

## ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ ГЕТЕРОБАЗИДИАЛЬНЫХ ГРИБОВ

А. РАЙТВИЙР

Микогеография, в частности микоареология, является самой стесненной среди всех отраслей микологии. В 1933 г. А. А. Ячевский перечисляет только десяток микогеографических работ, среди которых лишь одна заслуживает внимания и в наши дни (Reichert, 1921). Последующие 30 лет не дали ничего существенного в области микогеографических исследований. Можно назвать лишь работы А. Овергольца (Overholts, 1939), Н. Н. Лаврова (1951), Б. П. Василькова (1955) и С. Р. Шварцмана (1962). В некоторых региональных сводках — Э. Пармасто (1959, 1963), В. И. Ульянищева (1952, 1959), Т. С. Щербиной (1961), П. Е. Сосина (1957), Л. Н. Васильевой (1960) и других можно найти попытки дать географический анализ микофлоры. Однако проблема классификации микоареалов фактически неразработана. Отсутствуют общие принципы, в результате чего классификации разных авторов не поддаются сравнению. Так, выделяет Шварцман (1962) для головневых грибов Казахстана 31 географический элемент, а Сосин — для гастеромицетов Украины только 4. Первый из них пример слишком узкого, а второй — слишком широкого понимания понятия географического элемента. Недостатком всех существующих классификаций является и то, что все они исходят из конкретного анализа какой-либо систематической группы грибов на ограниченной территории, а не имеют точного представления о распространении этих грибов в пределах всего ареала.

Существует еще одна точка зрения: «Принимая во внимание зависимость грибов от растительных сообществ, возникает вопрос, не правильнее ли просто придерживаться тех общих подразделений, которые приняты геоботаниками для остальных представителей растительного мира» (Ячевский, 1933, стр. 801). Имеются и практические примеры, где из-за недостатка данных об ареалах грибов для анализа их флоры брали схему, установленную для цветковых растений (Пармасто, 1959).

Это, конечно, методически неправильный подход к разрешению вопроса. Очевидно, что все организмы подвержены общим закономерностям биогеографии, но царство грибов (Вага, 1952) по сравнению с царством растений имеет свою неповторимую специфику, в результате чего и их географическое распространение не совсем одинаковое. Следовательно, микогеография должна базироваться на изучении своего основного объекта — ареалов грибов, заниматься их классифицированием и лишь на основе этих данных сравнивать полученные результаты с закономерностями распространения цветковых растений, чтобы найти общие закономерности.

В настоящей работе делается попытка дать анализ распространения одной немногочисленной, но в систематическом отношении сравнительно обширной группы грибов — подкласса *Heterobasidiomycetae* s. l. в Советском Союзе на основе анализа их распространения по всей земной поверхности. Так, широкий базис позволяет избежать неточностей, которые могут возникать при рассмотрении вопроса в пределах ограниченной территории.



Нужно еще упомянуть о некоторых трудностях при разработке вопросов микогеографии. Во-первых, существуют разногласия между систематиками при определении видов, а поэтому к определениям некоторых авторов следует относиться весьма осторожно. Во-вторых, часто отсутствуют данные о распространении грибов на обширных территориях. Что касается гетеробазидиальных грибов, то здесь существенных разногласий в определении видов между видными систематиками нет, а малокомпетентные микологи этими грибами почти не занимались. В связи с этим мы имеем достаточное количество достоверных данных о распространении гетеробазидиальных грибов. Нет и больших пробелов на карте распространения гетеробазидиальных грибов. Этому мы обязаны вышедшим за последние годы отличным монографиям о таких родах грибов, как *Bourdolia*, *Exidiopsis*, *Ductifera*, *Heterochaete*, *Dacrymyces* и др. (Wells, 1958, 1960, 1961; Bodman, 1952; Kennedy, 1958 и др.) и материалам из разных районов Советского Союза, собранным автором статьи и лишь частично опубликованным (Райтвийр, 1963а, 1963б). Следовательно, уже имеется материал, который позволяет сделать предварительные выводы о географическом распространении гетеробазидиальных грибов.

### Характеристика географических элементов гетеробазидиальных грибов

Для классификации ареалов гетеробазидиальных грибов были составлены карты распространения их 120 видов. При этом выяснилось, что эти ареалы объединяются в 11 ясно разграниченные большие группы, которые ниже характеризуются как геоэлементы.

При выделении геоэлементов гетеробазидиальных грибов автор основывается на определении геоэлемента Я. Эйларта (Eilart, 1963), в котором указывается, что к географическому элементу флоры относятся виды, обладающие более или менее одинаковыми современными ареалами, центр массового распространения которых расположен на той же (в физико-географическом смысле) хорошо разграниченной территории.

Нужно только отметить, что геоэлементы автора представляют собой не чисто географические, а смешанные элементы, так как при их выделении в некоторой степени учитываются и генетический и экологический аспекты.

Отметим некоторые особенности, характерные для распространения всех гетеробазидиальных грибов. Во-первых, гетеробазидиальные грибы, растущие на древесине, практически вне лесов не встречаются. Во-вторых, распространение большинства представителей гетеробазидиальных грибов имеет ясно выраженный неморальный характер в умеренном поясе и монтанный характер в тропиках.

**1. Голарктический (циркумбореальный) элемент.** Сюда относятся виды, широко распространенные в лесах умеренного пояса северного полушария. Типичным представителем этого элемента является *Exidia glandulosa* (рис. 1). Голарктический элемент покрывает свыше двадцати видов:

<i>Auricularia auricula</i>	<i>Exidia glandulosa</i>	<i>Protodontia piceicola</i>
<i>Bourdolia caesio-cinerea</i>	<i>E. recisa</i>	<i>Pseudohydnum gelatinosum</i>
<i>Calocera viscosa</i>	<i>E. repanda</i>	<i>Sebacina epigaea</i>
<i>Cerinomyces canadensis</i>	<i>E. saccharina</i>	<i>S. incrustans</i>
<i>Dacrymyces abietinus</i>	<i>Exidiopsis calcea</i>	<i>Tremella encephala</i>
<i>D. tortus</i>	<i>E. macrospora</i>	<i>T. foliacea</i>
<i>Ditiola nuda</i>	<i>E. molybdea</i>	<i>T. frondosa</i>
<i>Guepinopsis merulinus</i>	<i>Femsjonnia luteo-alba</i>	<i>Tremiscus helvelloides</i>
<i>Ecronartium muscicola</i>	<i>Helicogloea farinacea</i>	



Рис. 1. Распространение *Exidia glandulosa*.

