

На правах рукописи

Арефьев Станислав Павлович

**СИСТЕМНЫЙ АНАЛИЗ
БИОТЫ ДЕРЕВОРАЗРУШАЮЩИХ ГРИБОВ**

03.00.16 – экология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Тюмень – 2006

Работа выполнена в Институте проблем освоение Севера СО РАН

Официальные оппоненты: доктор биологических наук, профессор
Седельникова Нелли Васильевна

доктор сельскохозяйственных наук, профессор
Залесов Сергей Вениаминович

доктор географических наук, профессор
Калинин Владимир Матвеевич

Ведущая организация: Филиал Всероссийского НИИ лесоводства
и механизации лесного хозяйства
«Тюменская лесная опытная станция»

Защита состоится «14» декабря 2006 г. в 10-00 часов на заседании диссертационного совета Д 212.274.08 при Тюменском государственном университете по адресу: 625043, г. Россия, г. Тюмень, ул. Пирогова, 3, ТюмГУ, биофак
Тел. (факс): (3452) 467896

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Тюменского государственного университета

Автореферат разослан «__» ноября 2006 года

Ученый секретарь диссертационного совета
д. б. н., проф.



С. Н. Гашев

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Дереворазрушающие грибы, прежде всего афиллофоровые макромицеты, известные по относящимся к ним трутовикам, составляют ключевое звено лесных экосистем. Уяснение принципиальных вопросов биотической организации этой обширной группы грибов, учитывающее как их специфику, так и интегрированность в общеэкологические закономерности, составляет необходимую основу для их дальнейшего изучения, охраны и практического использования (в частности при индикации и мониторинге состояния природной среды). Уяснение этих вопросов в рамках целостного подхода важно и для развития представлений о системной организации биоты на всех уровнях.

С выходом в свет ряда монографических работ по систематике и флористике афиллофоровых грибов (Бондарцев, 1953; Eriksson et al., 1973-1988; Jülich, Stalpers, 1980; Бондарцева, Пармасто, 1986; Gilbertson, Ryvarden, 1993, 1994; Ryvarden, Gilbertson, 1996, 1997; Бондарцева, 1998; и др.), экологическое направление их исследования, вбирающее в себя также наработки из области защиты леса и древесины, получило широкую базу для своего развития. При этом, если за рубежом преобладающим стал его природоохранный аспект [Knudsen, Vesterholt, 1990; Kotiranta, Niemelä, 1996; etc.], то российскими микологами была воспринята традиция классической экологии [Степанова, Мухин, 1979; Научные основы..., 1992; Мухин, 1993; Бондарцева, 2000; Стороженко, 2002; Змитрович и др., 2003; Сафонов, 2003 и др.], знаменующей диалектический переход от дробления природной системы и изучения отдельных ее сторон к целостному синтетическому знанию.

Задача-максимум в этом плане – отображение единой целостной системы организации биоты дереворазрушающих грибов (ксиломикобиоты), не только постулируемой, исходя из основополагающих принципов экологии [Одум, 1975], но и облеченной конкретными доказательствами в виде универсальной работающей модели. Очевидно, что в обыденном смысле она пока неразрешима в силу огромной сложности глобальной ксиломикобиоты, неопределенности ее синтаксономических границ, и ее неразрывной связи с множеством других компонентов биоты. Однако в силу действующего в природе закона подобия, развиваемого современной теорией фракталов [Кроновер, 2000], всеобщие принципы единства могут быть усмотрены и в менее крупных блоках ксиломикобиоты, взятых во всей их естественной полноте, ограниченной только рамками выбранного филума.

В качестве такого модельного объекта в настоящей работе рассматривается *Betula*-ксиломикокомплекс – биотический комплекс афиллофоровых макромицетов, развивающихся на древесине березы (*Betula* L.) – рода древесных растений, характерного для умеренного пояса Северного полушария, широко в нем распространенного и включающего в себя ряд ведущих лесообразователей.

Цель и задачи. Целью настоящей работы является воспроизведение на примере ксиломикокомплекса березы единой системы организации биоты дереворазрушающих грибов, увязанной с параметрами лесной среды.

Для достижения этой цели поставлены следующие задачи:

1. Установить состав, географическое распространение и характерные особенности видов афиллофоровых макромицетов ксиломикокомплекса березы в рамках всего ее ареала.

2. Изучить дифференциацию ксиломикокомплекса березы в пределах западносибирского полигона на уровнях микоценоячейки, ценоза и широтно-зонального биома.

3. Выявить основные эколого-функциональные блоки ксиломикокомплекса методами корреляционного и кластерного анализа и соотнести их с факторами формирования микобиоты.

2. Скоординировать компоненты ксиломикокомплекса в рамках единой модели.

3. Провести верификацию модели ксиломикокомплекса по данным филогенетической систематики грибов.

4. Провести верификацию модели путем соотнесения ее структуры со структурой древостоя на обобщенном и конкретно-ценотическом уровнях.

5. Провести системный анализ состава грибов, включенных в охранные списки Урало-Сибирского региона.

Основных положения, выносимые на защиту.

1. Биота дереворазрушающих грибов организована по единому фрактально-матричному принципу и имеет коренное структурное сходство (одну инфраструктуру) во всех своих конкретных проявлениях.

2. Филогенетические таксоны грибов в силу своего последовательного формирования занимают связные области экоморфологического пространства и отслеживаются в нем в виде компактных блоков согласно их иерархии.

3. Структура биоты дереворазрушающих грибов является кодированным отражением структуры древостоя и в любых конкретных условиях с высокой точностью воспроизводит в себе его показатели.

Научная новизна. Настоящая работа является первым опытом установления единых закономерностей организации глобального блока грибной биоты – комплекса афиллофоровых грибов, разрушающих древесину березы. Впервые разработаны и реализованы объективные критерии биотической координации видов грибов в рамках единой модели самоорганизующегося типа. Показана приложимость модели к грибным сообществам любого масштаба, независимо от их синтаксономического статуса, что соответствует современным представлениям о фрактальной структуре биоты. Новизна и в том, что экологическая модель данного блока микобиоты соотнесена с независимыми от нее филогенетическими системами грибов, нашедшими в ней адекватное отражение. Она соотнесена также с параметрами развития и состояния леса, что позволило рассматривать структуру ксиломикоценоза в качестве кодированного отражения структуры древостоя и впервые, через матричное преобразование данных учета грибов, вывести из нее конкретные параметры древостоя, с калибровкой в абсолютных единицах измерения.

Теоретическая и практическая значимость. Работа является наглядной конкретной иллюстрацией постулируемого единства экосистем и всеобщей связи их компонентов на всех уровнях, что определяет ее общеэкологическую и философско-мировоззренческую значимость. Она составляет основу для дальнейших исследований в направлении системного моделирования биоты как путем подключения к данной открытой модели ближайших непосредственно связанных с ней филумов грибов, так и путем построения подобных конструкций для других биотических группировок. Самоорганизующаяся фрактально-матричная модель полезна также для эволюционных построений, поскольку основана на саморазвитии и предполагает возможность включения обнуленных ячеек вымерших или пока нереализованных видов и для их прогностического описания.

Модель является основой для наиболее адекватной методики микоиндикации состояния леса. В этом плане результаты работы использовались при экологической экспертизе и мониторинге состояния ряда особо охраняемых природных территорий и других объектов в разных районах Тюменской области (по заданию Департамента по охране окружающей среды администрации области, Администрации г. Тюмени, природного парка «Нумто», АО «Нижневартовскнефтегаз» и других заказчиков). Результаты исследований, проведенных на территории области, использованы также при составлении охранных списков грибов для Красных книг Ханты-Мансийского автономного округа [2003] и Тюменской области [2004].

Работа вошла в программы фундаментальных исследований Института проблем освоения Севера СО РАН (с 1995 по 2006 гг.) и отображена в соответствующих отчетах, в частности, в журнальной форме [Проблемы взаимодействия человека и природной среды. Вып. 1-6. 2000-2005]. Материалы работы могут быть использованы в вузовских курсах по экологии, микологии и лесоведению.

Личный вклад автора. Диссертационная работа, включая все ее этапы, выполнена автором лично. Автор приносит искреннюю благодарность всем лицам и организациям, благоприветствовавшим работе.

Апробация. Результаты исследований доложены автором на V Международном симпозиуме по аркто-альпийской микологии (V International Symposium on Arcto-Alpine Mycology, Labytnangi – Ekaterinburg, 1996); на III и V международной конференции «Освоение Севера и проблемы рекультивации» (Сыктывкар, 1996, 2001); на IV, V и VI международной конференции «Проблемы лесной фитопатологии и микологии (Москва, 1997; 2002; Петрозаводск, 2005); на международной конференции «Финно-угорский мир: состояние природы и региональная стратегия защиты окружающей среды» (Сыктывкар, 1997); на международном симпозиуме «Биологическая и интегрированная защита леса» (Пушкино-Москва, 1998); на международной конференции «Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы» (Томск, 2000); на IV и V всероссийской конференции «Окружающая среда» (Тюмень, 2001, 2002); на I Съезде микологов России (Москва, 2002); на международной

конференции «Экология северных территорий России. Проблемы, прогноз ситуации, пути развития, решения» (Архангельск, 2002); на международной конференции «Биология, систематика и экология грибов в природных экосистемах и агрофитоценозах» (Минск, 2004); на Международной конференции, посвященной 75-летию Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (Москва, 2006); на итоговых научных сессиях Института проблем освоения Севера СО РАН (Тюмень, 2000-2005); на ряде региональных научных конференций.

Публикации. По теме диссертации автором опубликовано около 70 научных работ, отражающих ее содержание. В том числе 10 статей в рецензируемых журналах, 11 – в трудах международных конференций, 4 коллективных монографии, Красные книги Ханты-Мансийского автономного округа и Тюменской области. Общий объем публикаций составляет свыше 30 п.л.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 10 глав, выводов, списка литературы. Работа изложена на 407 страницах машинописного текста, проиллюстрирована 15 рисунками и 37 таблицами. Список литературы включает 472 наименования, из них 140 – на иностранных языках.

Глава 1. МЕТОДИКА И ОБЪЕМ ИССЛЕДОВАНИЙ

Средства моделирования. Центральной задачей работы является построение единой модели ксилотомикоценозы, что означает не соединение в модели всех имеющихся в природе параметров, а проявление в ней фундаментальных, сущностных характеристик объекта, достаточных для достижения цели. Поэтому принципиальным моментом является правильный выбор конструктивных и разрешающих параметров модели в логических пределах между «все ни о чем» и «ничего обо всем».

Показано, что параметры комплекса афиллофоровых макромицетов, развивающихся на древесине березы (*Betula L.*), в котором глобальная масштабность, ценотическая значимость и целостность проецируются на сравнительно простую структуру родовой консорции, близки к оптимальным для моделирования. Состав рассматриваемого комплекса соответствует естественному экоморфологическому диапазону наиболее типичных дереворазрушающих грибов (в частности, трутовиков). Согласно учению о жизненных формах грибов [Пармасто, 1965; Бондарцева, 1972, 1974], это обеспечивает отбор естественной экологической группы видов (в другом аспекте – филума грибов), играющих главную роль в разложении древесины и сопоставимых в едином логическом поле. Такой подход оставляет возможность постепенного последовательного рассмотрения в составе модели все более широкого экоморфологического диапазона грибов.

Группировки грибов, интегрированные в экосистему леса в ранге подсистем, качественно отличных от прочих, могут рассматриваться как особо организованные сообщества – (ксило)микоценозы, существование которых так или иначе признается большинством специалистов [Нюеск, 1953; Степанова, Мухин, 1979; Сафонов, 2003; и др.]. В синтаксономическом плане, по Б. М. Миркину с соавт. [1989], *Betula*-ксиломикокомплекс можно характеризовать как ме-

роценон, 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 дерерминанта в ходе коэволюции ее компонентов, и также рассматриваемая на разных уровнях обобщения и в разных аспектах (индивидуальная, видовая, родовая, региональная и проч.). Одним из планов консорции является сообщество, составленное определенной трофической группой консортов, например, дереворазрушающими грибами. Таким образом, необобщенный, конкретный консортивный комплекс афиллофоровых грибов хорошо отвечает определению микоценоза по К. А. Каламезу [1977], как формы совместного существования в пределах биотопа ценопопуляций грибов, одинаковых по типу питания. Имеющиеся прецеденты обращения к *Betula*-комплексу [Астапенко, Кутафьева, 1990; Мухин, 1990, 1993] подтверждают его эколого-синтаксономическую реальность. Учитывая его сложное синтаксономическое положение, целесообразно говорить о ксиломикокомплексе в широком смысле (мероценон) и в узком (мероценоз).

В свете современных представлений [Гелашвили, Розенберг, 2002] такой консортивный комплекс рассматривается как фрактал микобиоты, не меняющий свойств при масштабировании, с достаточной степенью подобия отражающий общие черты ее организации, не исключая и филогению компонентов как генеральный процесс оформления экологических адаптаций. Понятие фрактала охватывает нелинейные саморазвивающиеся объекты комплексной плоскости, являющиеся разветвленной иерархией самоподобных не вполне нерегулярных структур разного масштаба; иначе говоря, фрактал – это структура, состоящая из частей, в каком-то смысле подобных целому [Федер, 1991]. Образующим элементом фрактала может выступать матрица.

В качестве построения экологической модели ксиломикокомплекса рассматривается экологическая координация – отображение порядка биологических видов и их группировок в экосистемах. Простейшим случаем координации является ординация, она дает ряд, каждый член которого имеет единственную ординату, соответствующую значению отдельного или комплексного фактора. В соответствии с законом экологического оптимума наибольшую численность особей (биомассу) в ряду имеет вид, ордината которого соответствует значению фактора в данном биотопе. Численность других видов в ряду по обе стороны плавно уменьшается, очерчивая параболоид. Такое градиентное изменение численности в ординированных рядах является проявлением принципа ценологического континуума [Уиттекер, 1980].

Простые ординированные ряды видов являются проекцией всей сложной биотической структуры на одну факторную ось, поэтому в них одинаковое положение имеют разные во всех прочих аспектах виды. Двухфакторная схема имеет форму двоичной матрицы, трехфакторная – форму объемной матрицы. Для достаточной упорядоченности видов может потребоваться построение гиперпространственных матриц, которые для удобства могут быть упрощены или развернуты в виде совокупности простых матриц.

По своему типу модель первоначально была близка к обычным эмпирико-статистическим моделям, основанным на ранжировании видов по их основным характеристикам и на анализе межвидовой сопряженности [Василевич, 1969; Миркин, Розенберг, 1978]. По ходу расширения ее рамок становилась очевидной необходимость придания ей свойств, присущих моделям самоорганизующегося типа, в основу которых кладется исходная (первичная) матрица и критерии качества модели – то есть, условия разворачивания этой матрицы, позволяющие достичь поставленных целей [Ивахненко, 1982; Розенберг, 1984]. При этом аналогом расчетного механизма самоорганизации модели стал трудоемкий процесс подбора варианта, единственно устраивающего принятым критериям по принципу кроссворда. Как и эволюция биоты, эволюция отражающей ее модели требует времени и развивается спонтанно, хотя результат ее и вполне жизнеспособен и объясним.

Каркас модели построен на материалах количественного учета грибов, по всему широтно-зональному диапазону березы, хорошо представленному в Западной Сибири. При этом закономерное численное распределение видов сопряжено с градиентностью морфологических параметров их базидиом, связанных с экологией вида через понятие «экоморфа» [Алеев, 1986]. Достройка модели с включением всей полноты ксиломикокомплекса, недоступной для количественного учета, сделана уже на основе соблюдения морфологических градиентов с учетом таксономической близости и географической совместимости видов, с обращением к нелинейной градиентности, организованной в циклы.

В ходе математико-статистической обработки материалов работы использованы пакеты программ Excel-2003 и Statistica-6.

Количественный учет грибов. Основу для определения ординационных параметров модели составили данные количественного учета афиллофоровых макромицетов. Использовали модификацию методики В.А.Мухина [1984]. Учет грибов вели по ходу произвольного маршрута в пределах исследуемого биогеоценоза, при этом один изначально целостный древесный субстрат, несущий любое количество базидиом вида принимали за одну условную особь вида; результатом учета становилась репрезентативная относительная численность видов на различных категориях субстратов (сухостой, валежник, бурелом и др.). Описание обследованных участков давали по материалам лесоустройства, при их отсутствии – проводили визуально-измерительное или визуальное описание древостоя и живого напочвенного покрова на зонально-типологической основе.[Рекомендации, 1991; и др.].

Объем работ. В период с 1995 по 2006 год проведено 223 учета на участках, равномерно охватывающих весь широтно-зональный диапазон березы на территории Западно-Сибирской равнины (рис. 1). Обследовано 20 730 заселенных грибами березовых субстратов, учтено 34 160 особей макромицетов 67 видов. Дополнительные учеты проведены в лесопарковой зоне г. Москвы и в окрестностях г. Риги (Латвия). В ряде случаев, учет грибов помимо березы проведен на всех древесных и кустарниковых породах, в частности в черте г. Тюмени на 33 породах учтено около 6 000 особей грибов 76 видов. Для сравнительного

анализа экологии грибов в разных ксилотомикокомплексах использованы также данные количественного учета грибов на кедре сибирском (*Pinus sibirica* Du Tour) в Прииртышье (31 участок).

