
P. ochraceofulva							
P. radiata							+
P. rufa							+
P. subserialis							
Phlebiopsis gigantea	+	+	+	+			
Piloderma croceum		+					
Plicatura nivea							+
Plicaturopsis crispa							+
Radulomyces confluens							+
Resinicium bicolor		+		+			
Scopuloides hydnoides							
Sistotrema coroniferum		+					
Sistotremastrum suecicum				+			
Trechispora farinacea				+			
T. fastidiosa		+					
T. mollusca			+				+
T. vaga		+		+			
Tubulicrinis calothrix		+		+			
T. glebulosus				+			+
T. medius				+			
Vesiculomyces citrinum		+	+	+			
Vuilleminia comedens							+
Hymenochaetaceae							
Asterodon ferruginosus		+					
Hymenochaete cinnamomea		+					
H. mougeotii			+				
H. tabacina	+	+	+	+	+		+
Inonotus obliquus							+
I. radiatus							+
I. rheades							
Onnia leporina		+		+			
Phellinus chrysoloma		+	+	+	+		
P. conchatus							
P. ferrugineo-fuscus		+	+	+			
P. hartigii			+				
Phellinus igniarius							+
P. laevigatus							+
P. linteus							
P. nigricans							+
P. nigrolimitatus	+	+		+	+		
P. pini	+	+		+	+		
P. punctatus							+
P. tremulae							
P. viticola	+	+	+	+			

Продолжение табл. 2

растений

8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
+					+					
		+								
+	+	+		+						
+	+	+	+	+						
		+		+						
	+									
	+	+	+							
+		+								
+										
				+						
			+							
+		+								
		+								
+				+						
+	+	+	+	+	+					
+	+	+		+	+					
+				+						
					+					
+	+	+		+	+					
	+									
+	+	+	+	+	+		+			
+										
+										

Порядок, семейство, вид	Виды						
	1	2	3	4	5	6	7
Steccherinaceae							
Crustomyces subabruptus			+				
Cystostereum murraii		+	+				
Fibricium rude		+	+	+			
Junghuhnia collabens		+		+			
J. luteoalba		+					
J. nitida							+
J. pseudozilingiana							
Schizoropa paradoxa							
Steccherinum fimbriatum		+		+			+
S. murashkinskyi			+				+
S. ochraceum	+		+	+			+
S. subcrinale							
Ganodermataceae							
Ganoderma applanatum							+
G. carnosum		+					+
Stereaceae							
Amylostereum chailletii	+	+	+				
Boreostereum radiatum		+					
Columnocystis abietina	+	+	+		+		
Laurilia sulcata	+	+	+	+	+		
Punctularia strigoso-zonata							+
Stereum hirsutum							+
S. rugosum							+
S. sanguinolentum	+	+	+	+	+		
S. subtomentosum							+
Xylobolus subpileatus							+
Coniophoraceae							
Coniophora arida	+	+	+	+			+
C. olivacea	+	+		+			
C. puteana		+	+	+			+
Leucogyrophana mollusca	+	+	+	+			+
Pseudomerulius aureus	+	+	+	+			
Serpula himantioides	+						
Auriscalpiaceae							
Lentinellus omphalodes		+	+				+
Schizophyllaceae							
Schizophyllum commune		+					+
«Hydnaceae»							
Climacodon septentrionalis							+
Donkia pulcherrima							+

Продолжение табл. 2

растений

8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
+			+	+						
+										
+		+								
+			+	+						
+										
+	+	+	+	+						
+										
+		+	+		+					
			+							
+										
+										
+	+	+	+	+	+					
+	+									
		+								
+										
+										
+	+	+								
+		+								
+		+	+		+					
+										

Порядок, семейство, вид	Виды						
	1	2	3	4	5	6	7
Dichostereaceae							
Asterostroma ochroleucum			+				
Dichostereum granulosum		+		+			
Scytinostroma galactinum			+				
S. ochroleucum		+					
Vararia investiens			+				+
Hericiaceae							
Creolopus cirrhatus							+
Hericium clathroides			+				
Clavariaceae							
Lentaria soluta		+					
AGARICALES							
Polyporaceae s. str.							
Lentinus cyathiformis							
L. lepideus	+	+		+	+		
L. suavissimus							
L. martianoffianus							+
L. tigrinus							
L. torulosus							+
L. strigosus							+
Phyllotopsis nidulans							+
Pleurotus calyptratus							+
P. cornucopiae							+
P. dryinus							
P. ostreatus							
P. pulmonarius			+	+	+		
Polyporus arcularius							
P. badius							
P. brumalis							
P. ciliatus							
P. malanopus			+	+	+		
P. squamosus							
P. tuberaster							
P. varius			+				
Tricholomataceae							
Armillaria mellea			+	+	+		
Flammulina velutipes		+		+			
Hoehenbuehelia atrocaerulea				+		+	
Hypsizigus ulmarius				+			
Marasmiellus ramealis				+			
Panellus mitis				+			
P. serotinus							
P. stipticus							
P. violaceofulvus							

