

УДК 582.284

БИОТА КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ СЕВЕРА ФЕННОСКАНДИИ: ТУНДРОВАЯ ИЛИ ТАЕЖНАЯ СТРУКТУРА?

А. Г. Ширяев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

Проведена попытка дополнительного обоснования границы между арктическим (тундровым) и таежным биомом в одном из наиболее дискуссионных биогеографических регионов – баренцевоморском побережье севера Фенноскандии – по результатам сравнительного исследования комплексов клавариоидных грибов. Высокая доля арктоальпийских видов среди активных видов и в общем списке, а также особенности таксономической, хорологической, трофической и морфологической структуры безлесных районов указывают на их принадлежность к биому южных гипоарктических тундр, что служит аргументом в пользу отнесения района к Арктике. По большинству признаков биота грибов лесистых районов, представленных сосново-березовыми криволесьями, характеризуется таежной структурой.

Ключевые слова: Арктика, клавариоидные грибы, разнообразие, распространение, макроэкология, тайга, трансекта, тундра.

A. G. Shiryayev. THE CLAVARIOID MYCOBIOTA OF NORTHERN FENNOSCANDIA: IS IT A TUNDRA OR A BOREAL STRUCTURE?

An attempt was made to more clearly differentiate the Arctic (tundra) and the boreal biomes of the Barents Sea coast of northern Fennoscandia using the example of the clavarioid fungi (Basidiomycota, Aphyllophorales) complex. The high role of the arcto-alpine element among the active species and in the overall checklist, together with the parameters of the taxonomic, chorologic, trophic and morphologic structure of the «treeless» areas suggests that they belong to the southern hypoarctic tundra. It is an argument in favor of including the area into the Arctic region. On the other hand, according to most of the criteria, the fungal biota of forested areas with their pine-birch open woodland has the boreal structure.

Key words: the Arctic, boreal forests, clavarioid fungi, diversity, distribution, macroecology, taiga, transect, tundra.

Введение

Одна из фундаментальных проблем современной экологии и биогеографии – установление четких границ различных биомов, где комплексный анализ таких крупнейших биологических единиц, как растительность и микобиота, играет ведущую роль [Gaston, Blackburn, 2000].

Несмотря на кажущуюся простоту проведения границы между тундровым и таежным биомом, это один из наиболее дискуссионных вопросов, особенно в приокеанических (атлантическом и тихоокеанском) районах Евразии. В частности, принадлежность безлесного баренцевоморского побережья севера Фенноскандии различными исследователями пони-

мается разнонаправленно. Согласно биогеографической карте Европы [Rivaz-Martines et al., 2004] этот регион отнесен к «европейской тундре», что подтверждено многочисленными флористическими и геоботаническими работами [Engler, 1882; Sjors, 1963; Лавренко, Исаченко, 1976; Тахтаджян, 1978; Moen, 1999; Natura, 2000; Walker et al., 2005; Королева, 2006; Чиненко, 2008; Talbot, Meades, 2011]. Однако существует мнение, что крайний север Фенноскандии не следует включать в Арктику, т. к. здесь высока роль бореальных видов благодаря мягкому климату и отсутствию вечной мерзлоты, в сравнении с большинством других тундровых территорий [Ahti et al., 1968; Юрцев и др., 1978; Yurtsev, 1994; CAVM Team, 2003; Heikkinen, 2005]. Б. А. Юрцев и др. [1978] допускают возможность включения этой территории в Арктическую область, оставив окончательное решение до подробного анализа флоры этого района и сравнения ее с флорой соседних арктических и бореальных регионов.

Для уточнения биогеографического положения баренцевоморского побережья севера Фенноскандии проведены микogeографические исследования клавариоидных грибов (Basidiomycota, «Aphyllphorales s. l.»), которые играют важную роль в большинстве биомов суши, имея в своем составе представителей важнейших трофических групп грибов – симбионтов (микоризообразователи и «базидиолишайники»), паразитов и сапротрофов. Полагаем, исследование данной группы грибов поможет существенно приблизиться к решению обозначенной проблемы и даст новую информацию для актуальных микogeографических построений, как в высокоширотном, так и более крупном масштабе. Для выявления принадлежности изучаемого района к тундровому или таежному биому проведено сравнение таксономической, хорологической, трофической и морфологической структуры биоты клавариоидных грибов безлесных и лесистых районов севера Фенноскандии.

Материалы и методы

Исследование проведено на баренцевоморском побережье северной Фенноскандии в административных границах норвежской провинции Финнмарк (Finnmark), финской Инарийской Лапландии (Inarin Lappi) и российской Мурманской области (рис. 1). Вдоль побережья проходит теплое морское течение (ответвление Гольфстрима), что оказывает значительное смягчающее влияние на климат. Среднегодовая температура около 0 °С, количество осадков со-

ставляет 600–700 мм в год. Всю зиму возможны оттепели. С продвижением на восток (от Нордкапа к Кольскому п-ову) усиливается суровость климата: понижается средняя годовая температура и температура самого холодного месяца.

Большие безлесные территории заняты болотами, вечная мерзлота отсутствует. На побережье наибольшую площадь занимают мохово-кустарничковые «тундры» с развитым ерником: *Betula nana* L., *Salix glauca* L., *S. lapponicum* L., *S. phyllifolia* L. На песчаных, в меньшей степени на каменистых пляжах распространены приморские луга. В хорошо защищенных от ветра местах (под скалами и уступами, в речных долинах) нередко встречаются кустарничковые сообщества, и в наиболее благоприятных условиях появляются криволесья из *Betula szerepanovii* Orlova [Чиненко, 2008]. Дальше, в приморском березовом криволесье (и березовом поясе гор), появляются сосна и осина.