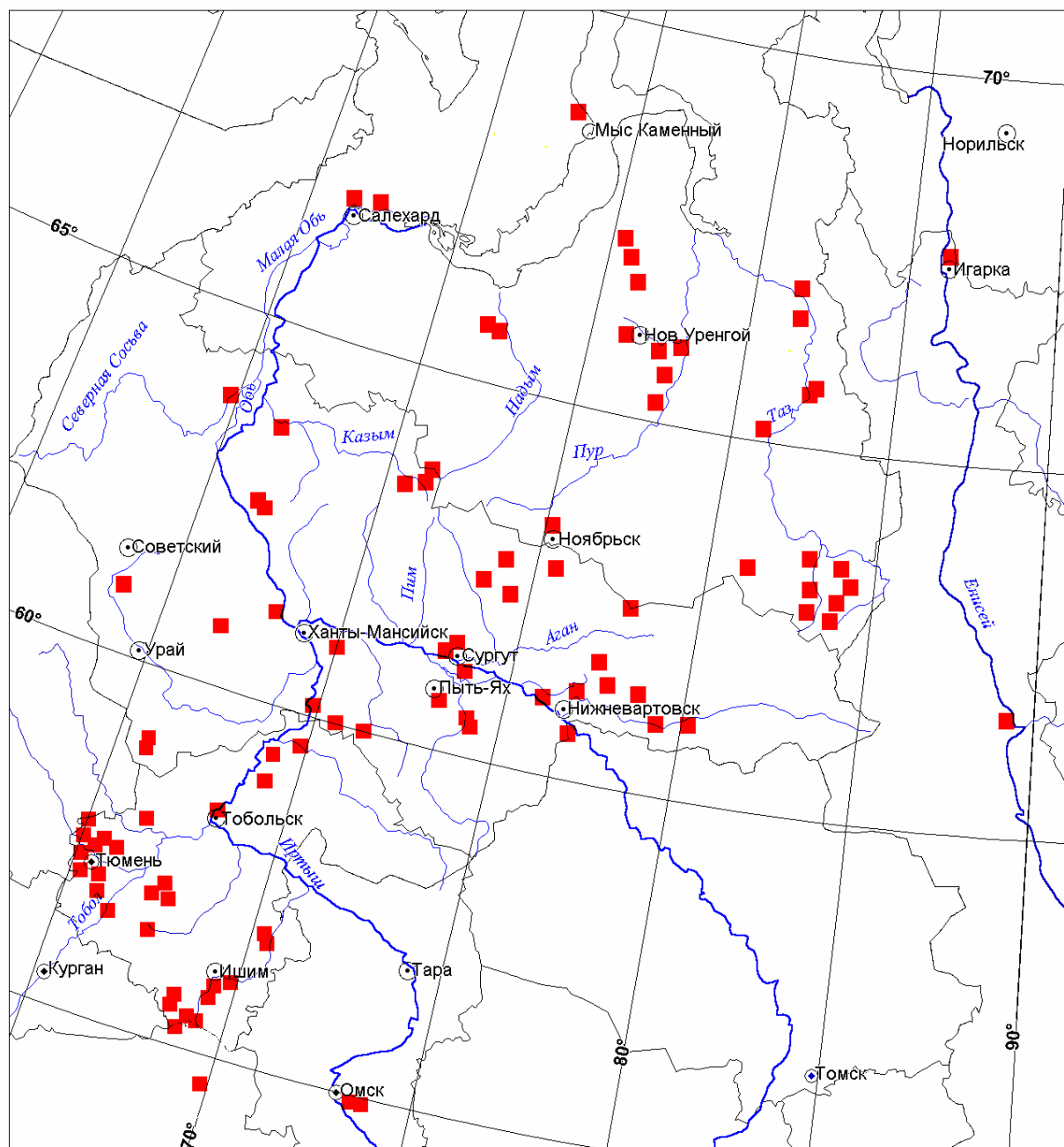


Рис. 1. Пункты проведения количественных исследований ксилотомикобиоты на территории Западно-Сибирской равнины

Глава 2. ХАРАКТЕРИСТИКА ДЕТЕРМИНАНТА КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА: РОД БЕРЕЗА (*BETULA* L.)

Рассмотрено систематическое положение рода береза (*Betula* L.) и входящих в него таксонов. Отмечается высокий уровень внутривидового полиморфизма и гибридизации, в связи с чем статус ряда выделяемых видов берез явля-

ется спорным. Приводится краткая характеристика основных видов берез Евразии и Северной Америки и образуемых ими лесов. Подробнее рассмотрены березы, произрастающие на территории Западно-Сибирской равнины *Betula pendula*, *B. pubescens*, *B. fruticosa*, *B. nana* [Махнев, 1985; Коропачинский, Востовская, 2002].

В микологической литературе наиболее распространенные в Евразии *Betula pendula* и *B. pubescens* если и рассматриваются отдельно, то в силу выше указанных причин достаточно условно – по топическому принципу. Хотя типичные формы разных видов березы (особенно из секции *Albae*) несут очевидные отличия (в частности, по особенностям коры и древесины, имеющим значение для развития дереворазрушающих грибов), на настоящем этапе исследования *Betula*-ксиломикокомплекса этот род целесообразно рассматривать в качестве единого таксономического континуума.

Глава 3. КРАТКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ: ЗАПАДНО-СИБИРСКАЯ РАВНИНА

Дана краткая дифференцированная в широтно-зональном плане характеристика природных условий и лесов Западно-Сибирской равнины – одной из крупнейших природно-географических областей Евразии [Мильков, 1977; Гвоздецкий, Михайлов, 1978]. Наличие всего спектра древесной растительности умеренного пояса от лесотундры до лесостепи, упорядоченного по гидро-термическому градиенту, делает данный регион уникальным полигоном для исследования фундаментальных закономерностей формирования лесной биоты, в частности ксиломикобиоты [Мухин, 1993].

На рис. 1 представлена схема размещения ксиломикоценозов, обследованных в ходе настоящей работы количественным методом.

Глава 4. ВИДОВОЙ СОСТАВ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА БЕРЕЗЫ В КОНТЕКСТЕ МИКОБИОТЫ УМЕРЕННОГО ПОЯСА

Дается определение афиллофоровых грибов и их таксономического статуса. В качестве основы для дальнейшего анализа приводится систематический [по *Nordic Macromycetes*, 1997] список афиллофоровых макромицетов, распространенных в авреале березы в умеренной зоне Северного полушария (около 300 видов). Приводится краткая морфологическая и эколого-географическая характеристика видов, отмеченных на древесине березы, с указанием источников информации, особенностей развития видов в данной консорции и на территории Западно-Сибирской равнины.

Отмечается, что в зависимости от эколого-географических условий вид гриба может иметь разный состав древесных пород-хозяев и проявлять в этом плане разные предпочтения. Это же касается и древесных пород, в частности березы, которая даже в пределах зоны перекрытия ее ареала с ареалом того или иного вида ксилотрофного гриба имеет к нему неодинаковое отношение, что особенно ярко проявляется на границах ареалов и в экстремальных условиях (например, на горелой или вымокшей древесине). Хотя вероятность встречи на

березе многих видов грибов, характерных, например, для хвойных пород, весьма низка, она закономерно проявляется по мере увеличения числа наблюдений и пренебрегать ею нельзя. Принципиальная возможность находок на березе пока не отмеченных на ней видов грибов подтверждается лабораторными экспериментами [Рипачек, 1967; и др.]. Это делает целесообразным рассмотрение в пределах *Betula*-ксиломикокомплекса практически всех ареалогически соответствующих ему видов афиллофоровых макромицетов умеренной зоны.

Глава 5. СУБСТРАТНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА

5.1. Основные направления субстратной дифференциации

Дифференциация *Betula*-ксиломикокомплекса на группы видов, приуроченных к однотипным древесным субстратам (по жизненному состоянию и другим характеристикам), отчетливее прослеживается в однотипных природно-климатических условиях, особенно в южной части лесной зоны Западной Сибири (подтайга), где видовое разнообразие и уровень конкуренции наиболее высоки. Проведенные там исследования позволили детализировать специализацию, прежде всего, активных видов данного комплекса. В его экологической модели такие виды выступают в качестве реперов, к которым могут быть «привязаны» прочие близкие к ним по совокупности характеристик виды, специфика которых в силу их малочисленности не вполне ясна.

Так, судя по таблице 1, грибы *Trametes versicolor* и *T. ochracea* в 93 % случаев отмечены на различных механически поврежденных (раневых) субстратах, главным образом, на порубочных пнях, то есть, на сравнительно крупномерной лишенной коры стволовой древесине. Заметно меньшей встречаемостью на раневых субстратах отличается *Irpex lacteus* (80%), к тому же он характерен не для пней, а для ветвей в вершинах срубленных деревьев.

Таблица 1

Встречаемость некоторых дереворазрушающих грибов на разных категориях березовых субстратов в южной части лесной зоны (%)

Виды грибов	Усохшие на корню			Механически поврежденные (раневые)				Все усохшие	Все раневые	Живые
	схв*	схс	свл	рп	рв	бур	пс			
<i>Trametes ochracea</i> + <i>T. versicolor</i>	-	3,9	3,4	73,6	7,7	10,9	0,6	7,2	92,8	-
<i>Irpex lacteus</i>	-	10,2	10,2	18,4	49,0	12,2	-	20,4	79,6	-
<i>Steccherinum ochraceum</i>	1,2	18,0	63,9	3,7	3,6	9,2	0,6	83,2	16,8	-
<i>Piptoporus betulinus</i>	2,8	71,8	21,9	0,6	0,5	2,3	0,1	96,4	3,6	-
<i>Inonotus obliquus</i>	-	25,9	25,2	4,8	0,7	21,1	-	51,1	26,7	22,2

* схв – суховершинные, схс – сухостойные, свл – валежные, производные из сухостойных, рп – порубочные пни, рв – порубочные вершины, бур – бурелом, пс – поврежденные деревья, стоящие на корню.

По сравнению с предыдущими видами большая часть встреч *Piptoporus betulinus* и *Steccherinum ochraceum* приходится на усохшие на корню цельнокорые деревья (соответственно, 96 и 83 %). При этом первый вид характерен, прежде всего, для сухостоя (72%), а второй – для производного от сухостоя валежника (64%), образующегося по истечению первой фазы разложения древесины после падения утратившего прочность ствола. В силу ветхости коры такого валежника, развивающиеся на нем сукцессоры в отличие от предшествовавших им на сухостое грибов более обычны на изначально раневых субстратах (соответственно, 17 и 3,6 %).

Стволовой паразит *Inonotus obliquus* первоначально развивается только на живых деревьях, вызывая центральную гниль и образуя бесплодные наросты. Однако чаще он обнаруживается после гибели дерева, когда образуются базидиомы. Судя по тому, что они чаще растут на усохших на корню деревьях (51 % случаев), чем на сломленных при жизни (27%), можно предположить, что исходно этот паразит близок к грибам, разрушающим цельнокорые субстраты, прежде всего усохшие ветви живых деревьев, через которые возможно проникновение гнили внутрь ствола.

Исследование локализации базидиом ряда видов на березовых субстратах, показало, что грибы, характерные для целостных субстратов, даже развиваясь на механически поврежденных субстратах, занимают цельнокорые их части. Виды, характерные для поврежденных субстратов, развиваются преимущественно на обнаженной древесине и в ближайшей от нее области.

Виды, характерные для цельнокорых мертвых субстратов, обычно образующихся вследствие конкурентного усыхания угнетенной части древостоя, и проникающие через естественные перфорации коры ниже обозначены как «транскортикальные» (*Fomes*, *Piptoporus*, *Fomitopsis*, *Daedaleopsis*, *Hapalopilus*, *Inonotus*, *Ischnoderma*, *Oxyporus*, *Steccherinum*, *Trichaptum* и др.). Виды, проникающие в древесину через механически поврежденные, лишенные коры участки, и характерные для субстратов с прижизненно разорванной корне-лиственной связью (сломленных по естественным причинам или срубленных), обозначены как «раневые», или «нонкортикальные» (*Bjerkandera*, *Cerrena*, *Corioloopsis*, *Lenzites*, *Trametes*, *Gloeophyllum*, *Postia*, *Cylindrobasidium*, *Chondrostereum*, *Schizophyllum*, *Stereum* и др.). Грибы с промежуточными характеристиками обозначены как «семикортикальные» (*Datronia*, *Irpex*, *Plicaturopsis* и др.). В рамках этих градаций, но в другом аспекте особую группу составляют стволовые паразиты (*Inonotus obliquus*, *Phellinus igniarius* s. l. и др.), первоначально развивающиеся только на растущих деревьях и вызывающие у них хронические центральные гнили.

Виды грибов, осуществляющие первые стадии разложения древесины (приблизительно до 7 лет), обозначены ниже как «первичные» (*Daedaleopsis*, *Datronia*, *Piptoporus*, *Fomes*, *Inonotus*, *Lenzites*, *Trametes*), виды, характерные для сильно разложившейся древесины или сохраняющиеся на ней до 15 и более лет – как «вторичные» (*Antrodiella*, *Oxyporus*, *Steccherinum*, *Merulius*, *Gano-*

Ganoderma, *Fomitopsis* и др.). Близки к первичным «пионерные» виды (*Chondrostereum*, *Cylindrobasidium* и др.).

Четкой грани между выделенными группами грибов нет, имеет место многофакторный эколого-функциональный континуум.

5.2. Особенности субстратной дифференциации грибов на древесине березы

Березовые субстраты очень разнятся по своему качеству, что находит отражение в составе ассоциированных с ними дереворазрушителей, образующих специфические группировки внутри ксиломикокомплекса. Эти различия выражены сильнее, чем у других пород (табл. 2), что во многом определяется уникальными особенностями березовой коры, длительно сохраняющейся после гибели дерева и заключающей в себе древесину как в реторте.

Таблица 2

Сходство состава грибов, развивающихся на разных категориях субстратов для ряда древесных пород в г. Тюмени

Древесные породы	Коэффициент Чекановского (%) по категориям		
	Механически поврежденные – Усохшие	Механически поврежденные – Растущие	Усохшие – Растущие
<i>Местные</i>			
Береза	40	2	3
Ольха	43	-	-
Осина	46	5	17
Клен*	48	20	17
Яблоня*	49	23	18
Липа	56	53	38
Ива	68	36	35
Черемуха	62	-	-
Тополь	72	-	-
Боярышник	82	-	-
<i>Интродуценты</i>			
Вяз	39	20	52
Лещина	55	25	62
Церападус	63	44	45
Сирень	65	54	64
Бархат	71	36	33
Дуб	74	57	60
Ясень	78	72	50
Карагана	79	68	90

*Наиболее натурализовавшиеся вселенцы

Нарушение целостности коры влечет за собой принципиальные изменения условий инокуляции и ксилолиза. Особенно резко это проявляется при механических повреждениях – в местах расчленения ствола и на окоренной древесине. Частичное или полное нарушение барьерной функции коры происходит

также под действием огня. Во многом аналогична поврежденной и слабо развитая тонкая кора молодых побегов, особенно когда береста еще не сформировалась, поэтому на них и на горелых субстратах обычны грибы, характерные для кустарников. Слабая специализация грибов по отношению к жизненному состоянию субстрата характерна для ксиломикокомплексов большинства кустарников и интродуцентов.

5.3. Широтно-зональные особенности субстратных группировок *Betula*-ксиломикокомплекса и их индикаторные свойства

