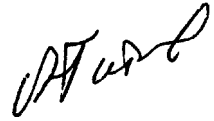


На правах рукописи



Титов Александр Николаевич

**Семейство *Muscocaliciaceae* Schmidt в Голарктике
(систематика, экология, география, филогения)**

03.00.24 - "Микология"

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

**Санкт-Петербург
2004**

Работа выполнена в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН

Научный консультант

доктор биологических наук, профессор Голубкова Нина Сергеевна

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Каратыгин Игорь Васильевич

доктор биологических наук Криворотов Сергей Борисович

доктор биологических наук Пчелкин Алексей Васильевич

Ведущая организация

Санкт-Петербургский государственный университет

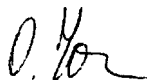
Защита состоится 13 октября 2004 г. в 11 часов на заседании диссертационного совета Д 002.211.01 при Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. проф. Попова 2, тел.: (812)2341237, факс: (812)2344512.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН.

Автореферат разослан 13 сентября 2004 г.

Ученый секретарь

диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Чаплыгина О. Я.

2005-4
15303

881887

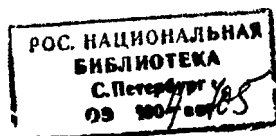
Общая характеристика работы

1. Актуальность исследования.

Микокалициевые грибы (рис. 1) являются одной из самых широко распространенных групп аскомицетов в лесной зоне Голарктики. Они встречаются на коре и древесине деревьев во всех типах леса от Гипоарктики до субтропиков. Вместе с тем, целенаправленного изучения этих грибов в Голарктике до последнего времени не проводилось. Несмотря на широкое распространение, группа микокалициевых грибов долгое время оставалась слабо изученной, главным образом в связи со сложностью их обнаружения в природе и идентификации. Относительно полные данные имеются только по Скандинавии (Tibell, 1999). Вся азиатская Голарктика, многие другие районы оставались "белыми пятнами" в отношении данных по микокалициевым грибам. Таким образом, актуальность исследования связана с недостаточной изученностью этой группы.

Семейство *Mycocaliciaceae* в настоящее время относится формально к т.н. группе калициоидных грибов и лишайников, на протяжении 150 лет традиционно объединяемых в порядок *Caliciales*, или порошокплодные лишайники. Для представителей этой группы характерен уникальный способ размножения с образованием "мазедия", при котором сумки разрушаются на ранних стадиях развития спор. Несмотря на огромное разнообразие жизненных форм - от эндофлеодного слоевища до листоватых и кустистых талломов, а также на биологическую гетерогенность (в порядке *Caliciales* объединялись облигатные и факультативные лишайники, паразиты и парасимбионты лишайников и нелихенизированные сапрофиты), порядок *Caliciales* считался образцом филогенетического единства благодаря наличию у его представителей прототуникатных сумок и, вследствие этого, пассивного распространения спор. Однако, еще с 19 века отмечалось отсутствие мазедия у некоторых видов порядка *Caliciales* (Reinke, 1895; Vainio, 1927), эти виды Schmidt (1970b) объединяет в семейство *Mycocaliciaceae*.

Исследования последних 10 лет, основанные на анатомо-морфологическом изучении анаморф и телеоморф, в том числе в культуре, а также на молекулярно-генетических данных (Wedin, Tibell, 1997), показали, что калициоидные грибы и лишайники являются, вероятно, биологической группой полифилетического происхождения. В пределах этой группы в настоящее время идентифицированы 10 семейств, объединяющие 29 родов и более чем 200 видов. Представители семейства *Mycocaliciaceae* по принятой по настоящее время системе



Schmidt (1970b) относятся к 4 родам. Однако, систематика семейства на родовом уровне также требует критической переоценки (Tibell, 1978c, 1984b; Титов, 1986c и др.).

Большинство микокалициевых, так же как и все калициоидные грибы и лишайники, крайне чувствительны ко всякому изменению окружающей среды, обусловленному воздействием как биогенных, так и антропогенных факторов. Эти грибы неоднократно упоминаются в списках видов, находящихся под угрозой исчезновения, в Красных книгах. Данные по их экологии и географии могут быть использованы в целях экологического мониторинга старовозрастных лесов.

2. Цель и задачи исследования.

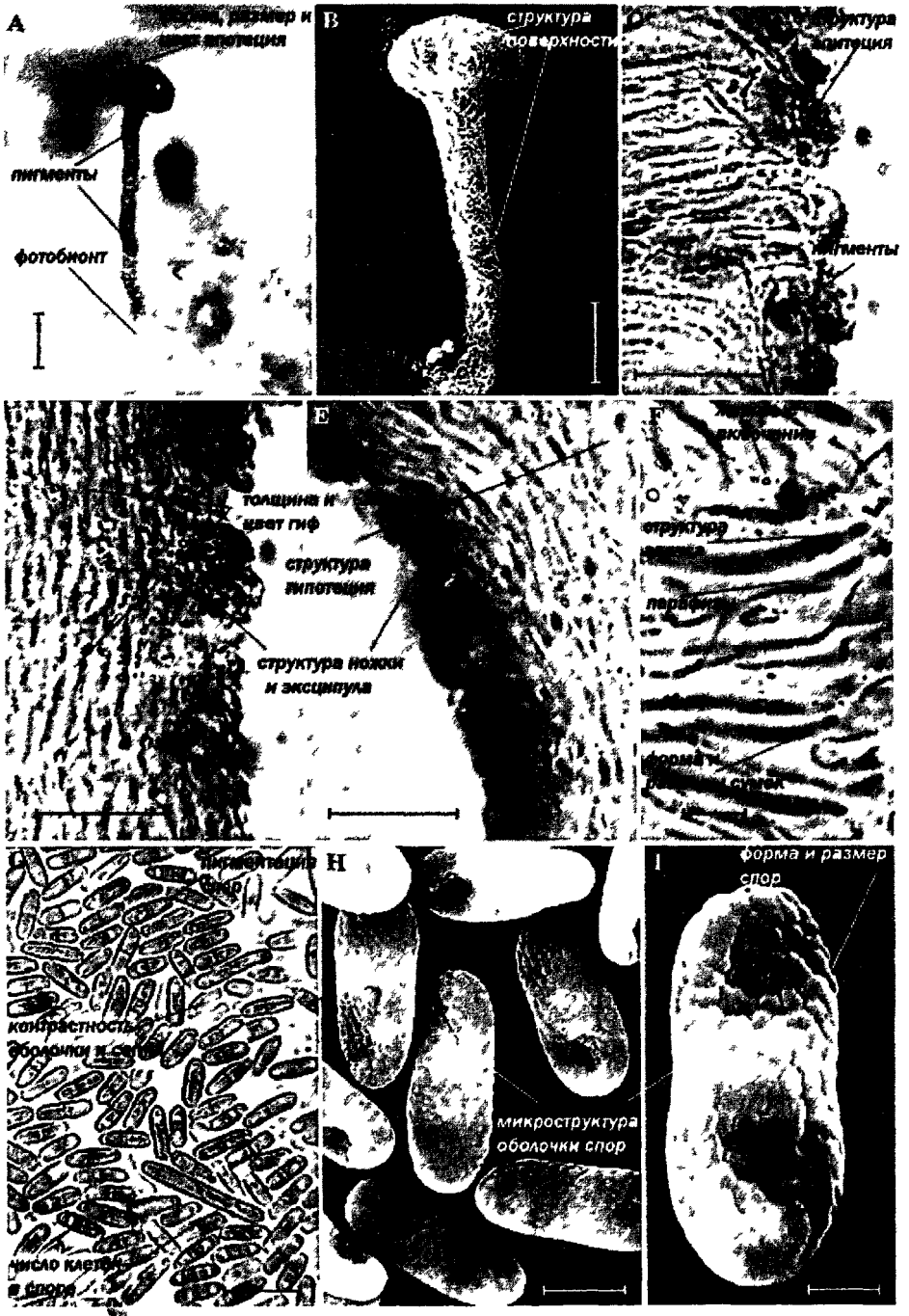
Целью настоящего исследования является таксономическая ревизия и классификация семейства *Mycocaliciaceae*, выяснение его филогенетических связей и места в системе аскомицетов, а также изучение биологии, экологии и географического распространения микокалициевых грибов на территории Голарктического флористического царства.

Для достижения этой цели поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав семейства *Mycocaliciaceae* на территории Голарктики.
2. Дать описание таксонов семейства *Mycocaliciaceae* и составить ключи для их определения.
3. На основании изучения типового материала провести систематическую ревизию всех таксонов, известных на территории Голарктического царства.
4. Провести эколого-географический анализ видового состава микокалициевых грибов на территории Голарктики, определить общую стратегию их распространения, возможные центры их происхождения и расселения, выявить эндемичные, редкие, исчезающие и нуждающиеся в охране виды.
5. На основании сравнения анатомо-морфологических, молекулярно-генетических, ультраструктурных признаков с биологическими и эколого-географическими характеристиками видов, оценить значимость признаков, используемых при выделении таксонов, провести систематическую ревизию семейства *Mycocaliciaceae* и определить положение семейства в системе аскомицетов.

3. Научная новизна, теоретическое и практическое значение работы.

Рис. 1. Таксономически значимые признаки микокалициевых грибов на примере *Chaenothecopsis eugenia* Titov [Титов 6698 —голотип (LE) — ориг.]. А — В - внешний вид апотеций, С - эпитеций, D - продольный срез ножки, Е - продольный срез эксципула, F - полузрелые сумки, G - 1 - споры. Масштаб: А - В - 0.2 мм, С - Е - 20 мкм, F - G - 10 мкм, H - 2.5 мкм, 1-1 мкм.



В результате проведенного исследования впервые объединены и проанализированы данные о 176 наименованиях таксонов микрокалициевых грибов, описанных с территории Голарктики. Установлено наличие в Голарктике 93 видов микрокалициевых грибов, из которых 22 вида являются новыми для науки - *Chaenothecopsis amurensis* Titov, *C. asperopoda* Titov, *C. baikalensis* Titov, *C. dolichocephala* Titov, *C. eugenia* Titov, *C. golubkova* Tibell & Titov, *C. heterospora* Titov, *C. irregularis* Titov, *C. leifiana* Titov, Kuznetsova & Gimelbrant, *C. resinicola* Tibell & Titov, *C. sinensis* Titov, *C. tibellii* Titov, *C. transcaucasica* Titov, *C. trassii* Titov, *C. ussuriensis* Titov, *C. vinosa* Titov, *C. weiana* Titov, *Phaeocalicium ahtii* (Titov & Baibulat. in Titov) Titov, *P. americanum* Titov & Peterson, *P. pinaceum* Titov, *P. tibeticum* Titov, *Stenocybe montana* Titov. В настоящее время признаны 16 видов, описания 6 видов приводятся в диссертации.

Chaenothecopsis nigropedata Tibell впервые указывается для Северного полушария, 6 видов - *C. brevipes* Tibell, *C. edbergii* Selva & Tibell, *C. pilosa* Tibell & Kalb, *C. tasmanica* Tibell, *Mycocalicium albonigrum* (Nyl.) Fink и *Stenocybe flexuosa* Selva & Tibell впервые приводятся для микобиоты Евразии, 3 вида - *Chaenothecopsis nigra* Tibell, *C. vainioana* (Nadv.) Tibell и *Mycocalicium americanum* (R. Sant.) Tibell - для микобиоты Сев. Америки, *Chaenothecopsis nigropedata*, *Mycocalicium albonigrum* и *M. victoriae* (Knight ex Wilson) Tibell - для микобиоты Европы.

