

THEORY



M. Escher
High and low

- ◆ S.P. Arefiev. The system of aphylllophoroid fungi in mirror of Ecology – In Russian: pp. 4–46

Only yesterday it seemed, a chaotic patterns of fungal sociology are not given to any formalization. Even in special research a mycocoenosis has appeared to be spread along separate organizing factors, poorly co-ordinated among themselves. An ecological niches of the species had no precised individual outlines. The phylogeny and fungal ecology have seemed to be absolutely incompatible spheres. The taxonomical systems, built on the basis of ecologically determined characters, were interpreted as totally artificial, while the estimation of "ecological value" of concrete character has been permanently subjective.

However, last days the situation begins to change. So, it was shown, sufficiently better analytical device should be given by the construction of multidimensional matrix model of fungal community based on rigid quantitative criteria. Such model was created and tested by the present author on a material of the long-term accounts of aphylllophoroid macromycetes. The model allows to determine the position of species concerning a set of ecological factors. Multichannelity of species connections within presented model allows to trace phylogenetic lines of the taxa and, besides, to carry out ecological verification of these lines.

© С. П. Арефьев

S.P. AREFIEV. THE SYSTEM OF APHYLLOPHOROID FUNGI IN MIRROR OF ECOLOGY

Еще совсем недавно казалось, что «вихри» фактов о распространении грибов и составе их сообщества невозможно свести в единую систему, не апеллируя к исключениям и случайностям. Даже в специальных исследованиях микоценоз предstawал разложенным по отдельным, слабо увязанным между собой организующим факторам; экологические ниши видов не имели четких индивидуальных очертаний. Практически несовместимы сферами представлялись филогения и экология грибов. Системы грибов, построенные на экологически зависимых признаках, рассматривались как заведомо искусственные, причем оценка признаков на предмет их «экологической значимости» носила явно субъективный характер.

Однако, в последнее время ситуация начинает меняться. В частности, было показано, что принципиально новые аналитические возможности дает построение многофакторной матричной модели грибного сообщества, основанной на жестких количественных критериях. Такая модель была создана и апробирована автором данной статьи на материале многолетних учетов афиллофороидных грибов. Модель позволяет определить координаты вида в системе экологических факторов. Многоканальность связей видов в модели позволяет отслеживать в ней филогенетические линии таксонов и проводить их экологическую верификацию.

Настоящая работа имеет целью дать объективную экологическую характеристику некоторых важнейших таксонов афиллофороидных грибов, а также является попыткой выявления единства и эволюционных связей этих таксонов на экологическом уровне. Это предполагает проецирование известных филогенетических систем на рассмотренную ниже жесткую экологическую модель грибного сообщества.

Надо заметить, что в морфологических системах грибов, начиная с Э. Фриза, экоморфа (экологически обусловленная жизненная форма), заметно довлела, поэтому первые системы можно рассматривать де facto в значительной мере в качестве экологических.

Не преувеличение, что вся история классической систематики грибов (и не только грибов) — это постепенное избавление от экоморфы, ее замена эволюционно консервативными признаками (или признаками, кажущимися таковыми), по сути, реликтами, гомологами или атавизмами экоморфем того или иного этапа эволюции. По мере становления филогенетической систематики прежний подход отвергался как искусственный, а получившее развитие учение о жизненных формах грибов (Бондарцева, 1974; и др.) рассматривалось как отдельное экологическое направление микологии, или как некое «чистилище» признаков для систематики. Конечно, полного отказа от экологических

признаков в систематических построениях не было, однако в ряду прочих они имели необязательное значение. Вместе с тем Ю. Г. Алеев (1986), обобщивший и развивший в своей монографии взгляды на экоморфологию, подчеркивает ее эволюционный аспект, пронизывающий и всю современную систематику. Он рассматривает экоморфу как систему экологоморфологических адаптаций, определяющих конструкцию организма в соответствии с особенностями эволюции в условиях биотопа (на уровне таксонов речь должна идти, соответственно, об их экоморфотипах). Очевидно, что на современном этапе в силуialectического закона «отрицания отрицания» уместен систематический анализ биоты на стыке разных подходов. В частности, М. А. Бондарцева (2002), отвечая на некоторое увлечение молекулярными методами в последние годы, пишет, что «в систематике снова стала актуальной проблема значения физиономических признаков... Оценка особенностей строения грибов с позиций адаптационных функций помогает найти ответ на вопрос о родственном или конвергентном характере сходства». Естественно, для плодотворного сближения экологического и филогенетического подходов к систематике требуется введение ряда опорных звеньев.

Методологически важным в этом плане представляется сформули-

рованный Ю. Г. Алеевым (1986) «периодический закон развития живых систем», в соответствии с которым «исходные системы в результате акта агрегации становятся подсистемами новой, более высокого уровня структурной сложности». Закон является проявлением всеобщей периодичности свойств природы, нашедшей наиболее яркое логическое отражение в системе химических элементов Д. И. Менделеева, и является хорошей основой для классификации и систематизации элементов биоты, для моделирования биосистем.

Принципиальным моментом является правильный выбор конструктивных и разрешающих параметров экологической модели с учетом того, что для обоснования важнейших закономерностей они должны оптимально укладываться между логическими пределами «все ни о чем» и «ничего обо всем». Известный гидробиолог А. А. Протасов (1994), соглашаясь с мнением В. Д. Александровой (1969), проведшей обзор классификационных систем в геоботанике, пишет, что «любая биологическая классификация не может охватить и описать всего разнообразия классифицируемых объектов как из-за большого, как правило, их числа, так и в результате естественной размытости границ классифицируемых подмножеств».

Но даже небольшое число хорошо выраженных характеристик частного явления заставляет при

классификации находить сходные, общие характеристики, т. е. формировать множество объектов или явлений, обладающих сходными признаками. Классифицирование заставляет искать взаимосвязи, основанные на усложнении или упрощении структуры или других признаках, которые определяют выстраивание классифицируемых объектов в некоторые ряды, взаимосвязанные группы. Присутствие в классификации рядов есть предпосылка ее прогностичности». Для построения таких рядов могут использоваться простейшие балльные оценки, однако предпочтительней применение более жестких количественных критериев. Это же можно сказать и об ординации, которая, в отличие от классификации, подразумевает существование определяющего фактора (факторов), по градиенту которого осуществляется упорядоченное размещение объектов (Миркин и др., 1989).

I. Экологическая модель консортивного комплекса афиллофороидных грибов

Определение объекта моделирования. В настоящей работе в качестве модели для экологического анализа таксономической системы афиллофороидных грибов использована экологическая матрица их консортивного комплекса, развивающегося на древесине широкораспространенного в умеренной зоне Северного полушария лесооб-

разователя — березы (род *Betula*). Такой консортивный комплекс рассматривается как фрактал микробиоты, с достаточной степенью подобия отражающий общие черты ее организации, не исключая и филогению компонентов как генеральный процесс оформления экологических адаптаций.

В синтаксономическом плане, по Б. М. Миркину с соавторами (1989), такой комплекс характеризуется как мероценон, то есть обобщенный мероценоз, а собственно мероценоз — естественная структурная часть сообщества, экологические связи в которой носят наиболее непосредственный и напряженный характер. Частный случай мероценоза — консорция, формирующаяся вокруг автотрофного детерминанта на основе коэволюции компонентов, и также рассматриваемая на разных уровнях обобщения и в разных аспектах (индивидуальная, видовая, родовая, региональная и проч.). Консорцию можно рассматривать и как совокупность субстратно обособленных сообществ, составленных разными трофическими группами консортов. Таким образом, необобщенный, конкретный консортивный комплекс афиллофороидных грибов хорошо отвечает определению микоценоза по К. А. Каламеэсу (1977) (форма совместного существования в пределах биотопа ценопопуляций грибов, одинаковых по типу питания). В. В. Астапенко (1989), выказывая

некоторый терминологический скептицизм, придерживается субстратно-экотопического принципа выделения микоценоза, включая в него разные трофические группы грибов. В качестве ценотической системы им (Астапенко, Кутафьев, 1990) анализировался, в частности, комплекс грибов, связанных с березой (микоризообразователи, гумусовые и подстилочные сапротрофы, агарикоидные ксилотрофы). Это логично, если вид детерминанта консорции уподобить типу почвы и тем самым считать его вещественной основой биотопа, детерминирующй любое классическое сообщество.

Во многом на анализе *Betula*-комплекса ксилотрофных грибов проведена широтно-зональная дифференциация микробиоты Западно-Сибирской равнины В. А. Мухиным (1991, 1993). Подобные precedents обращения исследователей к *Betula*-комплексу не случайны, они еще раз подтверждают его объективную эколого-синтаксономическую реальность и перспективность рассмотрения в качестве модельного ценотического объекта. Учитывая его довольно сложное синтаксономическое положение, целесообразно говорить о консортивном комплексе ксилотрофных афиллофороидных грибов в широком смысле (мероценон) и в узком (мероценоз, консортивное грибное сообщество).

Идея матричной ординации и анализа грибного сообщества раз-

вивалась автором в ряде работ, поэтому можно отослать читателя к одной из последних, где построение и свойства матрицы были описаны достаточно подробно (Арефьев, 2002). Однако некоторые принципиальные моменты стоит напомнить или уточнить.

В матрице ординаированы виды афиллофороидных макромицетов, отвечающие определенному диапазону строения базидиом, что, согласно учению о жизненных формах грибов (Бондарцева, 1974), обеспечило отбор естественной экологической группировки видов (в другом аспекте — филума грибов), играющих главную роль в разложении древесины, сопоставимых в едином логическом поле. Базовым экоморфотипом группировки является латерально прикрепленная к субстрату шляпка, наиболее характерная для трубовиков. При этом в рассмотрение включались примыкающие к нему типы в диапазоне от многолетних слоистых резупинатных базидиом до базидиом с боковой ножкой, в том числе ложномногослойные резупинатные базидиомы (*Rigidoporus crocatus* (Pat.) Ryvarden), базидиомы с псевдодопилеями в виде напльвов (*Antrodia sinuosa* (Fr.) P. Karst.) и отслоений (*Tyromyces wulpeii* (Berk. et Broome) Donk), распространенные-отогнутые (*Skeletocutis amorphia* (Fr.: Fr.) Kotl. et Pouzar), кустистые базидиомы в виде скопления шляпок с боковой ножкой (*Grifola frondosa* (Dicks.: Fr.) Gray).

Табл. 1 — Виды афиллофороидных макромицетов, указанные для березы (род *Betula*) на территории бывшего СССР (система Nordic Macromycetes, 1992, 1997) / Tab. 1 — The species of aphylloroid macromycetes which were recorded on *Betula* wood on the former USSR area, arranged according to the system of Nordic Macromycetes (1992, 1997)

