На правах рукописи

Ширяев

Антон Григорьевич

КЛАВАРИОИДНЫЕ ГРИБЫ УРАЛА

03.00.24 – «Микология»

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Санкт-Петербург

2006

Работа выполнена в лаборатории фитомониторинга и охраны растительного мира Института экологии растений и животных Уральского отделения РАН

Научный руководитель

доктор биологических наук, профессор Мухин Виктор Андреевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук,

профессор Бондарцева Маргарита Аполлинарьевна

кандидат биологических наук,

Тобиас Анна Владимировна

Ведущая организация:

Московский государственный университет

Защита состоится «31» мая 2006 г. в 14.00 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) 234-12-37, факс: (812) 234-45-12, binadmin@OK3277.spb.edu

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

Автореферат разослан « » апреля 2006 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук Чапыгина О. Я.

ВВЕДЕНИЕ

На современном этапе развития биологии одной из важнейших задач является оценка состояния биологического разнообразия отдельных групп организмов и их приуроченности к конкретным географическим, климатическим и биологическим условиям. Эти сведения рассматриваются как необходимая основа для разработки принципов и технологии сохранения различных форм организации жизни во всем ее многообразии. Особенно интересны регионы с широким спектром климатогенных трендов биологического разнообразия, к которым, несомненно, относится Урал, протянувшийся от арктических пустынь Новой Земли до степей и пустынь Казахстана. Сведения о том, что происходит в структуре биоты данного региона при изменении направленности различных экологических факторов важны для выработки общих концепций реакции экосистем на негативные воздействия и разработки технологий их предотвращения, сохранения и восстановления компонентов биоты.

Представители различных царств и отделов органического мира изучены крайне неравномерно, что несомненно относится и к микобиоте, представитель которой – клавариоидные грибы – являются мало изученными не только в России, но и в мире. Их известно около 660 видов (Kirk, 2001). Сведения о клавариоидных грибах Урала достаточно скудны, между тем в регионе продолжается интенсивные промышленные рубки леса, что ведет к быстрому ухудшению природной обстановки. Несмотря на то, что первые упоминания о клавариоидных грибах на Урале относятся к концу XIX в., они не являлись объектом специальных исследований, а выступали частью общемикологических работ. Наиболее полной сводкой по изучаемой группе, являлась монография Н. Т. Степановой-Картавенко «Афиллофоровые грибы Урала» (1967). К началу наших исследований на изучаемой территории был известен 41 вид клавариоидных грибов.

Цель и задачи работы. Целью настоящего исследования является изучение биологического разнообразия и экологической структуры биоты клавариоидных грибов Урала. В соответствии с поставленной целью, исследования были направлены на решение следующих задач:

- изучить таксономический состав клавариоидных грибов Урала;
- выявить закономерности широтно-зональных преобразований таксономической структуры клавариоидных грибов;
- изучить эколого-трофические особенности клавариоидных грибов;
- выявить редкие, нуждающиеся в охране виды клавариоидных грибов Урала.

Научная новизна. Впервые составлен список видов клавариоидных грибов Урала, включающий 161 вид, из которых 120 являются новыми для региона, а 50 новыми для России, два новые для Евразии. Впервые, для выявления клавариоидных грибов применен метод «влажных камер», что позволило уточнить некоторые вопросы экологии данной группы организмов. Впервые дана характеристика биоэкологических особенностей клавариоидных грибов Урала и выделены редкие, нуждающиеся в охране виды. Впервые, на основе созданной базы данных, проведено картирование клавариоидных грибов на Урале.

Практическое значение. Полученные материалы могут быть использованы для составления «Определителя грибов России», а также в учебных курсах лесохозяйственных и биологических ВУЗов. Выявлены редкие, нуждающиеся в охране виды клавариоидных грибов Урала, которые использованы при составлении Красных книг Тюменской (2004) и Челябинской (2006) областей.