Впервые проведено целенаправленное исследование микрокалициевых грибов азиатской Голарктики (азиатской части России, Китая и Кавказа), в результате которого для микобиоты России выявлено 39 неизвестных ранее видов микрокалициевых грибов, для микобиоты Азии - 30 видов. Таким образом, вместе с новыми видами список известных в Азии микрокалициевых грибов увеличился на 52 вида.

В результате критического изучения типового материала (всего изучено 160 типовых образцов) описано 7 новых таксономических комбинаций - *C. fuscipes* (Tuck.) Titov, *C. himalayensis* (Ras.) Tibell & Titov, *C. jaczewskii* (Wbronich.) Titov, *C. rappii* (Nadv.) Tibell & Titov, *C. tristis* (Koerb.) Titov, *Phaeocalicium ahtii* (Titov & Baibulat.) Titov, *P. ornicolum* (Steiner ex Zahlbr.) Titov; предложены лектотипы для 9 наименований таксонов - *Calicium consociatum* Nadv., *C. curtisii* Tuck., *C. fuscipes* Tuck., *C. ornicolum* Steiner ex Zahlbr., *C. ravenellii* Tuck., *C. viridireagens* Nadv., *Mycocalicium himalaense* Ras., *M. rappii* Nadv., *Sphinctrina septata* Leighton, 76 наименований рассматриваются как синонимы, 12 таксонов отнесены к группе с неясным систематическим положением.

Составлены диагнозы для всех видов микокалициевых грибов Голарктики, ключи для определения отдельных групп микокалициевых грибов Голарктики, а также общий ключ для идентификации всех известных в мире представителей семейства *Mycocaliciaceae*.

Проведенное анатомо-морфологическое исследование группы микокалициевых грибов позволило определить критерии, необходимые при классификации группы, оценить таксономическую значимость признаков (рис. 1) и выявить общие закономерности репродуктивной стратегии микокалициевых грибов. Впервые дана классификация типов анатомии и морфологии плодовых тел, структуры сумок и спор, изучена микроструктура поверхности оболочки спор на SEM и оценено значение этого признака для систематики микокалициевых грибов.

В результате систематической ревизии сделан вывод о необходимости переоценки существующей классификации микокалициевых грибов. Предложена оригинальная классификация семейства *Mycocaliciaceae*, в которой роды *Mycocalicium* и *Chaenothecopsis* объединены в качестве секций в род *Mycocalicium*, роды *Phaeocalicium* и *Stenocybe* - объединены в качестве секций в род *Stenocybe*. Идентифицирован ранее закрытый род *Protocalicium*. В пределах секций выделены близкие морфологически (и вероятно — филогенетически) нетаксономические ранги - группы видов; в секции *Chaenothecopsis* - 9 групп видов, в секции *Mycocalicium* — 2 группы и в секции *Phaeocalicium* — 5 групп видов (табл. 7).

Показано, что микокалициевые грибы специфичны для старовозрастных лесов, характеризующихся достаточной экологической непрерывностью, способствующей формированию стабильного микроклимата. В результате эколого-субстратного анализа впервые идентифицирована группа видов, обитающая на выделениях деревьев. Составлен список видов-индикаторов экологической непрерывности лесных ценозов, универсальный для лесной зоны Голарктики.

Впервые проведено изучение географического распространения группы на территории Земного шара. На основании полученных анатомо-морфологических данных и анализа современного географического распространения микокалициевых грибов, сделан вывод о том, что в филогенетическом отношении семейство *Mycocaliciaceae* является гетерогенной группой. В нем объединены филогенетически молодые группы видов, происхождение и распространение которых на территории Голарктики могло произойти не ранее плейстоцена, а также реликты более ранних исторических эпох. В целом группа микокалициевых грибов

имеет лавразиатское происхождение с центрами видообразования и разнообразия в северо-пацифическом регионе Голарктики.

Дана классификация нуждающихся в охране редких и исчезающих видов микрокалициевых грибов Голарктики по категориям, рекомендованные Международным союзом охраны природы (IUCN, 1978).

Материалы диссертации уже использованы при обработках семейства для региональных сводок России и других стран, и найдут применение в работе над изданием "Флоры лишайников России", очередных выпусков "Определителя лишайников России", а также отдельных монографий. Составленные нами ключи для определения всех таксонов, описанных с территории Голарктики и за ее пределами, будут способствовать изучению многих, в настоящее время плохо изученных регионов.

Практическое значение представляет также издание эталонов лишайников - эксикат. Автором было собрано и подготовлено для издания более 50 номеров микрокалициевых грибов, из которых к настоящему моменту Упсальским университетом изданы 29 номеров, среди них 15 видов изданы впервые в истории науки, 7 номеров принадлежат к типовому материалу.

4. Основные положения диссертации, выносимые на защиту.

На защиту выносятся следующие вопросы:

1. Видовой состав микрокалициевых грибов Голарктики.
2. Общие особенности экологии, репродуктивной стратегии и географического распространения микрокалициевых грибов.
3. Критерии вида и надвидовых таксонов микрокалициевых грибов, классификация и филогенетические связи семейства *Mycocaliciaceae*.

5. Материалы и методы исследования.

В основу данной работы положен главным образом материал, собранный автором с 1979 г. по 2002 г. во время работы экспедиций, проводимых БИН РАН, в различных регионах Евразийской Голарктики. **Россия:** Европейская часть: Мурманская обл. (1981, 1995 гг.), Республика Карелия (1979, 1991, 2000 гг.), Ленинградская обл. (1980-2002 гг.), Псковская обл. (1981г.), Белгородская обл. (1983 г.); Северный Кавказ: Краснодарский край (1982, 1985, 1993, 1999 гг.); Сибирь: Таймыр, плато Путорана (1982 г.), Саяны (1984), Иркутская обл. (1983), Бурятия (1983); Дальний Восток: Хабаровский край (1990); Приморский край: Лазовский р-н (1990, 1991), Тернейский р-н (1984), Уссурийский р-н (1984, 1990), Хасанский р-н (1984, 1990); Сахалинская обл.: о. Сахалин (1996), о. Итуруп (1996), о. Кунашир (1989);

Камчатка (1984). **Азербайджан (1987). Армения (1987). Грузия:** Боржомский р-н (1983, 1987), Лагодехский р-н (1987); Абхазия (1988); Аджария (1983, 1987, 1988). Китай: Джилин (1994); Синцзян (1988); Сычуань (1998, 1999); Юннань (1994). **Узбекистан (1985). Украина:** Киевская обл. (1982), Крым (1989). **Эстония (1984).**

В результате полевых исследований было собрано около 3000 образцов микокалициевых грибов. Кроме того, изучены материалы основных гербариев, в которых хранится подавляющее большинство коллекций по этой группе. Это гербарии БИН РАН (LE), Института ботаники им. Н.Г. Холодного АН Украины (KW), университетов Хельсинки (H) и Турку (TUR), Уппсальского университета (UPS), Института ботаники им. Шафера Польской АН (KRAM-L), Венгерского (BP) и Словацкого (BRA) Музеев Естественной Истории. Отдельные образцы, главным образом типовой материал, были получены также из следующих гербариев: AA, BM, BP, BRA, FH, FRU, H, KBAI, KRAM-L, KTC, KW, LD, LE, LECB, LEP, L-NMAS, LOD, M, MSK, MW, NY, OSL, POZ, PR, PRM, PZV, RIG, S, SAV, SYCO, SSBG, TUR, TUU, UMFK, UC, UPS, VOR, VLA, W, WA.

Работа основана исключительно на анатомо-морфологических данных и данных по экологии и современному географическому распространению видов. При обосновании системы семейства использовались методы классической, то есть фенотипической систематики. Для филогенетических построений использованы имеющиеся в литературе данные кладистики и первые результаты геносистематики. Для выводов по генезису биоты микокалициевых грибов использовалась информация о геологическом прошлом планеты.

В работе использованы сравнительно-морфологический, сравнительно-ценотический, ареалогический методы, методы световой и электронной микроскопии.

Исследования проводились на световом микроскопе МБИ-15 и сканирующем электронном микроскопе JSM-35. Для изучения анатомии плодовых тел делались срезы толщиной 10 мкм на замораживающем микротоме. Структура апикального аппарата сумок и других прозрачных объектов исследовалась с помощью метода фазового контраста. Статистические измерения апотециев, сумок и спор, в случаях, когда было достаточно материала, производились по формуле $(X_{min})\bar{x} - \alpha - \bar{x} + \alpha(X_{max})$ и $(Y_{min})\bar{x} - \beta - \bar{x} + \beta(Y_{max})$, где X_{min} и Y_{min} - минимальные значения параметров, X_{max} и Y_{max} - максимальные значения параметров, \bar{x} - среднее арифметическое значение параметра, α и β - среднее стандартное

о т к л $\alpha(\beta) = \sqrt{\frac{n \sum x^2 - (\sum x)^2}{n(n-1)}}$ где n - число измерений, x - значения измеряемых параметров.

6. Район исследования.

Район исследования - Голарктическое флористическое царство (Тахтаджян, 1970, 1974, 1978; Толмачев, 1974) выбран в связи с тем, что микокалициевые грибы имеют преимущественно голарктическое распространение. Рассматривая всю территорию Голарктики, мы имеем возможность наиболее полно отразить информацию об ареалах видов.

7. Аprobация работы. Основные положения и материалы работы были представлены и обсуждены на заседаниях лихенологической секции Русского Ботанического общества и на научных семинарах лаборатории лихенологии и бриологии Ботанического института им. В. Л. Комарова (Ленинград и Санкт-Петербург, 1982-2004), лаборатории лихенологии и альгологии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украины (Киев, 1986), лихенологической группы Института систематической Ботаники Упсальского университета (Упсала, 1991, 1992, 1995, 2000), Института ботаники Польской АН (Краков, 1989, 2002), на региональных, всероссийских, всесоюзных и международных конференциях и совещаниях: на VI Закавказской конференции по спорным растениям (Тбилиси, 1983), на 3 и 4 конференциях "Изучение грибов в биогеоценозах" (Кириши, 1982; Ташкент, 1985), конференциях молодых ученых Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украины (Киев, 1985, 1986), на Втором международном лихенологическом симпозиуме IAL 2 (Лунд, Швеция, 1992), II(X) съезде Русского ботанического общества "Проблемы ботаники на рубеже XX—XXI веков" (Санкт-Петербург, 1998), на Международной конференции, посвященной 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, 2000).

8. Публикации, структура и объем работы. Основные материалы и положения диссертации изложены в 39 опубликованной работе. Диссертация состоит из введения, 5 глав, выводов, заключения и 5 приложений. Работа изложена на 420 страницах, из которых собственно текст составляет 300 страниц, иллюстрирована 17 таблицами, 360 оригинальными фотографиями и рисунками и 16 картами ареалов видов. Список литературы включает 561 источник, из которых 173 на русском и 388 - на иностранных языках.

Содержание работы

Глава 1. История изучения семейства *Mycocaliciaceae*.

В главе 1 рассмотрена эволюция подходов к систематике калициоидных грибов и лишайников в истории лихенологии, а также дан обзор региональных исследований микокалициевых грибов в Голарктике и во всем мире.