SCHIZOPHYLLALES	<i>S. ochraceum</i> (Pers. in Gmelin: Fr.) Gray
<i>Schizophyllaceae</i>	<i>Trichaptum abietinum</i> (Dicks.: Fr.) Ryvarden
<i>Byssoberulus corium</i> (Pers.: Fr.) Parmasto	<i>T. biforme</i> (Fr. in Kl.) Ryvarden
<i>Chondrostereum purpureum</i> (Pers.: Fr.) Pouzar	<i>T. fuscoviolaceum</i> (Ehrenb.: Fr.) Ryvarden
<i>Gloeoporus dichrous</i> (Fr.: Fr.) Bres.	<i>O. sericeomollis</i> (Romell) M. Bondartseva
<i>Merulius tremellosus</i> Schrad.: Fr.	<i>O. stipiticus</i> (Pers.: Fr.) Gilb. et Ryvarden
<i>Plicatula nivea</i> (Sommerf.: Fr.) P. Karst.	<i>O. tephroleucus</i> (Fr.) Gilb. et Ryvarden
<i>Plicaturopsis crispa</i> (Pers.: Fr.) D.A. Reid	<i>O. undosus</i> (Peck) Gilb. et Ryvarden
<i>Schizophyllum commune</i> Fr.: Fr.	<i>Pycnoporus fulgens</i> (Fr.) Donk
PHANEROCHAETALES	<i>Fomitopsidaceae</i>
<i>Rigidoporaceae</i>	<i>Antrodia heteromorpha</i> (Fr.: Fr.) Donk
<i>Climacocystis borealis</i> (Fr.) Kotl. et Pouzar	<i>A. serialis</i> (Fr.) Donk
<i>Climacodon septentrionalis</i> (Fr.) P. Karst.	<i>A. sinuosa</i> (Fr.) P. Karst.
<i>C. pulcherrimus</i> (Berk. et M.A. Curtis) Nikol.	<i>A. variformis</i> (Peck) Donk
<i>Oxyporus cornicola</i> (Fr.) Ryvarden	<i>A. xantha</i> (Fr.: Fr.) Ryvarden
<i>O. latemarginatus</i> (Dur. et Mont.) Donk	<i>Daedalea dickinsii</i> (Berk.) Yasuda
<i>O. obducens</i> (Pers.) Donk	<i>Fomitopsis epileucina</i> (Pilát) Gilb. et Ryvarden
<i>O. populinus</i> (Schumach.: Fr.) Donk	<i>F. pinicola</i> (Sw.: Fr.) P. Karst.
<i>Physiporus vitreus</i> (Pers.: Fr.) P. Karst.	<i>F. rosea</i> (Alb. et Schwein.: Fr.) P. Karst
<i>Rigidoporus crocatus</i> (Pat.) Ryvarden	<i>Gloeophyllum protractum</i> (Fr.) Imazeki
ALEURODISCALES	<i>G. sepiarium</i> (Wulfen: Fr.) P. Karst.
<i>Corticaceae</i>	<i>Piptoporus betulinus</i> (Bull.: Fr.) P. Karst.
<i>Cynidia salicina</i> (Fr.: Fr.) Burt	<i>T. fumigipes</i> G.F. Atk.
STEREALES	<i>T. kmetii</i> (Bres.) Bondartsev et Singer
<i>Cylindrobasidiaceae</i>	<i>T. subcaesioides</i> David**
<i>Cylindrobasidium evolvens</i> (Fr.: Fr.) Jülich	<i>T. wynnei</i> (Berk. et Broome) Donk
<i>Peniophoraceae</i>	<i>POLYPORALES</i>
<i>Punctularia strigosozonata</i> (Schwein.) P.H.B. Talbot	<i>Polyporaceae</i>
<i>Stereum gausapatum</i> (Fr.) Fr.	<i>Dichomitus squalens</i> (P. Karst.) D.A. Reid
<i>S. hirsutum</i> (Willd.: Fr.) Gray	<i>CORIOLALES</i>
<i>S. ostrea</i> (Blume and Nees) Fr.	<i>Ceriaceae</i>
<i>S. rugosum</i> (Pers.: Fr.) Fr.	<i>Cerrena unicolor</i> (Bull.: Fr.) Murrill
<i>S. sanguinolentum</i> (Alb. et Schwein.: Fr.) Fr.	<i>Coriolopsis trogii</i> (Berk.) Domanski
<i>S. subomentosum</i> Pouzar	<i>Daedaleopsis confragosa</i> (Bolton: Fr.) J. Schröter
<i>Xylolobus subpileatus</i> (Berk. et M.A. Curtis) Boidin	<i>D. septentrionalis</i> (P. Karst.) Niemelä
HYPHODERMATALES	<i>D. tricolor</i> (Bull.: Fr.) Bondartsev et Singer
<i>Chaetoporellaceae</i>	<i>Laxitextum bicolor</i> (Pers.: Fr.) Lentz
<i>Antrodia citrinella</i> Niemelä et Ryvarden	<i>HYMENOCHETALES</i>
<i>A. foliaceodemata</i> (Nikol.) Gilb. et Ryvarden	<i>Hymenochaetaceae</i>
<i>A. hoehnelii</i> (Bres.) Bourdot et Galzin	<i>Asterodon ferruginosus</i> Pat.
<i>A. semispina</i> (Berk. et M.A. Curtis)	<i>Hymenochaete tabacina</i> (Sowerby: Fr.) Lév.
Ryvarden	<i>Inonotaceae</i>
<i>Diplomitoporus lindbladi</i> (Berk.) Gilb. et Ryvarden	<i>Inonotus rheades</i> (Pers.) Fiasson et Niemelä
<i>Skeletocutis amorphia</i> (Fr.: Fr.) Kotl. et Pouzar	<i>Inonotopsis subiculosa</i> (Peck) Parmasto
<i>S. nivea</i> (Jungh.) Jean Keller	<i>Inonotus glomeratus</i> (Peck) Murrill
Steccherinaceae	<i>I. hastifer</i> Pouzar
<i>Irpea lactea</i> (Fr.: Fr.) Fr.	<i>I. nodulosus</i> (Fr.) Pilát
<i>Steccherinum fimbriatum</i> (Pers.: Fr.) J. Erikss.	<i>I. obliquus</i> (Pers.: Fr.) Pilát
<i>S. murashinskii</i> (Burt) Maas Geest.	<i>I. pseudobetulinus</i> Pilát
	<i>I. radicans</i> (Sowerby: Fr.) P. Karst.
Примечания / Remarks: *В скобки заключены виды, развитие которых на березе возможно по критериям матричной ординации / The names of species which can inhabit <i>Betula</i> wood proceeding from the criteria of matrix ordination are enclosed in brackets. ** <i>Tyromyces subcaesioides</i> David ≡ <i>Postia alni</i> Niemelä et Vampola — ред. (editor). ***Приоритетное название рода — <i>Postia</i> P. Karst. — не используется в данной работе, поскольку концепции рода <i>Oligoporus</i> разных авторов существенно различаются / The correct name of the genus — <i>Postia</i> P. Karst. — is not used in this paper because of the genus <i>Oligoporus</i> concepts sufficiently differ in treatment of different authors.	<i>Phellinaceae</i>
	<i>Fomitoporia punctata</i> (P. Karst.) Murrill
	<i>F. robusta</i> (P. Karst.) Fiasson et Niemelä
	<i>Fuscoporia ferrea</i> (Pers.: Fr.) G. Cunn.
	<i>F. ferruginea</i> (Schrad.: Fr.) Murrill
	<i>Phellinus alni</i> (Bondartsev) Parmasto
	<i>Ph. cinereus</i> (Niemelä) Fischer
	<i>Ph. ignarius</i> (L.: Fr.) Quél.
	<i>Ph. laevigatus</i> (Fr.) Bourdot et Galzin
	<i>Ph. lundellii</i> Niemelä
	<i>Ph. nigricans</i> (Fr.) P. Karst.
	<i>Porodaedalea guilva</i> (Schwein.) comb. ined.

Vol. 3, 2003

Исключались, как связанные с дополнительными факторами, на данном этапе неоправданно усложняющими модель, инкрустирующие субстрат резупинатные формы и отрицательно геотропичные формы в виде шляпки с центральной ножкой или ветвистых базидиом. Строение гименофора имело значение лишь при дальнейшей координации видов.

На настоящем этапе исследований в рамках экологической матрицы ординации практически все известные автору для территории бывшего СССР и смежных северных регионов виды *Betula*-комплекса, отвечающие названному диапазону, всего более 120 (табл. 1). Большинство их значительно шире распространено в родовом ареале березы (Gilbertson, Ryvarden, 1986, 1987; Ryvarden, Gilbertson, 1993, 1994; Núñez, Ryvarden, 2000; Jülich, Stalpers, 1980; Eriksson, Ryvarden, 1973, 1975, 1976; Eriksson et al., 1978, 1981, 1984; Hjortstam et al., 1987, 1988) и составляет наиболее активное ядро комплекса. По сравнению с более ранней редакцией матрицы, основанной на западносибирских материалах (Арефьев, 2002), это потребовало некоторого ее усложнения, уточнения места редких видов, но не внесло принципиальных изменений в ее концепцию и положение центральных плэяд видов.

Основными критериями координации видов в матрице были:

- 1) экологическая сопряженность видов (на уровне микоценоза, биогеоценоза, биома, территории);
- 2) экологический континуум (градиентное изменение численности видов, размеров и строения их базидиом в ординарируемых рядах);
- 3) периодичность свойств видов;
- 4) учет (не обязательное следование!) филогенетической близости видов, исходя из известных систем.

Экологическая ординация и эколого-функциональные группы грибов. Матрица имеет гиперпространственную форму и ординарирует виды в системе четырех основных факторов, определяющих структуру грибной консорции: 1) жизненное состояние древесного субстрата — 2) гидротермический режим внешней среды — 3) размер субстрата — 4) сукцессия грибов в ходе разложения древесины (см. Приложение 1, стр. 30—31). Для удобства восприятия матрица представлена в развернутом виде, состоящем из четырех слоев, каждый из которых соответствует сочетаниям двух последних названных факторов. В верхних слоях матрицы ординарированы виды, характерные для стволовой древесины и ассоциируемые со спелыми и перестойными лесами; в нижних — виды, характерные для ветвей и вершин деревьев, для подроста, и чаще всего ассоциируемые с молодняками.

В слоях, находящихся справа, ординарированы виды, осуществляющие первые стадии разложения древесины (первичные), в слоях слева — виды, завершающие ее разложение еще в качестве древесины (вторичные). К первичным отнесены все паразитические виды, вызывающие типичные хронические центральные гнили ствола, в т.ч. и виды, способные длительное время сохраняться на гнилью древесине (*Phellinus igniarius* (L.: Fr.) Quél.); ко вторичным — паразитические грибы, вызывающие хронические корневые и комлевые гнили, в своем развитии тесно связанные с почвой.

Каждая ячейка слоя матрицы соответствует уникальному сочетанию названных экологических факторов, определяющих модальную экологическую нишу вида (наличие экологической амплитуды при большом числе наблюдений не влечет существенного отклонения вида от модальной ниши). Соответственно, каждый вид имеет координату: слой, столбец, строка. Например, ячейка PC56 — *Trametes gibbosa* (Pers.) Fr., первичный в сукцессии стволовой раневый, ассоциируемый с типичными крупнотврдьми или аномальными валежниками. (Как аномальные обозначены производные древостоя, возникшие при нарушении естественного хода онтогенеза леса под воздействием внешних факторов, превышающих норму реакции, например пожаров, рекреационной нагрузки и других.) Виды, расположенные в супротив-

ных ячейках матрицы, являются ближайшими (но не полными) экологическими аналогами по трем факторам из четырех. Так, *Daedaleopsis confragosa* (Bolton: Fr.) J. Schröt. и *Fomitiporia punctata* (P. Karst.) Murrill экологически сопряжены не только на березе — очень характерно их совместное развитие на усохших ивах.

В каждом слое виды ординарированы в перекрещивающихся вертикальных и горизонтальных рядах и в целом образуют диагональ, состоящую из 4-х рядов. Первый диагональный ряд (обращенный внутрь матрицы) составляют неморальные гидротермические мезофилы, второй — термофилы (в слоях первичных в сукцессии и веточных видов ксеротолерантные термофилы), третий — boreальные гидротермические эврибионты. Четвертый ряд составляют гигрофильные, частично психротолерантные виды, горнотаежные или поевые. Часть поевых видов (*Trametes hirsuta* (Wulfen: Fr.) Pilát, и др.) адаптировалась к существованию на горелой древесине.

В начале диагонали ординарированы типичные паразитические виды, вызывающие хронические центральные гнили березы. Сумма номера строки и столбца для них составляет от 0 (наиболее специализированные) до 2. В «веточных» слоях это место занимают специализированные (в частности, гаревые) транс-

кортикальные виды. Далее следуют типичные транскортикальные виды (3—4), поражающие сухостой через естественные перфорации коры. Далее — слабо специализированные (5—7) ранево-транскортикальные и транскортикально-раневые виды. Далее — типичные раневые виды (8—10), поражающие лишенную коры древесину; наконец, специализированные раневые виды (11—15), поражающие особо крупную, горелую, затопляемую, покрытую почвой древесину, а также паразитические виды раневой природы.

Заметим, что многие раневые и транскортикальные виды на первых стадиях способны заселять древесину с еще не окончательно отмершими клеточными элементами (Рипачек, 1967). Однако афиллофороидные грибы в качестве воздушителей заболонных гнилей для растущей березы не характерны и к паразитам здесь отнесены только грибы, вызывающие хронические центральные гнили ствола, ветвей и корней растущих деревьев. Паразиты, способные заселять только растущее дерево отнесены к облигатным, даже если способны длительно развиваться после его гибели.

Пути определения филогенетической близости видов в экологической модели. Экологическая и (селективно) филогенетическая близость видов определяется их нахождением в смежных

ячейках слоя, либо в супротивных ячейках других слоев матрицы, что устанавливается при проецировании слоев друг на друга. Близкими также являются расположенные супротивно мезофильные и гигрофильные (не психротолерантные) виды. В ряде случаев для установления матричной близости видов важно, что некоторые свойства видов, находящихся в начале и конце диагональных рядов оказываются близки. Они ассоциируются с одним и тем же состоянием леса, заселяют субстраты с наиболее стабильным гидротермическим режимом (для срединной части диагонали такой режим менее стабилен), и с той, и с другой стороны есть паразитические виды (соответственно, транскортикальной и раневой этиологии). Таким образом, начало и конец диагонали каждого слоя как бы смыкаются в виде сплюснутого кольца, близкого к торOIDу. Это находит отражение в нумерации столбцов и строк (Приложение 1, стр. 30—31). Нумерация с учетом смыкания диагонали дается в матрице в скобках. Так, специализированные виды первой по счету строки (столбца) слоя с нумерацией (2), по ряду свойств близки видам строки (столбца) с нумерацией 2 и иногда тоже могут рассматриваться как экологические аналоги. Особенно близки в этом плане некоторые транскортикальные вершинно-веточные виды, например, относительно древний

циркумбореальный *Hapalopilus rutilans* (Pers.: Fr.) Murrill и, очевидно, вытесняющий его на гари, еще слабо дифференцировавшийся евразиатский *Daedaleopsis septentrionalis* (P. Karst.) Niemelä. Их вторичные аналоги — редкий для бересы *Skeletocutis amorphia* var. *vassilkovii* Bondartsev (= *Antrodiella incrustans* (Cooke) Ryvarden — ред.) и обычный *Steccherinum ochraceum* (Pers. in Gmel.: Fr.) Gray, в рамках консорции также близки по экологии, чаще развиваются на древесине, разложенной *Daedaleopsis septentrionalis*, и на его базидиомах.

То, что диагональ матрицы смыкается в форме сплюснутого кольца, показывает также заливка ячеек, идущая по излому нумерации столбцов и строк (см. Приложение 1, стр. 30—31). Незалитая часть диагонали соответствует проекции верхней половины кольца с диапазоном видов от типичных транскортикальных до типичных раневых (1—5). Залитые ячейки, смыкаясь, составляют проекцию нижней, «геневой» половины кольца, имеющей тот же изначальный диапазон видов, но проявляющих большую специализацию (паразиты и проч.).

Таким образом, пространство матричной модели консорции, как и пространство Лобачевского, оказывается особым образом искривленным, что, с одной стороны, усложняет его понимание, с другой — позволяет полнее канализировать его отдельные области. Филогенетиче-

ски близкие виды, — образуемые ими линии, — могут быть отслежены по многим каналам: у каждого вида центральной части слоя есть 7 смежных видов и по 8 в других слоях, то есть даже без учета смыкания диагонали матрицы, до 31 основного канала.

Проверка модели. Соответствие представленной редакции матрицы важнейшему количественному критерию ординации — градиентному распределению численности видов в рядах показано в Приложении 1а (стр. 21) по данным учетов автора в Западной Сибири (за условную особь гриба принимали единичный древесный субстрат, несущий базидиомы того или иного вида).

Закономерно, что на уровне биома ее лесной зоны наибольшую численность, как правило, имеют центральные члены рядов. Некоторую асимметрию вносят специализированные виды (стволовой паразит *Phellinus igniarius*, развивающийся на гарях *Gloeophyllum sepiarium* и др.) Для локальных биогеоценозов градиентность распределений сохраняется, но они могут иметь большую асимметрию в соответствии с гидротермическими условиями. В каждом слое образуется не более двух конгрегаций видов (транскортикальной и раневой) — матричных группировок грибов, определяемых по данным количественного учета, формирующихся по градиенту численности вокруг доминанта.