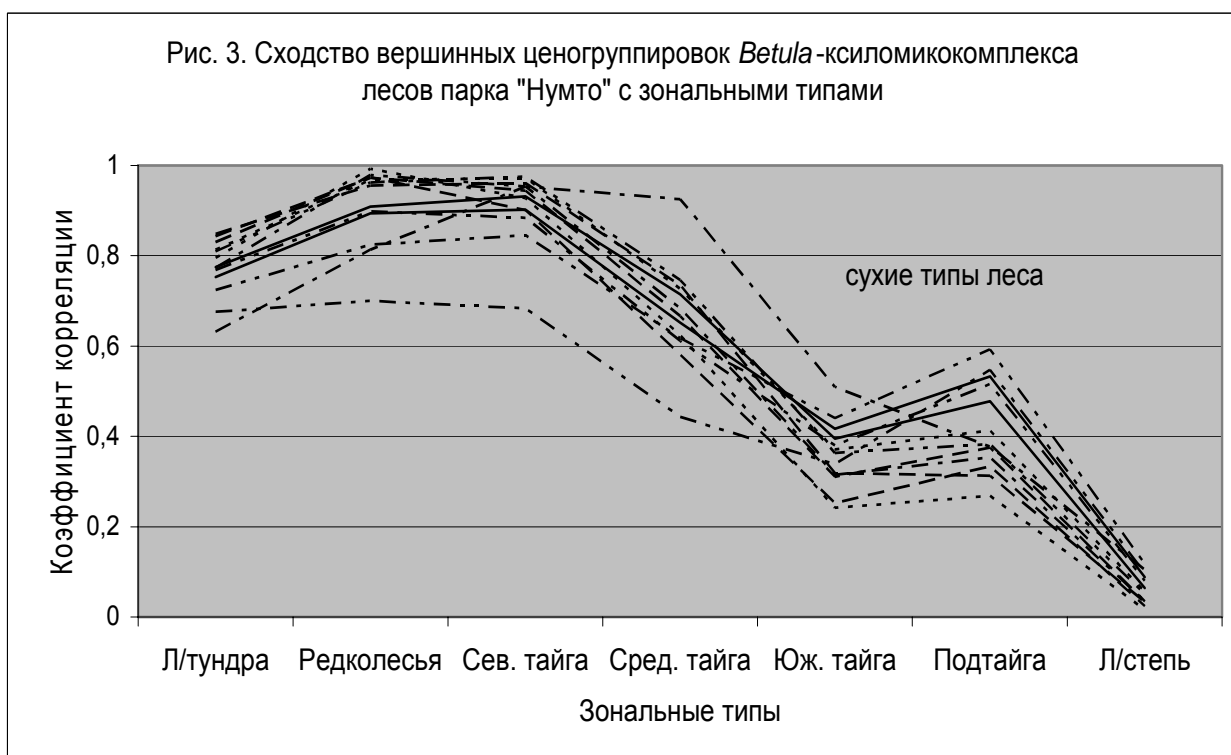
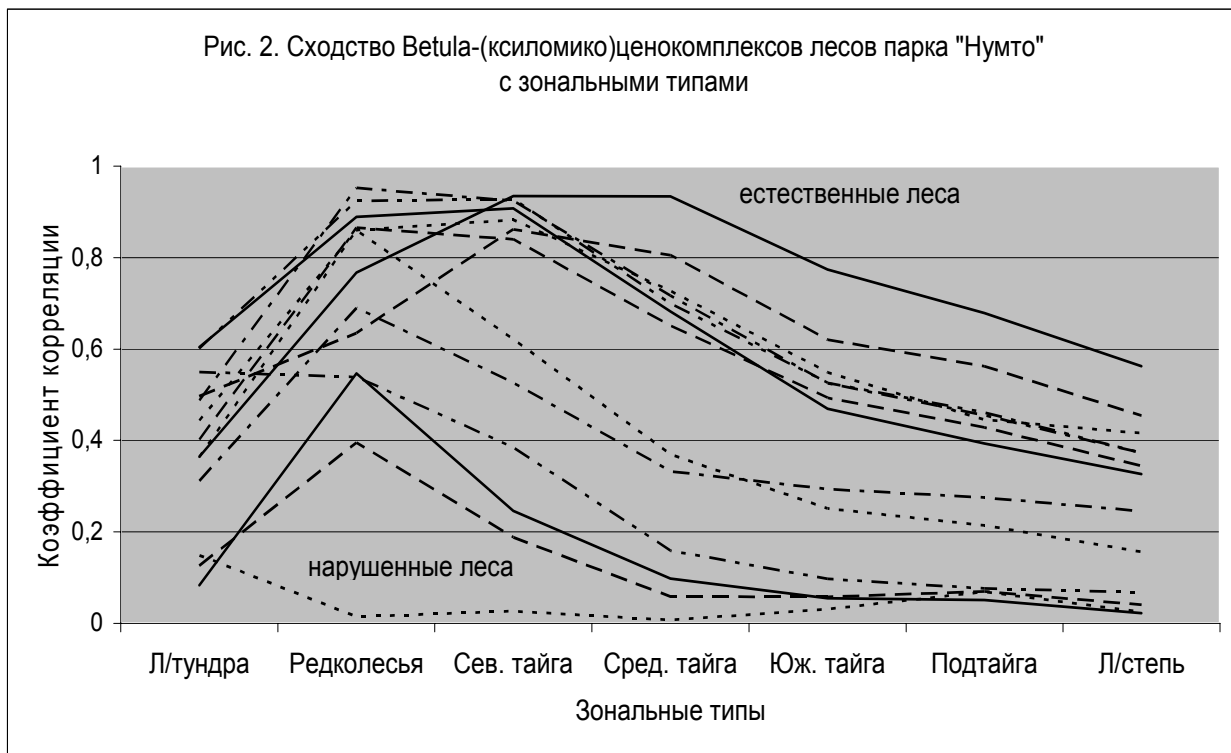
Широтно-зональное распространение грибов на древесине березы в Западной Сибири в большинстве случаев соответствуют характеристике видов, данной В.А.Мухиным [1993] по распространению на всех породах, что позволяет широко экстраполировать полученные ниже закономерности.

Таблица 3

Численность активных видов грибов в зональных типах ценогруппировок *Betula*-комплекса на территории Западной Сибири, %

Функциональные группы и виды грибов	Лесотундра	Редко-лесья	Северная тайга	Средняя тайга	Южная тайга	Подтайга	Лесостепь
Стволовые виды							
<i>Gloeoporus dichrous</i>	13,0	6,2	4,3	2,9	0,7	1,0	2,5
<i>Inonotus obliquus</i>	27,8	10,7	9,9	4,6	5,6	5,6	11,3
<i>Phellinus ignarius</i> s.l.	39,7	28,6	26,4	15,7	6,5	1,1	0,5
<i>Fomes fomentarius</i>	18,1	51,3	51,3	60,3	61,8	75,9	65,9
<i>Fomitopsis pinicola</i>	0,2	2,3	4,2	13,1	18,4	6,3	5,1
<i>Oxyporus corticola</i> s. l.	0	0	0	0	4,0	9,7	14,2
Прочие	1,2	0,9	3,9	3,4	3,1	0,4	0,5
Вершинные виды							
<i>Inonotus radiatus</i>	23,9	1,5	1,7	0,9	0,6	0,7	0,0
<i>Piptoporus betulinus</i>	59,9	87,5	63,7	45,8	23,8	24,1	10,7
<i>Daedaleopsis confragosa</i> s.l.	9,8	5,9	9,6	9,6	21,5	29,5	23,4
<i>Trichaptum biforme</i>	0	0,9	17,7	34,1	29,5	18,4	25,5
<i>Stereum subtomentosum</i>	0	0	0,6	1,1	10,6	7,3	27,0
<i>Steccherinum ochraceum</i>	2,0	0,2	2,5	4,8	6,7	11,5	3,8
Прочие	4,4	4,0	4,2	3,7	7,3	8,5	7,0
Раневые виды							
<i>Chondrostereum purpureum</i>	11,2	2,1	2,5	0,2	0,6	2,7	0,5
<i>Cylindrobasidium evolvens</i>	4,6	6,7	5,5	5,5	2,5	2,7	2,2
<i>Stereum hirsutum</i>	13,0	16,5	20,0	18,5	10,7	5,9	9,3
<i>Cerrena unicolor</i>	37,9	29,8	22,5	6,5	11,5	14,7	14,4
<i>Trametes versicolor</i>	22,1	22,8	25,9	25,6	20,0	28,3	22,8
<i>Bjerkandera adusta</i>	2,5	5,3	6,3	24,5	23,4	26,8	23,3
<i>Lenzites betulina</i>	0,3	0,0	1,4	6,6	7,9	7,3	5,2
<i>Trametes gibbosa</i>	0,0	0,0	0,0	0,0	5,2	1,6	2,2
Прочие	8,4	16,8	15,9	12,6	18,2	10,0	20,1

На примере *Betula*-комплекса рассмотрен один из простейших способов микологической оценки лесорастительных условий и состояния леса, основанный на сопоставлении структуры конкретного ксиломикокомплекса (ценокомплекса) со спектром зональных ксиломикокомплексов (ценотипов), выявленных по всей совокупности исследованных участков (табл. 3).



Выделено три функциональных группы грибов: 1) стволые транскортикальные и паразитические виды, 2) веточно-вершинные транскортикальные виды, 3) ранево-рудеральные виды. Изменение количественного статуса видов в группах от зоны к зоне происходит, как правило, постепенно (табл. 3). Для сопоставления взяты *Betula*-ценокомплексы различных лесных массивов природного парка «Нумто» (междуречье Казыма и Надыма), относимого к подзоне северной тайги (рис. 2; 3).

Большинство ценокомплексов парка имеет максимальное сходство с ценотипами гипоарктических редколесий или северной тайги (рис. 2). Ценокомплексы наиболее производительных лесов (V бонитет) имеют максимальное сходство с ценотипами северной и средней тайги в равной мере, ценокомплексы угнетенных криволесий – с ценотипами гипоарктических редколесий и лесотундры, ценокомплекс антропогенно трансформированного криволесья – с лесотундровым ценотипом. В обе стороны от максимума спектральных кривых сходство постепенно уменьшается, однако для ценокомплексов из наиболее производительных массивов прослеживается довольно высокое сходство даже с подтаежным и лесостепным ценотипами. Коридор абсолютных значений сходства весьма широк, особенно для ценокомплексов естественных и слабо нарушенных лесов. Ценокомплексы импактных зон поселений, на вырубках, гарей имеют низкий уровень сходства со всеми зональными ценотипами.

Картины сходства отдельных функциональных ценогруппировок с зональными типами существенно отличаются. Например, для группировки вершинных грибов (рис. 3) характерно большое единообразие кривых зонального спектра для разных лесных участков как по их форме, так и по абсолютным значениям. Это обусловлено погодно-климатическими факторами, едиными для рассматриваемой территории и лимитирующими данную ценогруппировку, развивающуюся в субстратах с наименее автономизированной внутренней средой. Сравнительно высокие показатели ее сходства с южными ценотипами и низкие с северными индицируют сухость местообитания (лишайниковые типы леса, горельник), противоположная ситуация свидетельствует о его влажности.

Анализ сходства стволых ценогруппировок *Betula*-комплекса с зональными типами позволяет оценить, прежде всего, бонитет и возраст леса. Низкие абсолютные показатели сходства раневых ценогруппировок с зональными типами свидетельствуют об усыхании древостоя вследствие пожара или неблагоприятных эдафических условий, напротив, высокие показатели сходства могут свидетельствовать о физиологической устойчивости леса.

Глава 6. КОРРЕЛЯЦИОННЫЙ И КЛАСТЕРНЫЙ АНАЛИЗ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА

6.1. Построение корреляционной матрицы

Выявление основных параметров дифференциации *Betula*-комплекса позволяет перейти к построению корреляционных плеяд видов, рассматриваемых в качестве блоков для их координации [Миркин и др., 1989]. Сопряженность

Таблица 4

Экологическая сопряженность макромицетов на древесине березы в окрестностях г. Тюмени:
в верхнем углу – в микоценоячейках (p , %), в нижнем углу – на участках (r , целая часть опущена)

Виды	Виды (по порядку)																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
1. <i>Phellinus igniarius</i> s. l.		0	0	54	0	39	54	87	61	116	0	0	0	0	0	0	0
2. <i>Inonotus obliquus</i>	-5		63	44	0	97	111	0	0	48	0	0	44	24	12	0	0
3. <i>Piptoporus betulinus</i>	62	1		90	49	147	109	54	72	48	60	18	19	10	16	0	0
4. <i>Fomes fomentarius</i>	20	27	49		149	113	110	135	121	79	84	41	43	63	30	18	18
5. <i>Fomitopsis pinicola</i>	-7	8	11	50		65	119	161	181	150	317	24	39	32	21	0	0
6. <i>Daedaleopsis confragosa</i>	41	9	58	61	30		119	149	88	41	92	38	34	33	24	19	16
7. <i>Trichaptum biforme</i>	32	22	48	23	25	18		111	144	148	84	129	47	54	36	15	0
8. <i>Steccherinum ochraceum</i>	17	-1	30	58	37	65	10		214	128	204	21	68	88	36	0	35
9. <i>Oxyporus corticola</i>	0	-23	9	29	49	21	3	42		207	48	44	42	39	22	10	0
10. <i>Stereum subtomentosum</i>	-14	-8	-8	1	44	-9	56	1	11		90	83	67	37	42	19	0
11. <i>Merulius tremellosus</i>	1	6	-14	10	-15	3	1	14	-4	4		103	0	68	66	141	0
12. <i>Stereum hirsutum</i>	-21	-17	-28	-38	-12	-41	-4	-32	-16	16	-9		13	126	115	87	52
13. <i>Cerrena unicolor</i>	-32	-6	-53	-74	-50	-62	-40	-58	-44	-16	-18	26		110	104	97	42
14. <i>Bjerkandera adusta</i>	-38	-16	-66	-75	-56	-69	-50	-61	-33	-21	5	26	73		205	134	93
15. <i>Trametes versicolor</i>	-34	-24	-61	-82	-54	-72	-48	-70	-45	-17	-10	36	76	82		204	202
16. <i>Lenzites betulina</i>	-22	-17	-34	-56	-24	-46	-32	-33	-15	-11	-14	-3	37	36	51		468
17. <i>Chondrostereum purpureum</i>	-18	-18	-34	-48	-27	-38	-39	-28	-3	-16	-24	1	28	50	49	53	

* Полу жирным шрифтом выделены положительно сопряженные пары видов.

устанавливается как на уровне микоценоячейки (по вероятностному показателю парного сочетания видов p), так и на уровне микоценоза (по парному коэффициенту корреляции r численности видов на разных участках). Результаты обоих уровней анализа дают почти симметричные относительно диагонали корреляционной матрицы картины (табл. 4).

При анализе сопряженности важнейших видов в узких зонально-географических рамках их экологическая ординация сравнительно проста (табл. 4). Выстроенный в рамках корреляционной матрицы в порядке последовательного уменьшения сопряженности видов ряд начинается наиболее типичными транскортикальными грибами (*Piptoporus betulinus* и др.) и, имея в средней части семикортикальные грибы (*Merulius tremellosus*), заканчивается типичными раневыми (*Lenzites betulina*). При этом стволовые паразиты (*Phellinus igniarius*, *Inonitus obliquus*), закономерно примыкают к типичным транскортикальным грибам с другой стороны ряда, обозначая его продолжение в противоположном направлении, симметрично отражающем первое.

Однако и в узких рамках выстроить идеальную последовательность видов не удастся. На общем фоне некоторые виды, характерные для одинаковых во всех отношениях субстратах, отличаются повышенным уровнем сопряженности, а виды, субстратные характеристики которых совпадают лишь частично – напротив, пониженным ее уровнем. Так, среди транскортикальных грибов на более высоком уровне сопряженности выделяются плеяды первичных (*Fomes fomentarius*, *Piptoporus betulinus*, *Daedaleopsis confragosa* s. l., *Trichaptum bifforme*) и вторичных видов (*Steccherinum ochraceum*, *Oxyporus corticola*, *Fomitopsis pinicola*). Высоким уровнем сопряженности выделяются сукцессионные пары видов (*Fomes fomentarius* – *Fomitopsis pinicola*, *Daedaleopsis confragosa* s. l. – *Steccherinum ochraceum* и др.).

При анализе субстратной сопряженности грибов в рамках всей Западно-Сибирской равнины картина усложняется и «смазывается» проявлениями широтно-зональной их сопряженности. Даже важнейшие виды грибов уже невозможно вписать в корреляционную матрицу в простом линейном порядке. Построение ординированного ряда становится возможным только при циклическом чередовании однотипных последовательностей видов, имеющих разную субстратную специфику, то есть при синусоидальной его организации. Очевидно, что модель ксиломикокомплекса может быть организована как многомерная циклическая матрица.

6.2. Кластерный анализ Betula-ксиломикокомплекса

Может показаться, что проще было бы обратиться к стандартным методам анализа сообществ, например к кластерному анализу, также призванному решать задачи определения структуры сообществ и ординации видов. Такая попытка предпринята ниже. Полученные данные (рис. 4) соответствуют схеме микоценотического зонирования Западно-Сибирской равнины, разработанной

В. А. Мухиным [1993]. В ней, в частности, южная и средняя тайга объединены в рамках единой умеренно-бореальной зоны без расчленения на подзоны, подтаежная и лесостепная ксиломикобиоты также объединены в рамках лесостепной зоны.

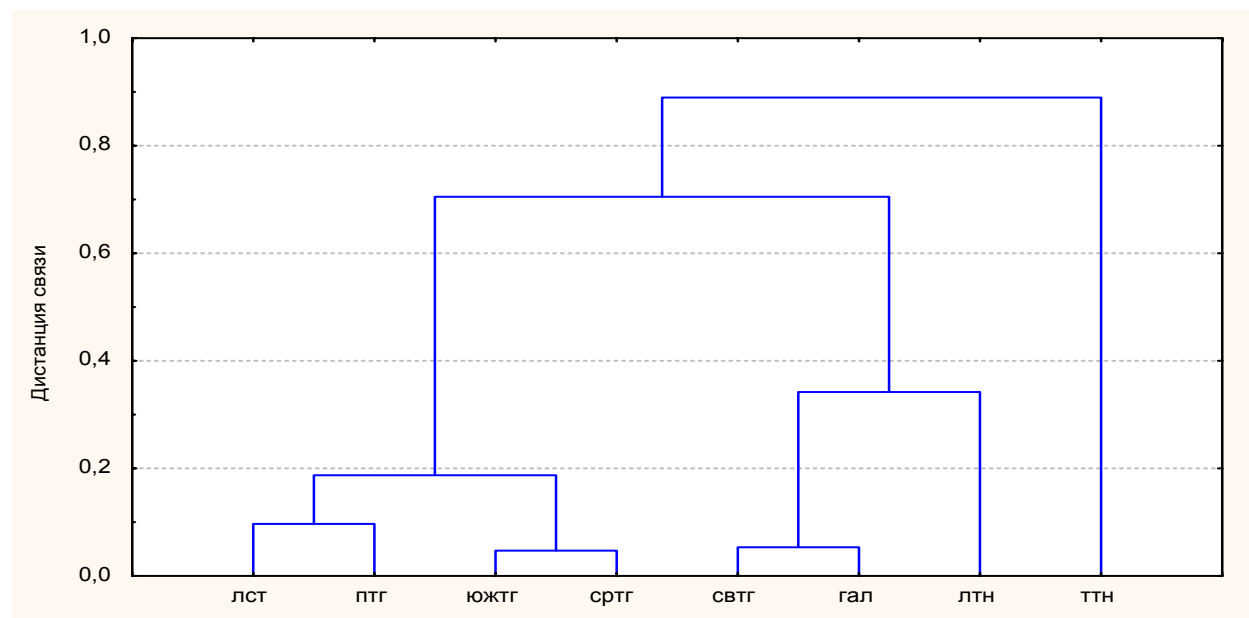


Рис. 4. Сходство количественной структуры зональных *Betula*-ксиломикокомплексов Западной Сибири (ттн – типичная тундра, лесоматериалы; лтн – лесотундра; гал – гипоарктические леса; свтг – северная тайга; сртг – средняя тайга; южтг – южная тайга; птг – подтайга; лст – лесостепь).

Кластерный анализ флористического сходства зональных микокомплексов полностью соответствуют схеме микофлористического зонирования Западно-Сибирской равнины того же автора. Следует заметить, что результаты В.А.Мухина получены при анализе всей биоты трутовых грибов, нами же проанализирован только *Betula*-комплекс афиллофоровых макромицетов.