В истории изучения микокалициевых грибов можно выделить 3 периода:

1. - 1794 - 1890 г. - "описательный период", т. е. период накопления информации и описания большинства видов микокалициевых грибов. Этот период связан прежде всего с работами Acharius (1803, 1810, 1815, 1816, 1817), Fries (1817, 1825, 1831), Koerber (1855, 1865) и Nylander (1857a, 1860), создавшими первые классификации калициоидных грибов или лишайников.

2. - 1890 - 1984 г. - период "классической систематики", разработок принципов классификации на основании анатомо-морфологических и биологических признаков, первые попытки создания естественной системы микокалициевых грибов. Приоритет в этом отношении принадлежит Vainio (1890, 1927), который объединил грибы и лишайники в единую ветвь - *Ascophyta*. Продолжая традиционно использовать морфолого-анатомические признаки в систематике, Vainio в то же время уделяет большое внимание биологии видов, разделив все виды на лишенизированные (лишайники), сапрофиты-паразиты на лишайниках и лишенизированные сапрофиты. Значительный этап в познании микокалициевых грибов связан с работами Nddvornik (1940a,b, 1941a,b, 1942a,b,c и др.), который впервые акцентирует внимание на необходимость исследования анатомии плодовых тел для разграничения таксонов, что было сделано Schmidt (1970b) при описании семейства *Mycocaliciaceae*.

3. - 1984 г. - по настоящее время - качественный прорыв в морфологической систематике благодаря применению современных методов исследования — культурального, методов электронной микроскопии, хемотаксономии, переход от "феносистематики" к "геносистематике". Последний период связан прежде всего с работами Tibell (1984b, 1992, 1994, 1997, 1999, 2003). Всего за более чем 200-летнюю историю изучения микокалициевых грибов, было описано около 250 таксонов. Большинство из них в настоящее время считаются синонимами, 109 - признаваемыми видами, но это, очевидно, далеко не окончательная цифра. На основании имеющихся данных можно предположить, что для всего мира степень изученности биоты микокалициевых грибов составляет 60 - 70 %, для Голарктики - 80 - 90 %.

Глава 2. Конспект семейства *Mycocaliciaceae* Голарктики.

Конспект семейства *Mycocaliciaceae* Голарктики включает сведения о 93 видах, известных для территории Голарктики (табл. 1). Ранги таксонов даны по принятой в настоящее время системе Schmidt (1970b). В конспекте все виды расположены в алфавитном

порядке. Для каждого вида приводится наименование, базиним, литературная цитата, информация о типовом материале с цитированием протолога, данные о коллекторе и месте (мест) хранения, информация о синонимах, описание, таксономические особенности, имеющиеся сведения об экологии и распространении в мире с указанием всех литературных источников, список исследованных эксикат, изученных образцов и степень новизны полученных данных.

Таблица 1. Таксономический состав семейства *Mycocaliciaceae* Голарктики и степень новизны полученных данных.

Род	Число видов	Степень новизны полученных данных (новые виды для...)					
		науки	Сев. полушария	Евразии	Азии	Сев. Америки	Европы
<i>Chaenothecopsis</i>	59	17	1	3	19	2	1
<i>Mycocalicium</i>	7	-	-	1	-	1	2
<i>Phaeocalicium</i>	19	4	-	-	9	-	-
<i>Stenocybe</i>	8	1	-	1	2	-	-
Всего	93	22	1	5	30	3	3

Глава 3. Анатомо-морфологическая и биологическая характеристика семейства *Mycocaliciaceae*.

В главе дается характеристика основных таксономически значимых анатомо-морфологических и биологических признаков микокалициевых грибов (рис. 1): внешние параметры апотециев (высота, толщина ножки, отношение высоты апотеция к толщине ножки, диаметр диска апотеция, наличие мазедия на поверхности диска, наличие налета на поверхности апотеция, цвет и форма ножки и головки, структура поверхности апотеция), анатомия апотециев (толщина, цвет тканей и строение эпитеция, гипотеция, эксципула и ножки), размер, форма и строение апикального аппарата сумок, размер, форма, строение и пигментация спор, степень контрастности оболочки и перегородок спор, микроструктура поверхности оболочки спор, наличие пигментов и жировых включений в тканях апотеция, реакции тканей на действие KOH и HNO_3 , а также биологические особенности видов.

Исследование микроструктуры поверхности оболочки спор микокалициевых грибов на сканирующем электронном микроскопе (Титов, 1991в, и др.) показало, что орнамент спор является одним из наиболее стабильных признаков на видовом уровне (рис. 2). Для многих полиморфных видов орнамент спор является практически единственным

стабильным параметром, исследование которого позволяет провести точную идентификацию вида. По характеру поверхности оболочки спор виды микокалициевых грибов можно разделить на 4 группы: 1. - оболочка спор под световым микроскопом (хЮО) гладкая, под SEM наблюдается неопределенный, слабо развитый орнамент (рис. 2, 1-3); 2. - оболочка спор орнаментирована, под световым микроскопом отчетливо видно наличие орнамента, точный характер которого можно изучить только под SEM: 2.1 - оболочка спор с микроструктурой в виде параллельных оси споры борозд и гребней (рис. 2, 4-5), 2.2 - оболочка спор с микроструктурой в виде равномерно расположенных ареол (рис. 2, 6-13) и 2.3 - оболочка спор с микроструктурой в виде беспорядочно расположенных борозд и гребней (рис. 2,15-21).

Одной из наиболее трудных проблем в изучении как микокалициевых грибов, так и всех аскомицетов, является проблема идентификации анаморф и телеоморф, относящихся к одному виду. Для многих видов сумчатых грибов получить анаморфы удастся только в искусственных условиях. Тип конидиальных спороношений безусловно является важным признаком для выяснения вопросов филогении. Биологическая роль анаморф микокалициевых грибов до сих пор не ясна. Многие авторы предполагают, что у разных групп аскомицетов конидии могут играть различную роль, принимать участие в половом процессе с одной стороны, и участвовать в бесполом размножении с другой (Santesson, 1950; Vobis, 1977; Gargas et al., 1995; Tibell, 1997). Tibell (1997) считает, что биологическая роль несовершенных стадий у калициоидных, в том числе микокалициевых, грибов, в большой степени вероятности может сводиться к первичной колонизации новых территорий и созданию несимбиотических популяций микобионтов, до тех пор, пока не возникнут условия для образования новых симбиотических ассоциаций.

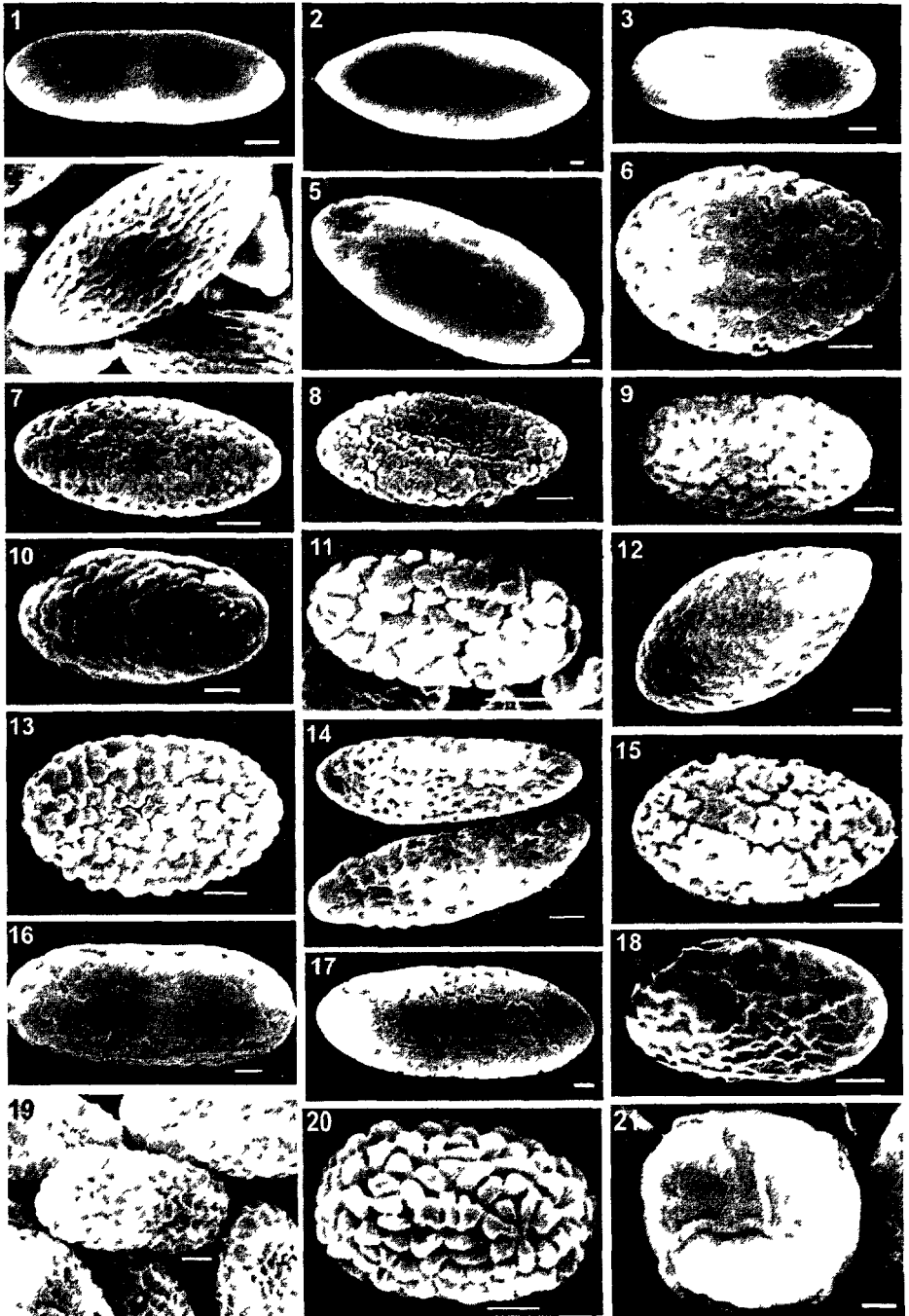
По отношению к фотобионту все микокалициевые грибы можно разделить на 3 группы: 1 - нелихенизированные аскомицеты, не вступающие в симбиотические отношения с водорослями в течение всего жизненного цикла (69 видов); 2 - нелихенизированные аскомицеты, способные вступать в факультативные симбиотические отношения с водорослями (8 видов); 3 - облигатные симбионты водорослей, специфичные к определенному роду фотобионта. Большинство представителей этой группы вступают в симбиотические отношения с водорослями рода *Trentepohlia* (21 вид). Специфичными к фотобионту из порядка *Chlorococcales* являются 8 видов и к фотобионту рода *Stichococcus* 3 вида.

Особенности репродуктивной биологии микокалициевых грибов, как и большинства грибов и растений, связаны с неподвижным образом жизни, что привело к необходимости образования диаспор - специальных структур, обеспечивающих размножение и расселение организмов. Микокалициевые грибы не обладают лихенизированным слоевищем, что исключает возможности для вегетативного размножения. Для оценки эффективности репродуктивной стратегии в биологии сложились такие понятия, как репродуктивное усилие и репродуктивный успех (Harper, Ogren, 1970; Левина, 1981). Уровень репродуктивного успеха микокалициевых грибов можно оценить посредством анализа современного состояния их популяций, при этом главными показателями являются численность популяций и территория занимаемая данным видом.