Распространение представителей голарктического элемента на евразийском континенте может быть неравномерным. Такие виды, как *Exidia glandulosa*, *E. recisa*, *E. repanda*, *E. saccharina* распространяются равномерно по всему континенту от запада до востока. Они обильно встречаются не только в широколиственных и смешанных, но и в светло-хвойных среднетаежных лесах.

Рис. 2. Распространение *Sebacia incrustans*.

Другие виды, как *Auricularia auricula*, *Tremiscus helvelloides*, *Sebacia incrustans* имеют огромную дисъюнкцию ареала в Сибири. Эти виды ясно неморальные и восточная граница их распространения в Европе совпадает с границей распространения широколиственных пород. Восточнее этой границы они уже отсутствуют и не встречаются до западной границы восточноазиатских широколиственных пород, в частности дуба монгольского (рис. 2). Между прочим, такое «паннеморальное» распространение характерно и многим неморальным мхам (Лазаренко, 1944).

**2. Евразийский элемент.** К нему принадлежат виды, распространенные на евразийском континенте в умеренном поясе — от Средней Европы до Дальнего Востока. В Северной Америке они не встречаются. В качестве типичного представителя этой группы можно рассматривать *Exidia cartilaginea* (рис. 3). Среди гетеробазидиальных грибов евразийский элемент составляет 6 видов:

*Cerinomyces altaicus*  
*Dacrymyces chrysocomus*  
*Ditangium cerasi*  
*Exidia cartilaginea*  
*E. pithya*  
*Protodontia filicina*

Рис. 3. Распространение *Exidia cartilaginea*.



Из евразийского элемента можно выделить евроалтайский подэлемент — виды, имеющие компактные ареалы в Европе и найденные также на Алтае. Они, очевидно, связаны с алтайским центром распространения темнохвойной тайги, где они пережили ледниковый период постгляциально мигрировали в Европу. Там они достигли максимального распространения, но остатки первоначального ареала сохранились и на Алтае. Представителями евроалтайского подэлемента являются *Exidia pithya* (рис. 4), *Ditangium cerasi* и *Protodontia jilicina*.



Рис. 4. Распространение *Exidia pithya*.



**3. Европейский элемент.** Включает виды, распространенные только в Европе. Хороший пример европейского элемента — *Exidia truncata* (рис. 5). Виды европейского элемента имеют сравнительно маленький и компактный ареал в Средней Европе, южной части Фенноскандии и в Европейской части СССР. Иногда они встречаются и в Северной Африке. Всего их 5 видов:

- Dacrymyces estonicus*
- Exidia truncata*
- Muxarium nucleatum*
- Platyglaea effusa*
- P. disciformis*

Рис. 5. Распространение *Exidia truncata*.

**4. Амфиатлантический (Европейско-бореоамериканский) элемент.** Охватывает виды, распространенные в Европе и в Северной Америке. Типичный представитель — *Exidiopsis glaira* (рис. 6). Виды амфиатлантического элемента преимущественно распространены в широколиственных лесах. Преобладают виды родов *Exidiopsis* и *Platyglaea*:

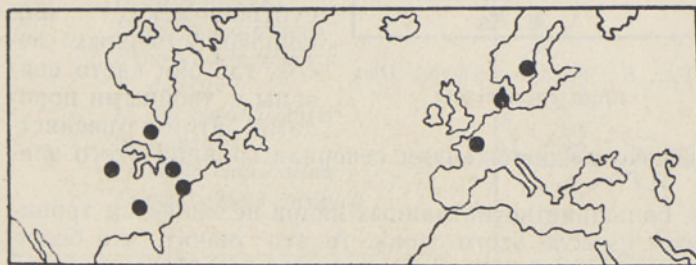
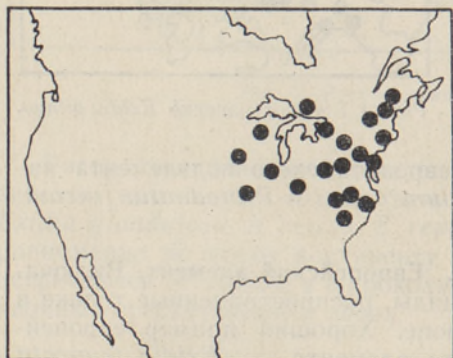


Рис. 6. Распространение *Exidiopsis glaira*.

- Bourdotia Galzinii*
- Dacrymyces ovisporus*
- Exidiopsis leucophaea*
- E. calospora*
- E. glaira*
- E. fugacissima*
- Platyglaea fimetaria*
- P. miedzyrzecensis*
- P. peniophorae*
- P. vestita*
- Protodontia subgelatinosa*
- Tremella aurantia*



5. **Бореоамериканский элемент.** Распространен в умеренной зоне Северной Америки. Обычно основная часть ареала североамериканских видов сосредоточена на Аппалачах. Наиболее важное значение в североамериканском элементе имеет эндемичный род *Tremellodendron* с 7 видами (рис. 7):



*Exidiopsis prolifera*  
*Platygløea pustulata*  
*P. unispora*  
*Tremellodendron aurantium*  
*T. candidum*  
*T. cladonia*  
*T. merismatooides*  
*T. pallidum*  
*T. simplex*  
*T. tenue*

Рис. 7. Распространение *Tremellodendron pallidum*.

6. **Американский тропический и субтропический элемент.** Его виды распространены в тропиках и субтропиках Средней и Южной Америки, иногда проникая даже в среднесеверную часть США. Типичный представитель этого элемента — *Ductifera pululahuana* (рис. 8).

Этой многочисленной группе видов характерно преобладание резупинатных видов, обычно не студенистой, а сухой консистенции. Наиболее важные виды *Bourdotia* и *Heterochaete*:

*Bourdotia burtii*  
*B. grandinioides*  
*B. obscura*  
*B. petiolata*  
*Dacryopinax elegans*  
*Exidiopsis candida*  
*E. mucedinea*  
*E. sublivida*  
*Ductifera pululahuana*  
*D. sucina*  
*Heterochaete albida*  
*H. andida*  
*H. crassa*  
*H. livido-fusca*  
*H. minuta*  
*H. ochracea*  
*H. verruculosa*  
*Platygløea carnea*



Рис. 8. Распространение *Ductifera pululahuana*.