Апробация работы. Результаты исследований доложены и обсуждены на научных семинарах Лаборатории Фитомониторинга и охраны растительного мира ИЭРиЖ УрО РАН в 2001–2004 годах, Всероссийском молодежном симпоузиме «Безопасность биосферы» (Екатеринбург, 1998; 1999); Всероссийской молодежной конференции «Развитие идей академика С. С. Шварца в современной экологии» (Екатеринбург, 1999); Региональной

конференции «Уралэкология–2000» (Екатеринбург, 2000); Международной конференции посвященной 100–летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, 2000); Всероссийской молодежной конференции «Современные проблемы популяционной, исторической и прикладной экологии» (Екатеринбург, 2001); Первом съезде микологов России (Москва, 2002); Областном конкурсе студенческих научных работ по направлению «Естественные Науки» (Екатеринбург, 2002); Международном симпозиуме «Фитогеография Северо-Восточной Азии» (Владивосток, 2003); XIV конгрессе Европейских Микологов (Ялта, 2003); VIII Молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 2004); Международной конференции «Грибы в природных и антропогенных экосистемах» (Санкт-Петербург, 2005).

Публикация результатов исследований. По результатам данного исследования опубликовано 28 работ.

Структура работы. Диссертация изложена на 174 страницах (включая 20 страниц приложений) и состоит из введения, 7 глав, выводов, списка использованной литературы в количестве 345 источников (165 отечественных, 180 иностранных) и двух приложений. Текст иллюстрирован 96 рисунками и 14 таблицами.

ГЛАВА 1. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ УРАЛА

Дана характеристика рельефа, климата и растительного покрова семи физико-географических областей Урала: Новой Земли, Полярного, Приполярного, Северного, Среднего, Южного Урала и Мугоджар.

ГЛАВА 2. ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объект исследований — биота клавариоидных грибов — отд. *Basidiomycota*, кл. *Holobasidiomycetes*, порядков *Cantharellales*, *Gomphales*, *Hericiales, Hymenochaetales* и *Lachnocladiales*.

Исследования проведены в период 1996–2005 гг. во всех физико-географических областях и природных зонах Урала. Всего было собрано около 5600 гербарных образцов. Помимо выявления клавариоидных грибов в ходе маршрутных учетов был применен метод влажных камер (Новожилов, 2005). Кроме собственных материалов использованы коллекционные сборы Н. Т. Степановой, А. В. Сирко, В. А. Мухина, хранящиеся в гербариях Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург (IEE), Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург (LE), Института Зоологии и Ботаники, Эстонского Сельскохозяйственного института, Эстония, Тарту (TAA), Университета Копенгагена (C).

При определении использованы работы отечественных и зарубежных микологов (Corner, 1950, 1970; Пармасто, 1965; Marr, Stuntz, 1973; Petersen, 1975; 1981; Berthier, 1976, 1985; Jülich, 1984; Stalpers, 1996; Franchi, 2001).

Идентификация собранного материала проводилась с использованием микроскопов (МБС–10; Биолам–2; Karl Zeiss–amplival). При изучении микроскопических характеристик базидиом использован стандартный набор реактивов (KOH 5%, NH_4OH 10%, реактив Мельцера). Обработка данных произведена с помощью программ Excel и Statistica 6.0, в частности, для построения дендрограмм был использован метод кластеризации Варда, в качестве меры различий выступает коэффициент Пирсона.

ГЛАВА 3. КОНСПЕКТ БИОТЫ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ УРАЛА

Основу конспекта составляют данные о сборах и полевых наблюдениях проведенных автором в течении 1996–2005 гг., а также данные, полученные при просмотре гербарных материалов. В список вошли виды, нахождение которых на Урале подтверждено хотя бы одним образцом. Объем родов, видов и внутривидовых таксонов принят в конспекте с учетом современной литературы по соответствующей группе, а номенклатура дана согласно «Nordic

Macromycetes» (1997) с некоторыми изменениями касающимися рода *Aphelaria* Corner. Внутри родов виды приводятся в алфавитном порядке. Сокращения авторов даны в соответствии с рекомендациями работы «Авторы названий грибов» (Kirk, 1992). Описание вида сделано по следующей схеме:

Латинское название вида [синонимы]. Для многих видов приведены карты распространения.