В качестве примера наибольшего репродуктивного успеха можно привести группу видов, близких к *Chaenothecopsis pusilla*. Это в большинстве биполярные виды с широкими ареалами, имеющими дизъюнкции только в тропических и безлесных районах. К этой группе относятся *Chaenothecopsis consociata*, *C. nana*, *C. nigra*, *C. nigropedata*, *C. pusiola*, *C. tasmanica*, *C. viridireagens*, *C. debilis*, *C. pusilla*, *C. savonica* и др. Несомненным показателем репродуктивного успеха этих видов является массовость их популяций. Если проанализировать причины такого успеха, то можно выделить несколько аспектов: 1 - неспецифичность или слабая специфичность к субстрату позволяет занимать максимальное количество экологических ниш; 2 - биологическая пластичность, большинство этих видов, являясь нелихенизированными сапрофитами, способны обитать как консументы на лишайниках и свободно-живущих водорослях; 3 - максимальное репродуктивное усилие, выраженное в максимальном на единицу площади количестве апотециев, производящих максимальное количество диаспор; 4 - относительно маленькие размеры аскоспор компенсируются их большим количеством и возможностью переноса на более дальние расстояния.

Важным аспектом является соотношение стратегии репродукции и стратегии выживания. В результате различных экологических стрессов, таких как изменение климата, исчезновение привычного экотопа в результате вымирания растений-хозяев, и

Рис. 2. Микроструктура поверхности оболочки спор микокалициевых грибов: 1 - *Chaenothecopsis asperopoda*, 2 - *Stenocybe septata*, 3 - *Phaeocalicium populneum*, 4 - *Chaenothecopsis tibellii*, 5 - *Phaeocalicium americanum*, 6 - *Chaenothecopsis nana*, 7 - *C. savonica*, 8 - *C. transcaucasica*, *C. edbergii*, 9 - *C. viridireagens*, 10 - *C. resinicola*, 11 - *C. brevipes*, 12 - *C. fuscines*, 13 - *C. sinensis*, 14 - *C. rubescens*, 15 - *C. cvinosa*, 16 - *C. dolichocephala*, 17 - *Phaeocalicium ahtii*, 18 - *Mycocalicium sequoiae*, 19 - *Chaenothecopsis jaczevskii*, 20 - *Pyrgidium montellicum*, 21 - *Sphinctrina turbinata*. Масштаб: 1 мкм/



вследствие этого резкого сокращения численности популяции, возникают трудности для успешной репродукции, и встает вопрос о способности выживания в новых условиях местообитания.

Глава 4. Эколого-географический анализ видового состава семейства *Mycocaliciaceae*.

Микокалициевые грибы являются неотъемлемым компонентом лесных формаций. Они встречаются во всех флористических царствах, на всех континентах, занимая в лесных ценозах свои экологические ниши. Микокалициевые грибы известны на северной и южной границах лесной зоны в Голарктическом и Голантарктическом царствах. На Таймыре, на широте выше 70°, представители рода *Phaeocalicium* встречаются уже в тундровой зоне. Ареалы многих видов охватывают тропические области. В высотном отношении микокалициевые грибы встречаются как на уровне моря, так и на границе лесного пояса в горах. На Восточной границе Тибета не идентифицированные виды рода *Chaenothecopsis* обнаружены на высоте более 4500 м н.у.м.

По отношению к режиму увлажнения представители сем. *Mycocaliciaceae* являются в большинстве своем мезофитами и гигромезофитами. Они обитают в экотопах, характеризующихся повышенной влажностью, при условии невозможности прямого попадания влаги в виде дождя непосредственно на плодовые тела. Лишь отдельные виды микокалициевых можно отнести к группе мезоксерофитов (*Mycocalicium subtile*, *Phaeocalicium ahtii*, *P. americanum*). В отношении температурного режима микокалициевые грибы являются психрофитами, предпочитающими холодные и влажные местообитания. Экологические ниши, занимаемые представителями *Mycocaliciaceae*, находятся у поверхности земли, в гени, под пологом леса. Основными особенностями микроклимата подобных местообитаний являются слабая освещенность, уменьшение температуры воздуха в припочвенных слоях, смягчение амплитуды колебания температуры, ослабление ветра, повышенная относительная влажность воздуха (Криворотое, 2001). По отношению к режиму освещенности микокалициевые грибы являются сциофитами. Они почти никогда не встречаются в экотопах, доступных прямым солнечным лучам.

Субстрат является одним из важнейших факторов, определяющих возможности для распространения микокалициевых грибов. Представители сем. *Mycocaliciaceae* встречаются главным образом на древесном субстрате, они являются сапрофитами,

паразитами или комменсалами на колониях водорослей и на лишайниках, парасимбионтами лишайников, редко встречаются на мхах, грибах и выделениях деревьев. Многие виды являются специфичными к определенному типу субстрата, облигатными паразитами-сапрофитами лишайников и высших растений. Поскольку микокалициевые грибы, как гетеротрофные организмы связаны с субстратом функциональными отношениями, последний играет существенную роль как один из факторов их видообразования.

В результате исследования субстратной экологии микокалициевых грибов, идентифицировано 13 эколого-субстратных групп (табл. 2).

Вопросам мониторинга окружающей среды (в том числе с "использованием" данных по калициоидным грибам и лишайникам) посвящено множество работ (Инсаров, Пчелкин,

Таблица 2. Эколого-субстратные группы в семействе *Mycocaliciaceae* (1- *Chaenothecopsis*, 2 - *Mycocalicium*, 3 - *Phaeocalicium*, 4— *Stenocybe*).

Субстрат		Число видов (в скобках облигатно приуроченных к субстрату)					% от общего числа видов
		1	2	3	4	Общее число видов	
Древесина деревьев	хвойные породы	19(5)	1	-	-	20	18.3%
	лиственные породы	13(1)	8(7)	-	-	21	19.3%
Отмершая кора деревьев	хвойные породы	14(3)	1	-	5(4)	20	18.3%
	лиственные породы	18(4)	1	18(4)	3(2)	40	36.7%
Живая кора деревьев и кустарников	хвойные породы	-	-	1(1)	1	2	1.8%
	лиственные породы	4	-	15(1)	1	20	18.3
Выделения деревьев	хвойные породы	10(10)	1(1)	-	-	11	10%
	лиственные породы	2(2)	2(2)	-	-	4	3.6%
Слоевница лишайников		20(13)	1(1)	-	1	22	20%
Колонии свободно-живущих водорослей		6	-	-	-	6	5.5%
Мицелий грибов		1(1)	-	-	-	1	0.9%
Плодовые тела грибов (<i>Polyporales</i>)		1(1)	-	1(1)	-	2	1.8%
Печеночники		-	-	-	1(1)	1	0.9%

1983, 1984; Tibell, 1992; Selva, 1994; Пчелкин, 2002, 2003 и др.). Большинство видов *Mycocaliciaceae* являются обычными в старовозрастных лесах, характеризующихся "экологической непрерывностью", то есть относительно большой протяженностью, сформировавшимся стабильным микроклиматом и отсутствием антропогенного прессинга. В типичных для себя экотопах микокалициевые нередко являются доминантами.

Многолетние исследования показали, что в нарушенных лесных ценозах, где ведется какая-либо хозяйственная деятельность, или в молодых сообществах, микокалициевые грибы практически не встречаются. Исключение составляет лишь незначительная группа азональных видов - *Chaenothecopsis debilis*, *C. pusilla*, *C. savonica*, *Mycocalicium subtile*, *Stenocybe pullatula*.

Особенности микроклимата конкретного ценоза (в первую очередь соотношение влажности и освещенности) являются более существенными для распространения видов *Mycocaliciaceae* чем макроклиматические и орографические характеристики. В то время как макроклиматические условия являются внешними по отношению к конкретному лесному ценозу (Halonen et al., 1991; Tibell, 1992), возникновение определенного стабильного микроклимата в первичных лесах является результатом взаимного воздействия организмов друг на друга (Tibell, 1992; Selva, 1994; Rikkinen, 1995; Holien, 1996). Экологическая непрерывность (продолжительность) существования лесных формаций является основой для выживания многих видов (Rose, 1976). В сообществах, где идут сукцессионные процессы, участники лесных ценозов постоянно меняются. В первичных же лесах формируется комплекс организмов, не способных выжить при изменении сложившихся экологических условий. К таким организмам относится и значительное количество микокалициевых грибов. Если исключить облигатные паразиты-сапрофиты определенных пород деревьев, останется группа видов, характерных именно для первичных лесных формаций, эти виды могут быть биоиндикаторами экологической непрерывности существования лесов.

Для того чтобы установить комплекс видов-индикаторов, универсальный для лесной зоны Голарктики, нами проведен сравнительный анализ 14 конкретных лесных биоценозов, представляющих различные флористические области и провинции Голарктики. Все данные получены в результате собственных исследований автора, кроме сведений по Сев. Америке, Западной Европе, республикам Беларусь и Коми, которые приводятся по гербарным материалам и, частично, по литературе. Флористические области и провинции даны по Тахтаджану (1974,1978):

Циркумбореальная флористическая область: 1. - Арктическая провинция, южный Таймыр, северо-запад плато Путорана, 2. - Алтае-Саянская провинция, северные склоны хребта Хамар-Дабан, Байкальский заповедник, 3. - Охотско-Камчатская провинция, Верхне-Буреинский заповедник, 4. - Кавказская провинция, северные склоны Главного Кавказского хребта, Кавказский биосферный заповедник, 5. - Североевропейская

провинция, Швеция, "Lycksele Lappmark, Stensele par., Kirjesalandet", 6. - Центральноевропейская провинция, Республика Беларусь, Заповедно-охотничье хозяйство "Беловежская пуца", 7. - Восточноевропейская провинция, Республика Коми, Печеро-Илычский заповедник; *Средиземноморская флористическая область*: 8. - Крымско-Новороссийская провинция, Украина, Крым, Крымское заповедно-охотничье хозяйство; *Восточноазиатская флористическая область*'. 9. - Манчжурская провинция, Лазовский заповедник, 10. - Сахалино-Хоккайдская провинция, Остров Кунашир, Курильский заповедник, 11. - Центральнокитайская провинция, Китай, Сычуань, восточный склон горы Гонгга, заповедник Гонггашань; *Ирано-Туранская флористическая область*: 12. - Гирканская провинция, Азербайджан, Талышские горы, Гирканский заповедник; *Атлантическо-Североамериканская флористическая область*: 13. - Аппалачская провинция, США, штат Мэн, "Aroostook County, Big Reed Pond old-growth forest"; *Флористическая область Скалистых гор*: 14. - Провинция Скалистых гор, Канада, "British Columbia, Wells Gray Prov. Park".

Для сравнения взяты лесные формации, различные по составу пород деревьев - эдификаторов древостоя, различные в отношении высотно-широтных характеристик. Общим для всех сравниваемых лесных формаций является их зрелый возраст и относительно высокая степень изученности биоты микокалициевых грибов. Кроме того, большинство этих территорий являются эталонными для проведения мониторинга окружающей среды (Пчелкин, 2001,2002).