Для представителей этого элемента особенно характерно горное распространение в тропической Южной и Средней Америке, где они встречаются на высотах от 1000 до 2500 м. Это объясняется тем, что они не являются обитателями крайних условий тропического леса, а как и все остальные гетеробазидиальные грибы предпочитают более умеренные условия влажных субтропических или широколиственных лесов, где они часто связаны с хвойными породами. Этим объясняется

и сравнительно высоко расположенная северная граница этого элемента.

Другими словами, большинство названных видов не является тропическим в экологическом смысле этого слова. А это значит, что более подробные исследования, по всей вероятности, позволят в будущем разделить этот элемент на две части — эутропический элемент (обитатели влажного тропического леса) и псевдотропический элемент.



**7. Африканский тропический элемент.** Распространен только в Африке. До сих пор обнаружен лишь один гетеробазидомицет, который принадлежит к этому элементу — *Auricularia emini* (рис. 9).

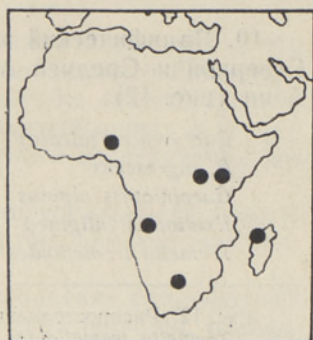


Рис. 9. Распространение *Auricularia emini* по Лоуи (Lowy, 1952).

**8. Пантропический элемент.** Грибы, входящие в этот элемент, распространены в тропических лесах Старого и Нового света. В некоторых местах проникают и в районы умеренного климата (напр., в юго-восточной части США и Восточной Азии). Самые характерные представители пантропического элемента — некоторые виды рода *Auricularia* (рис. 10):

*Auricularia cornea*  
*A. fuscusuccinea*

*A. polytricha*  
*Dacryopinax spathularia*

*Heterochaete gelatinosa*  
*H. Shearii*

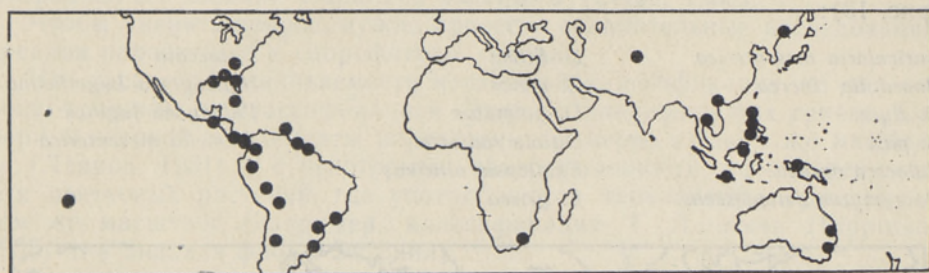


Рис. 10. Распространение *Auricularia fuscusuccinea* по Лоуи (Lowy, 1952) с дополнениями.

**9. Юго-восточноазиатский тропический и субтропический элемент.** Широко распространен на Дальнем Востоке, в Японии, Китае, Индокитае и на Тихоокеанских островах. Типичный представитель этого элемента — *Tremella cinnabarina* (рис. 11):

*Bourdotia aspera*  
*B. spinosa*  
*Dacrymyces adpressus*  
*D. roseotinctus*  
*Femsonia orientalis*  
*Heterochaete delicata*  
*H. discolor*  
*H. ogasawarsimensis*  
*H. chinensis*  
*Tremella cinnabarina*  
*Tremellochaete japonica*

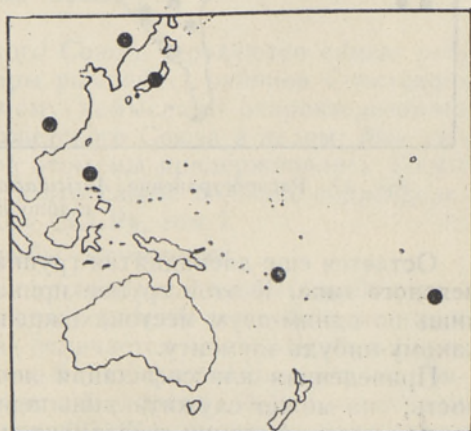


Рис. 11. Распространение *Tremella cinnabarina*.



**10. Пацифический элемент.** Сюда входят виды, распространенные в Северной и Средней Америке, а также в Восточной и Юго-Восточной Азии (рис. 12):

*Dacrymyces falcatus*  
*D. nigrescens*  
*Guepiniopsis alpinus*  
*Exidiopsis fuliginea*  
*Tremella tremelloides*



Рис. 12. Распространение *Tremella tremelloides*.

Этот своеобразный элемент является реликтом тех времен, когда существовала тесная связь растительности Азии и Америки через Чукотки и Аляски в меловом и третичном периодах. Последовательное похолодание вызвало перемещение северных границ распространения этих неморальных видов далеко на юг, в результате чего и образовалась дисъюнкция.

**11. Бореотропический элемент.** Охватывает виды, распространенные как в умеренных зонах, так и в тропиках Старого и Нового света (рис. 13):

*Auricularia mesenterica*  
*Bourdotia cinerea*  
*B. Eyrei*  
*B. pini*  
*Calocera cornea*  
*Dacrymyces deliquescens*

*D. Ellisii*  
*D. minor*  
*D. palmatus*  
*Ditiola radicata*  
*Exidiopsis alliciens*  
*E. grisea*

*E. laccata*  
*Helicogloea Lagerheimii*  
*Phleogena faginea*  
*Tremella mesenterica*



Рис. 13. Распространение *Auricularia mesenterica* по Лоуи (Lowy, 1952) с дополнениями.

Остается еще двенадцатая группа видов — виды с распространением неясного типа. К этой группе принадлежат те виды, которые известны лишь по одним-двум местонахождениям, что не позволяет отнести их к какому-нибудь элементу.

Приведенная классификация не претендует, конечно, на завершенность; она может служить лишь первоначальной основой для выработки полной классификации геоэлементов для сапрофитных грибов.