Физико-географическая область, природная зона, лесная формация, биотоп. Область или республика Урала, административный район, название ближайшего к местонахождению населенного пункта или горы (хребта), трофическая и зональная группа, гербарный номер, дата сбора, публикации, частота встречаемости, где охраняется, наличие в Красных книгах.

ГЛАВА 4. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ БИОТЫ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ УРАЛА

На Урале выявлен 161 вид клавариоидных грибов, относящихся к 17 родам, 11 семействам и 3 порядкам (табл. 1). 120 видов отмечены впервые для Урала, 50 являются новыми для России: *Ceratellopsis aculeata*, *C. sagittaeformis*, *C. terrigena*, *Clavaria aestivalis*, *C. oroensis*, *C. pullei*, *Clavulina cartilaginea*, *Clavulinopsis arctica*, *C. luteo-ochracea*, *C. tenella*, *Lentaria corticola*, *L. delicata*, *Macrotyphula rigida*, *M. tremula*, *Physalacria cryptomeriae*, *Ph. inflata*, *Pistillaria quercicola*, *Pterula gracilis*, *P. rigida*, *P. sclerotiicola*, *Ramaria altaica*, *R. bataillei*, *R. bourdotiana*, *R. broomei*, *R. flavicingula*, *R. ignicolor*, *R. lutea*, *R. paludosa*, *R. rufescens*, *R. spinulosa*, *R. subtilis*, *R. tsugina*, *Ramariopsis citrina*, *Typhula anceps*, *T. athyrii*, *T. caricina*, *T. chamaemori*, *T. euphorbiae*, *T. fruticum*, *T. hollandii*, *T. hyalina*, *T. lutescens*, *T. muelleri*, *T. olivascens*, *T. pachypus*, *T. piceicola*, *T. spathulata*, *T. sphaeroidea*, *T. subvariabilis*, *T. todei*.

Большая часть клавариоидных грибов Урала относится к порядкам *Cantharellales* и *Gomphales* – 56,5 и 38%, соответственно. Порядок *Hericiales* представлен шестью видами. Ведущими семействами являются *Typhulaceae*, *Ramariaceae* и *Clavariaceae* включающие 40–41 вид. Далее следуют семейства *Pterulaceae* (12 видов), *Clavariadelphaceae* (8), *Hericiaceae* (6) и *Clavulinaceae* (5). В общей сложности, эти семь семейств включают 95 % всех видов, а на

Таблица 1

Таксономическая структура биоты клавариоидных грибов Урала

ПОРЯДКИ, Семейства (число родов/видов)	Рода (число видов)
CANTHARELLALES (9/91)	
Aphelariaceae (1/1)	*Aphelaria* (1)
Clavariaceae (3/40)	*Clavaria* (15), *Clavulinopsis* (18), *Ramariopsis* (7)
Clavulinaceae (1/5)	*Clavulina* (5)
Physalacriaceae (1/2)	*Physalacria* (2)
Sparassidaceae (1/2)	*Sparassis* (2)
Typhulaceae (2/41)	*Pistillaria* (2), *Typhula* (39)
GOMPHALES (5/61)	
Clavariadelphaceae (2/8)	*Clavariadelphus* (4), *Macrotyphula* (4)
Pterulaceae (2/12)	*Lentaria* (7), *Pterula* (5)
Ramariaceae (1/41)	*Ramaria* (41)
HERICIALES (3/9)	
Clavicoronaceae (1/3)	*Clavicorona* (3)
Hericiaceae (2/6)	*Ceratellopsis* (3), *Mucronella* (3)

долю трех ведущих (*Ramariaceae*, *Typhulaceae* и *Clavariaceae*) приходится 77%. Они образуют ядро биоты клавариоидных грибов Урала. Наиболее крупными родами являются *Ramaria* (41 вид), *Typhula* (39), *Clavulinopsis* (18), *Clavaria* (15), *Lentaria* (7), *Ramariopsis* (7), *Clavulina* (5), *Pterula* (5). Только один род из 17 является одновидовым (*Aphelaria*). Средняя видовая насыщенность семейства составляет 15, родовая насыщенность семейства 1,5. Коэффициент видовой насыщенности рода 9,5.