Согласно имеющимся у нас на настоящий момент сведениям, количественный состав микокалициевых грибов в конкретных старовозрастных лесах бореально-умеренной зоны Голарктики, аналогичных рассмотренным нами, составляет около 50 видов. Степень изученности биоты микокалициевых грибов большинства рассмотренных лесных ценозов равна приблизительно 50 %. Исходя из этого, в список "универсальных" для Голарктики видов-индикаторов экологической непрерывности лесов мы предлагаем включить все виды, встреченные в более чем 7 случаях - *Chaenothecopsis brevipes*, *C. consociata*, *C. epithallina*, *C. haematopus*, *C. nana*, *C. ochroleuca*, *C. rubescens*, *C. viridialba*, *C. viridireagens*, *Phaeocalicium compressulum*, *P. polyporaenum*, *P. populneum*, *Sphinctrina turbinata*. Кроме перечисленных видов, этот список может быть дополнен более редкими, но также широко распространенными видами, как *Chaenothecopsis vainioana*, *Phaeocalicium betulinum*, *P. boreale*, *P. flabelliforme*, *P. interruptum*, *P. praecedens*, *P. tremulicola*, *Stenocybe major*. Кроме того, сюда можно отнести широко распространенные,

но редкие лесные виды с дизъюнктивными ареалами, характерные для конкретных реликтовых лесных ценозов. Это *Chaenothecopsis amurensis*, *C. asperopoda*, *C. baikalensis*, *C. dolichocephala*, *C. golubkovaе*, *C. himalayensis*, *C. hospitans*, *C. irregularis*, *C. trassii*, *C. ussuriensis*, *Phaeocalicium ahtii*, *P. curtisii*, *P. matthewsianum*, *P. minutissimum*, *P. pinaceum*.

Делая попытку определить группу видов-индикаторов экологической непрерывности лесных формаций, мы понимаем, что без использования статистики наши выводы имеют только предварительный характер. Однако, исходя из имеющихся данных по экологии этой группы организмов и 20-летнего опыта собственных наблюдений за "поведением" микокалициевых грибов в полевых условиях, мы считаем, что обнаружение перечисленных выше видов вполне определенно будет свидетельствовать о том, что данный лесной ценоз находится в зрелом и вполне "благополучном" состоянии в отношении экологии.

Проведенный географический анализ ареалов микокалициевых грибов в соответствии с зональным принципом (табл. 3), широко применяемым в лишенологии (Окснер, 1944; Макаревич, 1963; Трасс, 1970; Голубкова, 1983; Седельникова, 1990; Макрый, 1990 и др.), показал, что лишь незначительная часть биоты микокалициевых грибов укладывается в вышеприведенную схему классификации ареалов.

Таблица 3. Географические элементы микобиоты голарктических представителей семейства *Mycocalciaceae* (1- *Chaenothecopsis*, 2 - *Mycocalicium*, 3 - *Phaeocalicium*, 4 - *Stenocybe*).

Географический элемент	Число видов					% от общего числа видов
	1	2	3	4	Всего	
Гипоарктомонтанный			1	-	1	1%
Бореальный	5	-	6	2	13	14%
Бореально-неморальный	26	2	4	2	34	37%
Неморальный	3	-	3	2	8	8,5%
Аридный	-	-	2	-	2	2%
Тропический	6	3	-	-	9	9,5%
Виды с невыясненным ареалом	19	2	3		26	28%
Всего	59	7	19	8	93	100%

По отношению к микокалициевым грибам нам представляется более объективным использовать при классификации ареалов принципиальное деление всех видов на толерантные к высокой температуре тропические виды и виды холодно-умеренных широт. Последние, в свою очередь, можно разделить на виды, распространенные в умеренных широтах Сев. полушария, виды, распространенные в умеренных широтах Южн. полушария, и внетропические, или биполярные виды. Среди микокалициевых имеется также несколько повсеместно распространенных "азональных" видов. В рамках этих

крупных подразделений можно рассматривать все разнообразие типов ареалов микокалициевых грибов (табл. 4,5):

1. Виды, распространенные только в умеренных широтах Северного полушария: *Chaenothecopsis aeruginosa*, *Chaenothecopsis alboatra*, *C. amurensis*, *C. asperopoda*, *C. baikalensis*, *C. hitterfeldensis*, *C. caespitosa*, *C. consociata*, *C. dolichocephala*, *C. edbergii*, *C. epithallina*, *C. eugenia*, *C. exilis*, *C. faginea*, *C. fennica*, *C. fuscipes*, *C. golubkovae*, *C. heterospora*, *C. hospitans*, *C. huculica*, *C. irregularis*, *C. jaczewskii*, *C. nigripunctata*, *C. ochroleuca*, *C. polyporae*, *C. rappii*, *C. resinicola*, *C. retinens*, *C. rubescens*, *C. rufescens*, *C. sinensis*, *C. sitchensis*, *C. subparoica*, *C. tibellii*, *C. transcaucasica*, *C. tristis*, *C. tsugae*, *C. ussuriensis*, *C. vinosa*, *C. viridialba*, *C. viridis*, *Mycocalicium reticulatum*, *M. sequoiae*, *Phaeocalicium ahtii*, *P. americanum*, *P. betulinum*, *P. boreale*, *P. compressulum*, *P. curtisii*, *P. flabelliforme*, *P. interruption*, *P. matthewsianum*, *P. mildeanum*, *P. minutissimum*, *P. pinaceum*, *P. polyporaeum*, *P. populneum*, *P. ornicolum*, *P. praecedens*, *P. tibellii*, *P. tibeticum*, *P. tremulicola*, *Stenocybe bryophila*, *S. clavata*, *S. flexuosa*, *S. fragmenta*, *S. major*, *S. montana*, *S. pullatula*.

2. Виды, распространенные только в умеренных широтах Южного полушария. Среди них эндемичными для этого региона являются 11 видов (10 %) микокалициевых грибов (табл. 4). Из них только в Южной Америке встречаются *Chaenothecopsis arthoniae*, *C. australis*, *C. cinerea*, *C. lecanactidis*, *Mycocalicium anomalum* и *Phaeocalicium füegensis*, в Новой Зеландии - *Chaenothecopsis sagenidii*, *C. schefflerae*, *Phaeocalicium asciiforme* и *Stenocybe bartlettii*. Общим для обеих областей является циркумполярный вид - *Chaenothecopsis sanguinea*. Всего в Голантарктическом царстве известно 27 видов микокалициевых грибов, то есть 25% от общего числа известных видов (табл. 6).

3. Тропические и субтропические виды: *Chaenothecopsis himalayensis*, *C. kalbii*, *C. pilosa*, *C. nivea*, *C. rubina*, *C. trassii*, *C. weiana*, *Mycocalicium americanum*, *M. chaudchari*, *M. fulvofuscum*, *M. rapax*, *M. ravenellii*, *M. victoriae*, *M. viscinicola*.

4. Внетропические (биполярные) виды: *Chaenothecopsis haematopus*, *C. nana*, *C. nigra*, *C. nigropedata*, *C. pusiola*, *C. tasmanica*, *C. vainioana*, *C. viridireagens*.

5. Азональные виды: *Chaenothecopsis brevipes*, *C. debilis*, *C. pusilla*, *C. savonica*, *Mycocalicium albonigrum*, *M. subtile*, *Stenocybe septata*.

Большинство микокалициевых грибов, как показано выше, имеют очень широкие ареалы, однако и среди них имеется ряд эндемиков. Под эндемичными видами в широком смысле, следуя Толмачеву (1974), мы понимаем виды, распространенные на ограниченной

территории и, таким образом, являющиеся характерными для этой территории. При этом эндемизм может быть как реликтовый, так и прогрессивный.

Таблица 4. Географическое распространение видов грибов семейства *Mycocaliciaceae* (1 - *Chaenothecopsis*, 2 - *Mycocalicium*, 3 - *Phaeocalicium*, 4 - *Stenocybe*).

Географические группы видов	Число видов					% от общего числа видов
	1	2	3	4	Всего	
Виды, распространенные только в умеренных широтах Сев. полушария	41	2	19	7	69	63.3%
Виды, распространенные только в умеренных широтах Южн. полушария	7	1	2	1	11	10%
Тропические и субтропические виды	7	7	-	-	14	12.7%
Внетропические (биполярные) виды	8	-	-	-	8	7.5%
Азональные виды	4	2	-	1	7	6.5%
Всего	67	12	21	9	109	100%
% от общего числа видов	62%	11%	19%	8%	100%	

Таблица 5. Типы ареалов голарктических представителей семейства *Mycocaliciaceae* (в скобках отмечено число видов, известных за пределами Голарктики).

Тип ареала	Циркум-полярный	Евро-пейский	Азиатский	Амери-канский	Бразил-атский	Евроамер-иканский	Азиатско-Амери-канский	Всего
Род	Число видов							
<i>Chaenothecopsis</i>	16(10)	7	16(1)	11(2)	4(2)	-	5	59
<i>Mycocalicium</i>	2	-	-	5(2)	-	-	-	7
<i>Phaeocalicium</i>	8	3	3	4	1	-	-	19
<i>Stenocybe</i>	2	2(1)	1	2	-	-	1	8
Всего	29	12	20	22	5	-	6	93
% от общего числа видов	30%	13%	21.5%	23.6%	5.4%		6.5%	100%

Все узко-эндемичные виды Голарктики можно разделить на следующие группы. 1. - Виды, ограниченный ареал которых связан с облигатной приуроченностью к редким породам растений-хозяев. Например, *Chaenothecopsis atnurensis* встречается только на Дальнем Востоке в Уссурийской тайге на коре *Phellodendron amurense*, ареал его связан с ареалом последнего. 2. - Группа видов, ограниченный ареал которых связан с облигатной приуроченностью к редкому типу субстрата. Например, *Chaenothecopsis resinicola* и *C. dolichocephala* - встречаются на смоле *Pinus koraiensis* в Уссурийской тайге; *Chaenothecopsis tsugae*, *C. edbergii*, *C. nigripunctata* и *C. sitchensis* - на смоле *Picea spp.* и *Tsuga heterophylla* на северо-западном побережье Сев. Америки. Последние виды, возможно, являются также географическими эндемиками, ареал которых - ограничен

областью Скалистых гор. 3. - Климатические эндемики. Их распространение ограничено чувствительностью к степени континентальности климата, среднегодовой температуре и влажности. К климатическим эндемам можно отнести *Stenocybe bryophyla*, вид известный как паразит на печеночниках широко распространенных родов *Plagiochila* и *Frullania*, однако, известный только в приокеанических районах Западной Европы. 4. - Географические эндемики распространены на географически изолированных территориях — в горах, на островах и т.д. К данной группе среди голарктических эндемиков можно отнести виды, обитающие в высокогорных пихтово-мелколиственных лесах восточного Тибета - *Chaenothecopsis eugenia*, *C. tibellii*, *C. vinosa* и *Phaeocalicium tibeticum*. Их распространение ограничено Тибетским плоскогорьем с северо-запада и субтропическими лесами с юго-востока. 5. - Возможные исторические реликты. К реликтам мы относим виды, морфологическая дифференциация которых зашла настолько далеко, что позволяет рассматривать их таксономический статус на уровне рода, при этом, данные таксоны, как правило, являются монотипными или олиготипными. Например, *Mycocalicium sequoiae* по своим анатомо-морфологическим характеристикам значительно отличается от других представителей семейства *Mycocaliciaceae*, его ареал связан облигатно с *Sequoiadendron giganteum* и *Sequoia sempervirens*, эдификаторами третичных лесов, сохранившимися только в горах Калифорнии. 6. - Неоэндемики или прогрессирующие эндемы. К этой группе в Голарктике относится единственный представитель микокалициевых грибов - *Chaenothecopsis fennica*, эндемичный для Североевропейской провинции Циркумбореальной области, где он обитает на территории, еще в плейстоцене неоднократно подвергавшейся трансгрессии ледников. Имея вполне узнаваемый габитус, *C. fennica* близок к повсеместно распространенному комплексу видов *C. pusilla*, с которым он явно монофилетичен. Описанный совсем недавно (Laugila, 1940), *C. fennica* в настоящее время найден во многих районах Фенноскандии, где он встречается на древесине *Picea abies* (Tibell, 1978с, 1999; Гимельбрант» Мусякова, Титов, 2001), обнаружен также в Республике Коми (Херманссон, 1997; Ныстина, 2001).