Поскольку в матрицу внесены дополнительные виды консорции бересы, известные из разных частей ее ареала, но отсутствующие в количественных учетах автора, проверка настоящей редакции матрицы в географическом аспекте проведена на качественном уровне. В матричный шаблон внесены данные по наличию вида на березе в удаленных друг от друга и разных по экологическим условиям районах Евразии (табл. 2): Карело-Финскому (Niemelä et al., 1992; Бондарцева, 1992; Бондарцева и др., 2000; Ниемеля, 2001), Урало-Западносибирскому (Степанова-Картавенко, 1967; Мухин, 1993, Ставишенко, 2000, 2000a, 2000b, 2002; Арефьев, 1997, 2000 и др.), по Дальнему Востоку (Николаева, 1967; Любарский, Васильева, 1975; Бондарцева, 1998), по арктическому побережью Азии (Мухин, Котиранта, 2001; Арефьев, 2002a). Принятые матричные критерии на качественном уровне сохраняются для всех рассмотренных регионов. Единственное исключение связано с тем, что *Inocutis rheades* (Pers.) Fiasson et Niemelä на Дальнем Востоке для бересы конкретно не указывается. Однако, вероятнее всего, он там на ней есть. Этот вид не был указан для бересы и в монографии А. С. Бондарцева (1953), однако позднее приводится для нее во многих регионах Евразии (Бондарцева, Пармасто, 1986, и др.).

Таким образом, несмотря на известную ограниченность распространения ряда видов, представленный вариант матрицы «работает» на обширных просторах Евразии.

В консорции бересы представлены далеко не все афиллофоридные грибы, что, конечно, не дает оснований для исчерпывающего анализа этой группы. Однако данная консорция сформировалась в чрезвычайно широком диапазоне экологических условий умеренной зоны и поэтому составляет достаточно representative естественную выборку видов из важнейших таксонов афиллофоридных грибов, близко соответствующую интегральной характеристике генеральной совокупности видов большинства таксонов. При необходимости в анализ могут вовлекаться виды, не входящие в консорцию бересы, подобной жесткой модели для которых пока не разработано.

Экологическое представление таксона. Для обобщенной экологической характеристики таксона в контексте данной работы логично использовать термин «экотип таксона», как экологическую параллель (морфотипа) таксона в систематике. В этом смысле термин хорошо соответствует исходному греч. *typos* — образец, или форма в значении «оттиска», «отпечаток». Однако, бытует понимание этого термина «экотип» и как генетичес-

Табл. 2 — Распределение видов *Betula*-комплекса афиллофороидных макромицетов в матричном шаблоне для различных регионов Евразии / Tab. 2 — Some distribution patterns of *Betula*-complex aphyllophoroid macromycetes which were obtained for various regions of Eurasia in the matrix model

		А. ФИНЛЯНДИЯ И КАРЕЛИЯ / FINLAND & KARELIA																	
		Первичные виды (P) / Primary species					Вторичные виды (П) / Secondary species												
		7	6	5	4	3	2	1	0	1'	1'	0	1	2	3	4	5	6	7
Стволовые виды Trunk species	8																		
	7																		
	6	Б															Б	Б	Б
	5	Б	Б	Б													Б	Б	Б
	4		Б														Б	Б	Б
	3																		
	2																		
	1																		
	0																		
	1																		
Веточные виды (B) Branch species	2																		
	3																		
	4																		
	5	Б	Б	Б															
	6	Б	Б	Б															
	7	Б	Б	Б															
	8	Б	Б	Б															
	9																		
	10																		
	11																		
Б. УРАЛ И ЗАПАДНАЯ СИБИРЬ / URAL & WESTERN SIBERIA																			
Координаты / Coordinates		Первичные виды (P) / Primary species					Вторичные виды (П) / Secondary species												
		7	6	5	4	3	2	1	0	1'	1'	0	1	2	3	4	5	6	7
Стволовые виды Trunk species	8	Б																	Б
	7	Б	Б	Б															Б
	6	Б	Б	Б															Б
	5	Б	Б	Б															Б
	4		Б																Б
	3																		
	2																		
	1																		
	0																		
	1																		
Веточные виды (B) Branch species	2																		
	3																		
	4																		
	5	Б	Б	Б															
	6	Б	Б	Б															
	7	Б	Б	Б															
	8	Б	Б	Б															
	9																		
	10																		
	11																		
С. ДАЛЬНИЙ ВОСТОК / FAR EAST																			
Координаты / Coordinates		Первичные виды (P) / Primary species					Вторичные виды (П) / Secondary species												
		7	6	5	4	3	2	1	0	1'	1'	0	1	2	3	4	5	6	7
Стволовые виды Trunk species	8	Б	Б																
	7	Б																	
	6	Б	Б	Б															
	5	Б	Б	Б															
	4		Б																
	3																		
	2																		
	1																		
	0																		
	1																		
Веточные виды (B) Branch species	2																		
	3																		
	4																		
	5	Б	Б	Б															
	6	Б	Б	Б															
	7	Б	Б	Б															
	8	Б	Б	Б															
	9																		
	10																		
	11																		
Д. АРКТИЧЕСКОЕ ПОБЕРЕЖЬЕ АЗИИ (ЛЕСОМАТЕРИАЛЫ И «ПЛАВНИК») / ARCTIC COAST OF ASIA (TIMBERS & 'PLAVNIK' — EJECTED FLOATING WOOD)																			
Координаты / Coordinates		Первичные виды (P) / Primary species					Вторичные виды (П) / Secondary species												
		7	6	5	4	3	2	1	0	1'	1'	0	1	2	3	4	5	6	7
Стволовые виды Trunk species	8																		
	7																		
	6																		
	5																		
	4																		
	3																		
	2																		
	1																		
	0																		
	1																		
Веточные виды (B) Branch species	2																		
	3																		
	4																		
	5	Б	Б	Б															
	6	Б	Б	Б															
	7	Б	Б	Б															
	8	Б	Б	Б															
	9																		
	10																		
	11																		

Примечание / Remark: Б — вид отмечен на березе / the species is found on birch wood.

ки дифференцированной субпопуляции, ограниченной определенным местообитанием (Tigeson, 1922; Вальтер, 1982). В этом значении «экотип» является не совсем удачным синонимом экологической расы. При известной многозначности слова «типа» (даже в биологической терминологии) параллельное толкование термина «экотип», очевидно, допустимо. Под экотипом таксона в настоящей работе подразумевается совокупность признаков, выражавших усредненные экологические свойства таксона, в наибольшей мере распространенные на всех его представителях. Об экотипе таксона можно судить и по образцовому, наиболее типичному по экологическим характеристикам представителю таксона. Таксон более низкого порядка (начиная с вида) может рассматриваться как экотип для таксонов более высокого порядка. Критерием для рассмотрения вида в качестве экотипа таксона может считаться центральное положение вида в матричной структуре таксона. Такая конкретизация, предметность экотипа несет определенную условность, но удобна при попытках выхода на филогению.

Подprotoэкотипом понимается вид, предположительно наиболее близкий к эволюционно исходному экотипу таксона. Определяется он по совокупности примитивных экологических и морфологических признаков на

фоне всего таксономического блока матрицы. Протоэкотип является отправным пунктом для отслеживания линий эволюции таксона. Примитивными признаками, возможно, приобретенными, являются способность к обитанию в подстилке, слабая или, напротив, узкая (Цвелев, 1971) специализация вида. Примитивным признаком, возвращение к которому от ксилотрофии сомнительно, является гемибиотрофия — преимущественное использование протопласта ксилемы и коры в метаболизме некоторых «пионерных» дереворазрушителей, близких к т.н. «деревоокрашающим» грибам. Деструктивный тип гнили уже не считается примитивным признаком вида, очевидно, является обитание на хвойных, несомненно, более древних эдификаторах лесной растительности, особенно в тех случаях, когда оно сочетается с другими примитивными признаками и обитанием более продвинутых представителей таксона на лиственных.

В качестве основы для анализа взята наиболее популярная ныне система *Nordic Macromyctetes* (1992, 1997) (NM), параллельно рассмотрены

также широко используемая специалистами система, принятая в 8-м издании «Ainsworth & Bisby's Dictionary of the Fungi» (Hawkesworth et al., 1995) (ABDF) и явно заслуживающая внимания система И. В. Змитровича (2001), во многом перекликающаяся со взглядами одного из крупнейших морфологов XX столетия Э. Корнера (Corner, 1954 etc.; Змитрович, 2002).

II. Экологический анализ таксонов

Макромицеты порядка (i) *Schizophyllales* (NM) представлены в консорции 7 видами сем. *Schizophyllaceae*, образующими в проекции экологической матрицы единый блок (табл. 3). Все они отнесены к веточным грибам или близким к ним по пространственной стратегии грибам, развивающимся на погибших базидиомах трутовиков и переходящим с них на гнилую древесину (в частности, *Gloeoporus dichrous* (Fr.: Fr.) Bres.) на базидиомах *Inonotus obliquus* (Pers.: Fr.) Pilát). По отношению к состоянию субстрата виды семейства выстраиваются в непрерывный ряд от ранево-транскортикальных до типичных и далее специализированных раневых: *Plicaturopsis crista* (Pers.: Fr.) D.A. Reid (5), *Byssomerulius corium* (Pers.: Fr.) Parmasto (7), *Plicatura nivea* (Sommerf.: Fr.) P. Karst. (9), *Merulius tremellosus* Schrad.: Fr. (≡ *Phlebia tremellosa* (Schrad.: Fr.) Nakasone et Burds.) (9), *Gloeoporus dichrous* (10), *Schizophyllum commune* Fr.: Fr. (11), *Chondrostereum purpureum* (Pers.: Fr.) Pouzar (11). Первые два вида встречаются практически только на ветвях, остальные могут развиваться и в стволовой части дерева, на пнях. Виды семейства перекрывают весь сукцессионный спектр гниения древесины от пионерных видов, слабо использующих ее лигнотеллюзный комплекс (*Ch. purpureum*, в меньшей степени *Schizophyllum commune* — Рипачек, 1967) до грибов, способных осуществлять поздние стадии разложения вплоть до гумифицированной древесины (*Merulius tremellosus*, *Gloeoporus dichrous*). Промежуточное положение занимают *Plicaturopsis crista*, и, очевидно, *Plicatura nivea*, *Byssomerulius corium*.

В плане гидротермической валентности большинство видов семейства, за исключением специализированных, — термофильные ксеротолеранты, определяющие его общий экотип. Эврибионтом является *Gloeoporus dichrous*, ассоциированный с ядовым паразитом *Inonotus obliquus*. Психротолерантными гигрофилами являются *Plicatura nivea*, ассоциированный с гигрофильной ольхой, и *Chondrostereum purpureum*, заселяющее свежие, еще насыщенные влагой субстраты в широком диапазоне внешних гидротермических условий.

Центральное место в матричной структуре семейства занимает *Merulius tremellosus* — раневый вторичный веточный термофильный ксеротолерант, близкий к эврибионтам, имеющий значительное морфологическое и экологическое сходство с прочими видами семейства. Он имеет высокую численность, широко представлен в других консорциях (в г. Тюмени — на 9 породах), но мало характерен для хвойных. Хорошо представлен на хвойных и лиственных только *Sch. commute* — слабый дереворазрушитель, использующий остатки протопласта клеток коры и ксилемы (Рипачек, 1967). М. А. Бондарцева и Э. Пармasto, 1986 выводят этот вид от цифелловых грибов, способных развиваться на травах, листьях и переходящих на древесину. Вероятно, к протоэкотипу семейства этот вид наиболее близок. Предковыми могли быть формы, занимавшие промежуточное положение между *Sch. commute* и *Chondrostereum purpureum* — еще более слабым, но специализированным ксилотрофом, близким к «деревоокрашивающим» грибам, способным заселять только древесину с живыми клеточными элементами (Рипачек, 1967; Давыдкина, 1974). Даже если не принимать концепцию примитивности кортициоидного гименофора (Пармasto, 1969; и др.), основное направление эволюции семейства в данном его объеме, судя по матрице, составил

переход от частичной ксиlobиотрофии (*Chondrostereum purpureum* или близкий по трофике его некортициоидный предок) через некое промежуточное звено (*Schizophyllum commute*) к обитанию на сильно перегнившей древесине, бедной лигноцеллюзами, понячалу не имевшей контакта с почвой (прикрепленные ветви, центральные гнили). Базовым звеном этого этапа эволюции можно считать *Merulius tremellosus*. От него в экологической матрице иrradiирует ряд направлений: трофическая ассоциация с древесной почвой-детерминантой (*Plicatura nivea*) или с первичным грибом-дереворазрушителем (*Gloeoporus dichrous*), обитание на тонких ветвях с постепенным переходом на первые стадии их ксиолиза (*Byssomerulius corium* → *Plicaturopsis crista*).

В системе ABDF в порядок *Schizophyllales* из названных видов включен только *Schizophyllum commute*, характеризующийся значительными морфологическими особенностями; все прочие отнесены к порядку *Stereales* (сем. *Meruliaceae* — *Byssomerulius*, *Chondrostereum*, *Gloeoporus*, *Merulius* и сем. *Amylocorticiaceae* — *Plicatura*), также представленному веточными видами. При этом прослеженная выше эволюционно-экологическая линия матрицы разрывается.

И. В. Змитрович также выделяет семейства *Meruliaceae* и *Schizophyllaceae*, но объединяет их в пределах

одного порядка — *Schizophyllales*. При этом среди *Merulaceae* род *Merulius* рассматривается как наиболее примитивный, а рассмотренная выше филогенетическая линия приобретает обратное направление: от подстиloчных грибов к гемибиотрофам. Причем такое направление расширяется, поскольку в порядок *Schizophyllales* им включен и *Cylindrobasidium evolvens* (Fr.: Fr.) Jülich — другой пионерный вид, слабый дерево-разрушитель, близкий к «деревоокрашивающим» грибам (Рипачек, 1967; Василяускас, Стенлид, 2000). Включение в порядок *Schizophyllales* рода *Skeletocutis*, с учетом смыкания диагонали слоя, также вполне укладывается в матричную структуру порядка, продолжая экоэволюционное направление от *Merulius tremellosus* к транскортикальным грибам.

Таким образом, порядок *Schizophyllales* в системе И. В. Змитровича проецируется на экологическую матрицу наиболее целостно, компактно и логично. Эволюционно-экологическое направление от подстилочных грибов к гемибиотрофам сомнительно, хотя и возможно в случае паразитического «вырождения» микориз.