Ведущее положение семейства *Typhulaceae* и высокое видовое богатство родов *Ceratellopsis*, *Clavariadelphus*, *Typhula* придает исследуемой биоте бореальные черты. С другой стороны, высокая видовая насыщенность семейства *Ramariaceae* и рода *Ramaria*, а также семейств *Clavariaceae* и *Pterulaceae* придает ей неморальные черты. По видовому составу биота клавариоидных грибов Урала обнаруживает близость с горными районами Европы и Южной Сибири (рис. 1).

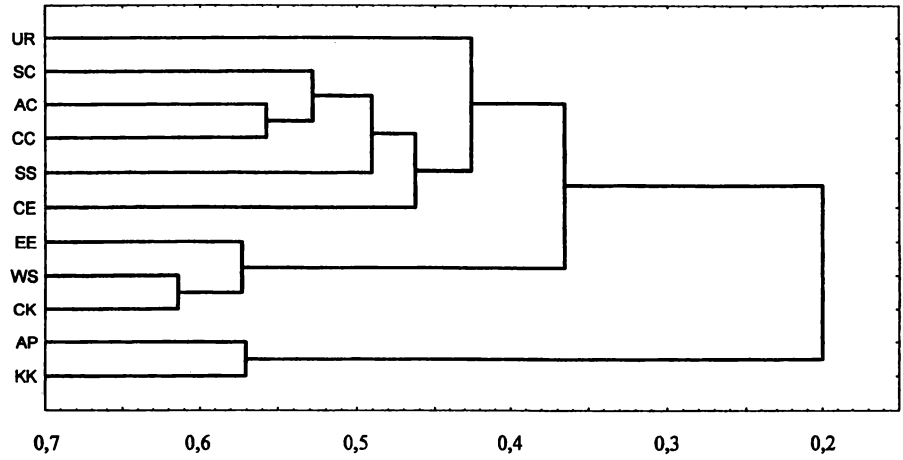

Рис. 1. Сходство видового состава клавариоидных грибов Урала и других регионов Северной Евразии

UR – Уральско-Новоземельская горная страна; **SC** – Скандинавия; **CE** – Центральная Европа; **EE** – Восточно-Европейская возвышенность; **AC** – Альпийско-Карпатская горная страна; **CC** – Крымско-Кавказская горная страна; **WS** – Западно-Сибирская равнина; **SS** – горы Южной Сибири; **AP** – Амурско-Приморская страна; **KK** – Камчато-Курильская горная страна; **CK** – Тургай и Центральный Казахстан.

4.1. Таксономический анализ клавариоидных грибов различных физико-географических областей Урала.

Наиболее обедненные комплексы клавариоидных грибов отмечены для **Новой Земли** и **Мугоджар** (35–46 видов) с минимальными таксономическими пропорциями: видовая и родовая насыщенность семейства составляют 3,5–4,2 и 1,4, соответственно, а видовая насыщенность рода 5,0–6,2. Ведущие семейства *Typhulaceae* и *Clavariaceae*. Самый крупный род – *Typhula* (15–16 видов). Отсутствуют специфичные виды. На втором месте по таксономическому богатству находятся комплексы клавариоидных грибов **Полярного** и **Приполярного Урала**, где отмечено 58–66 видов, видовая и родовая насыщенность семейства составляют 8,3 и 1,5, соответственно, а видовая насыщенность рода 5,3 – 5,5. Ведущие семейства – *Typhulaceae*, *Clavariaceae* и *Ramariaceae*. Самые крупные роды – *Typhula* (21 вид) и *Clavulinopsis* (9). Лишь один вид (*Clavulinopsis arctica*), является специфичным для этих областей. На **Среднем** и **Южном Урале** отмечены самые высокие показатели