При отсутствии палеобиологических данных, единственным способом определить возможные центры происхождения и пути распространения различных организмов является сопоставление данных об их биологии и современном распространении с научно подтвержденными данными о геологическом и климатическом прошлом нашей планеты.

Как показано выше, в современный период времени микокалициевые грибы имеют, главным образом, голарктико-голантарктическое распространение, при этом из 109

известных в мире видов, 93 вида, или 85 %, встречаются в Голарктическом царстве и 25 % известны в Голантарктическом царстве. 15 % известных видов найдены в Австралии, 13 и 11 % в палео- и неотропиках соответственно (табл. 6).

Таблица 6. Систематический состав и распределение по флористическим царствам представителей семейства *Mycocaliciaceae*.

Роды семейства <i>Mycocaliciaceae</i>	Число видов				
	Флористические царства				
	Голаркти- Ческое	Неотропи- ческое	Палеотро- пическое	Австра- лийское	Голантарк- тическое
<i>Chaenothecopsis</i>	59	7	6	11	20
<i>Mycocalicium</i>	7	5	7	5	4
<i>Phaeocalicium</i>	19	-	-	-	2
<i>Stenocybe</i>	8	-	1	-	1
Общее число видов	93	12	14	16	27
% от общего числа известных в мире видов	85%	11%	13%	15%	25%

По общепринятым представлениям (Вульф, 1944; Криштофович, 1957; Бардунов, 1963; Попов, 1963; Толмачев, 1970, 1974) высокий уровень эндемизма (особенно на родовом уровне) говорит о реликтовости флоры, в то же время, высокий уровень видового разнообразия свидетельствует в пользу молодости флоры (в нашем случае биоты). В Голантарктическом царстве известно 10 эндемичных видов микокалициевых грибов, однако, ни один из них не найден одновременно в Новой Зеландии и Южной Америке. Это свидетельствует о том, что они, вероятно, не являются реликтами раннего кайнозоя, а возникли автохтонно в более позднее время. Здесь также можно отметить, что большинство видов, до недавнего времени считавшихся эндемиками Новой Зеландии (*Chaenothecopsis brevipes*, *C. haematopus*, *C. nigra*, *C. nigropedata*, *C. tasmanica*), были найдены в Голарктике, где они широко распространены (Titov, Tibell, 1993; Titov, 2000, 2001). Виды, специфичные для Южной Америки, «писаны лишь недавно (Tibell, 1998c). Большинство обитающих в Голантарктике видов являются биполярными, с огромными дизъюнкциями в ареалах, основная часть их ареалов находится в Сев. полушарии. Это дает основание полагать, что биота микокалициевых грибов Голантарктического царства имеет аллохтонное происхождение.

Причины возникновения широких дизъюнктивных ареалов активно дискутируются. Многие авторы поддерживают идею о возможности переноса пропагул на большие расстояния с помощью морских течений, ветра, насекомых, а также в результате человеческой деятельности (Galloway, 1979, 1981, 1987, 1988; Jorgensen, 1983 Schuster,

1983; Tibell, 1994). Другие исследователи рассматривают широкие ареалы в понятиях викаривания, при этом отсутствие дивергенции при перемещении видов в новые условия для грибов и низших растений часто объясняется низкими скоростями эволюции этих организмов (Culberson, 1972; Scheard, 1977; Sipman, 1983; Tehler, 1983; Stevens, 1991; Kamefelt, 1990, 1991; Thomson, 1995). Что касается микокалициевых грибов, у нас есть несколько наблюдений того, что скорость роста их плодовых тел, скорость распространения и, вероятно, скорость видообразования были относительно высоки. Например, на слоевище лишенизированного калициоидного лишайника *Chaenotheca chrysocephala*, повсеместно распространенного в Голарктике, обитает описанный относительно недавно (Nadvornik 1942a) микокалициевый гриб - *Chaenothecopsis consociata*. *Chaenotheca chrysocephala* имеет достаточно яркий габитус и хорошо представлен в гербариях. В настоящее время *Chaenothecopsis consociata* не редок в лесах Голарктики, однако, в гербариях на образцах *Chaenotheca chrysocephala*, собранных в прошлом веке, не обнаружено ни одного экземпляра с апотециями *Chaenothecopsis consociata*. Таким образом, последний вид получил широкое распространение в Сев. полушарии буквально за последние 100-200 лет.

Есть данные о том, что ископаемые остатки низших растений и грибов сохранились со времени палеозоя (Титов, 1952; Трасс, 1977; Голубкова, 1993; Каратыгин, 1993). Первая, и пока единственная находка предположительно микокалициевого гриба - *Chaenothecopsis bitterfeldensis* (Rikkinen, Poinar, 2000) относится к периоду между эоценом и олигоценом (22 млн. лет). Проследить какие-либо связи современного распространения микокалициевых грибов с геологическим прошлым Земли в доплейстоценовое время не представляется возможным. Максимальное видовое разнообразие представителей микокалициевых наблюдается в горных регионах Дальнего Востока, Юго-восточной Азии и в области Скалистых гор, наиболее молодых горных систем, сформировавшихся к концу плиоцена, около 6 млн. лет назад (Титов, 1952). Там же сосредоточено большинство эндемиков. Это свидетельствует в пользу того, что северо-пацифический регион является основным центром видообразования микокалициевых грибов. Наличие общих видов между северо-западом Америки и Дальним Востоком (*Chaenothecopsis asperopoda*, *C. irregularis*, *C. usuriensis*) более вероятно говорит о возможности дальнего переноса пропагул в современное время, чем о реликтовости ареалов этих видов. Среди биоты микокалициевых, Сев. Америки и Европы отсутствуют общие регрессирующие виды, с ограниченными ареалами, которые могли бы рассматриваться как реликты Лавразии.

Большинство общих для бывшей территории Лавразии таксонов представлены видами группы *Chaenothecopsis pusilla*, а также родов *Phaeocalicium* и *Stenocybe*, являющимися широко распространенными в мире и, вероятно, филогенетически молодыми видами.

Распространение микокалициевых грибов как лесной группы тесно связано с определенным типом растительности и конкретным субстратом. Смена растительности в результате климатических перемен или исчезновение определенного субстрата приводило к вымиранию одних видов и возникновению других. Сохранившиеся виды, такие как *Chaenothecopsis golubkovaе* и *C. jaczevskii* в Евразии, *C. caespitosa* и *C. retinens* — в Европе, *Mycocalcium sequoiae* - в Сев. Америке, вероятно являются реликтами мезофильных третичных лесов, возрастом не более 15-20 млн. лет.

Микокалициевые грибы, как и все калициоидные грибы и лишайники, являются сравнительно более уязвимой группой организмов, поскольку они обитают в лесных ценозах, наиболее подверженных антропогенному прессингу, а также других биотических и абиотических факторов. В связи с особенностями экологии микокалициевых грибов и трудности их обнаружения в природе, а также отсутствием исторических данных о состоянии популяций многих видов, нелегко установить чем определена "редкость" таксона - угнетенным состоянием популяции или неполнотой имеющихся данных.

Редкие в Голарктике виды можно разделить на 3 группы:

1. Виды, находящиеся на границе ареала. В нашем случае это тропические и субтропические виды - *Chaenothecopsis kalbii*, *C. pilosa*, *C. rubina*, *Mycocalicium americanum*, *M. ravenellii*, *M. victoriae* Эти виды имеют широкие ареалы в мире, и будучи редкими в Голарктике, имеют центры массовости в других флористических царствах. Данная категория не требует каких-либо мер по их охране.

2. Недавно описанные виды, ареал которых недостаточно изучен. К этой группе можно отнести такие виды, как *Chaenothecopsis aeruginosa*, *C. faginea*, *C. heterospora*, *C. polyporae*, *C. rufescens*, *C. sinensis*, *C. viridis*, *Stenocybe montana*.

3. Группа видов, угнетенное состояние которых определяется особенностями их экологии и биологии, не позволяющими им противостоять отрицательному воздействию внешних факторов. Последняя группа видов разделена на категории, рекомендованные Международным союзом охраны природы (IUCN, 1978).

3.1. Категория О (EX) - скорее всего исчезнувшие виды. К данной категории можно отнести *Chaenothecopsis caespitosa*, этот вид характеризуется большими- размерами и четкими морфологическими признаками апотециев, известен из Англии, и не

встречающийся после 1875 г. (Phillips, 1875), *Chaenothecopsis retinens*, паразит-паразит-симбионт на слоевище довольно распространенного вида *Schismatomma cretacea*, не встречавшийся после 1868 г. (Nylander, 1868b), *Sphinctrina porrectula*, представитель порядка *Mycocaliciales*, не встречающийся с 1877 г. (Tibell, Lofgren, 1989), *Chaenothecopsis jaczewskii* - вид, собранный в Грузии на мицелии повсеместно распространенного гриба *Hormiscium pinophyllum* не найденный с 1927 г. (Woronichin, 1927), *Chaenothecopsis fuscipes*, описанный из Нью Джерси (США) и не найденный с 1872 г. (Tuckerman, 1872).

3.2. Категория 1 (E) - таксоны, находящиеся под угрозой исчезновения, сохранение которых представляется маловероятным, таксоны численность которых резко сократилась за последнее время. Несмотря на то, что история изучения микокалициевых грибов насчитывает немногим более 200 лет, уже за этот период определились тенденции к исчезновению некоторых видов, еще недавно широко распространенных. К сожалению, речь может идти только о Европе, поскольку каких-либо определенных данных по другим территориям нет. Так, *Sphinctrina anglica*, еще в прошлом веке повсеместно распространенный вид, с конца 50-х годов не был ни разу найден в Европе (Tibell, Lofgren, 1989). Имеется только одно упоминание о нахождении этого вида в Республике Коми (Херманссон, 1997). *Chaenothecopsis tristis*, описанный Коербер (1855) г. из Германии, был обнаружен вторично только 150 лет спустя в Псковской области (Titov, Tibell, 1999). К этой категории можно отнести неоднократно собранные в прошлом веке сапрофиты-паразиты на слоевищах лишайников *C. hospitans* и *C. subparvica*. За последние 50 лет имеются лишь единичные упоминания об их нахождении в природе (Tibell, Ryman, 1995; Titov, 1998).

3.3 Категория 2 (V) - уязвимые таксоны, которые будут находится под угрозой исчезновения, если не прекратить действие факторов, вызывающих сокращение их численности. К данной категории мы относим все перечисленные выше индикаторы "экологической непрерывности" Старовозрастных лесов. Все мероприятия, необходимые для охраны лесных ценозов, так же будут способствовать сохранности данной категории грибов.

3.4. Категория 3 (R) - редкие таксоны, с ограниченным ареалом, в связи с узкой экологической или биологической амплитудой. В данную категорию отнесены в основном эндемичные виды. Это перечисленные выше реликты, климатические, эдафические и географические эндемы⁴. Сохранность данной категории микокалициевых грибов может быть обеспечена только охраной их естественных условий обитания.