Макромицеты порядка (ii) *Phanerochaetales* (NM) представлены 9 видами семейства *Rigidoporaceae*. Большинство их отнесено ко вторичным стволовым транскортикальным и паразитическим видам и образует единый матрич-

ный блок (табл. 3). Видимое исключение составляет только относимый к специализированным раневым грибам *Climacocystis borealis* (Fr.) Kotl. et Pouzar (ячейка BC [3] [3]), однако в силу смыкания диагонали слоя он проецируется на основной блок порядка (ячейка BC33). В отношении состояния субстрата диапазон видов основной части блока изменяется от слабо специализированных к типичным транскортикальным и далее к специализированным паразитическим формам: *Oxyporus latemarginatus* (Dur. et Mont.) Donk (6), *Physisporinus vitreus* (Pers.: Fr.) P. Karst. (5), *Rigidoporus crocatus* (4), *Oxyporus obducens* (Pers.) Donk (4), *O. corticola* (Fr.) Ryvarden (3), *O. populinus* (Schumach.: Fr.) Donk (2 — как паразит, 4 — как транскортикальный), *Climacodon pulcherrimus* (Berk. et M.A. Curtis) Nikol. (2 [4]), *C. septentrionalis* (1 [3]). Большинство видов семейства, в частности из родов *Oxyporus*, *Climacodon* — неморальные мезофилы (*Climacodon pulcherrimus*, *Oxyporus populinus*, *O. obducens*, *O. latemarginatus*) и близкие к ним термофилы (*Climacodon septentrionalis*, *Oxyporus corticola*). *Rigidoporus crocatus* и *Climacocystis borealis* — очевидно, эврибионты, избегающие, однако, экстремальных условий, а *Physisporinus vitreus* — гигрофильный, но не психротолерантный вид.

Центральным в матричной структуре семейства в этом его составе является род *Oxyporus*, на уровне вида — *O. obducens*, стволовой вто-

ричный транскортикальный мезофил, очевидно близкий к экотипу рода. Он характеризуется невысокой численностью, но широко распространен, слабо специализирован по отношению к жизненному состоянию субстрата и трофически (встречается на многих лиственных, реже на хвойных). Однако *Rigidoporus crocatus* и еще более гигрофильный *Physisporinus vitreus* характерны для хвойных; последний может переходить на подстилку и почву, примитивен по строению, что позволяет рассматривать его как вид, наиболее близкий к исходному экотипу семейства. Вероятно, род *Oxyporus* эволюционировал в направлении к существованию на лиственных в неморальных лесах. От *Oxyporus obducens* прослеживается экологическая иррадиация: к обитанию на горелой и раневой древесине (*O. latemarginatus*), к ксеротолерантности (наиболее свойственный консорции *O. corticola*), к паразитизму (*O. populinus*). Род *Climacodon* в данной трактовке семейства эволюционировал от исходного экотипа к паразитизму в оптимальных гидротермических условиях без столь выраженной специализации на лиственных. Род *Climacocystis* эволюционировал в ассоциации, прежде всего, с елью. В системе ABDF все названные виды рассматриваются в составе трех семейств порядка *Poriales* (*Climacodontaceae*, *Rigidoporaceae*, *Poriaceae*). Экологическое единство двух первых се-

мейств (роды *Climacodon*, *Oxyporus*, *Rigidoporus*, *Physisporinus*) при этом сохраняется. Род *Climacocystis* более органично вписывается в матричную структуру семейства *Poriaceae* (род *Tyromyces*, и др.). С учетом смыкания диагонали слоев все виды сформированного таким образом порядка образуют единый матричный блок.

В системе И. В. Змитровича все рассматриваемые виды порядка *Phanerochaetales* (NM) включены в пор. *Scutigerales*. Роды *Oxyporus*, *Rigidoporus*, *Physisporinus* объединены с *Inonotus* s. l. и *Phellinus* s. l. в семейство *Mucronoporaceae*. В матрице они составляют естественный блок транскортикальных и паразитических грибов, к исходному экотипу которого близок *Physisporinus vitreus*, или еще более характерный для хвойных гигрофильный, способный переходить на подстилку *Inonotopsis subiculosa* (Peck) Parmasto. Этот редкий примитивный вид в системе NM относится к порядку *Hymenochaetales*, но близок к представителям родов *Oxyporus* и *Rigidoporus* отсутствием щетинок. Роды *Laetiporus* и *Rysoporellus* отнесены И. В. Змитровичем к семейству *Phaeolaceae* и, с учетом смыкания диагонали слоя в матрице, образуют сцепку вторичных термофильных транскортикальных и паразитических грибов. Роды *Climacodon* и *Climacocystis* отнесены к сем. *Scutigeraceae*. В матрице они разобщены, но вместе с другими представителями семейства (*Tyromy-*

*myces, Abortiporus, Grifola), с учетом смыкания диагонали слоев, семейство *Scutigeraceae* также образует единый блок, в котором, в частности, соединяются транскортикально-паразитические и ранево-паразитические грибы.*

Таким образом, при проецировании видов порядка *Phanerochaetales* (NM) (во всех рассмотренных системах) на экологическую матрицу прослеживается определенное эволюционно-филогенетическое единство. Примитивный гумусово-подстилочный исходный экотип на стадии выделения сем. *Muscoporaceae* из общего ствола пор. *Scutigerales* (очевидно, знаменуемой экотипом *Inonotopsis subiculosa*) прослеживается в системе И. В. Змитровича весьма логично.

Макромицеты порядка (iii) *Aleurodiscales* (NM) представлены одним видом — *Cytidia salicina* (Fr.: Fr.) Burt, найденным на березе в южной Гренландии (Knudsen et al., 1993). Обычно этот широко распространенный вид развивается на коре ветвей древесных представителей *Salicaceae*. В экологической матрице он рассматривается в качестве первичного веточного гигрофильного специализированного раневого гриба, завершающего диагональ слоя, и по ряду свойств сближающегося с транскортикальными видами. Показательно, что его стволовым аналогом является *Trametes suaveolens* (Fr.) Fr.

В системе ABDF *Cytidia salicina* отнесен к порядку *Stereales*, сем. *Corticaceae* s. str., куда входит и примыкающий к нему в матрице разрушитель осиновой коры и заболони *Punctularia strigosozonata* (Schwein.) R.H.B. Talbot. В рамках всего порядка *Cytidia salicina* входит в единый крупный блок относимых к нему грибов (*Cylindrobasidium*, *Stereum*, и др.). В данной концепции матричное положение вида выглядит весьма закономерным.

В системе И. В. Змитровича *Cytidia salicina* отнесен к порядку *Tricholomatales*, сем. *Peniophoraceae* вместе с примыкающими к нему в матрице *Punctularia strigosozonata* и *Stereum sanguinolentum* (Alb. et Schwein.: Fr.) Fr., что также включает вид в крупный таксономический матричный блок. При этом *S. sanguinolentum*, проявляющий себя в широком диапазоне от пионерного вида до активного дереворазрушителя на поздних стадиях развития гнили (Hallaksela, 1993), может рассматриваться в качестве переходного звена от типичных ксилотрофов данного семейства к разрушителям преимущественно мертвого протопласта коры и заболони (*Cytidia salicina*, *Punctularia strigosozonata*).

Макромицеты порядка (iv) *Stereales* (NM) представлены 9 видами: один из которых относится к семейству *Cylindrobasidiaceae* (*Cylindrobasidium evolvens*), остальные — к сем. *Peniophoraceae*. В матрице выделяются две экологические группировки порядка.

Приложение 1а — Распределение численности ($\times 10$) видов *Betula*-комплекса афиллофоридных макромицетов в матричном шаблоне по данным количественного учета в Западной Сибири / Appendix 1a — *Betula*-complex aphylllophoroid fungi species numbers ($\times 10$) in a matrix resulting from the data of the quantitative recordings in Western Siberia

Координаты / Coordinates	Первичные виды (P) / Primary species	Вторичные виды (II) / Secondary species																	
		7	6	5	4	3	2	1	0	1'	1'	0	1	2	3	4	5	6	7
8	1	—																—	—
7	1	1	—															—	—
6	1	7	12	—													14	4	—
5	3	159	44	—												3	122	1	—
4	—	40	—	—												—	1	—	—
3	—	—	2	1	—										1	—	—	—	—
2	—	—	?	187	—										1	—	—	—	—
1	—	—	895	1	—										64	1	—	—	—
0	—	—	195	119	—										116	1	—	—	—
0	—	—	3	13	—										1	—	—	—	—
1	—	—	—	—	12	350	20	—	—	2	27	1			66	59	—	—	—
2	—	—	—	—	1	114	40	—	—	—	—	—			14	1	—	—	—
3	—	—	—	—	1	4	16	—	—	—	—	—			1	24	28	3	—
4	—	—	—	—	1	15	8	—	—	—	—	—			1	24	28	3	—
5	—	—	—	—	19	79	161	—	—	—	—	—			—	1	—	—	—
6	—	—	—	—	26	6	—	—	—	—	—	—			—	1	—	—	—
7	—	—	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—			—	—	—	—	—

Первая представлена первичными раневыми веточными видами — от типичных до специализированных, переходящих на крупные древесные субстраты, а в других консорциях (дуб) и становящихся раневыми паразитами: *Stereum rugosum* (Pers.: Fr.) Fr. (9), *S. hirsutum* (Willd.: Fr.) Gray (10), *S. gausapatum* (Fr.) Fr. (10), *Xylobolus subpileatus* (Berk. et M.A. Curtis) Boidin (12), *Stereum sanguinolentum* (13), *Punctularia strigosozonata* (14), а также пионерный *Cylindrobasidium evolvens* (12). Группировка охватывает весь гидротермический спектр умеренной зоны, включая виды от гигрофильного психротолеранта *Stereum rugosum* (ассоциирующегося с ольхой и встречающегося на горелой березе) до мезофильных неморальных *S. gausapatum* и *Xylobolus subpileatus*, ассоциирующихся, прежде всего, с дубом. В качестве ксеротолеранта на березе (чаще на горелой) развивается *Stereum sanguinolentum*, более свойственный хвойным. Эврибионтом является *Cylindrobasidium evolvens*; очевидно, близок к эврибионтам и редкий на березе *Punctularia strigosozonata*.

Центральное место в группировке занимает *Stereum hirsutum*: он имеет наибольшую численность, широко представлен на лиственных (в Тюмени на 12 породах), но практически отсутствует на хвойных.

Вторая группировка порядка *Stereales* состоит из двух близких вторичных веточных транскортин-

кальных видов: *Stereum subtomentosum* (3) и *S. ostrea* (4). Первый из них — термофильный ксеротолерант, второй — неморально-тропический мезофил. Прямых связей между этими группировками в экологической матрице не прослеживается. Но связь их можно установить, прибегнув к более сложному построению, выходящему за рамки данной матрицы. При смыкании диагонали слоя *Punctularia strigosozonata* и *Stereum sanguinolentum* проецируются в ячейки PB33 и PB34, смежные с ячейкой PB23, занимаемой *Plicaturopsis crispa*. Последний физиономически очень схож с отсутствующими в консорции березы неморально-тропическими *Stereum striatum* (Fr.) Fr. и *S. ochraceoflavum* (Schwein.) Ellis, также свойственными мелким ветвям лиственных. Есть основания полагать, что в надконсортивной экологической матрице эти два вида и образуют связующее звено. Т. А. Давыдкина (1980) рассматривает их в качестве наиболее примитивных представителей рода *Stereum* и через них выводит стереумовые грибы из примитивных *Lopharia* Kalchbr. et McOwan, развивающихся в контакте с почвой, то есть, в конечном счете, из почвенно-подстилочных грибов. Однако, наличие в составе *Stereales* пионерного гемибиотрофного *Cylindrobasidium evolvens*, одинаково свойственного лиственным и хвойным, позволяет и его рассматривать в качестве близкого к протоэкотипу порядка.

Если это так, *Stereales* могут вести начало от грибов, заселявших не-древесные части растений и первоначально использовавших протопласт коры и древесины (ныне это направление представляет также *Punctularia strigosozonata*). В этом плане порядки *Schizophyllales* (NM) и *Stereales* (NM), включающие веточные формы деревообитающих грибов, могут быть сходны.

Такому пониманию вполне соответствует система ABDF, в которой рассматриваемые стереумовые и мерулиоидные грибы объединены в порядок *Stereales* в рамках четырех семейств: *Corticaceae* s. str. (*Cytidia*, *Punctularia*), *Hypocreales* (*Cylindrobasidium*), *Meruliaceae* (*Bysso-murulus*, *Chondrostereum*, *Gloeophorus*, *Merulius*, *Plicatura*, *Plicaturopsis*), *Stereaceae* (*Stereum*, *Xylobolus*). При этом порядок *Stereales* образует в экологической матрице крупный единый блок, охватывающий большую часть ее «веточных» слоев.

И. В. Змитрович относит стереумовые грибы к порядку *Tricholomatales* сем. *Peniophoraceae* (*Cytidia*, *Stereum*, *Punctularia*, *Xylobolus*). Такая концепция позволяет, минуя пионерные, явно гемибиотрофные виды, вести матричный ряд в направлении от протоэкотипа *Stereum striatum* и *S. ochraceoflavum* к экотипу *S. sanguinolentum* (на всех стадиях разложения хвойных) с дальнейшей иррадиацией 1) *Xylobolus subpileatus* → *Stereum gausapatum*, *S. hirsutum* → *S. rugosum* (первичные на *Fagales*) и 2) *Punctularia strigosozonata* и *Cytidia salicina* (на коре и заболони ивовых). В другом направлении от протоэкотипа, очевидно, отходят *Stereum ostrea* и *S. subtomentosum* (вторичные в сукцессии).