Исследованы 11 точек – пять в безлесных и шесть в лесистых районах, представленных березовым и березово-сосновым криволесьем (рис. 1) в период 1998–2009 годов: в Норвегии (2006–2009), Финляндии (2007–2009), России (1998, 2007, 2009). Используются ранее опубликованные данные по клавариоидным грибам тундр и лесотундр Мурманской области [Ширяев, 2009], в данной работе соответствующие следующим точкам: № 3 (Лиинахамари), № 4 (Полярный), № 9 (Сантаярви) и № 10 (Ньял). На рисунке 1 районы распространения березового и березово-соснового криволесья условно отделены от «настоящей» северной тайги, тем самым показана линия экотона тундровой и таежной зоны.

Материал, используемый в работе, составляет 986 образцов (единиц учета), из которых 303 образца собрано в безлесных районах и 683 в лесистых. Коллекционный материал хранится в гербарии Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург (SVER). Имена авторов видов соответствуют сводке Index Fungorum [2011], согласованной с 10-м изданием «Словаря грибов» [Kirk et al, 2008]. Оценка численности видов рассчитывалась как доля видов от общего числа записей (303 и 683 соответственно): **R** – редкий (<0,5 % от 284), **O** – случайный (0,5–1,5 %), **C** – обычный (1,5–3 %), **A** – обильный (более 3 % от 284). Оценка встречаемости (согласно 5-балльной шкале) отражает долю исследованных точек, в которых встречен вид, по отношению к общему числу точек (5 в безлесных и 6 в лесистых районах): **+** (0–10 %); **I** (11–20 %); **II** (21–40 %); **III** (41–60 %); **IV** (61–80 %); **V** (81–100 %). Комбинация оценок наибольшей численности и встречаемости вида позволяет выявить «активные» виды, представляющие «ядро»



Рис. 1. Район исследования комплекса клавариоидных грибов в безлесных и лесистых районах севера Фенноскандии. Тонкая линия – северная граница распространения березы (*Betula szerepanovii*) и/или сосны (*Pinus sylvestris*); толстая линия – северная граница северной тайги [Ahti et al., 1968].

Места сбора материала («точки»):

I. Безлесные районы (тундроподобные): **1** – Нордкап [Nordkapp] (71°07' N; 25°44' E) Финнмарк, Норвегия; **2** – Вардэ [Vardø] (70°22' N; 31°07' E) Финнмарк, Норвегия; **3** – Лиинахамари (69°39' N; 31°23' E) Мурманская обл.; **4** – Полярный (69°11' N; 33°29' E) Мурманская обл.; **5** – о. Нокуев (68°22' N; 38°28' E) Мурманская обл.

II. Лесистые районы (разреженные березняки с сосной и осиной): **6** – Альта [Alta] (69°56' N; 23°14' E) Финнмарк, Норвегия; **7** – Кево [Kevo] (69°45' N, 27°00' E) Инари Лапландия, Финляндия; **8** – Нессеби [Nesseby] (70°09' N; 28°38' E) Финнмарк, Норвегия; **9** – Сантаярви (69°30' N; 31°20' E) Мурманская обл.; **10** – Ньял (69°08' N; 32°15' E) Мурманская обл.; **11** – Ивановская Губа (68°17' N; 38°25' E) Мурманская обл.

исследуемого комплекса. β -разнообразие оценивалось с помощью коэффициента Сьеренсена-Чекановского (C_s), отражающего наличие или отсутствие видов в сравниваемых локалитетах: $C_s = 2c / (a + b)$; где a – общее число видов в первом локалитете, b – общее число видов во втором локалитете и c – число видов, общих для обоих локалитетов. Для кластерного анализа использована программа Statistica 6.0.

Также использованы некоторые дополнительные показатели: индекс криофильности (C_{rl}), отражающий долю криофильных видов (аркто-альпийских и аркто-бореальных) от общего числа видов (v %); доля одновидовых родов от общего числа родов ($1G$, %); и доля трех ведущих родов (*Clavaria* s.l. [*Clavaria*, *Clavulinopsis*, *Ramariopsis*], *Ramaria* и *Typhula* s.l. [*Typhula*, *Pistillina*, *Pistillaria*]) от общего числа родов (BG , %). Для оценки преобладания бореальных или умеренных черт вычислено соотношение между родами *Typhula* (бореальный род) и *Ramaria* (умеренный, температурный род) на видовом уровне (T/R). Также рассчитан

морфологический индекс (CI/Co) как соотношение между «формами роста» – видами с простыми плодовыми телами (CI) и разветвленными (Co), который изменяется таким образом: полное преобладание видов с простыми плодовыми телами в арктических районах, в хвойно-широколиственных лесах отмечено равновесие, а в экваториальных районах встречаются преимущественно виды разветвленные. Схожие тенденции отмечены и при уменьшении континентальности.

Используются следующие эколого-субстратные характеристики: виды, образующие плодовые тела на почве (S), мхах (M), древесине (W), подстилке (P), отделяя от последних виды с плодовыми телами на листьях (L) и траве (G). Объединение двух форм роста (CI и Co) с шестью эколого-субстратными группами (G, L, M, P, S, W) образует экоморфологические группы (напр.: CIG, CoS и др.).

Полученные данные сравниваются с шестью зонально-секторальными (широтнo-долготными) комплексами: тремя, расположенными се-

вернее, на Шпицбергене (в подзонах А, В, С по САУМ, 2003) [Shiryayev, Mukhin, 2010]; двумя, расположенными восточнее, в Канино-Печорской тундре (в подзонах D, E) [Ширяев, 2012а], и одним, расположенным южнее, в северной тайге Фенноскандии.