Таким образом, если предположить возможность создания Красной книги Голарктики, мы бы рекомендовали включить в нее все виды микокалициевых грибов, перечисленные выше во всех 4-х категориях IUCN.

Глава 5. Систематический анализ семейства *Mycocaliciaceae*, филогенетические связи и место семейства в системе аскомицетов.

Первые классификации калициоидных грибов и лишайников принадлежат Acharius (1815, 1816, 1817), который дает им название "*Planta Calicioideae*" на основании наличия у них "мазедия"- массы спор на поверхности диска апотеция. Все калициоидные грибы и лишайники объединил в одну группу Fries (1817), назвав эту группу организмов *порядок "Сотосагри"* Zahlbruckner (1903) в своей классификации калициоидных грибов и лишайников идентифицирует 3 семейства - *Caliciaceae* (в это семейство вошли и микокалициевые грибы), *Cypheliaceae* и *Sphaerophoraceae*. Классификация Zahlbruckner оставалась доминирующей до второй половины 20 века.

После объединения грибов и лишайников в единую филогенетическую систему (Vainio (1890), микокалициевые грибы, также как и все калициоидные грибы и лишайники, как правило, располагались у основания филогенетического дерева аскомицетов, рядом с примитивными сумчатыми грибами из группы плектомицетов (Окснер, 1956а; Muller, 1975).

На основании результатов кладистического анализа Tibell (1984b) сделал предположение о филогенетическом единстве семейств *Caliciaceae*, *Sphinctrinaceae* и *Mycocaliciaceae*, отделяя их таким образом от других калициоидных грибов и лишайников. При этом, прототуникатные сумки и пассивное распространение спор у видов семейств *Caliciaceae* и *Sphinctrinaceae* рассматриваются как апоморфный признак, возникавший неоднократно в процессе эволюции грибов.

Идея о полифилетичности порядка *Caliciales* привела к исключению из него целого ряда родов, так *Pirgillus* и *Pirgilocarpon* перенесены в порядок *Pyrenulales* (Aptroot, 1991), *Nadvornikia* - в порядок *Thelotremales* (Harris, 1990). Tehler (1990, 1996) рассматривает представителей порядка *Caliciales* с прототуникатными сумками как "сестринскую" группу по отношению к другим аскомицетам.

С развитием геносистематики в конце 20 века, появились принципиально новые данные о филогенетических связях микокалициевых грибов, основанные на сравнительном анализе последовательностей нуклеотидов ДНК. Первые данные геносистематики

свидетельствуют в пользу того, что отдельные лишенизированные представители калициоидных грибов филогенетически близки к лишайникам порядка *Lecanorales* (Gargas, Taylor, 1992, 1995; Wedin, 1993; Gargas, de Priest, Grube, 1995; Wedin, Tehler, Gargas, 1998; Tibell, Wedin, 2000; Wedin, Doring, Ekman, 2000; Wedin, et al., 2000; Wedin, Baloch, Grube, 2002; Tibell, 2003 и др.). В тоже время, геном представителей микокалициевых грибов оказался сходным с геномом представителей группы плектомицетов из порядков *Eurotiales* и *Onygenales*, характеризующихся, как и образующие мазедий калициевые, прототуникатными сумками и пассивным распространением спор (Wedin, Tibell, 1997; Tibell, Wedin, 2000; Angeles Vinuesa et al., 2001; Tibell, 1993). Во многом благодаря полученным молекулярно-генетическим данным, семейство *Mycocaliciaceae* было объединено с семейством *Sphinctrinaceae* в порядок *Mycocaliciales* (Tibell, Wedin, 2000).

В системах грибов конца 20, начала 21 веков большинство представителей калициоидных грибов и лишайников оказались в разных порядках. В последних системах аскомицетов (Eriksson, Winka, 1997; Eriksson et al., 2003) микокалициевые грибы находятся среди порядков с неопределенным систематическим положением. По имеющимся в настоящее время данным, микокалициевые грибы филогенетически наиболее близки к эвроциевым грибам и предположительно могут быть помещены в класс *Eurotiomycetes* Erikss. & Winka.

Термин "вид" используется в систематике как основная категория среди рангов таксонов. Тем не менее, нет единого подхода к определению вида. Определение понятия "вид" для грибов, в частности для аскомицетов, имеет свои специфические черты в связи с их биологическими особенностями как гетеротрофных организмов, и в связи с их плеоморфизмом. Однако, разработка концепции вида в микологии, на наш взгляд, не привела к принципиальному отличию подходов к выделению вида у сумчатых грибов от общебиологических критериев вида (Ячевский, 1927; Головин, 1940, 1958; Купревич, 1949; Васильков, 1958; Каратыгин, 1974). Таким образом, вид у микокалициевых грибов мы понимаем в общепринятом смысле, как совокупность популяций особей, населяющих определенный ареал, обладающих общим генофондом, рядом общих морфофизиологических признаков и типов взаимоотношений с биотической и абиотической средой, и отделенных от других таких же совокупностей популяций особей определенным hiatusом и отсутствием гибридных форм (Биолог, словарь, 1989).

Проведенное анатомо-морфологическое исследование плодовых тел микокалициевых грибов, а также изучение их биологии (глава 2 - 4), особенно на примере географически

изолированных популяций, позволило определить критерии, наиболее существенные при выделении видов и надвидовых таксонов микокалициевых грибов. При этом мы учитывали общие принципы выделения таксономических рангов низшего порядка, сформулированными Hawksworth (1994) и Tibell (1998a, 1998b).

При определении критериев для выделения рангов таксонов мы руководствовались комплексным подходом, объединяющим анатомо-морфологическую характеристику, биологические и эколого-географические особенности исследуемой группы организмов. Исследование устойчивости (стабильности) признаков на территории всего ареала вида позволило сделать определенные выводы об эволюционной значимости этих признаков.

При описании семейства *Mycocaliciaceae*, Schmidt (1970a, 1970b) учитывал, кроме традиционных морфологических признаков, такие таксономически значимые критерии, как строение плодовых тел и характер апикального аппарата сумок. Однако, проведенная таксономическая ревизия показала, что существующая система семейства требует критической переоценки и доработки. Согласно Международному кодексу ботанической номенклатуры (2001), мы принимаем следующие таксономические ранги в пределах сем. *Mycocaliciaceae* - род, секция, вид. Выделение более мелких таксономических рангов на основании имеющегося материала мы не считаем возможным, однако, для того, чтобы отразить разнообразие морфотипов микокалициевых грибов на уровне видов мы выделяем нетаксономические ранги - "группы видов" - близких по анатомо-морфологическим, биологическим и эколого-географическим характеристикам (табл. 7).

Основные выводы.

1. Биота микокалициевых грибов Голарктики представлена 93 видами, относящимися к 4 родам - *Chaenothecopsis* (59 видов), *Mycocalicium* (7 видов), *Phaeocaliciwn* (19 видов) и *Stenocybe* (8 видов). 22 вида являются новыми для науки, 1 вид впервые приводится для территории Сев. полушария, 6 видов - для Евразии, 30 видов - для Азии, по 3 вида - для Сев. Америки и Европы и 39 видов - для территории России.

2. Критическое изучение типового материала позволило описать 7 новых номенклатурных комбинаций микокалициевых грибов, предложены лектотипы для 9 наименований таксонов, 72 наименования рассматриваются как таксономические синонимы.

Таблица 7. Предлагаемая классификация и систематическое положение микокалициевых грибов Голарктики.

Таксономические ранги выше семейства	Семейство	Род	Секция	Число видов в секции	Число видов, не вкл. в секции	Группы видов	Число видов в группе	Число видов, не вкл. в группы
Отдел Ascomycota, Подотдел Pezizomycotina Класс Eurotiomycetes Erikss. & Winka ? Порядок Mucosales Tibell & Wedin	Mucosaliaceae Schmidt	Mucocalicium Vain.	Mucocalicium Vain.	5	2	subtile	2	-
						victoriae	3	
			Chaenothecopsis (Vain.) Titov	49	10	debilis	3	
						edbergii	2	
						haematopus	2	
						nana	2	
						pusilla	13	14
						resinicola	2	
						retinens	6	
		rubescens	3					
		viridialba	2					
Protocalicium Woronich. emend. Titov	-	1	-	-	-	-		
Stenocybe Nyl.	Phaeocalicium (Schmidt) Titov	17	2	ahtii	2			
				betulinum	4			
				orniculum	2	2		
				populneum	5			
Stenocybe Nyl.	5	3	-	-	-			
Sphinctri- naceae Choisy	Pyrgidium Nyl.	-	1	-	-	-		
Sphinctrina Fr.	-	6	-	-	-			

3. Наиболее стабильными и таксономически значимыми признаками для классификации микрокалициевых грибов являются размер и форма сумок и спор, структура апикального аппарата сумок, тип микроструктуры поверхности оболочки спор, степень контрастности оболочки и перегородок спор, анатомия экципула и ножки апотециев, наличие пигментов и реакция тканей апотеция на *KOH* и *HN03*, а также взаимоотношение с фотобионтом и специфичность к субстрату.

4. Общей закономерностью репродуктивной стратегии микрокалициевых грибов является максимально возможное расширение ареала популяций, за счет репродуктивного усилия, выраженного в максимальном на единицу площади количестве апотециев, производящих максимальное количество диаспор, относительно мелкие размеры которых компенсируются их большим количеством и возможностью переноса на дальние расстояния, а также за счет увеличения биологической пластичности. Неспецифичность или слабая специфичность к субстрату и способность существовать независимо от фотобионта позволяет занимать максимальное число экологических ниш.

5. По отношению к фотобионту все микрокалициевые грибы можно разделить на 3 группы: 1 - нелихенизированные аскомицеты, не вступающие в симбиотические отношения с водорослями в течение всего жизненного цикла (69 видов); 2 - нелихенизированные аскомицеты, способные вступать в факультативные симбиотические отношения с водорослями (8 видов); 3 - облигатные симбионты водорослей, специфичные к определенному роду фотобионта (32 вида).

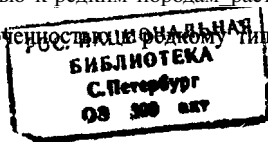
6. Эколого-субстратный анализ показал, что микрокалициевые грибы специфичны для 13 типов субстрата: отмершая кора хвойных и лиственных пород деревьев, живая кора хвойных и лиственных пород деревьев, древесина хвойных и лиственных пород деревьев, смола хвойных пород деревьев, выделения лиственных пород деревьев, слоевища лишайников, колонии свободно-живущих водорослей, плодовые тела грибов, мицелий грибов и печеночки. Подавляющее большинство микрокалициевых грибов являются сапрофитами на древесном субстрате. На коре деревьев встречаются 52 вида (55% от известных в Голарктике видов), из них 10 видов облигатно обитают на коре лиственных пород, и 7 видов на коре хвойных пород. На древесине деревьев встречается 31 вид, облигатно на древесине хвойных - 5 видов, на древесине лиственных пород - 8 видов. На живой коре обитают 22 вида, облигатно - 2, на слоевищах лишайников - 22 вида, 14 из которых облигатно приурочены к данному субстрату. На выделениях деревьев встречаются 15 видов, 11 из них обитают на смоле хвойных пород и 4 - на выделениях

лиственных пород. Факультативные комменсалы из рода *Chaenothecopsis* (6 видов) могут поселяться на колониях свободно-живущих водорослей, 2 вида встречаются на плодовых телах *Polyporales*, и по 1 виду на мицелии грибов и печеночных мхах.