Макромицеты порядка (v) *Hypodermatales* (NM) представлены в консорции наибольшим числом видов — 29. В экологической матрице (с учетом смыкания диагоналей) они образуют единый блок, всю ее пронизывающий. Семейство *Chaetoporellaceae*, представленное 7 видами, в проекции матрицы составляет единый блок. Это преимущественно вторичные веточные раневые и слабо специализированные грибы, для которых очень характерно обитание на погибших базидиомах первичных разрушителей древесины. К первичным стволовым отнесен только характерный для хвойных *Diplomitoporus lindbladii*, вызывающий активную гниль древесины (Бондарцева, 1998). Транскортинальные свойства видов нарастают: *Antrodiaella foliaceodentata* (8), *A. semisipina* (8), *A. citrinella* (7), *A. hoehnelii* (6), *Diplomitoporus lindbladii* (5), *Skeletocutis nivea* (5), *S. amorphia* (4), или в целом в ряду *Antrodiaella* — *Diplomitoporus* — *Skeletocutis*. По гидротермической валентности *Diplomitoporus lindbladii* является горнотаежным гигрофилом. Род *Antrodiaella* в целом характеризуется как гигрофильно-мезофильный.

Только многочисленный на березе *Antrodiaella semisipina* может рас-

сматриваться как эврибионт, избегающий, однако, экстремальных условий. К исходному экотипу рода, видимо, близок редкий, характерный для хвойных, довольно примитивный димитический гигрофил *A. citrinella*. Род *Skeletocutis*, представленный в данной консорции двумя типичными для него видами, в отличие от предыдущего, несет в себе несколько более выраженное термофильно-ксеротолерантное направление. Видовой экотип семейства *Chaetoporellaceae* выделить сложно, поскольку в центре его матричного блока находится *Bysssomerulius corynus* — в данной системе представитель другого порядка. И. В. Змитрович (2001) выводит род *Diplomitoporus* и далее *Antrodiella* из *Trameteae*, к которым *Diplomitoporus lindbladii* примыкает в экологической матрице.

Эволюционно продвинутое семейство *Steccherinaceae* в консорции насчитывает 7 видов. В экологической матрице это семейство образует единый блок, примыкающий к блоку предыдущего семейства преимущественно в области транскортикальных грибов, как первичных стволовых, осваивающих заболонную древесину (*Trichaptum*), так и вторичных веточно-вершинных, развивающихся на валежнике (*Steccherinum*). В качестве первичного раневого веточного вида примыкает *Irpex lacteus*. От раневых до транскортикальных выстраивается ряд: *Irpex lacteus* (8), *Steccherinum fimbriatum* (6), *S. murashkinskyi* (5),

S. ochraceum (4), *Trichaptum fusco-violaceum* (5), *T. abietinum* (4), *T. biforme* (3). В плане гидротермической валентности *Irpex lacteus* и *Trichaptum abietinum* — типичные эврибионты; близок к эврибионтам *Steccherinum ochraceum*, а также, очевидно, и немногочисленный *S. fimbriatum*. Термофильным ксеротолерантом является *Trichaptum biforme*; *T. fusco-violaceum*, ассоциируемый, прежде всего, с сосной, очевидно тоже близок к термофильным ксеротолерантам. В качестве термофильного рассматривается *Steccherinum murashkinskyi*, характерный для гарей южной части boreальных лесов. В целом к исходному экотипу семейства, возможно, близок род *Trichaptum*, в составе которого характерные для хвойных виды с наиболее примитивной формой шиповатого гименофора. И. В. Змитрович (2001) выводит его из *Trameteae*, к которым *Trichaptum* примыкает в матрице. Однако, из-за активной современной дивергенции рода *Trichaptum*, его исходный статус в семействе *Steccherinaceae* сомнителен*.

Семейство *Bjerkanderaceae*, сочетающее в себе примитивные и эволюционно продвинутые формы, насчитывает в консорции 15 видов, разных по своей экологии и образующих довольно сложный матричный блок только с учетом

* Последние ультраструктурные и молекулярные данные свидетельствуют о близости рода *Trichaptum* к гименохетовым грибам (порядок *Hymenochaetales*) — ред.

смыкания диагонали слоев матрицы. Наиболее специфичен для семейства *Hapalopilus rutilans* — единственный его транскортикальный представитель в консорции, относимый к первичным вершинно-веточным видам. К первичным раневым грибам отнесены представители трех также не стыкующихся напрямую родов: *Bjerkandera*, *Ischnoderma* и *Ceriporiopsis*. Из них только *Bjerkandera adusta* (Willd.: Fr.) P. Karst. отнесен к веточным видам, хотя и обычен на самых разных по величине субстратах. Вторичные раневые грибы родов *Tyromyces*, *Grifola*, *Meripilus*, *Abortiporus* образуют крупный единый блок. Большинство его видов — стволовые; что, очевидно, соответствует исходному экотипу семейства. Виды семейства образуют прерывистый ряд от транскортикального *Hapalopilus rutilans* (4) к раневым [*Ceriporiopsis resinascens* (Romell) Domański (7), *Tyromyces wynnei* (7), *Bjerkandera sumosa* (Pers.: Fr.) P. Karst. (8), *B. adusta* (9), *Tyromyces kmetii* (Bres.) Bondartsev et Singer (9)] и далее к специализированным раневым видам, поражающим крупные субстраты, заливаемые водой субстраты и корни деревьев [*Tyromyces fissilis* (Berk. et M.A. Curtis) Donk (10), *T. chioneus* (Fr.) P. Karst. (12), *Meripilus giganteus* (Pers.: Fr.) Pers. (12), *Tyromyces fumidiceps* G.F. Atk. (13), *Ischnoderma resinosum* (Fr.) P. Karst. (13), *I. scurum* (Lloyd) Domański (14), *Grifola frondosa* (14), *Abortiporus biennis* (Bull.: Fr.) Singer (15)].

В плане гидротермической валентности род *Bjerkandera* наиболее сильно уклоняется от основной части семейства, особенно *B. adusta* — ксеротолерантный, близкий к эврибионтам. Смежный с ним в проекции матрицы *B. sumosa*, рассматривается уже как стволовой раневый мезофил. Мезофильными видами являются также *Ischnoderma scurum*, *Grifola frondosa*, *Meripilus giganteus*; и, вероятно, специализированный *Tyromyces (Ampatiophorus) fissilis*, поселяющийся в дуплах березы и более распространенный в южных районах (Ниемеля, 2001), хотя этот редкий вид однажды был отмечен в достаточно суровых условиях среднетаежной зоны Западной Сибири (Мухин, 1993). Явыми эврибионтами являются *Hapalopilus rutilans* и *Tyromyces chioneus*. Большинство представителей рода *Tyromyces* (*Tyromyces wynnei*, *T. kmetii*, *T. fumidiceps*), а также *Ceriporiopsis resinascens*, являются гигрофилами. К термофилам, развивающимся на крупных субстратах, очевидно, следует отнести *Ischnoderma resinosum*.

Учитывая «разбросанность» семейства по матрице и его экологическую многоликость, выделить исходный экотип трудно. Логично было бы считать им слабо специализированные формы, развивающиеся на гнилой древесине лиственных, либо хвойных пород, или же в подстилке, близкие к *Tyromyces wynnei*, хотя последний характеризуется усложненным ти-

пом гифальной системы, поэтому, возможно, его экотип вторичен для семейства.

Таким образом, *Bjerkanderaceae* (NM), судя по консорции березы, сравнительно слабо проявляют единство на экологическом уровне. Это, конечно, не доказывает искусственность семейства, но может ставить определенные вопросы эволюционно-филогенетического плана.

В системе ABDF почти все рассмотренные виды порядка *Hymenomycetales* (NM) отнесены к порядкам *Porales* (сем. *Poriaceae*), *Stereales* (сем. *Steccherinaceae* — роды *Steccherinum* и *Irplex*). Семейство *Poriaceae* очень велико и блок его самых разных по экологии видов перекрывает практически всю матрицу, что в принципе не противоречит единству семейства и позволяет проследить в нем некоторые эколого-филогенетические линии.

В системе И. В. Змитровича роды *Bjerkandera*, *Grifola*, *Meripilus*, *Hapalopilus*, *Tyromyces*, *Abortiporus* вместе с *Climacodon* и *Climacocystis* отнесены к семейству *Scutigeraceae* порядка *Scutigerales*. В рамках этого же порядка им выделены семейства *Phaeolaceae* (*Laetiporus*, *Phaeolus*, *Rysnoporellus*), *Micronoporaceae* (*Inonotus* s. l., *Phellinus* s. l., *Inonotopsis*, *Oxyporus*, *Rigidoporus*, *Physiporus*). К протоэкотипу порядка могут быть близки роды *Meripilus*—*Grifola*.

По предполагаемому гигрофильному протоэкотипу семейств-

ва *Scutigeraceae* и *Micronoporaceae* близки, но предки последнего, очевидно, специализировались на разложении более стойких элементов подстилки, в частности опада корки деревьев, что позволило многим его представителям (*Phellinus* s. l., *Inonotus* s. l.) эволюционировать к паразитизму в центральных ядерных гнилях стволов. Среди *Scutigeraceae* столь выраженных ядерных паразитов нет, его паразитические виды близки к т. н. раневым паразитам, развиваются более локально в корнях и нижней части стволов, вызывая смешанную заболонно-ядровую гниль.

Макромицеты порядка (vi) *Polyporales* (NM) в консорции представлены одним видом семейства *Polyporaceae* — *Dichomitus squalens* (P. Karst.) D.A. Reid. Он характерен для сосны и является на ней типичным раневым эврибионтом, вызывающим активное гниение древесины; часто встречается на гарях. На березе указывается Пилатом (Pilát, 1936) для Сибири, где вид наиболее обычен. В матрице он отнесен к первичным стволовым слабо специализированным раневым грибам, близким по экологии к подобным видам рода *Trametes*. Его редкость в Европе по сравнению с континентальной Азией (Бондарцева и др., 2000) показывает известную ксеротолерантность вида.

В системе ABDF семейство *Polyporaceae* находится в составе круп-

ного порядка *Porales*. В таком понимании место *Dichomitus squalens* в матрице среди прочих видов порядка (*Trametes*, *Diplomitoporus*, *Perenniporia*) вполне закономерно, однако сем. *Polyporaceae*, представленное в консорции двумя экологически совершенно разными видами (*Dichomitus squalens* и *Piptoporus betulinus* (Bull.: Fr.) P. Karst.), оказывается разобщенным. Возможно, такое расхождение линий связано с древностью семейства.

В системе И. В. Змитровича порядок *Polyporales* рассматривается также намного шире, чем в NM, и имеет некоторое сходство с системой ABDF. В семейство *Polyporaceae*, помимо *Dichomitus* и *Piptoporus*, им включены представленные в консорции березы *Poronidulus*, *Cerrena*, *Coriolopsis*, *Daedaleopsis*, *Fomes*, *Ischnoderma*, *Rysnoporus*, *Trametes*. В таком понимании семейство образует в экологической матрице крупный компактный блок, вполне соответствующий выведенной И. В. Змитровичем филогенетической линии *Dichomitus* → *Trametes* → *Daedaleopsis* → *Fomes*. Логичными в матрице выглядят линии *Trameteae* → *Diplomitoporus*, *Trameteae* → *Trichaptum*.

Макромицеты эволюционно продвинутого порядка (vii) *Coriolales* (NM) в консорции представлены, очевидно, 21 видом из семейств *Coriolaceae* (20) и *Fomitaceae* (1), образующим в экологической матрице единий компактный блок.

Большинство видов порядка — первичные (вторичными является только *Cerrena unicolor* (Bull.: Fr.) Murrill и, в меньшей степени, *Coriolopsis trogii* (Berk. in Trog) Dománski) стволовые (веточно-вершинными являются представители родов *Datronia*, *Daedaleopsis*, *Poronidulus*, *Rysnoporus*) раневые грибы (транскортикальными являются виды родов *Daedaleopsis*, *Poronidulus*, *Rysnoporus*).

По отношению к состоянию субстрата они образуют непрерывный ряд от транскортикальных до специализированных раневых грибов: *Fomes fomentarius* (L.: Fr.) Fr. (2), *Rysnoporus cinnabarinus* (Jacq.: Fr.) P. Karst. (3), *Daedaleopsis confragosa* (3), *D. tricolor* (Bull.: Fr.) Bondartsev et Singer (3), *D. septentrionalis* (4), *Poronidulus conchifer* (Schwein.: Fr.) Murrill (4), *Trametes cervina* (Schwein.) Bres. (6), *Datronia mollis* (Sommerf.: Fr.) Donk (7), *D. stereoides* (Fr.: Fr.) Ryvarden (7), *Trametes versicolor* (L.: Fr.) Pilát (8), *T. velutina* (Fr.) G. Cunn. (9), *Coriolopsis trogii* (9), *Lenzites betulina* (L.: Fr.) Fr. (9), *Trametes tephroleuca* Berk. (10), *Cerrena unicolor* (10), *Trametes ochracea* (Pers.) Gilb. et Ryvarden (10), *T. hirsuta* (11), *T. gibbosa* (11), *T. pubescens* (Schumach.: Fr.) Pilát (12), *T. suaveolens* (13), *T. ſubbarškyi* Pilát (14). Некоторые специализированные раневые виды семейства (*T. pubescens*, *T. hirsuta*) и, особенно, специализированный транскортикальный *Rysnoporus cinnabarinus* свойственны горелой древесине, а редкий на

Табл. 3 — Матричные проекции порядков афиллофороидных грибов в системе Nordic Macromycetes (1992, 1997) / Tab. 3 — The matrix projections of the aphyllophoroid fungi orders according to Nordic Macromycetes (1992, 1997) system

Schizophyllales									
№	(3)	(4)	5	4	3	2	1	(2)	(3)
(2)									
(3)									
(4)									
5									
4									
3									
2									
1									
(2)									

Phanerochaetales									
№	(3)	(4)	5	4	3	2	1	(2)	(3)
(2)									
(3)									
(4)									
5									
4									
3									
2									
1									
(2)									

Stereales									
№	(3)	(4)	5	4	3	2	1	(2)	(3)
(2)									
(3)									
(4)									
5									
4									
3									
2									
1									
(2)									

Hypodermatales									
№	(3)	(4)	5	4	3	2	1	(2)	(3)
(2)									
(3)									
(4)									
5									
4									
3									
2									
1									
(2)									

Coriolales									
№	(3)	(4)	5	4	3	2	1	(2)	(3)
(2)									
(3)									
(4)									
5									
4									
3									
2									
1									
(2)									

Fomitopsidales									
№	(3)	(4)	5	4	3	2	1	(2)	(3)
(2)									
(3)									
(4)									
5									
4									
3									
2									
1									
(2)									

Perenniporales									
№	(3)	(4)	5	4	3	2	1	(2)	(3)
(2)									
(3)									
(4)									
5									
4									
3									
2									
1									
(2)									

Hymenochaetales									
№	(3)	(4)	5	4	3	2	1	(2)	(3)
(2)									
(3)									
(4)									
5									
4									
3									
2									
1									
(2)									

Vol. 3, 2003

березе *Trametes suaveolens* проявляет свойства возбудителя центральных гнилей раневой этиологии.