При кластерном анализе зональных *Betula*-комплексов на градиенте от лесотундры до лесостепи Западно-Сибирской равнины отмечается усложнение структуры дендрита, увеличение числа основных кластеров (от 4 до 6), изменение сочетания видов в кластерах и экологических дистанций между видами, перемещение видов из одних кластеров в другие.

Так, с продвижением на север вместе с ослаблением конкуренции и замедлением биологических процессов и (в т.ч. отмирания тканей) чаще отмечается заселение раневых субстратов транскортикальными грибами (*Phellinus laevigatus* и др.). Напротив, с продвижением на засушливый юг Западной Сибири вместе с увеличением скорости усыхания деревьев семикортикальные виды (*Irpex lacteus*, *Stereum subtomentosum*) все более обнаруживают способность к заселению усохших субстратов с неповрежденной корой.

Таким образом, кластерный анализ ксиломикокмплекса демонстрирует ряд закономерностей. Однако в силу заложенной в нем последовательной од-

номерности, он не может в достаточной степени охватить сложность организации грибных сообществ и определить фундаментальные свойства видов. Выстраиваемые кластеры показывают только преобладающую в данных условиях экологическую тактику видов.

Глава 7. ПОСТРОЕНИЕ ЕДИНОЙ МОДЕЛИ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА

7.1. Принципы построения матрицы

Итак, отражением фундаментальных закономерностей организации ксиломикокомплекса, судя по всему, может стать его единая многомерная матрица, где каждый вид координирован относительно прочих в соответствии с экологическими факторами, определяющим облик грибного сообщества. Очевидным основанием для координации является рассмотренная выше экологическая сопряженность видов.

Вторым важным принципом должен стать градиентный порядок видов в матрице. Он распространяется не только на постепенное изменение свойств видов в рядах, но и на соответствующее плавное изменение их численности. Ему должно быть подчинено также и изменение морфологических параметров грибов (их базидиом), которые связаны с экологией вида через понятие жизненной формы [Пармасто, 1965; Бондарцева, 1972, 1974] или более конкретно – экоморфы [Алеев, 1986]. Наиболее общим правилом построения матрицы в этом плане должен быть эколого-морфологический континуум, переводящий градиентность в нелинейное измерение.

Третий принцип – периодичности (цикличности) строения матрицы – истекает уже из необходимости организации ее эколого-морфологического континуума, образец для чего дает система химических элементов Д. И. Менделеева. Методологически важным в этом плане представляется сформулированный Ю. Г. Алеевым [1986] «периодический закон развития живых систем».

Наводящим моментом координации вида может стать его таксономическая близость с другими видами, устанавливаемая, как известно, на основании глубинного структурного сходства, связанного с филогенией и отражающего эволюционный аспект экологических адаптаций [Пианка, 1981]. Также весьма показательна при координации синонимика видов, часто свидетельствующая о сходстве экоморф и некоторых микроструктур грибов.

Наконец, при построении модели ксиломикокомплекса необходим принцип минимальной достаточности («бритва Оккама»). Он проявляется также в выделении из числа факторов дифференциации ксиломикокомплекса основных – координирующих модель (матрицу), и в сведении их к числу градаций, достаточному для определения уникального места каждого вида, соответствующего одной ячейке матрицы.

Предыдущий анализ показал, что развитие дереворазрушающих грибов определяют 4 основных фактора – жизненное состояние древесного субстрата,

его объем, стадия разложения древесины, гидротермический режим. Весь диапазон гидротермической валентности грибов в пределах *Betula*-комплекса сведен нами к 4 основным градациям. 1) Эврибионтные виды, осваивающие самые разные местообитания, как правило, наиболее многочисленные. 2) Гигрофильные, в той или иной степени психротолерантные бореально-гипоарктические и горно-таежные виды. 3) Термофильные, обычно в той или иной мере ксеротолерантные бореально-лесостепные виды. 4) Мезофильные неморальные виды, стенобионтные в условиях Западной Сибири, тяготеющие к гидротермическому оптимуму региона (южная тайга).

На стадийном градиенте выделены две градации видов: первичные (включая «пионерные») и вторичные. К числу вторичных отнесены не только грибы, появляющиеся на поздних стадиях разложения, но и развивающиеся на корнях и погруженной в почву древесине, поскольку они тесно связаны с полуразложившимся древесным детритом.

На пространственном градиенте также выделены две градации видов: стволовые и периферийные. Первые характерны для больших по объему субстратов, соотносимых с основной частью ствола спелого дерева. Типичными для этой градации являются стволовые паразиты, свойственные старым древостоям. К числу периферийных отнесены виды, характерные для вершин и ветвей деревьев, для подроста, заболонные грибы (р. *Trichaptum* и др.), свойственные как кроне, так и стволу. В целом периферийные грибы более свойственны молоднякам.

На градиенте жизненного состояния субстрата (точнее, барьерно-субстратном, связанном с проникающей способностью грибов) выделено 5 градаций видов от танскортикальных до раневых.

7.2. Описание матрицы

Названные факторы определяют 4-мерный объем матрицы, что для наглядного изображения на плоскости листа требует ее разворачивания. Градации пространственного и стадийного факторов (по 2) образуют 4 парных сочетания, то есть, 4 подобных друг другу сообщающиеся двумерные структуры матрицы (слои): первичных стволовых (ПС), первичных периферийных (ПП), вторичных стволовых (ВС) и вторичных периферийных грибов (ВП). При разворачивании эти слои изображаются в зеркальном взаиморасположении друг к другу. Гидротермический градиент из 4 градаций и градиент проникающей способности грибов из 5 градаций, пересекаясь друг с другом, создают систему координат в каждом слое. Слои с указанием скоординированных в них видов представлены в виде отдельных таблиц (табл. 5 – 8).

Учитывая изменчивость реализованной ниши внутри фундаментальной [Северцов, 2004], проявляющуюся у трутовиков в феномене их эколого-географической изменчивости [Торіс, 1991; Бондарцева и др., 1992], матричные координаты вида интерпретируются как усредненная фундаментальная ниша.

Таблица 5. Матричный слой ПС стволовых видов *Betula*-ксиломикокомплекса (указано наличие или число находок вида на березе)

№ п/п, цикл	Распадающиеся леса	Распадающ. редколесья	Усыхающие леса	Редколесья	Сомкнутые леса	Редколесья	Усыхающие леса	Распадающ. редколесья	Распадающиеся леса	Распадающ. редколесья	Усыхающие леса	Редколесья	Сомкнутые леса
	7 (5)	8 (4)	9 (3)	10 (2)	11 (1)	12 (2)	13 (3)	14 (4)	15 (5)	16 (4)	17 (3)	18 (2)	19 (1)
7 (5)	<i>Antrodia albida</i> 1	<i>Gloeophyllum abietinum</i> +	<i>Gloeophyllum trabeum</i> +										
8 (4)	<i>Gloeophyllum sepiarium</i> 27	<i>Gloeophyllum protractum</i> +	<i>Gloeophyllum odoratum</i>	<i>Melanoporia castanea</i>									
9 (3)	(<i>Gloeophyllum trabeum</i>)	<i>Porodaedalea chrysoloma</i> +	<i>Porodaedalea niemelaei</i>	<i>Porodaedalea pini</i> +	<i>Fomitiporia robusta</i> +								
10 (2)		<i>Porodaedalea gilva</i> +	<i>Porodaedalea conchata</i> +	<i>Phellinus nigricans</i> 2187	<i>Phellinus populicola</i> +	<i>Pyrofomes demidoffii</i>							
11 (1)			<i>Phellinus everhartii</i> +	<i>Phellinus igniarius</i> +	<i>Fomes fomentarius</i> 9574	<i>Lacicifomes officinalis</i>	<i>Daedalea quercina</i>						
12 (2)				<i>Phellinus vaninii</i>	<i>Haploporus suaveolens</i> +	<i>Daedaleopsis confragosa</i> +	<i>Trametes ljubarskyi</i> 2	<i>Daedalea dickinsii</i> +					
13 (3)					<i>Perenniporia ohioensis</i>	<i>Trametes suaveolens</i> 1	<i>Trametes hirsuta</i> 32	<i>Trametes tephroleuca</i> +	<i>Lenzites acuta</i>				
14 (4)						<i>Trametes villosa</i>	<i>Pycnoporus cinnabarinus</i> 26	<i>Trametes ochracea</i> (1000) 123	<i>Lenzites warnierii</i>				
15 (5)							<i>Pycnoporus sanguineus</i>	<i>Trametes velutina</i> +	<i>Trametes versicolor</i> (1046) 449	<i>Coriolopsis gallica</i>			
16 (4)								<i>Flaviporus brownii</i>	<i>Dichomitius squalens</i> +	<i>Cerrena unicolor</i> 1262	<i>Coriolopsis trogii</i> 27	<i>Fuscoporia contigua</i> +	
17 (3)									(<i>Coriolopsis gallica</i>)	<i>Diplomitoporus flavescens</i> 17	<i>Trametes cervina</i> 17	<i>Fuscoporia viticola</i> +	<i>Fuscoporia ferrea</i> +
18 (2)									(<i>Fuscoporia contigua</i>)	<i>Diplomitoporus crustulinus</i> +	<i>Inonotus obliquus</i> 1281	<i>Fomitiporia punctata</i> 15	
19 (1)			Заливка ячеек (здесь и далее): диагональная – эврибионтные виды, вертикальная – термофильные, горизонтальная – гигрофильные, нет заливки – мезофильные								<i>Inonotus hastifer</i>	<i>Diplomitoporus lindbladii</i> +	<i>Phellinus laevigatus</i> 304

Таблица 6. Матричный слой ПП периферийных видов *Betula*-ксиломикокомплекса (с зоной перехода от первичных грибов к вторичным)

№ п/п, цикл	Распадающ. редколесья	Усыхающие леса	Редколесья	Сомкнутые леса	Редколесья	Усыхающие леса	Распадающ. редколесья	Распадающиеся леса	Распадающ. редколесья	Усыхающие леса	Редколесья	Сомкнутые леса	Редколесья
	8 (4)	9 (3)	10 (2)	11 (1)	12 (2)	13 (3)	14 (4)	15 (5)	16 (4)	17 (3)	18 (2)	19 (1)	20 (2)
10 (2)											—	<i>Columnocystis abietina</i>	—
11 (1)										<i>Hymenochaete corrugata</i>	<i>Columnocystis ambigua</i>	<i>Thelephora terrestris</i> +	<i>Gloiodon strigosus</i>
12 (2)							Переходщие к вторичным		<i>Peniophora versiformis</i>	<i>Laurilia sulcata</i>	<i>Hymenchaete tabacina</i> 8	<i>Boreostereum radiatum</i> +	<i>Lopharia mirabilis</i>
13 (3)						Первичные		<i>Amylostereum areolatum</i>	<i>Amylostereum chailletii</i> ?	<i>Cystostereum murrayi</i> + 37	<i>Laxitextum bicolor</i>	<i>Lopharia cinerascens</i>	
14 (4)							<i>Stereum ochraceo-flavum</i>	<i>Stereum rugosum</i> 2	<i>Stereum hirsutum</i> 821	<i>Stereum subtomentosum</i> 707	<i>Stereum ostrea</i> +		Переходящие к вторичным
15 (5)						<i>Stereum striatum</i>	<i>Cytidia salicina</i> +	<i>Cylindrobasidium evolvens</i> 263	<i>Stereum sanguinolentum</i> 3	<i>Stereum gausapatum</i>		Первичные	
16 (4)					<i>Hymenochaete rubiginosa</i>	<i>Auriculariopsis ampla</i>	<i>Chondroterium pupureum</i> 187	<i>Punctularia strigosozonata</i> 2	<i>Xylobolus subpileatus</i> +				
17 (3)				<i>Nigroporus ussuriensis</i>	<i>Datronia scutellata</i>	<i>Datronia stereoides</i> 5	<i>Bysomerulius corium</i> 2	<i>Porostereum spadiceum</i>					
18 (2)			<i>Hexagonia nitida</i>	<i>Daedaleopsis confragosa</i> f. <i>bulliardii</i> +	<i>Daedaleopsis confragosa</i> f. <i>rubescens</i> +	<i>Datronia mollis</i> 94	<i>Dichomitus campestris</i>						
19 (1)		<i>Inonotus glomeratus</i> +	<i>Inonotus radiatus</i> 133	<i>Piptoporus betulinus</i> 3788	<i>Ischnodrama resinolum</i> 7	<i>Poronidulus conchifer</i>							
20 (2)	<i>Phylloporia ampelina</i>	<i>Phylloporia ribis</i>	<i>Hapalopilus rutilans</i> 137	<i>Inocutis rheades</i> 1	<i>Inonotus nodulosus</i> +								
21 (3)	<i>Tyromyces kmetii</i> +	<i>Pycnoporellus fulgens</i> 8	<i>Hapalopilus taxi</i>	—									
22 (4)	<i>Postia leucomallella</i>	<i>Postia lateritia</i>	—										

Таблица 7. Матричный слой ВС вторичных стволовых видов *Betula*-ксиломикокомплекса (обозначена дихотомия слоя)

№ п/п, цикл	Редколесья	Сомкнутые леса	Редколесья	Усыхающие леса	Распад-ся редколесья	Распадающиеся леса	Распад-ся редколесья	Усыхающие леса	Редколесья	Сомкнутые леса	Редколесья	Усыхающие леса	Распад-ся редколесья
	20 (2)	19 (1)	18 (2)	17 (3)	16 (4)	15 (5)	14 (4)	13 (3)	12 (2)	11 (1)	10 (2)	9 (3)	8 (4)
9 (3)										<i>Perenniporia fraxinea</i> +	<i>Heterobasidium annosum</i> +	<i>Perenniporia subacida</i> +	<i>Postia undosa</i> +
10 (2)									<i>Ganoderma australe</i> +	<i>Fomitopsis cajanderi</i> +	<i>Heterobasidium parviporum</i> +	<i>Peltopilus nigrolimitatus</i>	<i>Perenniporia japonica</i>
11 (1)						Линия дихотомии слоя		<i>Spongipellis spumeus</i> 2	<i>Ganoderma lipsiense</i> 147	<i>Fomitopsis pinicola</i> 1227	<i>Fomitopsis rosea</i> 2	<i>Perenniporia ochroleuca</i>	
12 (2)							<i>Spongipellis pachiodon</i>	<i>Climacodon septentrionalis</i> 7	<i>Ischnoderma benzoinum</i> ?	<i>Amylocystis lapponica</i>	<i>Spongipellis delectans</i>		
13 (3)						<i>Bjerkandera fumosa</i> +	<i>Climacodon pulcherrimus</i> 3	<i>Tyromyces chioneus</i> 36	<i>Leptoporus mollis</i>	<i>Hapalopilus croceus</i>			
14 (4)					<i>Pilatoporus spraguei</i> +	<i>Bjerkandera adusta</i> 1652	<i>Trametes pubescens</i> 77	<i>Tyromyces galactinus</i> +	<i>Tyromyces aurantiacus</i>				—
15 (5)				<i>Pilatoporus epileucinus</i> +	<i>Postia alni</i> 2	<i>Postia subcaesia</i> 2	<i>Tyromyces fumidiceps</i> +	<i>Postia leucospongia</i>				<i>Loweomyces fractipes</i> +	<i>Postia guttulata</i>
16 (4)			<i>Tyromyces fissilis</i> +	<i>Postia lactea</i> +	<i>Postia tephroleuca</i> 5	<i>Postia caesia</i> 1	<i>Pilatoporus ibericus</i>				<i>Abortiporus biennis</i> +	<i>Osteina obducta</i> +	<i>Oligoporus floriformis</i> +
17 (3)		<i>Oxyporus populinus</i> 2	<i>Oligoporus stipticus</i> +	<i>Oligoporus balsameus</i> +	<i>Postia fragilis</i>	<i>Auriporia pileata</i>				<i>Ischnoderma scaurum</i> +	<i>Phaeolus schweinitzii</i> +	<i>Climacocystis borealis</i> +	<i>Oligoporus ptychogaster</i> +
18 (2)	<i>Oxyporus obducens</i> 1	<i>Oxyporus ravidus</i> (50)	<i>Oxyporus borealis</i> +	<i>Parmastomyces mollissimus</i>	<i>Tyromyces alborubescens</i>				<i>Fistulina hepatica</i> +	<i>Ganoderma lucidum</i> +	<i>Onnia leporina</i>	<i>Onnia tomentosa</i> +	<i>Ischnoderma trogii</i>
19 (1)	<i>Oxyporus corticola</i> 663	<i>Rigidoporus crocatus</i> 4	<i>Physisporus vitreus</i> +	<i>Oxyporus phellodendri</i>		Линия дихотомии слоя		<i>Inonotus dryadeus</i> +	<i>Laetiporus sulphureus</i> 1	<i>Ganoderma carnosum</i> 2	<i>Onnia triqueter</i>	<i>Heterobasidium insulare</i>	
20 (2)	<i>Oligoporus sericeomollis</i> +	<i>Inonotopsis subiculosa</i> +	<i>Rigidoporus undatus</i>				<i>Spongipellis pachiodon</i>	<i>Climacodon septentrionalis</i> 7	<i>Ischnoderma benzoinum</i> ?	<i>Ganoderma valesiacum</i>	<i>Ganoderma resinaceum</i>		
21 (3)	<i>Oligoporus rennyi</i>	<i>Oxyporus philadelphi</i>				<i>Bjerkandera fumosa</i> +	<i>Climacodon pulcherrimus</i> 3	<i>Tyromyces chioneus</i> 36	<i>Leptoporus mollis</i>	<i>Inocutis hispidus</i>			

Таблица 8. Матричный слой ВП вторичных периферийных видов *Betula*-ксиломикокомплекса (обозначена дихотомия слоя)