Результаты и обсуждение

В безлесных районах баренцевоморского побережья Северной Фенноскандии отмечено 35 видов клавариоидных грибов (виды, встретившиеся на антропогенно-измененных территориях, исключены) из 10 родов (табл. 1, 2), что несколько больше, чем в южных гипоарктических тундрах Канино-Печоры (31 вид из 9 родов) [Ширяев, 2012а]. В березовых и березово-сосновых криволесьях собрано значительно больше – 58 видов из 14 родов, что ближе к показателям северотаежных районов Фенноскандии. Все виды, отмеченные в безлесных районах, обнаружены и в лесистых районах, что соответствует сравнительной характеристике тундровых и таежных биот клавариоидных грибов [Ширяев, 2008; 2010, 2012а, 2012б; Shiryayev, 2006; Shiryayev, Mukhin, 2010]. Можно констатировать, что биота безлесного района представляет обедненный вариант лесистого. Биота грибов безлесных районов является стабильной, монотонной и бедной по видовому составу, на 88,5 % схожей с биотой соседней Канино-Печорской тундры [Ширяев, 2012а]. В целом таксономический спектр безлесной микобиоты сходен с таксономическим спектром южно-гипоарктической и может рассматриваться как полночленный на уровне родов [Shiryayev, 2011].

В безлесных районах род *Typhula* по численности абсолютно преобладает над другими родами, включая 19 видов (54 % от общего списка), что свойственно южно-гипоарктическим тундровым биотам клавариоидных грибов [Ширяев, 2009, 2010, 2012; Shiryayev, 2006; Shiryayev, Mukhin, 2010]. В лесистых районах этот показатель составляет 34 % (ниже на треть), находясь на одном уровне с биотами лесотундр и континентальных северотаежных лесов [Ширяев, 2009]. В безлесных районах другие роды состоят из 2–3 видов (*Clavaria*, *Clavulina*, *Clavulinopsis*, *Multiclavula*), а роды *Clavicornia*, *Macrotyphula*, *Pterula*, *Ramaria* и *Ramariopsis* являются одновидовыми ($1G = 50$ %). Видовая насыщенность рода составляет 3,5, что заметно меньше, чем в лесистых районах (табл. 2). Доля трех ведущих родов близка к аналогичным показателям гипоарктических тундр Канино-Печоры [Ширяев, 2012а] и закономерно уменьшается с продвижением на юг. Индекс криофильности близок к минималь-

ному показателю для тундровой зоны [Ширяев, 2012а]. Он максимален на Шпицбергене (Mukhin, Shiryayev, 2010) и закономерно снижается к таежным районам. Максимально высокое преобладание тифуловых грибов над рамариевыми (T/R) типично для тундровых комплексов (табл. 2), что существенно отличает их от таежной и неморальной микобиоты [Ширяев, 2010], однако в лесистых районах доля рамариевых возрастает в 3 раза (с 2,8 % до 8,6 %). Среднее число видов в точках исследования схоже с аналогичными показателями в южных гипоарктических микобиотах, хотя и является наиболее высоким среди них [Ширяев, 2012а], при этом чуть ли не в два раза уступая лесистым районам. По индексам разнообразия Шэннона (H) и доминирования Симпсона (D) они также сходны с исследованными биотами клавариоидных грибов в южных гипоарктических тундрах [Ширяев, 2010, 2012а]. Изменение этих параметров на широтно-зональной трансекте, от арктических пустынь Шпицбергена [Mukhin, Shiryayev, 2010] до северотаежных лесов Фенноскандии, указывает на место безлесной микобиоты среди южных тундр. В целом распределение видового состава среди 9 зонально-секторальных микобиот (рис. 2) свидетельствует о схожести безлесного района с комплексами южных гипоарктических тундр, а лесистого – с лесотундровыми и северотаежными комплексами Фенноскандии.

Из 17 активных видов (представляющих «ядро») безлесной микобиоты (табл. 1) к тифуловым грибам относятся 53 % видов, что схоже с микобиотами южно-гипоарктических тундр [Ширяев, 2010]. Однако столь немалое число видов (17) в составе «ядра» более свойственно лесотундровым микобиотам Евразии [Ширяев, 2010], что в данном случае может свидетельствовать о достаточно мягких природно-климатических условиях региона. Аналогичная тенденция отмечена для микобиот Шпицбергена [Shiryayev, Mukhin, 2010], также находящихся в условиях смягчающего воздействия теплого Гольфстрима. В лесистых районах доля тифуловых, входящих в «ядро» микобиоты, закономерно снижается (41 %). Из «ядра» выпадает типично арктоальпийский вид – *Typhula chamaemori*, но прибавляются лесные виды – *Clavulinopsis corniculata*, *Macrotyphula fistulosa*, *Typhula erythropus*. Приведенные примеры демонстрируют различие между безлесной и лесной микобиотой, однако высокий уровень сходства ($Cs = 0,78$) среди активных видов, образующих их, возможно, свидетельствует о принадлежности тундровой и таежной микобиоты к единому микогеографическому «аркто-таежному» макрокомплексу.

Таблица 1. Распределение и экологические параметры комплекса клавариоидных грибов безлесных и лесистых районов Северной Фенноскандии