В плане гидротермической валентности порядок охватывает весь экологический спектр от гигрофильных (долинных и гаревых) видов (*Trametes velutina*, *T. hirsuta*, *T. suaveolens*, *Rusnoporus cinnabarinus*, *Datronia stereoides*), эврибионтов (*Cerrena unicolor*, *Daedaleopsis septentrionalis*, *Fomes fomentarius*, *Trametes cervina*, *T. versicolor*, *T. ochracea*, *T. pubescens*, вероятно, *T. jubarskyi*), термофильных ксеротолерантов (*Daedaleopsis confragosa*, *D. tricolor*, *Datronia mollis*, *Coriolopsis trogii*, *Lenzites betulina*, *Trametes gibbosa*), до мезофильных неморальных (*Trametes tephroleuca*, *Poronidulus concifer*). В целом род *Rusnoporus* характеризуется как специализированный гаревый гигрофильный, *Datronia* — веточный с широким гидротермическим диапазоном, *Trametes* и *Cerrena* — эврибионтные раневые, *Lenzites* и *Coriolopsis* — раневые термофильно-мезофильные (первичный и вторичный), *Daedaleopsis* — ксеротолерантный транскортicalный, *Poronidulus* — мезофильный транскортicalный. Судя по центральным видам, в целом порядок имеет эврибионтный облик, очевидно, связанный с его бурной дивергенцией в условиях умеренной зоны голоцен; даже некоторые его гигрофильные (*Trametes hirsuta*) и термофильные элементы (*Lenzites betulina*, *Datronia mollis*) близки к эврибионтам.

Семейство *Fomitaceae*, блокирующееся с *Coriolaceae*, представлено наиболее свойственным консорциумом видом — *Fomes fomentarius*. Это самый типичный транскортicalный стволовой первичный эврибионт, разрушающий основную массу бересковой древесины.

К исходному экотипу порядка на видовом уровне, очевидно, близок, занимающий центральное место в его матричном блоке, *Trametes cervina*. Этот димитический, примитивный по строению базидиомы траметес — широко распространенный, вплоть до западносибирского Заполярья, слабо специализированный раневый эврибионт, в Евразии сравнительно редкий, но встречающийся на многих древесных породах, как лиственных, так и хвойных (в Тюмень на 4 породах). *T. cervina* характеризуется как довольно активный дереворазрушитель (Бондарцев, 1953). Однако, по нашим наблюдениям, вид может развиваться и на гнилой древесине, в частности дважды (из 16 находок на березе) отмечался на пораженном *Inonotus obliquus* отпаде; неоднократно отмечался на гарях. Возможно, *Trametes cervina* является реликтовым связующим звеном между *Coriolaceae* и филогенетически близкими к нему таксонами. Например, при матричном проектировании системы И. В. Змитровича (2001), выводящего роды *Trichaptum* и *Irgex* из *Trameteae*, *Trametes cervina* (иногда образую-

ший ирпексовидный гименофор) образует единый блок первичных ксилотрофов вместе с представителями этих родов.

В системе ABDF все рассмотренные виды порядка *Coriolales* отнесены к обширному семейству *Poriaceae* пор. *Porales*, что никак не нарушает матричного единства этих видов. Включение в это семейство рода *Ischnoderma*, примыкающего в слое первичных стволовых грибов матрицы к *Trametes*, лучше соответствует логике матрицы. В системе И. В. Змитровича рассматриваемая группировка *Coriolales* (NM) составляет большую часть семейства *Polyporaceae* пор. *Polyporales* и, как уже отмечалось, позволяет по матричным каналам подойти к ее возможному прото-экотипу (близкому к *Dichomitus squalens*).

Макромицеты порядка (viii) *Fomitopsidales* (NM) представлены в консорции 20 видами семейств *Phaeolaceae* (9) и *Fomitopsidaceae* (11), образующими в экологической матрице единый блок вторичных разрушителей древесины.

В свою очередь, виды сем. *Phaeolaceae* образуют компактный блок в основном слабо специализированных раневых стволовых грибов. Раневый стволовой паразит *Laetiporus sulphureus* (Bull.: Fr.) Murrill, расположенный в дополнительной ячейке PC(3)(2), проецируется на основную ячейку PC23 и, таким образом, не выпадает из

общего строя семейства. К веточным видам отнесен *Oligoporus floriformis* (Quél.) Gilb. et Ryvarden, обычно развивающийся на гнилых корневых лапах деревьев. По нарастанию раневых свойств виды семейства образуют ряд: *Rusnoporellus fulgens* (Fr.) Donk (4), *Oligoporus sericeomollis* (Romell) M. Bondartseva (5), *O. ptychogaster* (Ludw.) Falck et O. Falck (6), *O. stipticus* (Pers.: Fr.) Gilb. et Ryvarden (7), *O. tephroleucus* (Fr.) Gilb. et Ryvarden (8), *O. undosus* (Peck) Gilb. et Ryvarden (8), *O. floriformis* (10), *Laetiporus sulphureus* (15, или 1 — как паразит).

В плане гидротермической валентности семейство заполняет диапазон от эврибионтов до мезофилов. Эврибионтом является, прежде всего, наиболее характерный для березы представитель семейства — *Oligoporus tephroleucus*, а также, очевидно, редкие в консорции *Rusnoporellus fulgens* и *Oligoporus ptychogaster*. Термофильными являются *Laetiporus sulphureus*, *Oligoporus sericeomollis*, *O. stipticus*; мезофильными — *O. undosus*, *O. floriformis*. Центральное место в семействе, судя по консорции, занимают термофильные виды. К исходному экотипу семейства, очевидно, близок слабо специализированный, свойственный хвойным *Oligoporus sericeomollis*, обитающий на гнилой древесине, на корке живых и мертвых деревьев, переходящий на подстилку и способный через ожоги или вслед за корневой губкой вызывать хронические цен-

тральные гнили хвойных деревьев. Аналогичными по экологии факультативными ядовыми паразитами сосны кедровой сибирской, часто сопутствующими *Oligoporus sericeomollis*, по нашим исследованием (Арефьев, 1991), являются и *Caniophora puteana* (Schumach.: Fr.) P. Karst., *Serpula himantoides* (Fr.: Fr.) P. Karst., *Parmastomyces mollissimus* (Maire) Pouzar [= *P. transmutans* (Overh.) Ryvarden et Gilb.], приведенный ряд которых соответствует филогении данной группы по И. В. Змитровичу (2001). Очевидно, что предковые формы семейства были термофильными подстилочными грибами и первоначально развивались преимущественно на корке хвойных. В целом можно полагать, что изначально способные к развитию на корке формы грибов легче осваивают ядовую древесину и поэтому склонны к развитию в центральных хронических гнилях живых деревьев. Отсутствие наиболее типичных, облитатных (способных заселять только живое дерево), паразитических форм в роде *Oligoporus* свидетельствует, скорее, о его эволюционной молодости.

Семейство *Fomitopsidaceae* примыкает в матрице к предыдущему семейству порядка с двух сторон, образуя блоки транскортикальных и специализированных раневых видов. В транскортикальный блок семейства входят виды родов *Fomitopsis*, *Piptoporus* и *Daedalea*, находящиеся в разных матричных слоях.

К первичным отнесен *Piptoporus betulinus*, а также редкий на березе *Daedalea dickinsii* (Berk.) Yasuda (возможно, подвид *D. quercina* L.: Fr. — ред.); ко вторичным — *Fomitopsis pinicola* (Sw.: Fr.) P. Karst. и *F. rosea* (Alb. et Schwein.: Fr.) P. Karst. Стволовыми являются *F. pinicola* и *F. rosea*, вершинно-веточными — *Piptoporus betulinus* и *Daedalea dickinsii*. *Fomitopsis pinicola* и *Piptoporus betulinus* — эврибионты, *Fomitopsis rosea* — ассоциированный с темнохвойной тайгой гигрофил, *Daedalea dickinsii* — восточноазиатский мезофил.

Блок раневых грибов представлен родами *Antrodia*, *Gloeophylleum*, *Fomitopsis*. Все входящие в него виды малохарактерны для березы, встречаясь на ней лишь в специфических условиях — на гарях и в антропогенных местообитаниях. Представители рода *Antrodia*, осуществляющие разрушение коры и поверхностной древесины, по ряду матричных критериев отнесены к вторичным специализированным раневым веточным видам, хотя развиваются и на крупных субстратах. Среди них *Antrodia serialis* (Fr.) Donk и *A. xantha* (Fr.: Fr.) Ryvarden — эврибионты, *A. albidula* (Fr.) Donk, *A. sinuosa* (Fr.) P. Karst. — ксеротолеранты, *A. heteromorpha* (Fr.: Fr.) Donk — мезофильный вид. Очевидно, близким к исходному экотипу рода следует считать ксеротолерантный *Antrodia sinuosa*.

Fomitopsis epileuca (Pilát) Gilb. et Ryvarden (= *Pilatoporus epileucus* (Pi-

lát) Kotl. et Pouzar) дистанцирован от других представителей своего рода и примыкает к роду *Antrodia* в качестве (первичного [?]) стволового мезофильного вида. Надо заметить, что и физиономически он напоминает крупную антродию. Представители рода *Gloeophyllum* — *G. sepiarium* и *G. protractum* (Fr.) Ima-
zeki, также характерные для хвойных, часто развиваются на одном субстрате с видами рода *Antrodia*, но осваивают более глубокие слои валежной древесины, проникая в них по трещинам. Их активность к разрушению корки снижена (Рипачек, 1967). В матрице они при-
мыкают к роду *Antrodia* и отнесены к вторичным психротолерантным гигрофильным специализированным раневым грибам. Если гигрофильность *Gloeophyllum sepiarium* может быть сомнительна (хотя в природе он наиболее обычен на валежнике по размытым берегам сибирских рек вплоть до арктических побережий), то психротолерантность его очевидна: этот вид в консорции достигает максимальной численности на гарях влагоизбыточной лесотундровой зоны Западной Сибири, а в южной половине ее лесной зоны на березе не встречается.

По отношению к состоянию субстрата виды семейства образуют ряд от транскортикальных до специализированных раневых дереворазрушителей: *Piptoporus betulinus* (2), *Fomitopsis pinicola* (2), *F. rosea* (3), *Daedalea dickinsii* (4), *Gloeophyllum*

sepiarium (11), *Antrodia variiformis* (Peck) Donk (11), *A. heteromorpha* (12), *A. serialis* (12), *Fomitopsis epi-leucina* (12), *Gloeophyllum protractum* (13), *Antrodia sinuosa* (13), *A. xantha* (14). При смыкании диагонали матричного слоя семейство образует единый блок. В качестве его исходного экотипа, очевидно, можно рассматривать раневый род *Antrodia*, характеризующийся поверхностной локализацией на субстрате, наиболее примитивными экологическими и морфологическими признаками. Из матрицы логично было бы предположить, что род *Antrodia* произошел в ксероморфных условиях от форм, близких к *Antrodiella* (что выглядит еще более правомерным в системах ABDF и И. В. Змитровича).

Очевидно, транскортикальность ряда видов семейства *Fomitopsidaceae* вторична (связана с энтомохорностью), как и обитание на лиственной, в частности на бересовой древесине. Наиболее сильно уклоняются от исходного экотипа семейства рода *Daedalea* и, особенно, *Piptoporus*.

Таким образом, распределение видов порядка *Fomitopsidales* (NM) в экологической матрице консорции отнюдь не лишено эволюционно-филогенетической логики, хотя и порождает некоторые вопросы. Оба рассмотренные в нем семейства по преобладающим видам и выделенным исходным экотипам характеризуются как термофильные, но для семейства *Phaeolaceae*

более присуще приспособление к умеренно влажностному режиму, а для *Fomitopsidaceae* — некоторая ксеротолерантность.

В системе ABDF все рассмотренные выше виды порядка *Fomitopsidales* (NM) отнесены к пор. *Poriales* (большинство — к сем. *Poriaceae*, а *Rysoporellus fulgens* — к *Phaeolaceae*). Это не нарушает их единства в экологической матрице и интегрирует их в еще более крупный эколого-таксономический блок с выходом на протоэкотип, близкий к *Dichomitus squalens*, либо к *Oligoporus sericeomollis*.

В системе И. В. Змитровича рассматриваемые таксоны *Fomitopsidales* (NM) отнесены к трем порядкам.

1). Порядок *Sclerigerales*, семейство *Phaeolaceae* (*Laetiporus*, *Rysoporellus*). В матрице его представители (*Laetiporus sulphureus* и *Rysoporellus fulgens*) разнесены по разным концам диагонали, но при ее смыкании образуют сцепку в ранево-транскортикальной области, сообщаясь тем самым и с прочими таксонами порядка (*Mycenaceae*, *Climacodon*, *Hapalopilus*, *Tyromyces*, *Climacocystis*, и др.). Вероятный протоэкотип — *Grifola*—*Meripilus*.

2). Порядок *Polyporales*, семейства *Polyporaceae* (*Piptoporus*), *Fomitopsidaceae* (*Antrodia*, *Daedalea*, *Fomitopsis*, *Gloeophyllum*). Транскортикальные и раневые виды семейства *Fomitopsidaceae* объединяются в матричный блок при смыкании диагонали матрицы и образуют единый блок

с прочими представителями порядка. Вероятныйprotoэкотип — *Dichomitus squalens*.

3). Порядок *Boletales*, семейство *Amylocorticiaceae* (*Oligoporus*). Образуют компактный матричный блок. Вероятный протоэкотип — *Oligoporus sericeomollis*.