№ п/п, цикл	Усыхающие леса	Редколесья	Сомкнутые леса	Редколесья	Усыхающие леса	Распад-ся редколесья	Распадающиеся леса	Распад-ся редколесья	Усыхающие леса	Редколесья	Сомкнутые леса	Редколесья	Усыхающие леса
	21(3)	20(2)	19(1)	18(2)	17(3)	16(4)	15/23'(5)	14/22'(4)	13/21'(3)	12/20'(2)	11/19'(1)	10/18'(2)	9(3)
22 (4)	—	—				—	<i>Schizophyllum commune</i> 63	<i>Panellus stypticus</i> 50	<i>Panellus mitis</i> +	—			
21 (3)	—	—	—				—	<i>Plicatura crispa</i> 180	<i>Panellus serotinus</i> +	<i>Panellus violaceofulvus</i> +	(<i>Antrodiella foliaceo-dentata</i>)		
20 (2)	<i>Climacodon septentrionalis</i> 7	<i>Hericium coralloides</i> 7	<i>Dentipellis fragilis</i>	<i>Leucophellinus irpexoides</i>				<i>Hydnochaete tabacinoides</i>	<i>Daedaleopsis tricolor</i> (800)	<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i> 2	<i>Trichaptum laricinum</i>	<i>Trichaptum subhartaceum</i>	
19 (1)	<i>Hericium erinaceum</i>	<i>Creolophus cirrchatous</i> 3	<i>Trichaptum biforme</i> 2000	<i>Trichaptum abietinum</i> +	<i>Steccherinum robustius</i>				<i>Antrodiella foliaceo-dentata</i> 1	<i>Daedaleopsis septentrionalis</i> (1086)	<i>Trichaptum biforme</i> 2000	<i>Trichaptum abietinum</i> +	<i>Steccherinum robustius</i>
18 (2)		<i>Steccherinum asustum</i>	<i>Steccherinum murashkin-skyi</i> 138	<i>Steccherinum ochraceum</i> 627	<i>Skeletocutis lilacina</i>	<i>Castanoporus castaneus</i>				<i>Steccherinum asustum</i>	<i>Steccherinum murashkin-skyi</i> 138	<i>Steccherinum ochraceum</i> 627	<i>Skeletocutis lilacina</i>
17 (3)			<i>Steccherinum narymicum</i>	<i>Junghuhnia pseudozillingiana</i> +	<i>Merulius tremellosus</i> 251	<i>Plicatura nivea</i> 3	<i>Ceriporia reticulata</i>				<i>Steccherinum narymicum</i>	<i>Junghuhnia pseudozillingiana</i> +	<i>Merulius tremellosus</i> 251
16 (4)		Линия дихотомии слоя		<i>Castanoporus castaneus</i>	<i>Phlebia rufa</i> +	<i>Phlebia radiata</i> (15)	<i>Ceraceo-merulius albostraineus</i>	<i>Ceriporia excelsa</i>		Линия дихотомии слоя		<i>Castanoporus castaneus</i>	<i>Phlebia rufa</i> +
15 (5)					<i>Ceriporia reticulata</i>	<i>Ceriporia purpurea</i>	<i>Ceraceo-merulius serpens</i> (10)	<i>Cerporiopsis resinascens</i> +	<i>Ceriporiopsis gilvoscens</i>				<i>Ceriporia reticulata</i>
14 (4)						<i>Ceriporia excelsa</i>	<i>Gelatoporia pannocincta</i> (10)	<i>Meruliopsis taxicola</i> 2	<i>Skeletocutis carneogrisea</i> +	<i>Skeletocutis ochroalba</i>			
13 (3)							<i>Ceriporiopsis gilvoscens</i>	<i>Skeletocutis subincarnata</i> +	<i>Skeletocutis amorpha</i> +	<i>Piloporia sajanensis</i>	<i>Antrodiella americana</i>		
12 (2)								<i>Loweomyces wynnei</i> +	<i>Skeletocutis nivea</i> 25	<i>Gloeoporus dichrous</i> 292	<i>Antrodiella incrustans</i> +	<i>Antrodiella onychoides</i>	
11 (1)									<i>Antrodiella hoehnelii</i> +	<i>Junghunia semisupina</i> 20	<i>Antrodiella semisupina</i> +	<i>Antrodiella citronella</i> +	<i>Antrodiella romellii</i> +
10 (2)										<i>Antrodiella onychoides</i>	<i>Antrodiella faginea</i> +	<i>Schizopora paradoxa</i> +	<i>Ceriporiopia aneirina</i> +

Таблица 9. Базовая проекция матрицы *Betula*-комплекса

№	Редколесья	Сомкнутые леса	Редколесья	Усыхающие леса	Распадающиеся редколесья	Распадающиеся леса	P/ редколесья
(2)	(2)	1	2	3	4	5	(4)
(2)			<i>A. onychoides...</i>				
1		<i>A. semisupina; F. fomentarius; F. pinicola; G. carnosum; Ph. laevigatus; P. betulinus; R. crocatus; Th. terrestris; T. biforme</i>	<i>A. lapponica; A. sitchensis; A. citrinella; C. abietina; C. ambigua; (D. confragosa); D. lindbladii; F. rosea; G. valensiacum; H. suaveolens; O. triquetra; Ph. igniarius; Ph. lundellii; P. vitreus; R. undatus; T. abietinum; T. laricinum</i>	<i>A. foliaceodentata; A. hoehnelii; D. quercina; F. ferrea; H. rubiginosa; I. dryadeus; I. nodulosus; I. scaurum; L. cinerascens; O. populinus; O. latemarginatus; P. fraxinea; Ph. everchartii; P. conchifer; S. spumeus</i>			
2	<i>A. onychoides; F. hepatica; F. robusta; F. ferruginosa; G resinaceum; Hex. nitida; I. nodulosus; L. mirabilis; O. oducens; Ph. vaninii; P. demidoffii; S. delectans; S. adustum; T. subchartaceum</i>	<i>A. sordida; A. faginea; B. radiatum; C. cirrchatus; D. septentrionalis; F. punctata; G. lipsiense; G. lucidum; G. strigosus; I. rheades; I. resinosum; J. semisupiniforme; L. sulphureus; L. officinalis; O. corticola; O. ravidus; P. populicola; S. lenis; S. muraskinskyi</i>	<i>A. crassa; D. confragosa; I. benzoinum; F. cajanderi; G. dichrous; H. rutilans; H. parviporum; H. tabacina; I. obliquus; I. radiatus; O. sericeomollis; O. leporina; O. borealis; Ph. ferrugineofuscum; Ph. nigricans; S. paradoxa; S. ochraceum; T. fusco-violaceum</i>	<i>A. pulvinascens; D. scutellata; D. crustulinus; H. taxi; I. subiculosa; L. sulcata; L. mollis; O. rennyi; O. tomentosa; P. mollissimus; P. nigrolimitatus; Ph. ribis; Ph. sanguinolentus; P. sajanensis; P. conchata; P. alboluteus; S. lilacina; T. suaveolens</i>	<i>A. biennis; A. ramentacea; C. reticulata; C. gilvescens; D. dickinsii; F. contigua; H. croceus; H. tabacinoides; H. corrugata; I. oreophilus; L. wynnei; P. maakia; P. medulla-panis; P. gilva; P. ampelina; S. pachiodon; S. ostrea; T. fissilis</i>		
3		<i>A. foliaceodentata; A. hoehnelii; D. quercina; F. ferrea; H. croceus; H. rubiginosa; I. dryadeus; I. glomeratus; I. hastifer; I. scaurum; L. cinerascens; O. populinus; O. latemarginatus; P. fraxinea; Ph. everchartii; P. conchifer; S. spumeus</i>	<i>A. albobrunnea; A. macra; C. septentrionalis; D. tricolor; D. mollis; F. viticola; H. annosum; J. pseudozillingiana; L. bicolor; O. stipticus; P. schweinitzii; P. sulphurascens; Porodaedalea pini; S. nivea; T. ljubarskyi</i>	<i>A. xantha; C. borealis; C. murraii; D. stereoides; I. lacteus; M. tremellosus; O. balsameus; Peniophora pini; P. subacida; P. niemelaei; P. hibernica; P. fulgens; S. aurea; S. amorpha; S. borealis; T. cervina; T. hirsuta; T. chioneus</i>	<i>A. hailletii; A. ampla; D. flavescens; G. odoratum; O. ptychogaster; P. nivea; P. chrysoloma; P. fragilis; P. undosa; P. cinnabarinus; S. carneogrisea; S. sellae; S. himantoides; T. galactinus; T. kmetii</i>	<i>A. areolatum; A. variiformis; B. fumosa; C. gallica; G. trabeum; L. acuta; L. fractipes; P. spraguei; P. spadiceum; P. sanguineus; S. gausapatum; T. villosa</i>	
4			<i>A. biennis; A. ramentacea; C. reticulata; C. gilvescens; D. dickinsii; F. contigua; H. croceus; H. tabacinoides; H. corrugata; I. oreophilus; L. wynnei; P. maakia; P. medulla-panis; P. gilva; S. pachiodon; S. ostrea; T. villosa; T. fissilis</i>	<i>A. sinuosa; B. corium; C. pulcherrimus; C. trogii; G. odoratum; I. pendulus; O. obducta; P. rufa; P. narymica; P. crispa; P. lactea; P. lateritia; S. lacrimans; S. subincarnata; S. subtomentosum; T. tephroleuca</i>	<i>A. serialis; C. unicolor; C. pureum; M. taxicola; G. protractum; O. floriformis; (P. stypticus); P. rufa; P. radiata; P. leucomallella; P. tephroleuca; S. hirsutum; T. ochracea; T. pubescens</i>	<i>A. mellita; C. albobstramineus; C. resinascens; C. salicina; D. squalens; G. sepiarium; P. caesia; P. persicina; S. rugosum; T. velutina; T. fumidiceps</i>	<i>A. malicola; L. warnierii; P. epileucina; X. subpileatus</i>
5				<i>A. areolatum; A. variiformis; B. fumosa; C. gallica; G. trabeum; L. fractipes; P. spadiceum; P. sanguineus; S. gausapatum</i>	<i>B. adusta; G. pannocincta; G. abietinum; C. purpurea; L. betulina; P. alni; P. strigosozonata; S. commune; S. sanguinolentum; T. gibbosa</i>	<i>A. albida; C. serpens; C. evolvens; P. subcaesia; T. versicolor</i>	
(4)					<i>Antrodia malicola ...</i>		

Цифровые координаты каждого вида (ячейки) определяются сочетанием номера столбца и строки. Поскольку матрица бесконечна, для удобства типичным транскортикальным видам присвоен порядковый номер 11, отсчет от которого ведется в обе стороны. Параллельный порядковому циклический номер показывает место вида в повтряющемся пятичленном ряду (цикле) оттипично транскортикальных грибов (ордината 1) до типичных нонкортикальных грибов (5). Характеристику вида в этом плане дает сумма циклических номеров строки и столбца, которая изменяется в пределах от 2 до 10.

Барьерно-субстратный цикл гармонично накладывается на экоморфологический континуум, который хорошо прослеживаются во всех слоях матрицы. Так, в слое ПС (табл. 5) в ряду эврибионтов из 17 видов наблюдается постепенный переход формы базидиомы, начиная с многолетней резупинатной: *Antrodia crassa* (2; 2) → *A. xantha* (3; 3) → *A. serialis* (4; 4) → *A. albida* (5; 5) → *G. protractum* (4; 4) → *Porodaedalea niemelaei* (3; 3) → *Phellinus nigricans* (2; 2) → *Fomes fomentarius* (1; 1) → *Daedaleopsis confragosa* (2; 2) → *Trametes hirsuta* (3; 3) → *T. ochracea* (4; 4) → *T. versicolor* (5; 5) → *Cerrena unicolor* (4; 4) → *Trametes cervina* (3; 3) → *Inonotus obliquus* (2; 2) → *Phellinus laevigatus* (1; 1) → *Pellinidium ferrugineofuscum* (2; 2) → *Skeletocutis borealis* (3; 3). Прослеживается градиентное изменение формы гименофора, размера, консистенции и окраски базидиом. Хотя скоординированные в данном слое виды в целом характерны для первых стадий гниения древесины, в ряду происходит постепенный переход к грибам, длительно разрушающим древесину (*Gloeophyllum*, *Antrodia*, *Skeletocutis*). Подобные взаимопереходы слоев отмечаются и в других частях матрицы.

Одинаковые циклические координаты разных видов указывают на их одинаковое место в системе ведущих экологических факторов. Даже близкие по размеру субстраты, находящиеся в сходном жизненном состоянии и близких гидротермических условиях, могут осваиваться разными видами (экоморфами) грибов в зависимости от региональных особенностей микобиоты и субстрата, от пространственного положения субстрата, от способности к паразитизму и от других факторов, не нарушающих матричного порядка.

В соответствии со специализацией по отношению к жизненному состоянию субстрата разные виды дереворазрушающих грибов ассоциируются с древостоями, находящимися в разном состоянии, что позволяет рассматривать их в качестве индикаторов состояния древостоев. То есть, барьерно-субстратному градиенту соответствует аналогичный градиент состояния древостоя, обозначенный в матрице (табл. 5 – 8).

Типично транскортикальные грибы, например *Fomes fomentarius* (ПС 11; 11), свойственны здоровым сомкнутым древостоям, где разрушаемый ими древесный отпад образуется в результате конкуренции и постепенного усыхания на корню угнетенных деревьев. Такие виды могут присутствовать и в других лесных местообитаниях, вплоть до вырубок, заселяя неповрежденные участки крупных порубочных или буреломных стволов, но ведущую роль в них приобретают другие грибы.

Менее типичные транскортикальные виды, например *Hapalopilus rutilans* (ПП 10; 10), наиболее свойственны редколесьям, где в силу неразвитости лесной среды усыхание деревьев (или их ветвей) происходит в жестком гидротермическом режиме. Конкуренция между деревьями также ослаблена, но она сохраняется между ветвями кроны в пределах дерева, что приводит к усыханию нижних ветвей и усилению группы разлагающих их видов грибов. К таким грибам по своей изначальной природе относятся и важнейшие стволовые паразиты березы, например *Inonotus obliquus* (ПС 18:18), часто проникающие в ствол из усохших ветвей. Заражения происходят при хроническом ослаблении ростовых процессов, что наблюдается у старых деревьев, особенно в неблагоприятных по почвенно-климатическим условиям, например в лесотундре, где стволовые паразиты становятся доминантами ксиломиценозов.

Наименее специализированные в отношении состояния субстрата семикортикальные грибы, например *Irpex lacteus*, свойственны древостоям, усыхающим на корню в результате воздействия катастрофических для леса факторов. Особенно характерны они для горельников. Обычные некортикальные (раневые) грибы, в частности *Trametes ochracea* (ПС 14;14), свойственны механически распадающимся древостоям и редколесьям, например, в фазе смены лиственных пород хвойными. Такие грибы обильно развиваются и на вырубках. Близки к ним наиболее типичные раневые грибы, например *T. versicolor* (ПС 15:15), очень характерные для вырубок и других антропогенных местообитаний. Многие виды ассоциируются с двумя смежными в ряду типами местообитаний. Так, полиморфный вид *Oxyporus corticola* (ВС 19:20) встречается как в лесах, так и в редколесьях.

По диагонали каждого слоя матрицы выстраиваются в полосу ряды видов с одинаковой гидротермической валентностью (табл. 5 – 8). В середине полосы (по ее длине) находится ряд гидротермических эврибионтов. С одной стороны к нему примыкает подобный ряд термофильных, с другой – ряд гигрофильных грибов. Многие гигрофилы представлены нехарактерными для березы видами, встречающимися на ее вымокшей или горелой древесине.

Наконец, по обе стороны диагональной полосы продублирован ряд изредка отмечаемых на березе мезофильных неморальных или неморально-тропических видов. В целом образуется замкнутый цикл гидротермической валентности грибов: мезофилы – термофилы – эврибионты – гигрофилы – (мезофилы). Такая цикличность составляет принципиальное решение, позволяющее координировать все разнообразие ксиломикокомплекса.

Другим необходимым «фрактальным» решением является дихотомическое ветвление слоев («удвоение комплексной плоскости» [Пайтген, Рихтер, 1993]). Так, слой вторичных стволовых видов (табл. 8) на определенном участке делится на две экоморфологические ветви грибов, связанных с лесной подстилкой: 1) образующие распростертые базидиомы, 2) образующие боковую ножку с дальнейшим переходом к центральной. Это, а также «плевротоидное» и другие ответвления могут рассматриваться как примеры взаимопереходов из одного филума в другой в рамках одной комплексной плоскости матрицы. В

силу наличия взаимопереходов между слоями отнесение вида к той или иной группировке грибов в упрощенном линейном представлении матрицы не абсолютно, но для выстраивания базовых закономерностей вполне оправданно.

Хотя в каждом из слоев матрицы присутствуют виды из разных систематических и экоморфологических групп, в целом можно отметить, что основную часть слоя первичных стволовых грибов составляют траметоидные виды, а в экоморфологическом плане – виды с траметоидной формой базидиомы. Такие виды есть также и в составе слоя первичных периферийных грибов, основу которого составляют виды со стереоидной формой базидиомы (переходящей в телефороидную у вторичных грибов). В слое вторичных стволовых грибов представлены в основном виды с тиромицетоидной формой базидиомы, а для слоя вторичных веточных грибов характерны виды с мерулоидно-тиромицетоидной формой базидиомы.

Каждый слой матрицы может быть свернут до рамок базовой матричной структуры из 18 ячеек, рассматриваемой в качестве образующего элемента фрактала [Федер, 1991] и определяемой сочетанием барьерно-субстратного и гидротермического циклов. Масштаб ячейки задается численностью вида. Такое сворачивание после некоторой модификации составляет основу для матричной микоиндикации состояния леса. Дальнейшее проецирование всех свернутых слоев матрицы на одну базовую структуру (табл. 9), позволяет увидеть некоторые филогенетические закономерности.