Виды	ФР	ЗС	Районы исследования											Σ				
			безлесные					лесистые										
			1	2	3	4	5	Fr	6	7	8	9	10		11	Fr		
<i>Typhula lutescens</i>	Cl	1 Г	A	A	A	A	VA	A	A	A	A	A	A	A	C	VA	C	[21/23] 44
<i>Typhula chamaemori</i>	Cl	1 E	A	A	A	A	VA	A	A	A	A	A	A	A	C	VO	O	[19/8] 27
<i>Multiclavula corynoides</i>	Cl	1 Г	A	A	A	A	VA	A	A	A	A	A	A	A	C	VC	O	[16/13] 29
<i>Clavaria falcata</i>	Cl	3 K	A	A	A	A	VA	A	A	A	A	A	A	A	C	VC	O	[14/15] 29
<i>Typhula variabilis</i>	Cl	4 Г	O	C	A	A	VA	A	A	A	A	A	A	A	C	VA	A	[14/20] 34
<i>Clavulina cinerea</i>	Co	3 K	A	C	A	A	VA	A	A	A	A	A	A	A	C	VA	A	[13/21] 34
<i>Pterula gracilis</i>	Cl	3 K	C	O	C	C	VA	A	A	A	A	A	A	A	C	VA	A	[13/21] 34
<i>Typhula caricina</i>	Cl	3 K	C	A	C	A	VA	A	A	A	A	A	A	A	C	VC	A	[12/19] 31
<i>Typhula sclerotoides</i>	Cl	3 Г	C	C	A	A	VA	A	A	A	A	A	A	A	C	VA	A	[12/46] 58
<i>Typhula setipes</i>	Cl	3 K	O	C	A	A	VA	A	A	A	A	A	A	A	C	VA	A	[11/43] 54
<i>Typhula crassipes</i>	Cl	3 K	C	A	A	A	VA	A	A	A	A	A	A	A	C	VC	A	[11/18] 29
<i>Typhula capitata</i>	Cl	3 Г	C	C	C	A	VC	A	A	A	A	A	A	A	C	VC	A	[9/21] 21
<i>Ramariopsis subarctica</i>	Co	1 E	A	A	A	A	IVA	A	A	A	A	A	A	A	C	VC	A	[19/11] 30
<i>Typhula uncialis</i>	Cl	3 Г	C	C	A	A	IVA	A	A	A	A	A	A	A	C	VA	A	[13/41] 54
<i>Multiclavula vernalis</i>	Cl	1 K	C	A	A	A	IVA	A	A	A	A	A	A	A	C	VC	A	[11/16] 27
<i>Clavaria argillacea</i>	Cl	3 K	A	A	A	A	IVA	A	A	A	A	A	A	A	C	VC	A	[10/13] 23
<i>Clavaria sphagnicola</i>	Cl	2 Г	C	A	A	A	IVA	A	A	A	A	A	A	A	C	VC	A	[10/11] 21
<i>Typhula culmigena</i>	Cl	3 K	C	A	A	A	IVA	A	A	A	A	A	A	A	C	VC	A	[18/21] 39
<i>Typhula phacorrhiza</i>	Cl	3 K	C	A	A	A	IVC	A	A	A	A	A	A	A	C	VC	A	[9/17] 26
<i>Macrotyphula luncea</i>	Cl	3 K	C	A	A	A	IVC	A	A	A	A	A	A	A	C	VA	A	[8/24] 32
<i>Macrotyphula juncea</i>	Cl	3 K	C	A	A	A	IVC	A	A	A	A	A	A	A	C	VO	A	[7/10] 17
<i>Typhula graminum</i>	Cl	4 Г	C	O	C	C	IVC	A	A	A	A	A	A	A	C	VC	A	[6/20] 26
<i>Typhula erythropus</i>	Cl	3 K	O	O	C	C	IVC	A	A	A	A	A	A	A	C	VC	A	[4/13] 17
<i>Clavulina coraloides</i>	Co	3 K	C	O	C	C	IVO	A	A	A	A	A	A	A	C	IVO	O	[4/5] 9
<i>Clavulina rugosa</i>	Co	3 K	C	O	C	C	IVO	A	A	A	A	A	A	A	C	VC	A	[5/12] 17
<i>Clavulinopsis helvola</i>	Cl	3 K	A	C	C	C	IIC	C	C	C	C	C	C	C	C	II R	A	[4/3] 7
<i>Clavulinopsis luteo-ochracea</i>	Cl	2 E	C	C	C	C	IIO	C	C	C	C	C	C	C	C	IVO	O	[3/6] 9
<i>Typhula incarnata</i>	Cl	4 Г	C	O	A	O	IIO	C	C	C	C	C	C	C	C	IVO	O	[3/0] 3
<i>Typhula trifolii</i> *	Cl	4 E	O	C	O	C	IIO	C	C	C	C	C	C	C	C	VC	A	[2/11] 13
<i>Clavulinopsis corniculata</i>	Co	3 K	O	C	A	C	IIO	C	C	C	C	C	C	C	C	IVO	O	[4/5] 9
<i>Typhula micans</i>	Cl	3 K	O	C	A	A	IIO	C	C	C	C	C	C	C	C	III R	A	[2/3] 5
<i>Ramaria abietina</i>	Co	4 K	O	C	A	A	IO	O	O	O	O	O	O	O	C	IVO	O	[2/6] 8
<i>Typhula todei</i>	Cl	4 Г	O	C	A	O	IO	O	O	O	O	O	O	O	C	II R	A	[1/2] 3
<i>Typhula ishikariensis</i>	Cl	4 Г	O	C	A	O	IR	O	O	O	O	O	O	O	C	VO	A	[1/6] 7
<i>Typhula spathulata</i>	Cl	3 Г	O	O	C	C	IR	O	O	O	O	O	O	O	C	IVO	A	[1/4] 5
<i>Clavicornona taxophila</i>	Cl	3 E	O	O	C	C	IR	O	O	O	O	O	O	O	C	IR	A	[1/2] 3
<i>Ramaria stricta</i> *	Co	4 K	C	O	C	C	IR	O	O	O	O	O	O	O	C	III O	A	[1/4] 5
<i>Typhula hyalina</i>	Cl	3 Г	O	O	C	C	IR	O	O	O	O	O	O	O	C	VO	A	[0/19] 19
<i>Macrotyphula fistulosa</i>	Cl	3 K	C	C	A	A	A	A	A	A	A	A	A	A	C	VC	A	[0/16] 16
<i>Mucronella calva</i>	Cl	3 K	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	VO	A	[0/12] 12
<i>Clavulinopsis luteocalba</i>	Cl	4 E	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	VO	A	[0/10] 10
<i>Clavaria fragilis</i>	Cl	3 K	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	VO	A	[0/6] 6
<i>Ramariopsis kunzei</i>	Co	3 K	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	VO	A	[0/5] 5
<i>Typhula anceps</i>	Cl	4 E	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	C	VO	A	[0/5] 5

Окончание табл. 1.