Макромицеты порядка (ix) *Perenniporiales* (NM) в консорции представлены пятью видами семейства *Perenniporiaceae*. На первый взгляд, виды семейства разобщены в матрице. Но если учесть, что мезофильные (*Perenniporia medullaris* (Jacq.: Fr.) Donk, *P. tenius* (Schwein.) Ryvarden) и умеренно гигрофильные транскортикальные виды (*P. subacida* (Peck) Donk) в известной мере близки, а специализированные *Haploporus suaveolens* (L.: Fr.) Donk [= *H. odorus* (Sommerf.: Fr.) Bondartsev et Singer ex Singer] и *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref. при смыкании диагонали матрицы проецируются в смежные с ними ячейки, семейство образует в экологической матрице единый блок.

Представители рода *Perenniporia* характеризуются как активные дереворазрушители (Бондарцев, 1953), поэтому, несмотря на более свойственную вторичным видам распространенную форму базидиом, они отнесены к первичным в сукцессии (в матрице они примыкают к видам с распространенной формой базидиом). *Heterobasidion annosum*, в силу присущей корне-

ым паразитам тесной связи с почвой и подстилкой, в целом характерной для вторичных в сукцессии грибов, отнесен к слою вторичных видов. Однако, он является достаточно активным ксилотрофом, а гниль, вызываемая корневой губкой на хвойных, часто инкапсулируется истинно вторичными грибами, в частности *Oligoporus sericeomollis* (Арефьев, 1993).

В микологической литературе (Бондарцева, 1998, и др.) обычно указывается, что *Heterobasidion annosum* приурочен к влажным лесам. С. Ф. Негруцкий (1973), давая в своей монографии биотопическую характеристику корневой губки, четкого суждения на этот счет не выносит; по его данным скорее можно сделать вывод о ее эврибионтности. В пользу этого свидетельствует обитание гриба в широком диапазоне типов леса, в лесах, произрастающих на месте заброшенных сельхозугодий. Более частую встречаемость базидиом корневой губки в южной части лесной зоны, что особенно характерно для встреч гриба на березе (Стороженко, 2002, и др.), можно трактовать даже как признак его термофильности. Кроме того, недавними исследованиями (Василяускас, Стенлид, 2000) выявлено, что березу поражает интерстриальная S-форма корневой губки, характерная для сосны — породы, приуроченной к наиболее сухим теплым биотопам (гигрофильную ель поражает P-форма корневой

губки — *Heterobasidion parviporum* Niemelä et Korhonen).

Однако при всем этом представляется, что гидротермическая валентность *H. annosum* во многом обусловлена его обитанием в лесной подстилке — среде, для которой характерна высокая влажность. Высыхание подстилки стимулирует проникновение гриба в корни деревьев, как более влажную автономную среду, благоприятную для выживания. Вероятно, это же стимулирует образование базидиом в более засушливых южных районах. По В. Рипачеку (1967), температурный оптимум гриба составляет 23 °C, максимум 31 °C, что соответствует наиболее низким показателям, не характерным для эврибионтов. Очевидно, даже при наличии специализированных форм, это все-таки гигрофильный вид с невысокой термотolerантностью.

Haploporus suaveolens чаще отмечается на живых, реже на отмерших стволах ив. Можно заметить, что в силу спринтерской жизненной стратегии ив и связанной с этим низкой биостойкости древесины, в качестве стволовых паразитов на них нередко развиваются грибы, проявляющие на березе только сапротрофные свойства, в частности *Daedaleopsis confragosa* и *Fomitiporia punctata*. Очевидно, *Haploporus suaveolens*, имея того же основного хозяина, близок к этим видам по свойствам и может рассматриваться как наиболее специализирован-

ный по отношению к состоянию субстрата первичный термофильный веточно-вершинный вид, приближающийся к типичным стволовым паразитическим грибам.

В целом, по отношению к состоянию субстрата виды семейства *Perenniporiaceae* образуют ряд от транскортикально-паразитических до слабоспециализированных раневых: *Heterobasidion annosum* (1 [3]), *Perenniporia subacida* (3), *P. medulla-panis* (4), *Haploporus suaveolens* (5), *Perenniporia tenuis* (6).

К исходному экотипу порядка *Perenniporiales* по некоторым чертам экологии, возможно, близок *Heterobasidion annosum*, эволюционировавший к паразитизму, вероятно, вследствие перерождения микоризы. Не исключено, что способность корневой губки к существованию в лесной подстилке является атавистическим возвратом в среду, характерную для предковых форм порядка. По данным С. Ф. Негруцкого (1973), субстратом питания гриба «может служить не только древесина, но и кора, хвоя, ветки, находящиеся в лесной подстилке. Резкой грани в степени использования этих субстратов по существу нет ...», что подтверждается и данными экспериментов. Таким образом, предковыми формами семейства могли быть микоризообразующие подстилочные грибы, использовавшие свежий хвойно-веточный опад. Или, напротив, к существо-

ванию на свежей хвое могли перейти первичные древоразрушители из числа *Trametes*.

В системе ABDF рассмотренные виды включены в порядок *Poriales*, сем. *Poriaceae*, образуя в экологической матрице вместе с другими многочисленными представителями семейства крупный целостный блок. В системе И. В. Змитровича они включены в порядок *Polyporales* в составе сем. *Fomitopsidaceae* вместе с родами *Antrodia*, *Daedalea*, *Fomitopsis*, *Gloeophyllum*, также образуя блок транскортикально-паразитических и раневых видов при смыкании диагонали слоев матрицы. Следуя этой логике и матричному положению видов, эволюционная линия могла идти в направлении *Dichomitus* → *Perenniporia* → *Heterobasidion*.

Макромицеты порядка (x) *Ganodermatales* (NM) представлены в консорции двумя видами семейства *Ganodermataceae*: *Ganoderma lipsiense* (Batsch) G.F. Atk. [= *G. applanatum* (Pers.) Pat.] и *G. lucidum* (W. Curtis: Fr.) P. Karst. Оба вида — вторичные термофильные (Рипачек, 1967) стволовые специализированные раневые грибы, образующие в экологической матрице скелет, причем второй вид более специализирован к обитанию на крупных пнях и корнях в контакте с почвой. Экологически близки к ним роды *Grifola*, *Meripilus*, *Tyromyces*.

В системе ABDF таксономическое положение группы не меняется. В системе И. В. Змитровича эти виды включены в семейство *Ganodermataceae* пор. *Polyporales*.

Макромицеты порядка (xi) *Hericiales* (если не считать виды рода *Hericium*, находящегося за пределами рассмотрения в силу особого строения базидиом) представлены в консорции одним видом семейства *Gloeostidiellaceae* — *Laxitextum bicolor* (Pers.: Fr.) Lentz. Это первичный веточный слабоспециализированный транскортикально-раневый эврибионт, со сравнительно невысокой психротолерантностью. Вид характерен для черемух в поймах и западносибирских «колках», на березе чаще встречается на гарях. По экологии близок к *Datrionia*, *Plicaturopsis*, *Hymenochaete tabacina* (Sowerby: Fr.) Lév.

В системах ABDF и И. В. Змитровича положение таксона существенно не меняется. Однако, обращает внимание матричная сцепка *Laxitextum bicolor* и *Hymenochaete tabacina*, относимых И. В. Змитровичем (2001) к наиболее близким, по его мнению, порядкам *Hericiales* и *Lachnocladiales*.

Макромицеты порядка (xii) *Hymenochaetales* (NM) представлены 16 видами, в том числе сем. *Hymenochaetaceae* — 2, сем. *Inonotaceae* — 7, сем. *Phellinaceae* — очевидно, также только 7 видами. В экологической матрице эти ви-

ды образуют единый компактный блок транскортикальных и транскортикально-паразитических грибов. Все типичные стволовые паразиты порядка (*Inonotus obliquus*, *Inocutis rheades*, *Phellinus igniarius*, *Fomitoporia robusta* (P. Karst.) Fiasson et Niemelä, *Porodaedalea gilva* (Schwein.: Fr.) comb. ined.) отнесены к слою первичных видов. Несмотря на способность некоторых из них (*Phellinus igniarius*) длительно сохраняться на сильно перегнившей древесине после гибели дерева, эти грибы действительно являются первичными при разрушении древесины живых деревьев.

Непаразитические виды порядка отнесены к веточным дереворазрушителям, среди них *Inonotus radiatus* (Sowerby: Fr.) P. Karst., *I. nodulosus* (Fr.) Pilát, *I. bastifer* Pouzar [= *I. polymorphus* auct.], *I. glomeratus* (Peck) Murrill и *Hymenochaete tabacina* — к первичным, а *Fuscoporia ferrea* (Pers.) G. Cunn., *F. ferruginea* (Schrad.: Fr.) Murrill, *Fomitoporia punctata*, *Phellinus laevigatus* (P. Karst.) Bourdot et Galzin, *Ph. lundellii* Niemelä, *Inonotopsis subiculosa*, *Asterodon ferruginosus* Pat. — ко вторичным. Отнесение четырех последних видов к веточным достаточно условно, но их стволовые аналоги в большей степени отвечают этому статусу. Исходя из данной концепции порядка, обитание на ветвях, очевидно, было принципиальным этапом в его эволюции, а очень характерные для него па-

разитические виды перешли к существованию внутри ствола с отмирающими ветвями. По отношению к состоянию субстрата выстраивается ряд от наиболее типичных паразитов до слабо специализированных транскортикальных и даже, вероятно, раневых видов: *Inonotus obliquus* (0 [4]), *Phellinus igniarius* (1 [3]), *Inocutis rheades* (1 [3]), *Fomitoporia robusta* (2 [4]), *Porodaedalea gilva* (2 [4]), *Phellinus laevigatus* (2), *Ph. lundellii* (3), *Fomitoporia punctata* (3), *Inonotus radiatus* (3), *Inonotopsis subiculosa* (3), *Fuscoporia ferrea* (4), *Inonotus nodulosus* (4), *Fuscoporia ferruginea* (4), *Asterodon ferruginosus* (5), *Hymenochaete tabacina* (5), *Inonotus bastifer* (6), *I. glomeratus* (8).

В плане гидротермической валентности виды порядка занимают в экологической матрице весь диапазон от гигрофилов до мезофилов. Последними являются *Fuscoporia ferrea*, *F. ferruginea*, *Inonotus nodulosus*, *I. bastifer*, *I. glomeratus*, а также неморально-тропический вид *Porodaedalea gilva*. Термофилы представлены, очевидно, только двумя видами — *Fomitoporia punctata* (однако и он тяготеет к долинам рек) и характерным для осины *Inocutis rheades*. Эврибионтом с выраженной психротолерантностью является *Inonotus obliquus*, умеренным эврибионтом, избегающим экстремальных условий — *Phellinus laevigatus*. Гигрофильные виды порядка представлены также хорошо, как и мезофилы: *Phellinus igniarius*, *Ph. lundellii*, *Inonotus radiatus*,

Inonotopsis subiculosa, *Hymenochaete tabacina*, *Asterodon ferruginosus*. Очевидно, влажные местообитания являлись исходными в эволюции порядка.

На видовом уровне к исходному экотипу порядка в данной его концепции близок, очевидно, *Hymenochaete tabacina* — слабо специализированный трофически (развивается на многих лиственных и хвойных) и относительно состояния субстрата первичный гигрофильный веточный вид. С другой стороны, близки к нему еще более характерные для хвойных: примитивный, переходящий на подстилку *Inonotopsis subiculosa* и древний, обычно развивающийся на корке *Asterodon ferruginosus*.

Возможно, предковые формы порядка представляли собой нечто среднее между этими тремя видами и были подстилочными грибами, перешедшими к эпифитному развитию на корке деревьев. Во влажных условиях они могли высоко подниматься по стволу, охватывая ветви. Как уже отмечалось, биохимическая адаптация к расположению корки вместе с обитанием на отмерших ветвях могла обусловить наиболее широкое распространение ядовитого паразитизма среди видов порядка *Hymenochaetales*.

В системе ABDF положение данного таксона остается в тех же рамках. В системе И. В. Змитровича роды *Hymenochaete* и *Asterodon* отнесены к порядку *Lachnocladiales*, сем. *Hymenochaetaceae*. В экологи-

ческой матрице два его вида образуют сцепку: первичный (*Nyctophaete tabacina*) — вторичный (*Asterodon ferruginosus*). Прочие роды отнесены к пор. *Scutigerales*, сем. *Microporaceae* (*Inonotus* s. l., *Phellinus* s. l., а также *Oxyporus*, *Rigidoporus*, *Physiporinus*). Семейство образует единый матричный блок транс-кортикально-паразитических видов, а при смыкании диагонали матрицы образует единый блок с прочими *Scutigerales*. В предложен-ной концепции филумы *Inonotus* s.l. — *Phellinus* s. l. и *Oxyporus* — *Rigidoporus*, имея общие корни, видимо, вскоре разделились (этап *Inonotopsis subiculosa*). Далее первые, очевидно, перешли к эпифитному существованию на коре, а вторые — к разложению гнилой древесины. Вероятно, к исходному экотипу афиллофороидных пор. *Scutigerales* в целом близки *Grifola*—*Meripilus*, тесно связанные с почвой и, возможно, перешедшие на древесину вследствие паразитиче- ского перерождения микоризы. Подобный протоэкотип мог обу- словить генетическую склонность представителей *Scutigerales* к ядро- вому паразитизму. В его составе, согласно системе И. В. Змитрови- ча, находится подавляющее боль- шинство паразитических афил- лофороидных грибов.

Несмотря на все попытки, пока не удалось в отдельных ячейках экологической матрицы скоординировать известные для бересы «микровиды» (по выражению Э. Пармasto — Parmasto, 1985) па-

разитического *Phellinus igniarius*-комплекса — *Phellinus alni* (Bondartsev) Parmasto, *Ph. nigricans* (Fr.) P. Karst., *Ph. cinereus* (Niemelä) Fischer. Вероятно, в соответствии с экологическим критерием вида (наличие дискретной экологиче- ской ниши) эти «микровиды» должны рассматриваться как внут- ривидовые вариации или подви- ды. Не удалось скоординировать и некоторые описанные по единич- ным находкам виды (*Inonotus pseudobetulinus* Pilát, и др.), вероятно, являющиеся внутривидовыми формами.