7. Микокалициевые грибы специфичны для старовозрастных лесов, характеризующихся относительно большой протяженностью, отсутствием антропогенного прессинга и достаточным возрастом, то есть достаточной экологической непрерывностью для формирования стабильного микроклимата. В типичных для себя экотопах они нередко являются доминантами. Большинство представители сем, *Mycocaliciaceae* являются мезофитами и гигромезофитами. Особенности микроклимата конкретного ценоза (в первую очередь соотношение влажности и освещенности) являются более существенными для распространения видов *Mycocaliciaceae* чем макроклиматические и орографические параметры. Значительная часть микокалициевых грибов являются удобными индикаторами экологической непрерывности лесных ценозов, универсальными для лесной зоны Голарктики: *Chaenothecopsis brevipes*, *C. consociata*, *C. epithallina*, *C. haematopus*, *C. nana*, *C. ochroleuca*, *C. rubescens*, *C. vainioana*, *C. viridialba*, *C. viridireagens*, *Phaeocalicium betulinum*, *P. boreale*, *P. compressulum*, *P. flabelliforme*, *P. interruptum*, *P. polyporaem*, *P. populneum*, *P. praecedens*, *P. tremulicola*, *Sphinctrina turbinata*, *Stenocybe major*.

8. Большинство микокалициевых грибов имеют голарктическое распространение (85 %), причем за пределами Голарктики не встречается 63 % всех известных видов. В Голантарктическом флористическом царстве известно 25 % мировой биоты микокалициевых грибов, 15 % видов обитают в Австралии, 13 и 11 % - в палео- и неотропиках соответственно. Большинство голарктических видов (29 видов или 30 %) обладают циркумполярным типом ареала, для 22 видов (23.6 %) характерен американский тип ареала, для 20 видов (21.5 %) - азиатский, для 12 видов (13 %) - европейский, для 6 видов (6.5 %) - азиатско-американский и для 5 видов (5.4 %) - евразийский тип ареала.

9. Ряд представителей биоты микокалициевых грибов Голарктики являются узко-локальными эндемиками. Большинство эндемичных видов характерны для северопацифического региона Голарктики - для горных регионов Юго-Восточной Азии (8 видов) и Дальнего Востока (4 вида), и для Области Скалистых гор (10 видов). Все узко-эндемичные виды Голарктики можно разделить на несколько групп - виды, ограниченный ареал которых связан с облигатной приуроченностью к редким породам растений-хозяев, виды, ареал которых связан с облигатной приуроченностью к какому-либо типу субстрата,



климатические эндемики, географические эндемики, исторические реликты и неоэндемики.

10. Семейство *Mycocaliciaceae* является гетерогенным в филогенетическом отношении. В нем объединены молодые в эволюционном отношении виды родов *Phaeocalicium* и *Stenocybe*, возникшие и распространившийся в холодно-умеренных регионах Голарктики не ранее плейстоцена, за этот же период (не более 1 млн лет) могли распространиться биполярные виды группы *Chaenothecopsis pusilla*. В тоже время, семейство *Mycocalicialeae* включает ряд реликтов третичных мезофильных лесов, филогенетически далеких от основной группы видов, возраст которых определить не представляется возможным. В целом группа микокалициевых грибов имеет лавразийское происхождение с центрами видообразования и разнообразия в северо-пацифическом регионе Голарктики.

11. Ряд видов микокалициевых грибов Голарктики являются редкими, многие находятся под угрозой исчезновения и нуждаются в охране: *Chaenothecopsis amurensis*, *C. asperopoda*, *C. baikalensis*, *C. brevipes*, *C. caespitosa*, *C. dolichocephala*, *C. edbergii*, *C. eugenia*, *C. fennica*, *C. golubkova*, *C. haematopus*, *C. himalayensis*, *C. hospitans*, *C. irregularis*, *C. jaczewskii*, *C. ochroleuca*, *C. resinicola*, *C. retinens*, *C. rubescens*, *C. sitchensis*, *C. subparvoica*, *C. tibellii*, *C. transcaucasica*, *C. trassii*, *C. tristis*, *C. tsugae*, *C. ussuriensis*, *C. vainioana*, *C. vinosa*, *C. weiana*, *Mycocalicium sequoiae*, *Phaeocalicium ahtii*, *P. betulinum*, *P. boreale*, *P. curtisii*, *P. flabelliforme*, *P. interruption*, *P. matthewsianum*, *P. minutissimum*, *P. tibeticum*, *P. tremulicola*, *Sphinctrina anglica*, *S. porrectula*, *Stenocybe bryophyla*, *S. septata*.

12. Систематическая ревизия семейства *Mycocaliciaceae* показала, что существующая классификация семейства требует критической переоценки. Предложена оригинальная классификация семейства *Mycocaliciaceae*. Обоснована необходимость объединения родов *Mycocalicium* и *Chaenothecopsis* в качестве секций рода *Mycocalicium*, объединения родов *Phaeocalicium* и *Stenocybe* - в качестве секций рода *Stenocybe*. Идентифицирован ранее закрытый монотипный род *Protocalicium*. Для того, чтобы отразить разнообразие морфотипов микокалициевых грибов на уровне видов выделены нетаксономические ранги - группы видов, близкие морфологически и, вероятно, филогенетически. В секции *Chaenothecopsis* выделено 9 групп видов, в секции *Phaeocalicium* - 3 группы видов и в секции *Mycocalicium* - 2 группы видов. Семейство *Mycocaliciaceae* вместе с семейством *Sphinctrinaceae*, вероятно, представляют монофилетичный таксон - *nGpzoKiCfyopicaliales*,

в филогенетическом отношении являющийся наиболее близким к грибам класса *Eurotiomycetes*.

Список основных публикаций по теме диссертации.

1. Титов А. Н. Редкие виды порошкоплодных лишайников северо-запада СССР // Новости сист. низш. раст. - 1983а. - Т. 20. - С. 154 - 161.
2. Титов А. Н. Новые для флоры СССР виды рода *Chaenothecopsis* II Бот. журн. - 1983б. - Т. 68, № 11. - С. 1571-1573.
3. Титов А. Н. Порошкоплодные лишайники северо-запада плато Путорана // Новости сист. низш. раст. - 1984. - Т. 21. - С. 179 -183.
4. Титов А. Н. Порошкоплодные лишайники Баргузинского и Байкальского заповедников // Новости сист. низш. раст. -1985. - Т. 22. - С. 191 -196.
5. Титов А. Н. Род *Phaeocalicium* (*Mycocaliciaceae*) в СССР // Бот. журн. -1986. - Т. 71, № 3. -С. 384-389.
6. Титов А. Н. Порошкоплодные лишайники Саяно-Шушенского государственного заповедника // Новости сист. низш. раст. - 1990а. - Т. 27. - С. 110 - 113.
7. Титов А. Н. *Pyrgidium* Nyl. (*Caliciales*) - новый род во флоре СССР // Бот. журн. - 1990б. -Т. 75, № 11. -С. 1538-1539.
8. Голубков В. В., Титов А. Н. Порошкоплодные лишайники Белоруссии // Новости сист. низш. раст. - 1990в. - Т. 27. - С. 97 -101.
9. Титов А. Н. Лишайники порядка *Caliciales* с острова Кунашир (Куриль-ские острова) // Бот. журн.-1991а.-Т. 76, №4.-С. 599-601.
10. Титов А. Н. Микроструктура поверхности оболочки спор порошкоплодных лишайников (порядок *Caliciales*) II Труды Бот. Инст. им. В.Л. Комарова АН СССР, вып. 1.-1991б.-С. 74-81. О
11. Titov A.N. The genus *Chaenothecopsis* in the Russian flora //Abstract of the 2 intern. lichen, symp. - Bastad, 1992. - P. 20.
12. Titov A. N., Tibell L. *Chaenothecopsis* in the Russian Far East // Nord. J. Bot. - 1993. - Vol. 13. -P. 313-329.
13. Titov A.N. A new *Stenocybe* species from Central Asia /Acta Bot. Fenn. - 1994. — Vol. 150.-P. 197-199.
14. Tibell L., Titov A. N. Species of *Chaenothecopsis* and *Mycocalicium* (*Caliciales*) on exudates // The Bryologist -1995. - Vol. 98. - P. 550 - 560.

15. Титов А. Н. *Caliciales* горного Крыма // Новости сист. низш. раст. - 1998а. - Т. 32. - С. 87 - 92.
16. Titov J. N. New and rare calicioid lichens and fungi from relict tertiary forests of Caucasus and the Crimea // Folia Cryptogamica Estonica- 1998б. - Vol. 32. - P. 127-133.
17. Титов А. Н. Таблицы к определению порошкоплодных лишайников (порядок *Caliciales*) России // Новости сист. низш. раст. - 1998в. - Т. 32. - С. 92 - 110.
18. Титов А. Н. Семейство *Mycocaliciaceae* (*Caliciales* s.l.) - современный взгляд на положение семейства в системе аскомицетов - В кн.: Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков / Тезисы докладов X съезда РБО - СПб., 1998г. - С. 81 - 82.
19. Titov A. N., Tibell L. *Chaenothecopsis tristis*, a rare resinicolous species of the *Mycocaliciaceae* // Mycotaxon - 1999. - Vol. 70. - P. 471 - 476.
20. Titov A.N. Notes on calicioid lichens and fungi from the Gongga mountains (Sichuan, China) // Lichenologist - 2000. - Vol. 32, N 6. - P. 553 - 569.
21. Вэй Ц. Ч., Титов А. Н. Калициоидные грибы и лишайники Китая // Новости сист. низш. раст. - 2001а. - Т. 34. - С. 102 - 108.
22. Гимельбрант Д. Е., Мусякова В. В., Титов А. Н. Калициоидные грибы и лишайники Керетского архипелага (Белое море) // Новости сист. низш. раст. - 2001б. - Т. 35. - С. 126 - 129.
23. Titov A. N. Further notes on calicioid lichens and fungi from the Gongga mountains (Sichuan, China) // Lichenologist - 2001в. - Vol. 33, N 4. - P. 303 - 314.
24. Titov A.N., Lisicka E. *Chaenolheca gracillima* - new species for the Central Europe // Biologia, Bratislava - 2001г. - Vol. 56, N 4. - P. 361 - 362.
25. Титов А. П., Давыдов Е. А., Урбанавичене И. Н. Новые данные о редких микокалициевых грибах из родов *Phaeocalicium* и *Stenocybe* (*Mycocaliciaceae*, *Caliciales* s.l.) // Бот. журн. - 2002. - Т. 87, № 6. - С. 60 - 67.
26. Tibell L., Titov A. N., Lisicka E. Calicioid lichens and fungi described by J. Nadvornik // Mycotaxon - 2003. - Vol. 18. - P. 3 - 24.
27. Титов А. Н. Микокалициевые грибы (*Lichenes*, *Mycocaliciaceae*) и ключ для их определения // Бот. журн. - 2004. - Т. 89, № 7. - С. 1153 - 1165.

Подписано в печать 10.09.04. Формат 60*84 1/16.
Бумага офсетная. Печать офсетная. Печ. л. 2,25.
Тираж 150 экз. Заказ 73.

Отпечатано с готового оригинал-макета
в типографии Издательства СПбГЭТУ "ЛЭТИ"

Издательство СПбГЭТУ "ЛЭТИ"
197376, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 5

#17624

РНБ Русский фонд

2005-4

15303