Виды	ФР	ЗС	Районы исследования											Σ						
			безлесные						лесистые											
			1	2	3	4	5	Fr	6	7	8	9	10		11	Fr				
<i>Mucronella bresadoliae</i>	Cl	3 Г																	VO	[0/2] 2
<i>Clavulinopsis laeticolor</i>	Cl	3 К																	IV O	[0/7] 7
<i>Lentaria byssiseda</i>	Co	3 Г																	IV O	[0/6] 6
<i>Clavaria purpurea</i>	Cl	3 Г																	IV O	[0/5] 5
<i>Ramariopsis tenuiramosa</i>	Co	3 К																	IV R	[0/2] 2
<i>Ramariopsis subtilis</i>	Co	3 К																	III O	[0/3] 3
<i>Ramaria eumorpha</i>	Co	3 К																	III O	[0/6] 6
<i>Ramaria suecica</i>	Co	4 Г																	III O	[0/5] 5
<i>Clavaria fumosa</i>	Cl	4 Г																	III O	[0/5] 5
<i>Clavariadelphus ligula</i>	Cl	4 Г																	III O	[0/4] 4
<i>Artomyces pyxidatus</i> *	Co	3 К																	III O	[0/2] 2
<i>Clavariadelphus sachalinensis</i>	Cl	4 Г																	II R	[0/3] 3
<i>Ramaria testaceoflava</i>	Co	3 Г																	II R	[0/3] 3
<i>Lentaria dendroidea</i>	Co	4 E																	II R	[0/2] 2
<i>Ramaria corrugata</i>	Co	4 Г																	I R	[0/2] 2
Сумма n			75	65	63	60	56	56	134	102	126	142	107	107	142	47	13	11	107	984/58/1
S	•	•	29	26	25	22	24	24	45	40	47	42	40	40	42	13	13	11	40	•
G			9	8	8	7	8	8	13	11	13	13	12	12	13	13	13	11	12	4

Примечание. ФР – форма роста: Cl – club-like; Co – coral-like; ЗС – зональный элемент: 1 – арктоальпийский; 2 – арктобореальный; 3 – мультизональный; 4 – бореальный; долготный (географический) элемент: E – евро-азиатский; Г – голарктический; К – космополитный. Номера точек исследований согласно рис. 1. Численность видов: R – редкий (<0,5 %); O – случайный (0,5–1,5 %); C – обычный (1,5–3,0 %); A – обильный (>3 %). Fr – распространенность (доля распространенности в 5 безлесных и в 6 лесистых районах): + (0–10 %); I (11–20 %); II (21–40 %); III (41–60 %); IV (61–80 %); V (81–100 %), объединенная с показателями численности, что позволяет установить «ядро» комплексов (в черных прямоугольниках). Σ [число образцов в безлесных / лесистых районах] – общее число образцов. * – виды найдены только на антропогенно-измененных местообитаниях (субстратах). Сумма (n / S / G) – число образцов / число видов / встречаемости.

Виды расположены в порядке уменьшения их обилия и встречаемости

Таблица 2. Статистические параметры комплексов клавариоидных грибов безлесных и лесистых районов севера Фенноскандии

Статистические параметры	Безлесные р-ны	Лесистые р-ны
число точек исследований (<i>N</i>)	5	6
число образцов (<i>n</i>)	303	683
число видов (<i>S</i>)	35	58
число родов (<i>G</i>)	10	14
$\Delta S/N \pm SD$	25,7±1,8	45,4±1,5
<i>S/G</i>	3,5	4,1
<i>1G</i> , %	50	21
<i>BG</i> , %	77,2	71,9
<i>CrI</i>	0,2	0,11
<i>T/R</i>	19,0	2,8
<i>Cl/Co</i>	4,3	2,5
<i>H'</i>	3,26	3,60
<i>D</i>	0,053	0,031

Примечание. $\Delta S/N \pm SD$ – среднее число видов в точке исследования и стандартное отклонение; *S/G* – видовая насыщенность рода; *1G* – доля одновидовых родов (%); *BG* – доля ведущих родов (%); *CrI* – индекс криофильности; *T/R* – соотношение родов *Typhula* и *Ramaria*; *Cl/Co* – морфологический индекс; *H'* – индекс разнообразия Шеннона; *D* – индекс доминирования Симпсона.