Глава 8. ФИЛОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИНТЕРПРЕТАЦИЯ МОДЕЛИ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА

Филогения и экология нередко представляются несовместимыми сферами. Такого мнения придерживается и ряд микологов, обращавшихся к этому вопросу [Леонтьев, Акулов, 2002, 2004]. Наше обращение к экоморфологии не сопряжено с экоморфологической классификацией, в нем анализируется опыт отслеживания филогенетических связей грибов в построенном экоморфологическом континууме, что является новым подходом. Это также и возможность дать объективный экологический диагноз не только отдельных видов афиллофоровых макромицетов, но и их таксономических группировок разного уровня [Попов, 1963], которые в матрице весьма репрезентативны.

Экоморфологическая модель ксиломикокомплекса может быть представлена и как модель кроны филогенетического древа афиллофоровых грибов, развивавшегося в циклически структурированном экологическом гиперпространстве по ходу экологической адаптации и коадаптации его побегов. Точнее, построенная модель соотносится с филогенетическим деревом, как экологический (горизонтальный) срез его кроны, приходящийся на современность. Целесообразно проанализировать в этом плане приведенную выше базовую проекцию матрицы (табл. 9), в которой среди многочисленных контактов между видами, выделить каналы, соответствующие современным филогенетическим представ-

лениям. Анализ таксонов на проекции экологической матрицы напоминает их географический анализ посредством наложения видовых ареалов на глобус.

Таблица 10

Матричный блок пор. Schizophyllales (Nordic Macromycetes)

№	(Редколесья)	Сомкнутые леса	Редколесья	Усыхающие леса	Распадающиеся редколесья	Распадающиеся леса	(Распадающиеся редколесья)
(2)	(2)	1	2	3	4	5	(4)
1		—	—	—			
2	—	—	<i>Gloeoporus dichrous</i>	(<i>Panellus violaceofulvus</i>)	—		
3		—	—	<i>Merulius tremellosus</i> (<i>Panellus serotinus</i>)	(<i>Panellus mitis</i>) <i>Plicatura nivea</i>	—	
4			—	<i>Byssomerulius corium</i> <i>Irpicodon pendulus</i> <i>Plicatura crispa</i> <i>Phlebia rufa</i>	(<i>Gloeoporus dichrous</i>) <i>Meruliopsis taxicola</i> (<i>Panellus stypticus</i>) <i>Phlebia radiata</i>	<i>Auriculariopsis ampla</i> —	—
5				—	<i>Gelatoporia pannocincta</i> <i>Punctularia strigoso-zonata</i> <i>Schizophyllum commune</i>	<i>Chondrostereum purpureum</i>	
(4)					—		

Таблица 11

Матричный блок порядка Phanerochaetales (Nordic Macromycetes)

№	(Редколесья)	Сомкнутые леса	Редколесья	Усыхающие леса	Распадающиеся редколесья	Распадающиеся леса	(Распадающиеся редколесья)
(2)	(2)	1	2	3	4	5	(4)
(2)			<i>Leucophellinus irpexoides</i> <i>Oxyporus obducens</i> <i>Rigidoporus undatus</i>				
1		<i>Rigidoporus crocatus</i>	<i>Physisporinus vitreus</i>	<i>Oxyporus late-marginatus</i> <i>O. philadelphia</i> <i>O. phellodendri</i> <i>O. populinus</i>			
2	<i>Leucophellinus irpexoides</i> <i>Oxyporus obducens</i> <i>Rigidoporus undatus</i>	<i>Oxyporus corticola</i> <i>O. ravidus</i>	<i>Oxyporus borealis</i>	<i>Physisporinus sanguineus</i>	<i>Castanoporus castaneus</i> <i>Oxyporus philadelphia</i>		
3		<i>Oxyporus late-marginatus</i> <i>O. philadelphia</i> <i>O. phellodendri</i> <i>O. populinus</i>	<i>Climacodon septentrionalis</i>	<i>Climacosystis borealis</i>	—	—	
4			<i>Castanoporus castaneus</i>	<i>Climacodon pulcherrimus</i>	—	—	—
5				—	—	—	
(4)					—		

Морфологический тип таксона в экологическом аспекте является его экоморфологическим типом, что позволяет, анализируя его, в какой-то мере судить об экологической специфике таксона. Под «экологическим типом таксона» в работе подразумевается эталон, наиболее полно отражающий экологическую специфику таксона и генеральный на данный момент результат его эволюции.

Критерием для выделения экотипа таксона на видовом уровне является центральное положение вида в матричной структуре таксона родового или более высокого уровня. Под «протоэкотипом» понимается вид, предположительно наиболее близкий по экологии к эволюционно исходной предковой форме таксона. Определяется он по совокупности примитивных экологических и морфологических признаков [Бухгольц, 1902; Corner, 1966; Nobles, 1971; Цвелев, 1971] на фоне всей матричной структуры таксона.

Для анализа взяты некоторые современные системы грибов [Nordic Macromycetes, 1992, 1997; Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi, 1995; 2001; Змитрович, 2001], в рамках которых на модель спроецировано 15 порядков афиллофоровых грибов, входящих в *Betula*-комплекс. В качестве примера показано матричное положение порядков *Schizophyllales* и *Phanerochaetales* в системе Nordic Macromycetes (табл. 10; 11).

В большинстве случаев таксоны всех иерархических уровней грибов образуют в проекции матрицы определенным образом упорядоченные связные множества видов (матричные блоки) с характерной локализацией в системе экологических факторов, вполне согласующейся с филогенетическими воззрениями [Bessey, 1942; Corner, 1971; Пармасто, 1968, 1969; Давыдкина, 1980; Бондарцева, Пармасто, 1986; Zmitrovich et al., 2006]. В частности хорошо прослеживается флебиоидный протоэкотип афиллофоровых грибов порядка *Schizophyllales* (Nordic Macromycetes) и их наиболее вероятное происхождение от плевротоидных видов (*Panellus*). В случаях, когда тот или иной вид выпадает из «своего» в рамках данной системы матричного таксономического блока, есть основания для рассмотрения его в рамках другого таксона. Так, статус *Climacocystis borealis* в системе Nordic Macromycetes, судя по положению в матрице, менее логичен, чем его статус в других рассмотренных системах. Матричное положение подтверждает также близость некоторых видов, обсуждаемую в более поздних публикациях, например близость *Skeletocutis lenis* к *Antrodiella foliaceodentata* и *A. hoehnelii* [Spirin, Zmitrovich, 2003]. Матричный морфоэкологический анализ в сочетании с некоторыми дополнительными сведениями позволяет подойти и к пониманию некоторых принципиальных моментов экологии дереворазрушающих грибов, в частности, их паразитизма.

Изложенное позволяет заключить, что филогенетические таксоны рассмотренного экоморфологического филума грибов формируются и существуют в лимитированном «пространстве логических возможностей» [Заварзин, 1973], точнее в определенным образом заданной и развивающейся фрактальной комплексной плоскости, приближенно отображаемой экоморфологической матрицей. Структура ксилотомобиоты определяется не филогенетически, а экологически – как упорядоченность (серийность) экологических ниш грибов, соответ-

ствующая упорядоченной структуре древостоев и зонально-географической упорядоченности. Филогенетические линии грибов лишь пронизывают эту структуру, в конкурентной борьбе занимая ниши и используя их в качестве форпоста для своего продолжения на новом аналогично структурированном уровне развития. Каждая освоенная филогенетической линией ниша (ячейка экологического пространства) соответствует виду. При этом строгого порядка в освоении ниш разными филогенетическими линиями грибов не существует: они осваивают разные по величине, но более или менее компактные блоки экологических ниш. Однако, судя по проведенному анализу, филогенетические линии в этом экологическом пространстве сохраняют свое главное свойство – связность, которая прослеживается в разных схемах филогенетической систематики грибов. Образно картину освоения новых серий экологических ниш грибов их разными филогенетическими линиями можно представить как извилистое продвижение разных гиф дереворазрушающих грибов в упорядоченной клеточной структуре древесины. В этой аналогии, однако, проявляется и предпочтение качественно разными гифами тех или иных клеточных элементов древесины.

Возвращаясь к уже рассмотренной аналогии экоморфологической матрицы с поверхностью кроны филогенетического дерева афиллофоровых грибов, можно сказать, что наложение на нее различных современных по-своему обоснованных систем грибов, хорошо показывает целостность проекций разных его ветвей (в форме связанных таксономических блоков). Проекции ветвей в горизонтальной проекции кроны дерева, как правило, не распадаются на отдельные фрагменты, сохраняя свою связность на уровне известных родов, семейств и порядков. Это дает возможность использовать экоморфэкологическую матрицу в качестве вспомогательного средства при верификации филогенетических таксонов, принятых систематиками.

Глава 9. ДЕКОДИРОВАНИЕ СТРУКТУРЫ КСИЛОМИКОКОМПЛЕКСА В КАЧЕСТВЕ СТРУКТУРЫ ДРЕВОСТОЯ

Из предыдущих рассуждений можно заключить, что рассматриваемый ксиломикокомплекс сводится к 4-ем взаимопроникающим ксиломикологическим оболочкам древостоя, соответствующим слоям матрицы. Каждый слой может быть свернут до базовой структуры, градации которой соответствуют градациям состояния древостоя. В таком свернутом варианте матрицы на каждую ячейку проецируется несколько видов грибов, имеющих одинаковое отношение к названным градациям.

Эту стадию сворачивания матрицы характеризует матричный шаблон для анализа ксиломикокомплекса с целью расчета показателей древостоя в программе Excel (табл. 12). В шаблон вводятся данные количественного учета грибов согласно таблице 13, при этом масштабность анализируемой лесной экосистемы может быть любой – от микоценоячейки до широтно-зонального биома. Слои матрицы исходных данных $ABCD'$ задаются как отдельные матрицы: A' – для первичных стволовых грибов, B' – для вторичных стволовых, C' – для пер-

вичных периферийных, D' – для вторичных периферийных грибов. Принимаются следующие матричные реквизиты [по Корн Г., Корн Т., 1973]:

$$A'=[a'_{i,k}], \quad B'=[b'_{i,k}], \quad C'=[c'_{i,k}], \quad D'=[d'_{i,k}]; \quad (m=n=5).$$

Нумерация строк i и столбцов k соответствует грациям состояния древостоя: 1) сомкнутый лес → 2) редколесье → 3) усыхающий на корню лес → 4) механически распадающееся редколесье → 5) механически распадающийся лес. С грациями ассоциируются функциональные группы грибов от типично транскортикальных (1) до типично раневых (5).

Таблица 12

Матричный шаблон для расчета параметров древостоя по данным количественного учета дереворазрушающих макромицетов *Betula*-комплекса

Район: Подзона северной тайги, все участки										
Видов: 37 0,71 Субстр.: 4479 Особей: 6268 4221 Коэфф.: 0,84 0,02										
№	Число особей									
	Первичные: стволы / периферия					Вторичные: стволы / периферия				
	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5
5	2	0	0					0	1	0
4	0	34	0	0			0	0	29	0
3		0	4	0	0	0	0	5	0	
2			0	382	0	5	85	0		
1				675	295	0	0			
1					5	234	33	0		
2				0	1149	287	39	126	0	
3			5	97	5	0	0	11	25	11
4	24	339	2	0			0	2	192	8
5	40	11	0					0	50	10
Доля видов по ячейкам, столбцам, строкам										
5	0,000	0,000	0,000	A		B		0,000	0,000	0,000
4	0,000	0,008	0,000	0,000			0,000	0,000	0,007	0,000
3		0,000	0,001	0,000	0,000	0,000	0,000	0,001	0,000	
2			0,000	0,091	0,000	0,001	0,020	0,000		
1				0,160	0,070	0,000	0,000			
1				0,001	0,055	0,008	0,000			
2				0,000	0,272	0,068	0,009	0,030	0,000	
3			0,001	0,023	0,001	0,000	0,000	0,003	0,006	0,003
4	0,006	0,080	0,000	0,000				0,000	0,001	0,045
5	0,010	0,003	0,000	C		D		0,000	0,012	0,002
Итого, по столбцам						0,212	0,577	0,032	0,159	0,020
Итого, по строкам						0,294	0,491	0,038	0,149	0,027
Среднее по столбцам и строкам						1,000	0,253	0,534	0,035	0,154
Среднее по столбцам и строкам								0,023		
Доля гидротермических компонентов (диагонали):										
Гигрофильных		Эврибионтных		Термофильных		Мезофильных		Равно-	Сомкнутость	
0,172		0,730		0,098		0,000		весие	норма	факт
Расчетные характеристики древостоя								0,16	0,74	0,56
Возраст		Бонитет		Высота		Диаметр		Запас: куб. м / га		
индекс	лет	индекс	м	индекс	м	индекс	см	индекс	норма	факт
0,494	69	0,311	15,6	0,203	10,2	0,283	14,1	0,340	86	64

Таблица 13. Порядок заполнения матричного шаблона (основные виды)

№	А: Первичные грибы (спелые и перестойные леса)					В: Вторичные грибы (спелые и перестойные леса)				
	Распадающиеся леса	Распадающиеся редколесья	Усыхающие леса	Редколесья	Сомкнутые Леса	Сомкнутые леса	Редколесья	Усыхающие леса	Распадающиеся редколесья	Распадающиеся леса
	5	4	3	2	1	1	2	3	4	5
5	<i>A. albida</i>	<i>G. abietinum</i> <i>L. betulina</i> × XY	<i>A. malicola</i> <i>G. trabeum</i>					<i>L. fractipes</i> <i>P. epileucinus</i>	<i>B. fumosa</i> × X <i>P. alni</i>	<i>P. subcaesia</i>
4	<i>D. squalens</i> <i>G. sepiarium</i> × Y	(<i>T. ochracea</i> + <i>T. versicolor</i> + <i>T. pubescens</i>) × XY	<i>C. trogii</i> × XY <i>T. gibbosa</i>	<i>A. variiformis</i> <i>D. dickinsii</i>			<i>A. biennis</i> <i>T. fissilis</i>	<i>C. pulcherrimus</i> <i>P. lactea</i>	<i>C. unicolor</i> × XY <i>P. tephroleuca</i> <i>T. chioneus</i> × XY	<i>P. caesia</i> <i>P. undosa</i>
3		<i>D. flavescens</i> ; <i>P. cinnabarinus</i> × Y	<i>T. cervina</i> <i>T. hirsuta</i> × XY	<i>F. viticola</i> <i>T. ljubarskyi</i>	<i>F. robusta</i> <i>P. gilva</i>	<i>O. populinus</i> <i>S. spumeus</i>	<i>C. septentrionalis</i> <i>O. stipticus</i>	<i>M. tremellosus</i> × XY; <i>P. fulgens</i> <i>O. balsameus</i>	<i>O. ptychogaster</i> <i>T. fumidiceps</i>	
2			<i>D. crustulinus</i> <i>T. suaveolens</i>	<i>I. obliquus</i> <i>D. confragosa</i> × X	<i>F. punctata</i> <i>H. salmonicolor</i>	<i>G. lipsiense</i> × X <i>O. corticola</i> s.l. × Y	<i>G. lisiense</i> × Y <i>G. dchrous</i>	<i>P. transmutans</i> <i>T. galactinus</i>		
1				<i>Ph. igniarius</i> s.l. × XX(1-Z); <i>D. confragosa</i> × Y	<i>Phellinus igniarius</i> s.l. × (Y+XY)	<i>R. crocatus</i> × Y <i>S. muraskinskyi</i> × Y	<i>F. rosea</i> <i>R. crocatus</i> × X			
1				<i>I. radiatus</i> × Y <i>T. abietinum</i>	<i>P. betulinus</i> × Y <i>T. bforme</i> × Y	<i>A. semisupina</i> <i>Ph. laevigatus</i> × Y, S. <i>ochraceum</i> × Y	<i>C. ambigua</i> <i>Ph. lundellii</i>			
2			<i>D. scutellata</i> <i>T. kmetii</i>	<i>D. confragosa</i> s.l. × X; <i>H. rutilans</i> <i>I. radiatus</i> × X <i>P. betulnus</i> × X	<i>D. confragosa</i> s.l. × XY; <i>I. resinosum</i> <i>T. bforme</i> × X	<i>B. radiatum</i> <i>S. murashkinskyi</i> × X <i>S. ochraceum</i> × Y	<i>O. corticola</i> × X <i>Ph. igniarius.</i> × (Y+XY)Z; <i>Ph. laevigatus</i> × X	<i>L. sulcata</i> <i>P. sajanensis</i>		
3		<i>A. chailletii</i> <i>A. ampla</i>	<i>D. mollis</i> × X <i>D. stereoides</i> × Y <i>I. lacteus</i> ; <i>S. hirsutum</i> × XY; <i>T. pubescens</i> × XY	<i>D. confragosa</i> s.l. × (Y-XY) <i>D. mollis</i> × Y <i>D. stereoides</i> × X	<i>H. rubiginosa</i> <i>I. nodulosus</i> <i>P. conchifer</i>	<i>A. foliaceodentata</i> <i>A. hoehnelii</i> <i>A. romellii</i>	<i>J. pseudozilligiana</i> ; <i>S. subtomentosum</i> × XY <i>S. nivea</i>	<i>L. bicolor</i> × X <i>M. tremellosus</i> × XY; <i>S. subtomentosum</i> × YY <i>T. chioneus</i> × Y	<i>P. nivea</i> <i>P. cinnabarinus</i> × X	
4	<i>Ch. purpureum</i> × (X+XY) <i>S. rugosum</i>	<i>S. hirsutum</i> × (X+YY); (<i>T. ochraceum</i> + <i>T. versicolor</i>) × (XX+Y)	<i>B. corium</i> <i>P. crispa</i> <i>C. trogii</i> × (1-XY)	<i>I. hastifer</i> <i>I. oreophilus</i>			<i>L. wynei</i> <i>S. ostrea</i>	<i>L. bicolor</i> × Y <i>S. subtomentosum</i> × X	<i>C. unicolor</i> × (Y+XY); <i>M. tremellosus</i> × Y <i>T. chioneus</i> × X	<i>C. resinascens</i> <i>G. sepiarium</i> × X
5	<i>Ch. purpureum</i> × (Y-XY)	<i>L. betulina</i> × (1-XY); <i>S. commune</i>	<i>S. gausapatum</i>					<i>B. fumosa</i> × Y	<i>B. adusta</i> × X	<i>B. adusta</i> × Y