таксономического разнообразия клавариоидных грибов (131–141 вид), видовая и родовая насыщенность семейства составляют 13,1–14,1 и 1,6 соответственно, а видовая насыщенность рода 8,8–8,2, что заметно отличает эти районы от предыдущих (рис. 2). Ведущие семейства – *Typhulaceae*, *Ramariaceae* и *Clavariaceae*, а самые крупные роды – *Typhula* (42 вида), *Ramaria* (41), *Clavaria* (13), *Clavulinopsis* (12). Большое количество специфичных видов: *Clavaria amoenoides*, *Ramaria lutea*, *Sparassis brevipes* и др. Комплекс клавариоидных грибов **Северного Урала** по таксономическим показателям занимает промежуточное место между перечисленными районами. Здесь отменно 82 вида клавариоидных грибов из 14 родов, 9 семейств. Видовая и родовая насыщенность семейства составляют 9,1 и 1,6 соответственно, видовая насыщенность рода – 5,9. По составу ведущих семейств (*Typhulaceae*, *Ramariaceae* и *Clavariaceae*) он ближе к среднеуральскому комплексу. Специфичные виды отсутствуют.

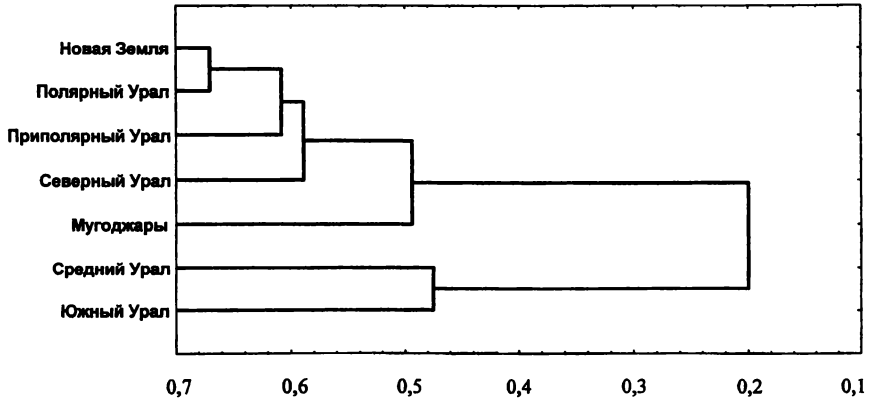

Рис. 2. Сходство видового состава клавариоидных грибов физико-географических областей Урала

ГЛАВА 5. ЭКОЛОГО-ТРОФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ БИОТЫ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ УРАЛА

Среди эколого-трофических групп клавариоидных грибов Урала преобладают сапротрофы, биотрофных видов значительно меньше (рис. 3).

5.1. Сапротрофы

5.1.2. Подстилочные сапротрофы

Среди сапротрофов максимальным видовым богатством характеризуются подстилочные сапротрофы (табл. 3). Больше всего их в тундрово-арктических районах, минимум – в широколиственно-хвойных лесах. Большая их часть встречена на *отмерших листьях и хвое* – 33 вида. В основном это представители родов *Ramaria*, *Typhula*, *Ceratellopsis*. *Гербофилами* (28 видов) в основном являются представители семейства *Typhulaceae*, для которых отмечен высокий уровень субстрат-специфичности. Так, *Typhula caricina* приурочен только к отмершим листьям осок, только на представителях семейства Gentianaceae растет *T. muelleri*, на злаках – *T. graminum*, на Athyrium – *Typhula todei*, на Matteuccia – *T. struthiopteridis*. На *отмерших веточках* развиваются 14 видов, половина которых облигатны для данной группы: *Marcotyphula fistulosa*, *Pistillaria paradoxa*, *Typhula spathulata* и др. Представители других групп подстилочных сапротрофов (бриотрофы, карботрофы, микотрофы) немногочисленны и в сумме составляют 6%.

5.1.2. Гумусовые сапротрофы

Вторыми по количеству видов являются гумусовые сапротрофы (72), 60 видов являются облигатными для этой группы. В основном это представители семейств *Ramariaceae*, *Clavariaceae*, *Clavariadelphaceae*, *Pterulaceae*. Самый высокий их процент отмечен в степной зоне, а к северу он уменьшается.