растений										
8	*9*	*10*	*11*	*12*	*13*	*14*	*15*	*16*	*17*	*18*
+										
+										
+										
+										
+										
		+								
+										
+										
+										
+										
+	+									
+	+						+			
+	+	+	+	+	+	+				
+	+	+	+	+	+	+				
+										
+	+			+						
+	+	+								
+	+					+				
+	+		+	+	+					
+										
+	+	+	+		+					
+		+	+		+					
+	+	+	+							
+	+	+	+			+				
+										
	+									
+		+			+					
+	+	+	+		+					
	+	+								

Порядок, семейство, вид	Виды						
	1	2	3	4	5	6	7
Resupinatus trichotis							
Tectella patellaris							
Crepidotaceae							
Crepidotus epybrius							
C. fulvifibrillosus		+	+	+			
C. mollis							
C. pubescens			+				
C. subsphaerosporus							
C. variabilis			+				
Pleurotellus patelloides							
Strophariaceae							
Hypholoma fasciculare			+				
Kuehneromyces mutabilis			+	+			
Pholiota alnicola							
P. aurivella				+			
P. curvipes							
P. destruens							
P. flammuloides							
P. squarrosa			+				
P. spumosa							
Phaeomarasmius erinaceus							
Flammulaster siparia							+
Paxillaceae							
Paxillus panuoides		+	+				
Entolomataceae							
Entoloma byssisedum			+				
Pluteaceae							
Pluteus atricapillus				+			+
P. curtissii							+
P. hiatulus							
P. pellitus							+
TULASNELLALES							
Tulasnellaceae							
Tulasnella fusco-violacea		+					
T. violea					+		+
DACRYMYCETALES							
Dacrymycetaceae							
Dacrymyces chrysospermus		+	+	+			
Ditiola radicata					+		
Femsjonia pezizaeformis		+					
Guepiniopsis chrysocoma				+			

Продолжение табл. 2

растений

8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
+										
+	+	+	+			+				
+	+	+				+				
+	+		+	+						
			+							
+										
	+				+					
+		+								
+	+			+						
+		+								
+	+	+	+							
+		+								
+	+		+							
+										
+	+	+								
+	+		+	+						
+	+		+	+						
	+	+								
+										
+										
							+			
		+								

Порядок, семейство, вид	Виды						
	1	*2*	*3*	*4*	*5*	*6*	*7*
TREMELLALES							
Tremellaceae							
Craterocolla cerasi							+
Eichleriella deglubens							
Exidia cartilaginea							+
E. glandulosa							+
E. pithya			+	+			
E. repanda							+
E. saccharina		+	+		+	+	
Exidiopsis calcea			+			+	
E. griseo-brunnea							
Pseudohydnum gelatinosum				+			
Tremella encephala			+				
T. foliacea					+		+
T. mesenterica							+

Примечание. *1 — Pinus sibirica; 2 — Picea obovata; 3 — Abies sibirica; 4 — Populus tremulae; 9 — Alnus fruticosa; 10 — Salix sp.; 11 — Tilia cordata; 12 — Sorbus excelsior; 17 — Viburnum opulus; 18 — Lonicera altaica.*

растений

8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
+										
	+	+	+		+					
	+	+	+	+						
	+	+		+	+	+				
	+									
		+								
+	+	+	+	+						

Pinus silvestris; *5 — Larix sibirica*; *6 — Juniperus communis*; *7 — Betula pubescens*; *8 — aucuparia*; *13 — Padus avium*; *14 — Populus nigra*; *15 — Sambucus sibirica*; *16 — Fraxinus.*

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ 3

ГЛАВА 1. БИОТА КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ 8

1.1. Систематический и географический анализ биоты ксилотрофных базидиомицетов 12