Нумерация строк i и столбцов k соответствует градациям состояния древостоя: 1) сомкнутый лес \rightarrow 2) редколесье \rightarrow 3) усыхающий на корню лес \rightarrow 4) механически распадающееся редколесье \rightarrow 5) механически распадающийся лес. С градациями ассоциируются функциональные группы грибов от типично транскортикальных (1) до типично раневых (5). Стволовые паразиты в соответствии с их этимологией рассматриваются в составе слабоспециализированных транскортикальных грибов. Диагональные ряды соответствуют циклу гидротермической валентности грибов: гигрофильные психротолеранты ($i=k-1$) \rightarrow эврибионты ($i=k$) \rightarrow термофильные ксеротолеранты ($i=k+1$) \rightarrow неморальные мезофилы ($i=k+2$). Проекция всех слоев на одну матричную плоскость определяется суммой матриц:

$$U' = A' + B' + C' + D' = [a'_{i,k}] + [b'_{i,k}] + [c'_{i,k}] + [d'_{i,k}] = [u'_{i,k}].$$

Для дальнейшего анализа абсолютная численность видов по каждому из матричных элементов преобразуется в долю (в пределах от 0 до 1) от общей численности грибов в учете, то есть в индекс элемента:

$$A = \frac{A'}{\sum u'_{i,k}} = \left[\frac{a'_{i,k}}{\sum u'_{i,k}} \right] = [a_{i,k}], K, U = \frac{U'}{\sum u'_{i,k}} = \left[\frac{u'_{i,k}}{\sum u'_{i,k}} \right] = [u_{i,k}].$$

Для удобства операций с матричными элементами задаются следующие реквизиты:

$$\begin{aligned} AB = A + B &= [a_{i,k}] + [b_{i,k}] = [ab_{i,k}], \dots, CD = C + D = [c_{i,k}] + [d_{i,k}] = [cd_{i,k}]; \\ [a_{i,1}] + [a_{i,2}] &= [a_{i,1,2}], [a_{3,k}] + [a_{5;k}] = [a_{3,5;k}], \dots; \\ U = ABCD &= A + B + C + D = [a_{i,k}] + [b_{i,k}] + [c_{i,k}] + [d_{i,k}] = [u_{i,k}]. \end{aligned}$$

Для учета смещения конкретной реализованной ниши видов грибов в рамках их фундаментальной экологической ниши в исходной матрице (табл. 13) использован универсальный переводной коэффициент X ; ($Y=1-X$), регулирующий смещение матричной численности видов в смежные ячейки:

$$X = \frac{X_1}{X_1 + X_2} \quad (1),$$

где

$$\begin{aligned} X_1 = & H.rut. + I.obl. + I.rad. + I.rhe. + O.cor. + P.ign. + P.bet. + P.cri. + P.lae.^2 + \\ & I.rad. \times O.cor.^2 + S.sub. \times (S.mur. + I.rad.^2 \times (P.ign. + P.lae.)) + \\ & P.ign. \times (I.obl. + T.bif. + (I.lac. + P.cin.)) \times (D.con. + S.sub. \times M.tre.^2); \end{aligned}$$

$$\begin{aligned} X_2 = & C.sep + C.cirr + F.fom. + F.pin + G.lip. + G.luc. + I.res. + P.cri. + P.ful. + R.cro. + \\ & S.mur. + S.och. + S.sub. \times (I.rad. + P.ign. + P.lae.) \times (D.con. + S.mur. + S.och.), \end{aligned}$$

где под аббревиатурами названий видов понимается их доля (%) в составе анализируемого ксиломикокомплекса. (Следует обратить внимание на процентное исчисление доли, поскольку от этого зависит результат.) Коэффициент X рассчитывается до заполнения ячеек матрицы по соотношению активных транскортикальных видов ксиломикокомплекса и изменяется в пределах от 0 до 1; он

связан с бонитетом леса, поскольку в показатель X_1 включены видовые факторы, обратно пропорциональные бонитету, а в X_2 – пропорциональные ему.

Для дополнительной оценки матричного смещения сложного *Phellinus igniarius* – комплекса введен также переводной коэффициент Z , достигающий существенных значений только на северном пределе распространения березы:

$$Z = 1 - \left(\frac{n_{P.ign.}}{\sum n_i} \right)^2 \quad (2),$$

где n – численность видов *Betula*-ксиломикокомплекса в учете.

Важным моментом излагаемого подхода к матричному анализу ксиломикокомплекса является то, что наиболее типичные стволовые виды *Fomes fomentarius* и *Fomitopsis pinicola*, отличающиеся низкой чувствительностью к внешним условиям, берутся в расчет только на предварительном этапе заполнения матрицы – при определении переводных коэффициентов.

В основе формул для расчета показателей древостоя лежит не регрессия, а интерпретация различных элементов матрицы применительно к логико-математическому аппарату лесной таксации со спецификой долевого (индексного) исчисления. Результат расчетов представляется сначала в виде индекса, определяющего величину показателя как долю от его максимально возможного значения в промежутке от 0 (min) до 1 (max). Приведение показателя к общепринятым значениям осуществляется калибровкой индекса по абсолютному значению максимума. Проверка расчетных значений проводится по фактическим данным и общепринятым таксационным таблицам для березовых древостоев [Лесотаксационный справочник, 1980].

Бонитет в широком смысле является оценкой почвенно-климатических лесорастительных условий в том или ином аспекте. Ниже он рассматривается как потенциал высоты древостоя, то есть как максимальная высота, которой березовый древостой может достичь в данных условиях. Бонитет может быть выражен не только в баллах М.М.Орлова [1931], но и той максимальной высотой, которая в его таблице приводится для каждого класса бонитета.

Таксация леса на зонально-типологической основе предполагает определение бонитета как первичной характеристики, связанной с типом леса. Аналогичный в сущности подход используется и ниже, при этом выделяемые матричные группы грибов, можно сказать, характеризуют микологические типы древесной растительности – высокопроизводительные (собственно леса) или низкопроизводительные («не леса» – редколесья).

Разделение грибов на две эти группы достигается путем сворачивания пяти матричных градаций состояния леса до двоичной структуры «лес – редколесье». Все нечетные ординаты матрицы соотносятся с грибами, свойственными лесам (включая погибшие), а четные – с грибами, свойственными редколесьям. Индексный показатель бонитета при этом определяется как доля грибов, характерных для лесов (независимо от их состояния), то есть как сумма элементов матрицы с ординатами 1, 3 и 5:

$$I_B = I_1 + I_3 + I_5 = \left[\left(\sum u_{1,k} + \sum u_{i,1} \right) + \left(\sum u_{3,k} + \sum u_{i,3} \right) + \left(\sum u_{5,k} + \sum u_{i,5} \right) \right] / 2 \quad (3).$$

Для калибровки индекса бонитета максимальная высота березового древостоя принимается в 50 м:

$$B(M) = I_B \cdot 50 \quad (4).$$

Это значение близко к максимальной высоте древостоев Iб бонитета – наибольшего класса для области распространения рода *Betula*. Метрический показатель бонитета переводится в класс бонитета по бонитировочной таблице.

Индекс возраста древостоя также определяется при сведении матрицы к двоичной структуре, представляющей собой предельно свернутые слои стволовых и периферийных грибов. Базовым компонентом индекса является доля стволовых грибов, характерных для спелых и перестойных древостоев, определяемая суммированием элементов верхних слоев *AB* матрицы:

$$I = \sum (A; B)^{\max(1-I_B; \sqrt{I_B \cdot (1-I_B)})} \quad (5).$$

Элементы нижних слоев матрицы, в соответствии с принципом дополнительности, присутствуют в формуле неявно, уменьшая значения индекса. Поправка к базовому компоненту (показатель его степени) она вводится в значительной мере для компенсации исключения стволовых грибов *Fomes fomentarius* и *Fomitopsis pinicola* из расчетов. Для калибровки индекса в годах максимальный возраст березового древостоя (не отдельных деревьев!) принимается за 140 лет:

$$A(\text{лет}) = I_A \cdot 140 \quad (6).$$

В структуре ксиломикокомплекса возраст древостоя находит несколько иное отражение, чем в обычном таксационном описании, проводимом дифференцированно. В настоящем случае рассчитывается усредненный возраст березы для всего полога.

Высота древостоя здесь понимается как средняя высота полога для березы. Индекс высоты древостоя пропорционален индексам бонитета и возраста:

$$I_H = I_B \cdot I_A^{1-\sqrt{I_A \cdot I_B}} \quad (7).$$

При калибровке индекса высоты максимальная высота берется та же, что и при определении бонитета:

$$H(M) = I_H \cdot 50 \quad (8).$$

Расчетные абсолютные значения возраста, высоты и бонитета древостоев всегда соответствуют классической бонитировочной таблице.

Индекс среднего диаметра древостоя пропорционален индексу высоты с поправкой, пропорциональной индексу возраста, и обратно пропорциональной индексу бонитета:

$$I_D = I_H \cdot \left((1 - I_B) + \sqrt{I_A} \right) \quad (9).$$

Для калибровки индекса максимальный диаметр березового древостоя принимается в 50 см:

$$D(\text{см}) = I_D \cdot 50 \quad (10).$$

Сомкнутость древостоя понимается здесь как проекция крон всех ярусов. Нормальная сомкнутость древостоя при отсутствии разрушающих его факторов пропорциональна бонитету, как в норме пропорциональны потенциалы развития деревьев по вертикали и по горизонтали:

$$I_{C'} = C' = I_B^{(1-\sqrt[3]{I_B})} \quad (11).$$

Если единичную полноту древостоя понимать как максимально возможную долю использования пространства в данных лесорастительных условиях, то она, по логике, соответствует нормальной сомкнутости C' при любых значениях последней.

Фактическая сомкнутость древостоя в сущности является разностью между нормальной сомкнутостью и факторами ее уменьшения, которые индицируются раневыми и аномальными видами грибов. Несмотря на всю его очевидность, этот показатель наиболее труден для исчисления.

$$I_c = C = \sqrt{(C' - C_d) \cdot C'} \quad (12),$$

$$\text{где } C_d = \left(\sqrt{I_4 \cdot I_5} + \sqrt[3]{I_3 - bd_{3;3}} + bd_{3;3} + \sqrt[3]{\frac{u_{4;3}}{2}} + \sqrt[3]{b_{3;4}} + \sqrt[3]{b_{4;5}} \right) \cdot \sqrt{1 - ad_{2;2} + I_{GP}},$$

$$\text{где } I_{GP} = \sum_{i=K-1} u_{i;k}.$$

Последнее выражение представляет сумму гигрофильных микоэлементов.

На базе нормальной и фактической сомкнутости могут быть рассчитаны показатели нарушенности горизонтальной структуры древостоя.

Запас древесины в древостое с сомкнутостью, равной 1, пропорционален его высоте и диаметру. Индекс запаса в данном случае определяется индексом высоты в степени, обратной индексу диаметра:

$$I_V = I_H^{F(D,H)} \quad (13),$$

$$\text{где } F(D,H) = (1 - I_D)^{1 - I_H \cdot I_D} \quad (14).$$

Для калибровки индекса максимальный запас березового древостоя принимается в соответствии с данными Лесотаксационного справочника [1980] в $340 \text{ м}^3/\text{га}$, далее запас рассчитывается для конкретной сомкнутости древостоя, нормальной и фактической:

$$V'(\text{м}^3 / \text{га}) = I_c \cdot I_V \cdot 340 \quad (15);$$

$$V(\text{м}^3 / \text{га}) = I_c \cdot I_V \cdot 340 \quad (16).$$

Математическая обработка первичных учетных данных в программе Excel очень проста. Шаблон сохраняется и копируется как встроенная программа. Результаты расчетов для зональных ксиломикокомплексов представлены в таблице 14.

Сопоставление рассчитанных по предложенным формулам параметров древостоев с данными измерительной таксации показали, что разность по бонитету, высоте и возрасту не превышает 3%, по сомкнутости – 7%, по запасу – 13%; во всех случаях разность при сравнении попарно связанных вариантов недостоверна (табл. 15). Характерен высокий уровень связи между расчетными и измерительными значениями всех основных параметров древостоя (r от 0,92 до 0,98). Наибольшие отклонения расчетных параметров от фактических отмечаются для некоторых нарушенных древостоев (главным образом вследствие изъятия части древесины при рубках и в рекреационных зонах). Результат проверки характеризует предложенный метод анализа ксиломикокомплекса как вполне адекватный, что не исключает возможностей его совершенствования.

Таблица 14

Расчетные средние таксационные характеристики исследованных зональных березовых лесов Западной Сибири по данным матричной микроиндикации

Показатели	Зоны и подзоны*								
	ЛТ	РЛ	СВТ	СРТС	СРТ	СРТЮ	ЮТ	ПТ	ЛС
Бонитет, класс	Vб	Va	V	IV	IV,5	III	II	II	II
Бонитет, м	8,3	11,2	15,6	20,4	22,8	24,7	30,2	28,6	28,4
Высота, м	5,6	6,7	10,2	13,7	15,8	17,0	20,2	18,0	18,5
Диаметр, см	8,8	9,8	14,1	17,7	19,7	20,4	21,3	19,1	20,0
Возраст, лет	79	65	69	68	69	67	61	57	60
Сомкнутость:									
Нормальная	0,52	0,63	0,74	0,84	0,87	0,89	0,94	0,93	0,93
Фактическая	0,42	0,48	0,56	0,72	0,64	0,57	0,57	0,60	0,54
Запас, м ³ /га:									
Нормальный	30	44	86	134	160	175	208	183	190
Фактический	24	34	65	115	119	112	125	118	110
Число видов	29	27	37	43			48	50	38

* ЛТ – лесотундра, РЛ – гипоарктические редколесья, СВТ – северная тайга, СРТС – север средней тайги, СРТ – средняя тайга в целом, СРТЮ – юг средней тайги, ЮТ – южная тайга, ПТ – подтайга, ЛС – лесостепь.

Таблица 15

Оценка соответствия расчетных данных (56 учетов на 51 участке) по данным измерительной таксации и таксационных таблиц

Показатель	Измерения	Расчетный	Разность	t_{ϕ}	t_{st} (0,05)	Корреляция*
Бонитет	4,3 ± 0,92	4,4 ± 0,92	-0,10 ± 0,69	0,14	1,96	0,97
Высота	11,4 ± 2,47	11,2 ± 2,65	0,24 ± 1,83	0,13	1,96	0,97
Возраст	64,3 ± 8,7	63,6 ± 10,1	0,71 ± 12,12	0,06	1,96	0,92
Сомкнутость	0,57 ± 0,10	0,53 ± 0,10	0,04 ± 0,12	0,29	1,96	0,92
Запас	77,5 ± 23,5	68,7 ± 23,6	10,0 ± 24,6	0,41	1,96	0,98

* $r_{кр} = 0,35$

Все рассмотренные показатели определяются независимо от доли участия березы в древостое, но характеризуют именно состояние березового его компонента, а древостой в целом характеризуют так, как если бы он был чистым березняком. В силу этого расчетные параметры древостоев, в которых береза не является главной породой, могут отличаться от базовых лесоустроительных данных, особенно в экстремальных условиях.

Данная методика имеет целью не соперничать с обычными методами таксации, а конкретно показать воспроизведение сообществом дереворазрушающих грибов структуры древостоя. Вместе с тем, методика, в силу высокой чувствительности грибного сообщества, может быть использована в научной экспертизе и мониторинге состояния лесных экосистем.

Глава 10. О СИСТЕМНОМ ПОДХОДЕ К ОХРАНЕ РЕДКИХ ВИДОВ ГРИБОВ

В основе настоящей главы находится предложенный проф. В. А. Мухиным [Мухин, Арефьев, 2006] анализ состава охраняемых грибов Уральского федерального округа (УрФО) по результатам подготовки с нашим участием в период с 1996 по 2006 гг. серии Красных книг входящих в него субъектов. Показано, что Законом Российской Федерации «Об охране окружающей природной среды» фактически положено начало построения единой иерархической системы Красных книг России, составляющих ведущий инструмент сохранения биоразнообразия на ее территории.

Всего по УрФО в Красные книги вошло 73 вида грибов, в том числе в основных списках – 58. Каждая из них отражает специфику территорий округа в плане видового богатства грибов, степени их уязвимости в данных природных условиях под воздействием современных трансформирующих факторов (прежде всего, антропогенных), а также степени изученности различных экологических и систематических групп грибов. Вместе с тем, анализ списков демонстрирует единую закономерную картину и показывает значительное единство задач охраны микофлоры, исходящее из природно-административного единства округа. Рассмотрены направления совершенствования работ по отбору и представлению грибов в региональных Красных книгах и необходимость усиления их интеграционной составляющей.

При включении регионально редких форм, не вошедших в списки более высокого иерархического уровня (РФ, МСОП, СИТЕС) акцент должен делаться на исторически свойственные регионам виды, характеризующие не формальное, а системное биоразнообразие региона, его биологическое своеобразие, которое в соответствии с Конвенцией ООН о биологическом разнообразии и обеспечивает вклад региона в сохранение биоразнообразия на всех уровнях организации биосистем, включая уникальные природные комплексы [Коптюг, 1992]. Необходима оценка значения региона в сохранении вида на национальном и глобальном уровне. Зонирование охранного статуса грибов внутри их видовых ареалов может рассматриваться и как крупная самостоятельная задача, чрезвычайно облегчающая составление и ведение региональных охранных списков.