Основным недостатком настоящей классификации является то, что в ней отражено географическое распространение только лесообитающих форм. Отсутствуют геоэлементы, которые отражали бы закономерности географического распространения арктических, высокогорных и ксерофитных грибов. Но можно надеяться, что дальнейшие исследования дополнят и уточнят настоящую классификацию.

Наиболее важным кажется нам вопрос об универсальности данной классификации, т. е. вопрос о том, применима ли она для анализа географического распространения всех грибов?

Вполне возможно, что географическое распространение сапрофитных и паразитных грибов, в частности одноядных, определяется различными закономерностями. В таком случае ареал гриба не определяется комплексом климатических, субстратных и исторических факторов, влияющих непосредственно на гриб, а лишь почти единственным фактором — наличием растения-хозяина (иногда с очень ограниченным ареалом) и только в той мере историческими факторами, поскольку они касаются освоения растения-хозяина грибом-паразитом. Конфигурация ареала таких грибов изменяется в зависимости от изменения конфигурации ареала растения-хозяина. Хорошим примером этого является миграция в Европу ржавчинного гриба *Puccinia Komarowii* совместно с миграцией его хозяина *Impatiens parviflora* (Lepik, 1938).

Чтобы уяснить вопрос, нужно провести сравнительные исследования ареалов паразитных и сапрофитных грибов.

Что касается сравниваемости настоящей классификации, то она хорошо сравнима с классификацией Лаврова злакоживущих грибов Сибири, в которой геоэлементы определены примерно в таком же масштабе (Лавров, 1951) и с некоторыми классификациями, установленными для цветковых растений, где употребляются геоэлементы примерно в том же масштабе (например, классификация Т. Липпмаа (Lippmaa, 1935) для анализа флоры Эстонии).

Хорошо видно, что общие подразделения, установленные для характеристики географического распространения грибов, в основном совпадают с соответствующими подразделениями, установленными на основе изучения высших растений. Но так же очевидно, что границы геоэлементов грибов далеко не полностью совпадают с границами соответствующих геоэлементов цветковых растений.

### Характеристика распространения гетеробазидиальных грибов в Советском Союзе

На огромной территории Советского Союза чередуются самые разнообразные природные условия. Флоры различных районов Советского Союза имеют разный генезис. Поэтому немыслимо охарактеризовать флору гетеробазидиальных грибов Советского Союза в целом. Мы сделали это по отдельным районам. При этом мы придерживались схемы районов флоры СССР, где за основу взяты самые большие подразделения в ней, как это приведено в «Флоре СССР», том I.

**В Арктике** гетеробазидиальные грибы отсутствуют.

**В Европейской части СССР** флора гетеробазидиальных грибов многочисленна и обильна. Она тесно связана с флорой гетеробазидиальных грибов всей Европы и существенно не отличается от нее. Всего в Европейской части Советского Союза найдено 61 вид гетеробазидиальных грибов. Среди них преобладает голарктический элемент (44,3%), на втором месте стоит бореотропический элемент (23,0%), за ними следуют —



амфиатлантический (14,7%), европейский (6,5%) и евразийский (8,2%) элементы. Следует обратить внимание на сравнительно высокий процент амфиатлантических и низкий процент евразийских видов.

Характерными для Европейской части СССР являются такие европейские виды, как *Exidia truncata* и *Dacrymyces estonicus* и евразийский вид *Exidia cartilaginea*. Доминируют голарктические виды — *Exidia glandulosa*, *E. recisa*, *E. repanda* и *E. saccharina*.

При передвижении с севера на юг состав флоры гетеробазидиальных грибов значительно изменяется. При этом, как видно из табл. 1, удельный вес амфиатлантического и бореотропического элементов повышается, а удельный вес евразийского и голарктического элементов, наоборот, падает.

Таблица 1

Состав флоры гетеробазидиальных грибов некоторых районов Европейской части СССР и Кавказа по геоэлементам

	Количество видов	Геоэлементы, %					
		Европейский	Евразийский	Голарктический	Бореотропический	Амфиатлантический	Виды с распространением неясного типа
Коми АССР	14	—	14,3	56	22,4	—	7,3
Эстонская ССР	52	6,5	8,7	50	28,3	6,5	—
Закарпатская область	42	12,0	4,7	47,6	31	4,7	—
Кавказ	26	—	—	46,2	34,6	15,4	3,8

Было бы очень интересно сравнить состав флоры гетеробазидиальных грибов Европейской части СССР с составом флоры какой-нибудь другой группы грибов, например, трутовых грибов.

Таблица 2

Сравнительный состав флоры трутовых и гетеробазидиальных грибов Эстонской ССР

Геоэлемент	Трутовые	Гетеробазидиальные
	грибы, %	
Европейский	6	6,5
Евросибирский	6	—
Евразийский	3	8,7
Голарктический	41	50
Суббиоплярный	29	—
Бореотропический	15	28,3
Амфиатлантический	—	6,5

ных грибов и амфиатлантического элемента среди трутовых, объясняются, по-видимому, различиями в генезисе рассматриваемых групп.

**Кавказ.** Флора гетеробазидиальных грибов Кавказа очень близка к европейской флоре, так как является ее объединенным вариантом (влияние континентального климата). Из 26 кавказских видов 20 общие с видами Европейской части СССР и 24 общие с видами Европы.

Но, к сожалению, отсутствуют соответствующие данные. Имеется лишь возможность сопоставить флору гетеробазидиальных грибов с флорой трутовых грибов Эстонской ССР, пользуясь для этого данными Пармасто (1959) (табл. 2).

Как видно, в общих чертах состав флоры обеих групп довольно сходный. Основные различия — отсутствие суббиоплярного элемента среди гетеробазидиальных



Состав флоры (табл. 1) характеризуется отсутствием европейского и евразийского элементов (это обуславливается, по-видимому, прежде всего экологическими условиями), а также сравнительно большим значением амфиатлантического элемента, что подчеркивает реликтный характер флоры гетеробазидиальных грибов Кавказа. Очень характерно доминирование здесь таких видов, как *Auricularia auricula*, *A. mesenterica* и *Bourdottia Galzinii* и связи, правда, слабые с тропической микофлорой. Доказательством последнего является найденный в Тальше представитель тропического рода *Dacryopinax Parmastoënsis*.