III. Заключение

Изложенное позволяет заклю- чить, что каждый рассмотренный таксон афиллофороидных грибов сформировался под воздействием уникального сочетания экологиче- ских факторов. Число таких соче- таний в конкретной консорции ограничено ее «пространством логических возможностей», нося- щим строго закономерный харак- тер и отражаемым предложенной экологической моделью. Матрично-экологический анализ в сочета- нии с рядом дополнительных сведений позволяет наметить не- которые направления эволюции грибов в многоканальном конти- нууме современных видовых эко- морф, а также подойти к понима- нию некоторых принципиальных моментов экологии дереворазру- шающих грибов, в частности, их паразитизма.

Проектирование трех разных, дос- таточно современных и обосно- ванных систем грибов (Nordic Macromycetes, 1992, 1997; Ains- worth and Bisby's Dictionary of the Fungi, 1995; Змитрович, 2001) на жесткую экологическую модель показало, что в каждой из них единство таксонов достаточно хо- рошо прослеживается на экологи- ческом уровне. Линия раздела от- дельных ветвей на сплошной «экоморфной» поверхности кроны филогенетического дерева может быть проведена более или менее точно, но на уровне известных родов, семейств и даже порядков, она, как правило, не дробит про- екцию ветви на отдельные изоли-рованные фрагменты.

Предложенная модель консор- тивного комплекса афиллофороидных макромицетов развивает, прежде всего, экологическое нап- равление микологии и рассмат- ривается, в частности, как ин- струмент индикации состояния лесных экосистем. Как средство установления филогенетических закономерностей, она, конечно, вторична, но позволяет подтвер- дить сделанные на основе спе- циальных методов филогенетиче- ские построения, либо, напротив, усомниться в них. Проведенный на ее основе анализ далеко не охваты- вает всего разнообразия афилло- фороидных грибов, их отноше-ний и направлений эволюции. Однако предложенная модель, очевидно,

отражает и общие закономер- ности, создает базу для их даль-нейшего исследования. Ближай-шей задачей является универса-лизация модели включением в нее ряда видов, развивающихся на бересе в юго-западной Европе и Се-верной Америке, что может пот-ребовать некоторых уточнений и новых решений.

Литература

- Алеев Ю. Г. Экоморфология. Ки-ев: Наук. думка, 1986. 423 с.
- Александрова В. Д. Классифика-ция растительности. Обзор прин-ципа классификационных систем в различных геоботанических шко-лах. Л.: Наука, 1969. 275 с.
- Арефьев С. П. Ксилотрофные грибы — возбудители гнилевых болезней кедра сибирского в средне-таежном Прииртышье // Микология и фитопатология. 1991. Т. 20, вып. 5. С. 419—425.
- Арефьев С. П. Консортивные свя-зи ксилотрофных грибов с сосной сибирской // Экология. 1993. № 2. С. 85—88.
- Арефьев С. П. Консортивная структура сообщества ксилотроф-ных грибов города Тюмени // Ми-кология и фитопатология. 1997. Т. 31, вып. 5. С. 1—8.
- Арефьев С. П. Дереворазрушаю-щие грибы — индикаторы состоя-ния леса // Вестник экологии, лесо-ведения и ландшафтования. Тю-мень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2000. С. 91—105.

- Арефьев С. П. Экологическая координация дереворазрушающих грибов (на примере консорции бересклета) // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36, вып. 5. С. 1—14.
- Арефьев С. П. Микофлора природной древесины на территории обустройства газоконденсатных месторождений полуострова Ямал // Экология северных территорий России. Проблемы, прогноз ситуации, пути развития, решения (Т. 1): Матер. междунар. конф. Архангельск: Институт экологических проблем Севера УрО РАН, 2002а. С. 427—431.
- Астапенко В. В. Что такое микоценоз, фитоценоз и биоценоз с позиций системного подхода // Микология и фитопатология. 1989. Т. 23, вып. 6. С. 505—509.
- Астапенко В. В., Кутафьева Н. П. Консортивные связи макромицетов с видами рода *Betula* L. // Микология и фитопатология. 1990. Т. 24, вып. 1. С. 3—9.
- Бондарцев А. С. Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. Л.: Изд-во АН СССР, 1953. 1102 с.
- Бондарцева М. А. Жизненные формы базидиальных макромицетов // Новости систематики низших растений. 1974. Т. 11. С. 29—40.
- Бондарцева М. А. Видовой состав, распространение в лесных биогеоценозах и экологическая функция дереворазрушающих трутовых грибов // Научные основы устойчивости лесов к дереворазрушающим грибам. Гл. 4. М.: Наука, 1992. С. 90—39.
- Бондарцева М. А. Определитель грибов России. Порядок афиллофоровые. Вып. 2. СПб.: Наука, 1998. 391 с.
- Бондарцева М. А. Адаптационные характеристики афиллофороидных грибов как показатель эволюционного уровня таксона // Современная микология в России: Тез. докл Первого съезда микологов России. М.: Изд-во «Национальная академия микологии», 2002. С. 30.
- Бондарцева М. А., Круглов В. И., Лосицкая В. М. Афиллофороидные грибы особо охраняемых природных территорий Республики Карелия // Грибные сообщества лесных экосистем. М.—Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. С. 42—75.
- Бондарцева М. А., Пармасто Э. Определитель грибов СССР: Порядок афиллофоровые. Вып. 1. Л.: Наука, 1986. 192 с.
- Вальтер Г. Общая геоботаника. М.: Мир, 1982. 264 с.
- Василяускас Р., Стенлид Я. Биология и структуры популяций грибов раневого комплекса в древостоях ели европейской (*Picea abies* (L.) Karst.) // Грибные сообщества лесных экосистем. М.—Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. С. 76—133.
- 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. Стереумовые грибы Советского Союза. Л.: Наука, 1980. 143 с.
- Змитрович И. В. Макросистема и филогения Basidiomycetes: вариант красноводорослевого предка // Mycena. 2001. Vol. 1, N 1. С. 3—58.
- tural History, 2001. 121 с.
- Николаева Т. А. Ежовиковые грибы Амурской области, Хабаровского и Приморского краев // Новости систематики низших растений. М.-Л., 1967. С. 237—243.
- Рипачек Р. Биология дереворазрушающих грибов. М.: Лесн. пром-ть, 1967. 276 с.
- Пармасто Э. Х. Основные вопросы систематики порядка Aphyllonphorales // Микология и фитопатология. 1969. Т. 3. С. 322—330.
- Протасов А. А. Пресноводный перифитон. Киев: Наукова думка, 1994. 305 с.
- Ставишенко И. В. Ксилотрофные макромицеты Висимского заповедника и колонизация ими ветровала // Последствия Катастрофического ветровала для лесных экосистем: Сб. науч. тр. Екатеринбург: УРО РАН, 2000. С. 94—102.
- Ставишенко И. В. Ксилотрофные макромицеты Юганского заповедника // Микология и фитопатология. 2000а. Т. 34, вып. 1. С. 23—29.
- Ставишенко И. В. Сукцессии ксилотрофных грибов в лесных формациях Висимского заповедника // Экология процессов биологического разложения древесины. Екатеринбург: Изд-во «Екатеринбург», 2000б. С. 16—30.
- Ставишенко И. В. Трансформация лесных сообществ ксилотрофных грибов под воздействием НГД // Деградация и демутация лесных экосистем в условиях нефтегазодобычи. Вып. 1. Екатеринбург: Изд-во Урал. гос. лесотехн. ун-та, 2002. Гл. 4. С. 278—338.
- Степанова-Картавенко Н. Т. Афиллофоровые грибы Урала. Свердловск: УФАН СССР, 1967. 293 с.

Стороженко В. Г. Гнилевые факты коренных лесов Русской равнины. М.: Инт. лесоведения РАН, 2002. 158 с.

Цвелеев Н. Н. О значении степени специализации таксонов для их дальнейшей эволюции: Тез. докл. Четвертого Моск. Совещ. по филогении растений / Под. ред. В. Н. Тихомирова. М.: Изд-во МГУ, 1971. С. 50–53.

Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi: 8th ed. L: CABI, 1995. 616 p.

Corner E. J. H. The classification of the higher fungi // Proc. Linn. Soc. London. 1954. Vol. 165. P. 4–6.

Eriksson J., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe / With drawings by John Eriksson. Vol. 2: Aleurodiscus—Confertobasidium. Oslo: Fungiflora, 1973. P. 60–261.

Eriksson J., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe / With drawings by John Eriksson. Vol. 3: Coronicium—Hypoderma. Oslo: Fungiflora, 1975. P. 287–546.

Eriksson J., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe / With drawings by John Eriksson. Vol. 4: Hyphodermella—Mycoacia. Oslo: Fungiflora, 1976. P. 559–886.

Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe / With drawings by John Eriksson. Vol. 5: Mycoaciella—Phanerochaete. Oslo: Fungiflora, 1978. P. 889–1047.

Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe / With drawings by John Eriksson. Vol. 6: Phlebia—Sarcodontia. Oslo: Fungiflora, 1981. P. 1051–1276.

Eriksson J., Hjortstam K., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe / With drawings by John Eriksson. Vol. 7: Schizopora—Suillosporium. Oslo: Fungiflora, 1984. P. 1281–1449.

Gilbertson R. L. Wood-rotting fungi of North America // Mycologia. 1980. Vol. 72. P. 1–49.

Gilbertson R. L., Ryvarden L. North American Polypores. Vol. 1. Abortiporus—Lindneria. Oslo: Fungiflora, 1986. P. 1–433.

Gilbertson R. L., Ryvarden L. North American Polypores. Vol. 2. Megasperporia—Wrightoporia. Oslo: Fungiflora, 1987. P. 437–885.

Hallaksela A.-M. Early interactions of Heterobasidion annosum and Stereum sanguinolentum with non-decay fungi and bacteria following inoculation into stems of Picea abies // Eur. J. For. Path. 1993. Vol. 23. P. 416–430.

Hjortstam K., Larsson K.-H., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe / With drawings by John Eriksson. Vol. 1: Introduction and keys. Oslo: Fungiflora, 1987. P. 1–59.

Hjortstam K., Larsson K.-H., Ryvarden L. The Corticiaceae of North Europe / With drawings by John Eriksson. Vol. 8: Phlebiella; Thanatephorus—Ypsilonidium. Oslo: Fungiflora, 1988. P. 1449–1631.

Jülich W., Stalpers J. A. The resupinate non-poroid Aphylophorales of the temperate Northern Hemisphere. Amsterdam: North-Holland Publishing Company, 1980. 335 p.

Knudsen H., Hallenberg N., Mukhin V. A. A comparison of wood-inhabiting basidiomycetes from three valleys in Greenland //

Arctic and alpine Mycology 3. Berlin—Stuttgart: J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, 1993. P. 133–145.

Niemelä T., Kotiranta H., Penttila R. New records of rare and threatened polypores in Finland // Karstenia. 1992. Vol. 32. P. 81–94.

Nordic Macromycetes. Vol. 2: Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales / Ed. L. Hansen & H. Knudsen. Copenhagen: Nordsvamp, 1992. 474 p.

Nordic Macromycetes. Vol. 3: Heterobasidioid, aphylophoroid and gastromycetoid Basidiomycetes / Ed. L. Hansen & H. Knudsen. Copenhagen: Nordsvamp, 1997. 444 p.

Núñez M., Ryvarden L. East Asian Polypores. Vol. 1. Ganodermataceae and Hymenochaetaceae. Oslo: Fungiflora, 2000. P. 1–168.

Parmasto E. Species concept in Hymenochaetaceae // Proc. Indian Acad. Sci. 1985. Vol. 94, N 1–2. P. 369–380.

Pilát A. Additamenta ad Floram Sibiriae Asiaequa Orientalis mycologicam // Ext. Bull. Soc. Mycol. France. 1936. Vol. 51, N 3–4. S. 351–426.

Ryvarden L., Gilbertson R.L. European Polypores. Part. 1. Abortiporus—Lindneria. Oslo: Fungiflora, 1993. P. 1–387.

Ryvarden L., Gilbertson R.L. European Polypores. Part. 2. Meripilus—Tyromyces. Oslo: Fungiflora, 1994. P. 388–743.

Turesson G. The genotypic response of the plant species to the habitat // Hereditas. 1922. Vol. 3. P. 211–350.

15 II 2003

Reviewed by E.O. Yurchenko

Summary

A multidimensional ecological model of aphylophoroid fungi consortive complex growing on birch (the genus *Betula*) wood is considered. Objective ecological characteristics of some aphylophoroid fungi taxa (species, genera, families, and orders, presented in several contemporary systems) were fixed as basis of the model. The multiplicity of species relationships in the model is used to observe the phylogenetic trends, confirmed in the systems under consideration, and for their ecological verification. The data on mycobiota and fungal communities obtained from the territory of the former USSR and adjacent northern areas, as well as results of quantitative calculations are presented.

Kew words: *Betula*, consortium, ecological modeling, ecomorph, mycocoenosis, ordination, phylogeny, systematics

Résumé

Hier ist vielschichtiges Modell des Konsortivkomplexes der Nichtblätterpilze, die an der Birke (Gattung *Betula*) wachsen, erörtert. Auf dessen Grund sind einige in den gegenwärtigen Systemen vorgestellte Arten, Gattungen, Familien und Ordnungen der Nichtblätterpilze ökologisch charakterisiert. Die Vielfältigkeit der Zusammenbindungen der Arten in dem Modell ist so bezeichnet, um die in diesen Systemen entwickelten phylogenetischen Linien zu betrachten, und um sie zu verifizieren. In dem Artikel sind sowohl die Materialen über Flora und Ökologie der Nichtblätterpilze aus der ehemaligen USSR und aus den anliegenden Nordgebieten, als auch die Daten den quantitativen Erfassungen, gebraucht.

Арефьев С. П. Система афиллофороидных грибов в зеркале экологии
[Arefiev S.P. The system of aphyllophoroid fungi in mirror of Ecology. In
Russian.] — Mycena. 2003. Vol. 3. P. 4—46. — UDC 582.287:576.12.

Address for correspondence

Арефьев, Станислав Павлович

625003, Россия, г. Тюмень, Тюмень—3,
Институт проблем освоения Севера
СО РАН, а/я 2774

ipos@sbtx.tmn.ru

Arefiev, Stanislav P.

625003, Russia, Tyumen,
Tyumen—3,
Institute of Northern Development,
Box 2774

ipos@sbtx.tmn.ru