ВЫВОДЫ

1. Ксиломикокомплекс березы (*Betula*-комплекс) является одним из крупнейших естественных компонентов биоты дереворазрушающих грибов умеренной зоны Северного полушария, практически полностью ее пронизывающим. Он соотносится с ксиломикобиотой в целом как фрактал, и может рассматриваться в любом синтаксономическом масштабе. В его составе отмечено более 160 видов афиллофоровых макромицетов, включая большинство мультирегиональных и бореальных, а также ряд неморальных видов. Существует та или

иная вероятность обитания на древесине березы прочих ареалогически перекрывающихся с ней видов ксиломикобиоты, что позволяет рассматривать в рамках данного ксиломикокомплекса практически весь циркумполярный состав данного филума – около 300 видов. Эти характеристики делают *Betula*-комплекс афиллофоровых макромицетов весьма репрезентативным при исследовании фундаментальных закономерностей организации биоты дереворазрушающих грибов в целом.

2. *Betula*-комплекс, в отличие от ксиломикокомплексов большинства других древесных пород, характеризуется наиболее четкой субстратной дифференциацией. Она определяется специфическими свойствами березовой коры, сохранными ее защитной функцией (барьерно-субстратный фактор) и, соответственно разными путями проникновения грибов в древесину, что, в свою очередь, связано с ценотическим статусом дерева и причиной его гибели. Важнейшими факторами дифференциации являются также объемные характеристики субстрата (соотносимые с автономностью его гидротермического режима) и стадия разложения древесины. Имеет значение пространственное положение субстрата, его контакт с почвой, коадаптация видов грибов в сукцессии, особенности древесины, связанные с условиями роста дерева, видовые особенности древесины внутри рода *Betula*.

3. На субстратную дифференциацию ксиломикокомплекса, накладывается его дифференциация по гидротермическому градиенту внешней среды, наиболее отчетливо проявляющаяся на широтно-зональном уровне. Имеет значение также дифференциация по географической долготе, имеющая как климатические, так и более глубокие флорогенетические причины. Географическая дифференциация ксиломикокомплекса усиливается от лесотундры к неморальным лесам, но не носит абсолютного характера вследствие широчайшего распространения спор грибов.

4. В качестве наиболее простого микологического метода оценки состояния леса в экологической практике на региональном уровне хорошие результаты дает сопоставление состава конкретного ксиломикоценоза (и входящих в него субстратных группировок) с широтно-зональным спектром ксиломикокомплекса, а также с эталонными типами ксиломикоценозов.

5. Стандартные статистические подходы к анализу ксиломикокомплекса (корреляционный, кластерный анализ) не достаточны для построения единой модели его организации. В разных эколого-географических условиях они показывают разную биогеоценотическую приуроченность вида, существенные изменения характера его отношений с другими видами; на высоких уровнях обобщения границы плеяд и кластеров размываются. Очевидно, что стандартного алгоритма целостного отображения ксиломикокомплекса не существует, но отдельные известные методики могут использоваться на предварительном этапе обобщения. По мере увеличения уровня обобщения разрабатываемая модель постепенно эволюционирует от простых ограниченных эмпирико-статистических форм к сложным саморазвивающимся, в определенном смысле повторяя сложный процесс развития ксиломикобиоты.

6. Отображением структуры ксиломикокомплекса является единая многомерная открытая матрица, принципами координации видов в которой являются: минимальная достаточность («бритава Оккама»), экологическая сопряженность ближайшего элемента, экологический континуум (градиентность численного распределения видов), морфологический континуум (градиентность параментров базидиом), периодичность (цикличность), таксономическая и синонимическая близость видов.

7. Основными факторами, определяющими координацию видов в матрице, являются: 1) степень автономности внутренней среды древесного субстрата (отображается комплиментарными слоями стволовых и периферийных видов); 2) изменение состояния древесного субстрата в ходе его разложения (отображается комплиментарными слоями первичных и вторичных в сукцессии видов); 3) гидротермические условия внешней среды (отображаются в каждом из слоев замкнутым 4-членным циклом видов: мезофильных – термофильных – эврибионтных – гигрофильных – мезофильных); 4) барьерно-субстратный фактор (отображается открытым 5-членным циклом видов от типично транскортикальных до типично раневых в каждом из слоев).

Сочетание гидротермического и барьерного циклов образует в каждом слое несколько экоморфологических периодов, обусловленных дополнительными факторами: 1) пространственным положением субстрата; 2) контактом субстрата с почвой; 3) особенностями древесины, связанными региональными или биотопическими условиями роста деревьев, их видовой принадлежностью внутри рода *Betula*; 4) флорогенетическими особенностями.

8. Развернутая в двухмерной плоскости матрица ксиломикокомплекса представляет собой упрощенное отображение нелинейного объекта комплексной плоскости, имеющего свойства фрактала. Матричные слои и циклы имеют сложную пространственную конфигурацию, взаимопереходы и взаимопроникновения, различную масштабность ячеек, задаваемую численностью соотносимых с ними видов. Слоям свойственны также спонтанные дихотомические ветвления, от которых прослеживаются градиентные переходы к другим филумам дереворазрушающих грибов. Образующим элементом фрактала является простая матрица, определяемая сочетанием 5-членного барьерно-субстратного и 4-членного гидротермического циклов.

9. При сворачивании матрицы и наложении ее циклических структур друг на друга в рамках единой базовой проекции, все таксономические группы грибов надвидового ранга образуют закономерно локализованные единые слитные блоки. Такая проекция матрицы ассоциируется с горизонтальной (экологической) проекцией филогенетического древа, каждая ветвь которого занимает свою нерасчлененную область проекции с наибольшей плотностью видов в центральной ее части. Вертикальная (эволюционная) проекция древа при этом не выстраивается, однако прослеживаются непрерывные цепочки видов, соответствующие современным филогенетическим представлениям. Периоды матрицы ассоциируются с сериями видов, заполняющими серии ячеек

(ниш) циклически структурированного экологического пространства при его эволюционном освоении ближайшими таксонами грибной филемы.

10. Обладая свойствами фрактала, вписанного в природную иерархию фракталов, структура ксиломикоценоза березы в закодированной форме повторяет в себе интегральную структуру березового древостоя (в его развитии в различных эколого-географических условиях). В этой иерархии структура ксиломикоценоза является отражением структуры леса в наслаивающейся естественной последовательности отражений (оболочек геосферы): почва – лес – ксиломикобиота – матричная модель ксиломикобиоты. Причем структура ксиломикобиоты весьма детально отражает структуру древостоя, что позволяет на основе матричной модели рассчитать параметры древостоя.

11. В основе расчета показателей древостоя находится закономерная ассоциация матричного положения вида с состоянием древостоя и принцип сворачивания (обратного развития) матричной модели до двоичных структур в различных направлениях. 1) «Лес – не лес (редколесье)», при этом по доле лесных видов грибов определяется показатель бонитета насаждения. 2) «Молодняк – спелый лес», при этом аналогично рассчитывается показатель возраста древостоя. 3) «Сомкнутый древостой – валежник (вырубка)», при этом рассчитывается сомкнутость. Остальные показатели рассчитываются по известным в лесной таксации закономерностям; индексные показатели калибруются в абсолютные. Методика расчетов сравнительно проста и, в силу чувствительности структуры ксиломикоценоза, может быть использована в тонкой индикации и мониторинге состояния леса.

12. Филогенетический анализ матричной модели и расчет на ее основе показателей древостоя являются независимыми доказательствами адекватности предложенной единой системы организации и анализа ксиломикокомплекса.

13. Списки грибов, включенных при участии автора в Красные книги субъектов Уральского федерального округа, отражают его природно-административное единство и показывают необходимость выстраивания единой иерархической системы Красных книг России, а также необходимость указания значимости региона в охране тех или иных видов грибов на региональном, национальном и глобальном уровне.

ОСНОВНЫЕ ПУБЛИКАЦИИ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Монографии

1. Природная среда Ямала. Т. 1. / В.Р.Цибульский, Э.И.Валева, С.П.Арефьев и др. / Отв. ред. В.Р.Цибульский. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 1995. 168 с.
2. Природная среда Ямала. Т. 3. Биоценозы Ямала в условиях промышленного освоения / С.П.Арефьев, С.Н.Гашев, В.Б.Степанова и др. / Отв. ред. С.П.Арефьев. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2000. 136 с.

3. Тюмень начала XXI века / В.П.Клюева, В.И.Ульянов, Д.А.Авдеев, ... С.П.Арефьев и др. Отв. ред. В.Р.Цибульский. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2002. 335 с.
4. Природа биостанции Тюменского государственного университета «Озеро Кучак» / Алексеева Н.А., Алешина О.А., Арефьев С.П. и др. Тюмень: Изд-во ТюмГУ, 2005. 112 с.

Статьи в журналах, рекомендуемых ВАК РФ

5. Арефьев С.П. Ксилотрофные грибы – возбудители гнилевых болезней кедра сибирского в среднетаежном Прииртышье // Микология и фитопатология. 1991 б. Т.20, вып. 5. С. 419–425.
6. Арефьев С.П. Консортивные связи ксилотрофных грибов с сосной сибирской // Экология. 1993. № 2. С. 85–88.
7. Арефьев С.П. Консортивная структура сообщества ксилотрофных грибов города Тюмени // Микология и фитопатология. 1997. Т 31, вып. 5. С. 1–8.
8. Арефьев С.П. Оценка устойчивости кедровых лесов Западно-Сибирской равнины // Экология. 1997. № 3. С.149–157.
9. Арефьев С.П. Микологическая индикация состояния лесов и парков города Тюмени // Вестник Тюменского государственного университета. 2000. № 3. С. 119–126.
10. Арефьев С.П. Ксилотрофные грибы кедровых лесов Западно-Сибирской равнины // Сибирский экологический журнал. 2001. № 6. С. 697–703.
11. Арефьев С.П. Формирование устойчивых к гнилям кедровников в Западной Сибири // Лесное хозяйство. 2001. № 6. С. 20–22.
12. Арефьев С.П. Зонально-географические закономерности при микоиндикации состояния лесов Тюменской области // Вестник Тюменского государственного университета. 2001. № 3. С. 105–112.
13. Арефьев С.П. Экологическая координация дереворазрушающих грибов (на примере консорции березы). Микология и фитопатология. 2002. Т. 36. Вып. 5. С. 1–14.
14. Мухин В.А., Арефьев С.П. Охраняемые виды грибов Уральского федерального округа // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40, вып. 3. С. 231–235.

Статьи в других научных журналах и сборниках

15. Арефьев С.П. Грибы Тюменской области // Ежегодник Тюменского областного краеведческого музея: 1994. Тюмень, 1997. С.149-167.
16. Арефьев С.П. Ксилотрофные грибы кедровых лесов Тюменской области // Биоразнообразие Западной Сибири – результаты исследований. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 1996. С. 43–50.
17. Арефьев С.П. Опыт микомониторинга в лесах Тюменского региона // Леса и лесное хозяйство Западной Сибири. Выпуск 6. Тюмень: Изд-во ТГУ, 1998. С. 85–98.

18. Арефьев С.П. Определение параметров устойчивости и развития лесных экосистем из соотношений базальных и маргинальных компонентов // Наука Тюмени на рубеже веков. Новосибирск: Наука. 1999. С. 125–140.
19. Арефьев С.П. Дереворазрушающие грибы – индикаторы состояния леса // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. Вып. 1. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2000. С. 91–105.
20. Арефьев С.П. Дереворазрушающие грибы в экологическом мониторинге территории нефтяных месторождений Среднего Приобья // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2001. Вып. 2. С. 67–85.
21. Арефьев С.П. Микологические показатели дигрессии леса // Проблемы взаимодействия человека и природной среды. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2001. С. 93–97.
22. Арефьев С.П. Кластерный анализ зональных сообществ дереворазрушающих грибов Западной Сибири // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2002. Вып. 3. С. 11–23.
23. Арефьев С.П. О влиянии интродукции древесных видов и ввоза древесины на формирование сообществ ксилотрофных грибов // Проблемы взаимодействия человека и природной среды. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2002. С. 89–93.
24. Арефьев С.П. Исследования флоры и сообществ дереворазрушающих грибов Тарманского лесоболотного комплекса // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2003. Вып. 4. С. 77–88.
25. Арефьев С.П. О биологическом виде // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2003. Вып. 4. С. 189–191.
26. Арефьев С.П. Система афиллофоровых грибов в зеркале экологии // Мусена. 2003. Vol. 3. P. 4–46.
27. Арефьев С.П. Разработка экологической матрицы грибного сообщества и ее апробация при оценке состояния подтаежных лесов Западной Сибири // Проблемы взаимодействия человека и природной среды. Вып. 4. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2003. С. 127–132.
28. Арефьев С.П. Дереворазрушающие грибы заказников подтаежной зоны Тюменской области // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2004. № 5. С. 28–40.
29. Арефьев С. П. О фрактальной организации грибной биоты (на примере ксиломикокомплекса березы) // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2004. № 5. С. 41–64.
30. Арефьев С. П. Оценка состояния лесных экосистем при сопоставлении ценологических группировок дереворазрушающих грибов с зональными типами // Проблемы взаимодействия человека и природной среды: Вып. 5. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2004. С. 137–146.
31. Арефьев С. П. Воспроизведение параметров состояния и развития леса при фрактально-матричном анализе биоты дереворазрушающих грибов // Проблемы взаимодействия человека и природной среды. Вып. 6. Тюмень: Изд-во ИПОС СО РАН, 2005. С. 32–42.

32. Арефьев С. П. Древесные грибы заказников юга Тюменской области // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2005. № 6. С. 35–45.
33. Арефьев С.П., Елистратова Т.М. Дереворазрушающие грибы Верхне-Тазовского заповедника (бассейн р. Ратта) // ЯНАО. Научный вестник. Вып. 2(13). Природа Верхне-Тазовского заповедника. Салехард, 2004. С. 38–51.
34. Arefyev S. P. Communities of xylotrophic fungi in urban centres of the North of Western Siberia // Arctic and Alpine Mycology 5 / Ed. V. A. Mukhin & H. Knudsen. Yekaterinburg: Yekaterinburg Publ., 1998. P. 18–25.

Материалы международных научных конференций

35. Арефьев С.П. Трансформация микобиоты в импакт-зонах городов Тюменского Севера и ее использование в биоиндикации // Освоение Севера и проблемы рекультивации: Тез. докл. III междунар. конф. Сыктывкар, 1996. С. 8–9.
36. Арефьев С.П. Ординация патогенных дереворазрушающих грибов в системе Среда – Субстрат – Сукцессия // Биологическая и интегрированная защита леса: Тез. докл. междунар. симп., Пушкино – М., 1998. С. 3–4.
37. Арефьев С.П. Оценка состояния леса при матричном сканировании вмещающего сообщества дереворазрушающих грибов // Экология и рациональное природопользование на рубеже веков. Итоги и перспективы: Мат-лы междунар. науч. конф. Том II. Томск, 2000. С. 15–16.
38. Арефьев С.П. Методология микоиндикации состояния лесных экосистем // Проблемы региональной экологии. Выпуск 8: Мат-лы второй всерос. конф. Томск, 2000. С. 42–43.
39. Арефьев С.П. Матричный анализ трансформации лесных экосистем г. Нового Уренгоя // Освоение Севера и проблемы природовосстановления: Тез. докл. V междунар. конф. Сыктывкар, 2001. С. 7–8.
40. Арефьев С.П. Микофлора привозной древесины на территории обустройства газоконденсатных месторождений полуострова Ямал // Экология северных территорий России. Проблемы, прогноз ситуации, пути развития, решения (Т. 1): Мат-лы междунар. конф. Архангельск, 2002. С. 427–431.
41. Арефьев С.П. Специализация дереворазрушающих грибов в связи с жизненным состоянием субстрата // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Мат-лы 5-й междунар. конф. М., 2002. С. 16–19.
42. Арефьев С.П. Матричная микоиндикация состояния лесных экосистем // Современная микология в России: Тез. докл. I Съезда микологов России. М., 2002. С. 42.
43. Арефьев С.П. Распространение грибов-биозагрязнителей при антропогенной трансформации западносибирской тайги // Финно-угорский мир: состояние природы и региональная стратегия защиты окружающей среды: Тез. докл. междунар. конф. Сыктывкар, 1997. С. 7.

44. Арефьев С.П. К анализу *Betula*-ксиломикокомплекса // Биология, систематика и экология грибов в природных экосистемах и агрофитоценозах: Мат-лы междунар. науч. конф. Минск, 2004. С. 9–17.
45. Арефьев С.П. Индикация состояния леса при анализе *Betula*-ксиломикокомплекса // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Мат-лы 6 междунар. конф. М.–Петрозаводск, 2005. С. 20–26.
46. Арефьев С. П. Структура биоты древесных грибов (Aphyllophorales) как интегральное отражение структуры и состояния древостоев // Грибы и водоросли в биоценозах: Мат-лы междунар. конф. М., 2006. С. 22–23.
47. Арефьев С.П., Мухин В.А. Структурно-функциональная организация ценоценозов ксилотрофных базидиомицетов // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Тез. докл. IV междунар. конф. М., 1997. С. 7–9.
48. Arefyev S. P. Biota of xylophilic fungi of the impacted forests of Nadym siti // Arctic and Alpine Mycology: Abs. of the Vth International Symposium. Ekaterinburg, 1996. P. 11–12.

Справочно-нормативные издания

49. Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа: Животные, растения, грибы / А. М. Антипов, С. П. Арефьев, А. С. Байкалова, В. Д. Богданов и др. Екатеринбург: Издательский дом «Пакрус», 2003. 376 с.
50. Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы / С. П. Арефьев, О. Г. Воронова, С. Н. Гашев и др. Екатеринбург: Изд-во Урал. ун-та, 2004. 496 с.