**Средняя Азия.** В Средней Азии гетеробазидиальные грибы встречаются только в Тянь-Шане, да и там редко. До сих пор найдено так мало видов, что анализа флоры дать невозможно. Известны следующие виды: *Exidia glandulosa* из Джунгарского Алатау, *Tremella foliacea*, *Dacrymyces tortus* (голарктические виды) и *D. deliquescens* из Зайлийского Алатау и *Auricularia mesenterica* (бореотропические виды).

**Западная Сибирь.** Флора гетеробазидиальных грибов Западной Сибири сравнительно малочисленна и бедна. Она напоминает флору гетеробазидиальных грибов севера Европейской части СССР. Известно 15 видов, среди которых преобладает голарктический элемент (50,0%). За ними следуют евразийский (25,0%) и бореотропический (18,8%) элементы. Большого внимания, чем остальные районы Западной Сибири, заслуживает Алтай, где найдено два евроалтайских вида — *Exidia pithya* и *Ditangium cerasi*.

Можно предположить, что родина этих видов Алтай, где находится и центр распространения темнохвойной тайги. Впоследствии, одновременно с миграцией таежной флоры, эти виды переселились в Европу.

**Восточная Сибирь.** Флора гетеробазидиальных грибов здесь очень близка к таковой Западной Сибири (см. табл. 3).

Таблица 3

Состав флоры гетеробазидиальных грибов по геоэлементам среднетаежного пояса в СССР

	Количество видов	Геоэлементы, %			
		Голарктический	Бореотропический	Евразийский	Виды с распространением неясного типа
Коми АССР	14	56	22,4	14,3	7,3
Западная Сибирь	15	50,0	18,8	25,0	6,2
Западная Сибирь без Алтая	12	66,6	25	8,4	—
Восточная Сибирь	14	50,0	35,7	14,3	—
Камчатка	8	50	50	—	—

В этой таблице приведены и данные о гетеробазидиальных грибах северной части Дальнего Востока — Камчатки. Видно, что состав флоры гетеробазидиальных грибов по геоэлементам в среднетаежном поясе как на западе, так и на востоке очень беден и однообразен. Везде встречаются те же самые обыкновенные голарктические и бореотропические виды *Exidia glandulosa*, *E. repanda*, *E. recisa*, *E. saccharina*, *Tremella mesenterica*, *Dacrymyces deliquescens* и *Femisonia luteo-alba*.

Камчатка, где отсутствуют дальневосточные виды, принадлежит по данным о гетеробазидиальных грибов микгеографически к Вос-

точной Сибири, а не к Дальнему Востоку. Этот факт подтверждается и данными о трутовых грибах Камчатки (Пармasto, 1963).



**Дальний Восток.** Природные условия Дальнего Востока многообразны, а это влияет и на флору гетеробазидиальных грибов. На севере она не отличается от сибирской флоры, а на юге, где распространяются широколиственные смешанные леса, можно найти обилие гетеробазидиальных грибов. Характерные черты флоры Дальнего Востока — обилие видового состава, наличие тропических видов и общих видов с Америкой. На Дальнем Востоке найдены такие пантропические виды, как *Auricularia polytricha*, *A. fuscosuccinea*, *Sirobasidium sanguineum*, *Tremella fuciformis* и юго-восточноазиатские *Tremella cinnabarina* и *Dacrymyces roseotinctus*.

Виды, общие с Америкой, т. е. виды пацифического элемента следующие: *Dacrymyces falcatus*, *D. nigrescens*, *Exidiopsis fuliginea*, *Tremella tremelloides*.

Состав флоры гетеробазидиальных грибов Дальнего Востока значительно меняется при передвижении от моря в глубину континента. Больше всего встречается видов в самом Приморье, где большое значение имеет пантропический и юго-восточноазиатский элементы. Передвигаясь в глубину континента, количество видов резко уменьшается. Постепенно исчезают тропические виды, состав флоры начинает приближаться к сибирскому, однако явно дальневосточный характер флоры сохраняется до границы распространения дуба монгольского, на котором обильно растут *Dacryopinax spathularia* и *Auricularia auricula*.

Состав флоры гетеробазидиальных грибов по геоэлементам приведен в табл. 4.

Таблица 4

Состав флоры гетеробазидиальных грибов Дальнего Востока по геоэлементам

	Количество видов	Геоэлементы, %					
		Голарктический	Бореотропический	Евразийский	Пацифический	Пантропический	Юго-восточно-азиатский
Дальний Восток в общем	58	24,2	43,1	3,5	8,6	10,3	10,3
Приморская часть Уссурийского района	44	22,7	43,2	6,8	4,6	13,6	9,1
Приамурская часть Уссурийского района	30	33,3	53,4	3,5	—	10,0	—
Зее-Бурейский район	18	33,4	44,6	5,5	5,5	5,5	5,5

На основе приведенных таблиц можно сделать следующие общие выводы:

1. Основная часть флоры гетеробазидиальных грибов Советского Союза расположена в Европейской части СССР и на Дальнем Востоке.
2. Среднетаежные леса (от севера Европейской части СССР до Камчатки) имеют бедную и очень однообразную флору гетеробазидиальных грибов.



Таблица 5

Состав флоры гетеробазидиальных грибов некоторых районов СССР по геоэлементам

	Количество видов	Геоэлементы, %								
		Бореотропический	Голарктический	Евразийский	Европейский	Амфиатлантический	Пантропический	Юго-восточно-азиатский	Пацифический	Виды с распространением неясного типа
Коми АССР	14	22,4	56,0	14,3	—	—	—	—	—	7,3
Западная Сибирь	15	18,8	50,0	25,0	—	—	—	—	—	6,2
Восточная Сибирь	14	35,7	50,0	14,3	—	—	—	—	—	—
Камчатка	8	50,0	50,0	—	—	—	—	—	—	—
Эстонская ССР	52	28,3	50,0	8,7	6,5	6,5	—	—	—	—
Закарпатская область	42	31,0	47,6	4,7	12,0	4,7	—	—	—	—
Кавказ	26	34,6	46,2	—	—	15,4	—	—	—	3,8
Европейская часть СССР в целом	61	23,0	44,3	8,2	6,5	14,7	—	—	—	3,3
Амурская область	18	33,4	44,6	5,5	—	—	5,5	5,5	5,5	—
Хабаровский край	30	33,3	53,4	3,3	—	—	10,0	—	—	—
Приморский край	44	22,7	43,2	6,8	—	—	13,6	9,1	4,6	—
Дальний Восток в целом	58	24,2	43,1	3,5	—	—	10,3	10,3	8,6	—

### Некоторые проблемы формирования флоры гетеробазидиальных грибов

Микгеограф при рассмотрении вопроса формирования микрофлоры сталкивается со скудностью палеомикологических материалов. Ввиду почти полного отсутствия материала приходится довольствоваться косвенными методами изучения.