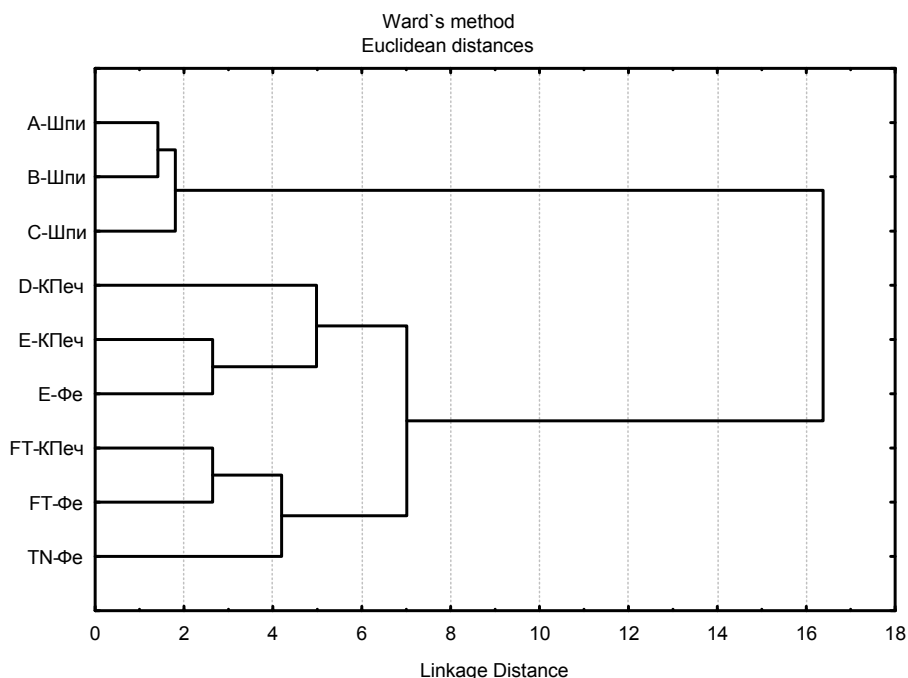


Рис. 2. Сходство зонально-региональных высокоширотных комплексов клавариоидных грибов Европы. Зоны [по CAVM, 2003]: А – арктические пустыни; В – северные арктические тундры; С – южные арктические тундры; D – северные гипоарктические тундры; E – южные гипоарктические тундры; FT – лесотундра; TN – северная тайга. Регионы: Шпи – Шпицберген [Shiryaev, Mukhin, 2010]; Фе – Фенноскандия; КПеч – Канино-Печора [Ширяев, 2011].

Не исключено, что обнаружение *Ramaria abietina* (типичного доминанта в темнохвойной тайге) в безлесных районах может поставить под вопрос отнесение района к тундровому, однако этот вид также отмечен и на Шпицбергене, что в очередной раз демонстрирует большую широту ареала некоторых общепризнанных таежных видов. Схожее смягчающее воздействие океанов на арктические условия в «приокеанических районах» очевидно и для другого таежного вида – *Typhula todei*, образующего плодовые

тела на папоротниках *Athyrium* spp., в евразийской тундре встречающихся лишь в атлантическом и тихоокеанском секторах.

Низкое «выявленное» видовое богатство грибов в Арктике установлено преимущественно по наличию плодовых тел [Shiryaev, Mukhin, 2010]. Однако в арктических условиях многие виды способны существовать только в виде микориз [Ryberg et al., 2009]. В ходе данной работы в безлесных районах отмечен тропический микоризообразующий род *Clavulina* (один из видов входит

в состав активного «ядра»). Эктомикоризы, образованные представителями этого рода (и другими «южными» таксонами), широко распространены в арктических и альпийских районах севера Фенноскандии [Ryberg et al., 2009]. Потенциально такие виды способны образовывать плодовые тела в короткие периоды лета, когда дневная температура достигает +20 °С и выше. Таким образом, «выявленное» видовое богатство клавариоидных грибов Арктики существенно ниже действительного, которое может быть обнаружено при реакции микобиоты на природно-климатические изменения. Некоторые виды возможно рассматривать в качестве индикаторов подобных изменений в Арктике (*Clavulinopsis corniculata*, *C. laeticolor*, *Clavariadelphus pistillaris*, р. *Clavulina*, *Ramaria abietina*, *Typhula graminea*, *Clavicornia taxophila*, *Macrotyphula fistulosa*, *M. juncea*).

Биота клавариоидных грибов безлесных районов баренцевоморского побережья Фенноскандии состоит из широко распространенных (космополитных, голарктических и евро-азиатских) видов (табл. 3), что дает высокий уровень сходства ($C_s = 0,88 \pm 0,04$) с аналогичными комплексами других гипоарктических регионов (Канино-Печора, Полярный Урал, Ямал) [Ширяев, 2008, 2010, 2012а]. Сходство же с лесистыми районами Фенноскандии и соседними регионами (Архангельская обл., Республика Коми) заметно ниже ($C_s = 0,72 \pm 0,08$) [Ширяев, 2006].

Характерным показателем высокоширотных микобиот является высокая доля мультизональных видов, составляющих более половины от всего видового состава сравниваемых районов. В безлесных районах доля арктоальпийских видов (13,5 %) близка к показателям в южных гипоарктических микобиотах, хотя и характеризуется минимальным уровнем для них [Ширяев, 2010]. В лесистых (лесотундровых) районах этот показатель почти в два раза ниже (8,6 %), что схоже с данными для паразитных [Каратыгин, 1999] и агарикоидных грибов [Нездоймино, 2003] из лесотундровых и горно-таежных районов Мурманской обл., где доля арктоальпийских видов составляет 9–10 %. При этом отмечается высокая доля таежных видов.

В нашем исследовании доля таежных видов клавариоидных грибов в лесистых районах составила 27,6 %, что схоже с лесотундровыми микобиотами Канино-Печоры [Ширяев, 2012]. В безлесных районах этот показатель несколько ниже (21,6 %), но для гипоарктических районов является максимальным [Shiryaev, 2006; Ширяев, 2010]. Аналогичные высокие показатели отмечены и для тихоокеанского сектора Арктики (Чукотка) [Ширяев, 2012б], что очередной раз свидетельствует о смягчающем эффекте Атлантического и Тихого океанов на условия формирования микобиоты в приокеанических секторах Арктики.