1.2. Редкие виды западносибирской биоты ксилотрофных базидиомицетов 16
1.2.1. Горно-таежные реликты 18
1.2.2. Неморальные реликты 21
1.2.3. Возраст западносибирской микобиоты . . . 24

1.3. Охрана редких видов 25

ГЛАВА 2. ФАКТОРЫ ШИРОТНОГО РАСПРЕДЕЛЕНИЯ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ 30

2.1. Гидротермический фактор 31

2.2. Биотические факторы 37
2.2.1. Субстратная специализация ксилотрофных базидиомицетов 38
2.2.2. Межвидовые взаимодействия грибов 43

2.3. Исторический фактор 48

ГЛАВА 3. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАССЕЛЕНИЯ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ В ШИРОТНОМ ГРАДИЕНТЕ 52

3.1. Экологическая валентность ксилотрофных базидиомицетов 54

3.2. Экологическая валентность и тип гифальной системы трутовых грибов 57

3.3. Синэкологические оптимумы и широтные ценоареалы . . 61

3.4. Зональное распределение и эколого-ценотические стратегии адаптаций ксилотрофных базидиомицетов 67

ГЛАВА 4. ФОРМАЦИОННАЯ СТРУКТУРА МИКОБИОТЫ 73

4.1. Биота ксилотрофных базидиомицетов хвойных формаций 73
4.1.1. Биота ксилотрофных базидиомицетов темнохвойных формаций 75
4.1.2. Биота ксилотрофных базидиомицетов светлохвойных формаций 80

4.2. Биота ксилотрофных базидиомицетов лиственных формаций 84

4.2.1. Биота ксилотрофных базидиомицетов осиновой и березовой формаций 86
4.2.2. Биота ксилотрофных базидиомицетов широколиственных и долинных лесных формаций 89

ГЛАВА 5. ПРОСТРАНСТВЕННАЯ СТРУКТУРА МИКОБИОТЫ 94

5.1. Широтные преобразования формационных биот ксилотрофных базидиомицетов 95

5.2. Зональная дифференциация биоты ксилотрофных базидиомицетов 102

5.3. Биота ксилотрофных базидиомицетов пойменных лесов 107

5.4. Зональная структура микобиоты Западно-Сибирской равнины 112

5.5. Активные виды западносибирской микобиоты . . . 117

ГЛАВА 6. ДОМИНИРУЮЩИЕ ВИДЫ КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ 120

6.1. Оценка биогеоценотической значимости ксилотрофных базидиомицетов и концентрация доминирования в их сообществах 120

6.2. Доминантные виды ксилотрофных базидиомицетов хвойных формаций 125

6.3. Доминантные виды ксилотрофных базидиомицетов лиственных формаций 128

ГЛАВА 7. БИОЛОГИЧЕСКОЕ РАЗЛОЖЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ В ЭКОСИСТЕМАХ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ 135

7.1. Динамика биологического разложения древесины . . 135

7.2. Факторы, определяющие темпы биологического разложения древесины 137

7.3. Скорость биологического разложения древесины в основных ландшафтно-климатических зонах Западно-Сибирской равнины 141

7.4. Роль грибов в биологическом разложении древесины . 147

7.5. Пути микогенного разложения древесины в лесных экосистемах 149

ЗАКЛЮЧЕНИЕ 157

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ 162

ПРИЛОЖЕНИЕ 181

Мухин Виктор Андреевич

БИОТА КСИЛОТРОФНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ЗАПАДНО-СИБИРСКОЙ РАВНИНЫ

Рекомендовано к изданию
ученым советом
Института экологии растений и животных
и НИСО УрО РАН
по плану выпуска 1993 г.

Редактор С. С. Гаврилова
Художник М. Н. Гарипов
Технический редактор Е. М. Бородулина
Корректоры А. В. Курленко, Н. В. Каткова

НИСО № 131(91)—1813. Сдано в набор 13.07.92. Подписано в печать 04.12.92. Формат $60\times90^{1}/_{16}$. Бумага типографская № 2. Гарнитура литературная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14,5. Уч.-изд. л. 16,5. Тираж 1000. Заказ № 247. Цена с—1813.

Екатеринбург, ГСП-219, ул. 8 Марта, 202. Институт экологии растений и животных УрО РАН. Издательско-полиграфическое предприятие «Уральский рабочий». Екатеринбург, ул. Тургенева, 13.