На основе современного распространения гетеробазидиальных грибов мы выделили следующие существенные особенности:

1. Большая часть видов гетеробазидиальных грибов — неморальные.
2. В тропиках гетеробазидиальные грибы характеризуются монотаным распространением.
3. Подавляющее количество видов имеет дисъюнктивные ареалы.
4. Все роды (за исключением одного) имеют дисъюнктивные ареалы.
5. При выяснении центров многочисленности видов родовых ареалов оказалось, что большинство родовых ареалов является би- или даже трицентрическими.
6. Наличие таких дисъюнктивных геоэлементов, как амфиатлантический и пацифический и их относительно большое значение по сравнению с малочисленным евразийским элементом.
7. Существует лишь один эндемный род (*Tremellodendron* в Северной Америке).

8. Наличие на земной поверхности двух мест, где перекрываются центры ареалов многих родов и ареалы многих геоэлементов как умеренных, так и тропических: на юго-востоке Северной Америки (голарктический, амфиатлантический, бореоамериканский, неотропический, пацифический и пантропический геоэлементы) и в Восточной Азии (гол-



арктический, евразийский, палеоарктический, юго-восточноазиатский и палеотропический геоэлементы).

Наряду с данными о современном распространении грибов, ценную информацию дают также палеоботанические данные об историческом развитии тех формаций растительности, с биоценозами которых связаны гетеробазидиальные грибы.

Пункты 3—6 прямо указывают на древность гетеробазидиальных грибов, на то, что древние обширные ареалы времен расцветания гетеробазидиальных грибов в более поздние эпохи значительно сократились.

Сейчас отсутствует возможность точно определить возраст современных таксонов гетеробазидиальных грибов, так как нет палеомикологических данных. Однако, можно предположить, что формирование современной флоры началось в середине мелового периода, в связи с развитием ангиофитовой флоры, а частично даже в середине перма, в период развития хвойных деревьев. (Данные о развитии высших растений здесь и в дальнейшем по Криштофовичу — 1933, 1936, 1946, 1955).

Гетеробазидиальные грибы существовали, конечно, и в более ранние периоды. Так, во время антракофитовой флоры уже существовали порядки современных гомобазидиальных грибов (Ячевский, 1933; Шварцман, 1962). Древнейшие формы современных видов гетеробазидиальных грибов ведут свое начало из карбона (более вероятно, из перма, триаса и юры, когда развивалась мезозойская флора хвойных деревьев. Основная же часть современных видов появилась не раньше среднего мела, когда началось развитие покрытосеменных. У нас нет никаких оснований полагать, что современные виды грибов существовали раньше своих субстратов и лишь позднее приобрели современный тип обитания. Более вероятно, что современные виды гетеробазидиальных грибов развивались одновременно с современными древесными компонентами тех биоценозов, в которых они обитают. «Флора, как некоторый естественный и генетически обособленный комплекс видов, не отделима от фитоценозов, к которым приурочены ее компоненты» (Сочава, 1946, стр. 283—284).

Следовательно, приходится рассматривать историю формирования флоры неморальных гетеробазидиальных грибов в связи с историей широколиственных лесов.

На основании того, что центры многих родов (*Bourdotia*, *Exidiopsis*, *Dacrymyces*, *Calocera*, *Ditiola*, *Femsjonia*, *Dacryopinax*, *Cerinomyces*, *Platygløea*), в том числе филогенетически древних родов (*Bourdotia*, *Exidiopsis*, *Cerinomyces*), расположены в Северной Америке и в Восточной Азии и что в этих же местах перекрываются ареалы многих геоэлементов (пункт 6), можно утверждать, что центры происхождения гетеробазидиальных грибов находились в Северной Америке и в Восточной Азии. Это значит, что центры происхождения гетеробазидиальных грибов совпадают с центрами происхождения неморальной растительности (Клеопов, 1941; Сочава, 1946).

В дальнейшем флора гетеробазидиальных грибов подвергалась в основном тем же изменениям, что и арктотретичная неморальная флора. В итоге она сохранилась в тех же местах — в восточной части Северной Америки, на Дальнем Востоке, в Европе и фрагментами на Кавказе и Алтае.

На фоне преобладания значения американско-дальневосточных центров заслуживает внимания тот факт, что у некоторых родов, имеющих центры в Северной Америке и в Европе, слабо выражен или отсутствует центр на Дальнем Востоке (*Bourdotia*, *Platygløea*, *Exidiopsis*). Это свидетельствует о том, что на фоне общей неморальной флоры различными



путями развивались североамерикано-европейский и североамерикано-азиатский комплексы, так как существовали тесные связи, с одной стороны, между Северной Америкой и Европой и, с другой стороны, между Северной Америкой и Азией. Связь между Европой и Восточной Азией в начале третичного периода отсутствовала. Свидетелями этих древних связей являются сейчас реликтовые амфиатлантические и пацифические виды.

В то же время прямые связи флоры гетеробазидиальных грибов Европы и Дальнего Востока слабы и осуществляются не третичными неморальными видами, а более молодыми видами — спутниками таежной флоры (преимущественно виды рода *Exidia*). Это означает, что формирование флоры гетеробазидиальных грибов шло теми же основными путями, что и цветковых растений: «Анализ современного распространения и родственных связей подобных растений показывает, что флоры Дальнего Востока находятся в прямых и очень древних (минимум с конца мелового периода) родственных отношениях с флорами горных районов юго-восточной и центральной частей Азии и Северной Америки и имеют значительно менее отчетливые и более поздние связи с флорами зауральских частей Евразии» (Колесников, 1961, стр. 159).