Таблица 3. Хорологическая структура безлесных и лесистых районов севера Фенноскандии

Широтные (зональные) элементы	Долготные (географические) элементы						Сумма	
	Е		Г		К			
	I	II	I	II	I	II	I	II
1	2/5,4	2/3,4	2/5,4	2/3,4	1/2,7	1/1,7	5/13,5	5/8,6
2	1/2,7	1/1,7	1/2,7	1/1,7	–	–	2/5,4	2/3,4
3	1/2,7	1/2,7	5/13,5	9/15,5	16/43,2	25/43,1	22/59,4	35/60,3
4	1/2,7	4/6,9	5/13,5	10/17,3	2/5,4	2/5,4	8/21,6	16/27,6
Сумма	5/13,5	8/13,8	13/35,1	22/37,9	19/51,3	28/48,3	37/100	58/100

Примечание. Широтные (зональные) элементы: 1 – арктоальпийские, 2 – арктобореальные, 3 – мультизональные, 4 – бореальные. Долготные (географические) элементы: Е – евро-азиатские (палеарктические), Г – голарктические, К – космополитные. Число видов / их доля (%) от общего числа видов. I – безлесные р-ны; II – лесистые р-ны.

Таблица 4. Распределение экоморфологических групп клавариоидных грибов в безлесных и лесистых районах севера Фенноскандии

Субстрат	Районы исследования			
	безлесные (n = 35)		лесистые (n = 58)	
	Cl	Co	Cl	Co
На листьях (L)	3/8,5	–	4/6,9	–
травах (G)	15/45,7	–	15/25,8	–
почве (S)	5/14,3	5/14,3	6/10,3	6/10,3
подстилке (P)	4/11,4	–	10/17,2	7/12,1
древесине (W)	–	1/2,8	3/5,2	3/5,2
мхах (M)	2/5,7	1/2,8	3/5,2	1/1,7
Сумма	28/80,0	7/20,0	41/70,7	17/29,3

Примечание. Жизненная форма: Cl – club (не разветвленные, простые, нитевидные плодовые тела); Co – coral (разветвленные, сложные). В числителе – число видов, в знаменателе – доля (%) от общего числа в р-не. (–) – группа отсутствует в р-не. Наиболее богатые группы выделены прямоугольником.

Соотношение арктоальпийских и таежных видов в безлесном районе в два раза выше, чем в лесистом (0,62 против 0,31 соответственно), что типично для разницы между арктическими и таежными микобиотами.

В безлесном районе численно в четыре раза преобладают виды с неразветвленной формой плодовых тел (*Cl*) над разветвленными (*Co*), что характерно для тундрового биома (табл. 2). В лесистом районе это соотношение снижается почти в два раза, что характерно для перехода от тундровых биот клавариоидных грибов к таежным [Ширяев, 2010]. В лесистом районе число видов с разветвленными плодовыми телами (*Co*) возрастает почти на 50 % (табл. 4), что происходит благодаря появлению группы видов, образующих плодовые тела на хвойно-лиственной подстилке. Эта группа (*CoP*) отсутствует в безлесных районах, а в лесистых сразу выходит на третье место. В целом группа с простыми плодовыми телами на травах (*ClG*) численно преобладает в сравниваемых районах, однако в лесистых районах их роль резко падает, что характерно для перехода к таежным микобиотам [Ширяев, 2010]. Почти в три раза (с 11,4 % в безлесных районах до 29,3 % в лесных) возрастает роль видов на подстилке (*P*), что вместе с четырехкратным ростом видов на древесине (с 2,8 % до 10,4 %) также является индикатором перехода от арктических микобиот к таежным.

Выводы

Лесистые районы баренцевоморского побережья севера Фенноскандии характеризуются таежной структурой биоты клавариоидных грибов, а безлесные районы – тундровой. Следующие моменты сближают «атлантическую» тундровую микобиоту Фенноскандии с микобиотами соседних южно-гипоарктических тундр:

1. Низкое видовое богатство, которое увеличивается на 60 % при переходе к таежной микобиоте, число родов возрастает на 40 %. В целом видовое разнообразие «атлантической» арктической микобиоты является максимальным для тундровой зоны и близко по своему уровню к «тихоокеанской» чукотской арктической.

2. Численное преобладание р. *Typhula*. В таежной микобиоте этот показатель падает на треть. В лесистых районах в 3 раза возрастает доля типичного лесного рода *Ramaria*, что свойственно при переходе к таежным микобиотам.

3. Набор активных видов («ядро») и высокая доля крупнейшего среди них рода (*Typhula*). При переходе к таежной микобиоте доля видов, слагающих «ядро», скачкообразно снижается на 12 %.

4. Доля арктоальпийских видов, а также их соотношение с таежными в два раза выше, чем в таежной микобиоте, где в составе «ядра» арктоальпийские виды заменяются типичными таежными.

5. Абсолютное преобладание видов с простыми неразветвленными плодовыми телами. При переходе к таежной микобиоте число видов с разветвленными плодовыми телами возрастает на 50 %.

6. Преобладание видов, образующих плодовые тела на отмерших травах. В таежной микобиоте их доля падает почти в два раза. С другой стороны, почти в три раза возрастает роль видов, образующих плодовые тела на хвойно-лиственной подстилке, и в четыре раза – обитающих на древесине.

7. Численное преобладание группы грибов, образующих простые плодовые тела на травах (*ClG*), доля которых в таежных районах падает почти в два раза.

Уровень выявленных отличий структуры безлесной микобиоты от тундровой микобиоты относительно невелик и лишь подчеркивает природно-климатическую специфику исследуемого «приокеанического» региона, находящегося в зоне смягчающего воздействия Гольфстрима, что, несомненно, привносит некоторые «бореальные» черты. В определенном смысле структура «атлантической фенноскандинавской» тундровой микобиоты тождественна структуре «тихоокеанской чукотской» биоте клавариоидных грибов.

Благодарю С. П. Арефьева (ИПОС СО РАН, Тюмень) за критический просмотр рукописи и ценные комментарии.

Литература

Каратыгин И. В. Паразитные грибы тундрового и гольцового пояса Хибинских гор // Новости сист. низш. раст. 1999. Т. 33. С. 82–87.