Заслуживает внимания и таежный компонент флоры гетеробазидиальных грибов — широко распространенные голарктические и евразийские виды, имеющие непрерывистый ареал в Евразии. Центр происхождения этих видов находился где-то на Евразийском континенте, а центр их послеледникового распространения очевидно связан с алтайским центром распространения темнохвойной тайги (это подтверждает ареал рода *Exidia*).

Ареалы гетеробазидиальных грибов приобрели современные очертания окончательно после ледникового периода, когда многие виды не вышли из рефугиев и образовалась постгляциальная картина прерывистых ареалов.

Все изложенное приводит к выводу, что географическое распространение гетеробазидиальных грибов не зависит от потенциальной возможности повсеместного распространения грибов благодаря особенностям способов их распространения. Наоборот, географическое распространение гетеробазидиальных грибов определяется в той же мере, как и географическое распространение организмов, не имеющих потенциальные возможности легко преодолевать большие расстояния, климатическими, субстратными и историческими факторами.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Вага А., 1952. Филема органического мира. Ботан. ж., 37:639—647.
- Васильева Л. Н., 1960. Макромицеты лесов Приморского края. Комаровские чтения, 8:41—55.
- Васильков Б. П., 1955. Очерк географического распространения шляпочных грибов в СССР. М.—Л.
- Клеопов Ю. Д., 1941. Основные черты развития флоры широколиственных лесов Европейской части СССР. Материалы по истории флоры и растительности СССР, 1.
- Колесников Б. П., 1961. Растительность. Кн.: Дальний Восток. М., 183—245.
- Криштофович А. Н., 1933. Ангарская свита, Байкальский отдел. Тр. ВГРО, 326:1—136.
- Криштофович А. Н., 1936. Основные пути развития флоры Азии. Уч. зап. ЛГУ, сер. геол.-почв.-геогр., 9(2):95—113.
- Криштофович А. Н., 1946. Эволюция растительного покрова в геологическом прошлом и ее основные факторы. Материалы по истории флоры и растительности СССР, 2:21—86.



- Криштофович А. Н., 1955. Развитие ботанико-географических областей северного полушария с начала третичного периода. *Вопр. геол. Азии*, 2:824—844.
- Лавров Н. Н., 1951. Флора грибов и слизевиков Сибири, вып. 5. Тр. Томского ун-та, 113:1—194.
- Лазаренко А. С., 1944. Неморальный элемент бриофлоры Советского Дальнего Востока. *Сов. ботаника*, 1944 (6).
- Пармасто Э. Х., 1959. Трутовые грибы Эстонской ССР. Споровые растения, 12:213—273.
- Пармасто Э. Х., 1963. К флоре грибов полуострова Камчатки. *Исслед. природы Дальнего Востока*, 221—289.
- Райтвийр А., 1963а. Обзор *Tremellales* и *Dacrymycetales* Коми АССР. *Tartu Riikliku Ülikooli toimet.*, 136:203—212.
- Райтвийр А., 1963б. Виды грибов *Dacrymycetales* и *Tremellales*, собранных на Камчатке и острове Кунашир. *Исслед. природы Дальнего Востока*, 306—310.
- Сосин П. Е., 1957. Гастеромицеты УССР. Делег. съезд Всесоюзн. ботан. о-во, тезисы докладов, 8:27—31.
- Сочава В. Б., 1946. Вопросы флорогенеза и филоценогеа маньчжурского смешанного леса. *Материалы по истории флоры и растит. СССР*, 2:281—320.
- Ульянищев В. И., 1952. Головневые грибы. Микофлора Азербайджана, 1.
- Ульянищев В. И., 1959. Ржавчинные грибы, Микофлора Азербайджана, 2.
- Шварцман С. Р., 1962. Материалы к истории микофлоры Казахстана. Алма-Ата.
- Щербина Т. С., 1961. Головневые грибы Карельского перешейка. *Ботан. ж.*, 46(12):1819—1824.
- Ячевский А. А., 1933. Основы микологии. Л.
- Водман М. С., 1952. A taxonomic study of the genus *Heterochaete*. *Lloydia*, 15 (4): 193—233.
- Eilart J., 1963. Pontiline ja pontosarmaatiline element Eesti flooras. *Botaanilised uurimused*, 3. Tartu.
- Kennedy L. L., 1958. The genus *Dacrymyces*. *Mycologia*, 50: 896—915.
- Lepik E., 1938. *Impatiens parviflora* DC. ja *Puccinia Komarowi* Tranzschel levikust. *Tartu Ülikooli Taimehaiguste Katsejaama teated*, 41: 243—291.
- Lippmaa T., 1935. Eesti geobotaanika põhijooni. *Acta Inst. et Horti Botanici Univ. Tartuensis*, 4 (3—4).
- Lowy B., 1952. The Genus *Auricularia*. *Mycologia*, 44: 656—692.
- Overholts L. O., 1939. Geographical distribution of some American Polyporaceae. *Mycologia*, 31: 629—652.
- Reichert J., 1921. Die Pilzflora Aegyptens (Eine mycogeographische Studie). *Englers botanische Jahrbücher*, 56: 596—727.
- Wells K., 1958. Studies of some Tremellaceae, II. The genus *Ductifera*. *Mycologia*, 50: 407—416.
- Wells K., 1960. Studies of some Tremellaceae, III. The genus *Bourdotia*. *Mycologia*, 52: 541—563.
- Wells K., 1961. Studies of some Tremellaceae, IV. *Exidiopsis*. *Mycologia*, 53: 317—370.

Институт зоологии и ботаники  
Академии наук Эстонской ССР

Поступила в редакцию  
16. XI 1963

## HETEROBASIDIOMÜTSEETIDE GEOGRAAFILINE LEVIK

A. Raitviir

Resüme

Seenegeograafia, eriti seenearealogia, on teiste mükoloogiaharude arengust tublisti maha jäänud. Siiani pole veel loodud rahuldavat seeneareaalide klassifikatsiooni. Käesoleva töö autor on seisukohal, et seente geograafilise leviku uurimist tuleb alustada seente areaalide uurimisest. Olemasolevate taimegeograafiliste skeemide mehhaaniline rakendamine siin oleks metoodiliselt vale.

Heterobasidiomütseetide ülemaailmse leviku alusel on autor välja töötanud nende areaalide klassifikatsiooni, kusjuures ta on eristanud järgmised geoelemendid: 1) holarktiline, 2) euraasia, 3) euroopa, 4) amfiatlantiline, 5) boreoameerika, 6) ameerika troopiline ja subtropiline, 7) aafrika troopiline, 8) pantropiline, 9) kagu-aasia, 10) patsiifiline ja 11) boreotroopiline. See klassifikatsioon võiks olla täieliku geoelementide klassifikatsiooni väljatöötamise aluseks saprofüütsete seente jaoks. Parasitiseente geograafilise



leviku seaduspärasused tõenäoliselt erinevad saprofüütseente omadest, sest nende areaali määrab põhiliselt peremeestaime areaal, mitte aga kliimaatiliste, ajalooliste ja substraadi tingimuste vahetu mõju seenele.

Heterobasidiomütseetide levikut Nõukogude Liidus iseloomustavad alljärgnevad seaduspärasused.

Arktikas puuduvad heterobasidiomütseedid täiesti. Nõukogude Liidu Euroopa-osas on heterobasidiomütseetide floora samasugune kui kogu Euroopas ja seda iseloomustab euroopa ning amfiatlantilise elemendi esinemine. Kaukaasias levib euroopa floora värsunud variant. Kesk-Aasias on heterobasidiomütseedid haruldased: neid leidub vähesel arvul Põhja- ja Lääne-Tjan-Sanis. Lääne- ja Ida-Siberis, samuti Nõukogude Liidu Euroopa-osa kesktaigavöötmes ning Kamtšatkal levib ühetaoline vaene heterobasidiomütseetide floora. Kaug-Ida heterobasidiomütseetide floora on mitmekesine ja rikkalik; iseloomulik on mitmete pantroopiliste, kagu-aasia ja patsiifiliste liikide esinemine.

Heterobasidiomütseetide floora kujunemise uurimist takistab paleobotaanilise materjali täielik puudumine, mistõttu tuleb siin rakendada kaudseid meetodeid. Näib, et enamiku tänapäeva heterobasidiomütseetide tekkekolded ühtivad arktotertsiaarsete laialehiste metsade tekkekolletega Põhja-Ameerikas ja Ida-Aasias, kuna väiksema osa liikide teke ja levik on seotud taigafloora tekke- ja levikukolletega Euraasia mandril.

Eesti NSV Teaduste Akadeemia  
Zooloogia ja Botaanika Instituut

Saabus toimetusse  
16. XI 1963

## GEOGRAPHICAL DISTRIBUTION OF THE *HETEROBASIDIOMYCETAE*

A. Raitviir

### Summary

The mycogeography, particularly the areography of fungi has been paid too little attention to by mycologists. By 1933 ca. ten studies had been published. No essential supplement has been made during the last 30 years, and the problem of classifying mycoareas is still unsolved. Lavrov's (1951) classification is the only one worth consideration among the present classifications, whereas the remaining authors, for instance Reichert (1921), Schwarzman (1962), Sosin (1957), etc. have misunderstood the idea of the phytogeographical element. The general shortcoming of all these studies is that they are made on the basis of a comparatively small territory.

The author of this paper states that the basis of mycogeography is a comparative study of the areas of fungi since it is methodically incorrect to use for the fungi some of the existing phytogeographical classification based on the studies on vascular plants. Although fungi are closely connected with plant communities, the plant and fungal kingdoms are specifically different. Therefore the regularities of the geographical distribution of the fungi are not quite identical with those of plants.

The author has made an attempt to classify the areas of the *Heterobasidiomycetae* considering their distribution in the whole world. The conception of a geographical element in this study is based on the definition by Eilart (1963): 'Species which have more or less similar contemporary areas and centres of abundance on the same physical-geographically well-delimited territory are united into the same phytogeographical element.' The discussed elements are, however, not purely geographical, but mixed ones because the ecological and historical aspects have affected their delimitation.

The geographical elements proposed for the *Heterobasidiomycetae* are the following: 1) Holarctic, 2) Eurasiatic, 3) European, 4) Amphiatlantic, 5) Boreoamerican, 6) Neotropical and Neosubtropical, 7) African tropical, 8) Pantropical, 9) South-East Asian, 10) Pacific and 11) Boreotropical. (Cf. pp. 107—112, f. 1—13).

This classification would serve as a basis for compiling a complete classification for saprophytic fungi. It seems, however, that the same mycogeographical classification cannot be used for parasitic fungi, particularly for monophags. In the second case, the area of a fungus is mainly conditioned by the area of the host plant instead of the direct influence of climatical, historical and substrate conditions on the fungus in the first case.

The geographical distribution of the *Heterobasidiomycetae* in the U.S.S.R. according to the established phytogeographical regions is characterized by the following:

The *Heterobasidiomycetae* are absent in the Arctic region. The Heterobasidiomycetous flora in the European part of the U.S.S.R. (except the middle-taiga zone) is not different



from that of Europe as a whole. It is characterized by the presence of several Amphiatlantic and European species. The Heterobasidiomycetous flora of the Caucasus is an impoverished variant of the European flora. The absence of the Eurasian and European elements is conditioned by ecological and historical conditions. The *Heterobasidiomycetae* are rather rare in Middle Asia where only few species were found in the North Tien Shan and the West Tien Shan. In West and East Siberia the Heterobasidiomycetous flora is poor and monotonous, as it is in the middle-taiga zone of the European part of the U.S.S.R. and in Kamchatka as well. The Heterobasidiomycetous flora of the Far East is rich and varied. The Pantropic, Pacific and South-East Asian elements are represented by several species in the Far East.

Only indirect methods can be used in the study of the history and development of the contemporary flora of the *Heterobasidiomycetae*, because paleobotanic finds of these fungi are missing. It seems that the centres of the origin of the most contemporary species were in North America and East Asia, in the centres of origin of arctotertiary broadleaved forests. Some species and genera, however, have their centre of origin and distribution on the Eurasian continent according to the centres of origin and distribution of the taiga.

The treated facts suggest that mycoareas are conditioned by historical, climatical and substrate factors whereas dispersal methods are of very small importance in fact.

Academy of Sciences of the Estonian S.S.R.,  
Institute of Zoology and Botany

Received  
Nov. 16th, 1963