Королева Н. Е. Зональная тундра на Кольском полуострове – реальность или ошибка? // Вестн. МГТУ. 2006. Т. 9, № 5. С. 747–756.

Лавренко Е. М., Исаченко Т. И. Зональное и провинциальное ботанико-географическое разделение Европейской части СССР // Изв. ВГО. 1976, № 6. С. 469–483.

Нездойминого Э. Л. Биогеографический обзор агарикоидных грибов в Российской Арктике // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 3. С. 28–35.

Тахтаджян А. Л. Флористические области Земли. Л., 1978. 247 с.

Чиненко С. В. Сравнение локальных флор восточной части северного побережья Кольского полуострова с локальными флорами соседних регионов // Бот. журн. 2008. Т. 93, вып. 1. С. 60–80.

Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы Урала: дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 194 с.

Ширяев А. Г. Анализ распределения клавариоидных грибов в тундрах полуострова Ямал // Новости сист. низш. раст. 2008. Вып. 42. С. 113–123.

Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы тундр и лесотундр Кольского полуострова (Мурманская область) // Новости сист. низш. раст. 2009. Вып. 43. С. 134–149.

Ширяев А. Г. Пространственная структура комплекса клавариоидных грибов Арктики // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2010. Вып. 10. С. 33–46.

Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы Канино-Печорской тундры // Микология и фитопатология. 2012а. Т. 46, вып. 4. С. 29–35.

Ширяев А. Г. Микобиота Арктики: возможно ли предсказать структуру по биоклиматическим параметрам? // Человек и север: антропология, археология, экология: мат. всерос. конф. Тюмень: ИПОС, 2012б. С. 419–421.

Юрцев Б. А., Толмачев А. И., Ребристая О. В. Флористическое ограничение и разделение Арктики // Арктическая флористическая область. Л.: Наука, 1978. С. 9–104.

Ahti T., Hämet-Ahti L., Jalas I. Vegetation zones and their sections in northernmost Europe // Ann. Bot. Fenn. 1968. Vol. 5. P. 169–211.

CAVM Team. Circumpolar Arctic vegetation map. Scale 1:7.500.000. Conservation of Arctic flora and fauna (CAFF) Map N 1. U.S. Fish & Wildlife Service. Alaska, Anchorage, 2003.

Engler A. Versuch einer Entwicklungsschichte der extratropischen Florengebiete der südlichen Hemisphäre und der tropischen Gebiete. Leipzig, 1882. 386 s.

Gaston K. J., Blackburn T. M. Pattern and Process in Macroecology. Oxford: Blackwell Science, 2000.

Heikkinen O. Boreal forests and northern and upper timberline. The physical geography of Fennoscandia. The Oxford Regional Environments Series / Seppälä M. (ed). Oxford: Oxford Univ Press, 2005. P. 185–200.

Index Fungorum, 2011. CABI Database. URL: <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: 30 июля 2011).

Kirk P. M. et al. 2008. Dictionary of Fungi. 10th edition. CABI, UK.

Moen A. National Atlas of Norway: Vegetation. Norwegian Mapping Authority: Hønefos, 1999.

Natura, 2000. The European network of protected sites URL: <http://www.eea.europa.eu/data-and-maps/data/natura-2000> (дата обращения: 1.06.2012).

Rivas-Martinez S. [et al.] Biogeographic Map of Europe. Scale 1:16.000.000. Spain, Cartographic Service, University of Leon, 2004.

Ryberg M., Larsson E., Molau U. Ectomycorrhizal diversity on *Dryas octopetala* and *Salix reticulata* in an alpine cliff ecosystems // Arctic, Antarctic and Alpine Res. 2009. Vol. 41, N 4. P. 506–514.

Shiryayev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. III. Tundra zone // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40, вып. 4. С. 294–306.

Shiryayev A. G. Distribution and diversity of the clavarioid fungi in the Eurasian Arctic // Abstracts of XVI Congress of European Mycologists. Greece, Halkidiki. 2011. P. 151–152.

Shiryayev A. G., Mukhin V. A. Clavarioid-type fungi of Svalbard: their spatial structure in the European High Arctic // North American Fungi. Vol. 5(5). 2010. P. 67–84 [Arctic & Alpine Mycology 8, (eds.) Cripps C., Ammiranti J.].

Sjors H. Amphi-atlantic zonation, nemoral to Arctic // North Atlantic biota and their history Oxford et al., 1963. P. 109–124.

Stephenson S. L., Novozhilov Yu. K., Schnittler M. Distribution and ecology of myxomycetes in high-latitude regions of northern hemisphere // J. Biogeogr. 2000. Vol. 27. P. 741–754.

Talbot S. S., Meades W. J. The Circumboreal Vegetation Map (CBVM): Concept Paper. CAFF Strategy Series Report N 3. CAFF International Secretariat. Iceland, Akureyri, 2011.

Yurtsev B. A. Floristic division of the Arctic // J. Veg. Sci. 1994. Vol. 5. P. 765–776.

Walker D. A., Raynolds M. K., Daniels F. J. A. [et al.] The Circumpolar Arctic Vegetation Map // J. Veg. Sci. 2005. Vol. 16. P. 267–282.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРЕ:

Ширяев Антон Григорьевич

старший научный сотрудник, к. б. н.
лаб. биоразнообразия растительного мира и микобиоты,
Институт экологии растений и животных УрО РАН,
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург, Россия, 620144
эл. почта: anton.g.shiryayev@gmail.com
тел.: (8922) 1064174

Shiryayev, Anton

Biodiversity of the Plant World and Fungal Biota Laboratory,
Institute of Plant and Animal Ecology, Russian Academy
of Sciences
202 8th March St., 620144 Ekaterinburg, Russia
e-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com
tel.: (8922) 1064174