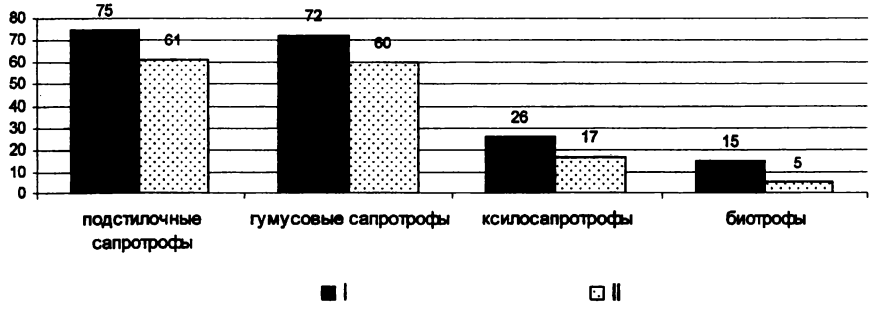

Рис. 3. Соотношение эколого-трофических групп клавариоидных грибов Урала, шт.

I – общее количество видов в эколого-трофической группе; **II** – количество облигатных видов

Отмечена избирательность к произрастанию либо в хвойных (*Clavariadelphus pistillaris*, *Ramaria spinulosa*), либо лиственных лесах (*Clavaria zollingeri*, *Ramaria botrytoides*), на лугах, в степях (*Clavulina cartilaginea*, *Clavulinopsis tenella*). Наиболее широкая экологическая амплитуда у *Clavaria falcata*, *C. argillacea*, *Clavulina cinerea* и *C. cristata*, встречающихся во всех типах местообитаний.

5.1.3. Ксилосапротрофы

Ксилосапротрофами являются 26 видов, из них облигатные 17. В основном это представители семейств *Ramariaceae*, *Pterulaceae*. Наибольшее количество отмечено на древесине основных лесообразующих пород – сосне (15 видов), пихте (14) и дубе (12). Лишь 4 вида развиваются на древесных остатках какой-либо одной породы. Остальные развиваются на древесине хвойных (*Lentaria subcaulescens*, *Ramaria apiculata* и др.), либо лиственных пород (*Ramaria bourdotiana, Ramariopsis crocea* и др.), а также как на хвойных так и на лиственных породах (*Lentaria afflata*, *Mucronella calva*, *Ramaria stricta* и др.). Крайняя степень политрофности отмечена у *Clavicorona pyxidata,* способного развиваться на древесине всех основных лесообразующих пород Урала. Большая часть ксилосапротрофов обнаружена на заключительных стадиях разложения древесины: IV, V. Ряд из них развивается на *погребенной древесине* и это все факультативные ксилосапротрофы.

5.2. Биотрофы

К биотрофам относятся 15 видов. Лишь 5 являются облигатными паразитами: *Typhula betae*, *T. humulina*, *T. ishikariensis, T. incarnata*, *Sparassis brevipes.* Для биотрофов характерна хорошо выраженная специализация: только на травянистых встречаются *Typhula euphorbiae*, *T. phacorrhiza*, *T. trifolii*, а *Clavicorona pyxidata*, *Sparassis brevipes*, *S. crispa* – только на древесных. Лишь один вид – *Typhula micans* – отмечен как на травянистых, так и на древесных растениях. Основная часть биотрофных клавариоидных грибов отмечена на антропогенно-измененных территориях, в южной тайге и хвойно-широколиственных лесах.

ГЛАВА 6. ЭКОЛОГО - ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ БИОТЫ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ УРАЛА

6.1. Зонально-географические группы клавариоидных грибов

В зависимости от особенностей зонального распределения можно выделить несколько зонально-географических групп клавариоидных грибов (табл. 3).

Эврибионты, способные развиваться во всем диапазоне природных условий региона: *Clavaria argillacea*, *C. falcata*, *Clavicorona pyxidata*, *Clavulinopsis vernalis*, *Typhula caricina*, *T. sclerotioides*, *T. uncialis*, *T. variabilis*, а также виды не отмеченные в крайне северных или южных частях Урала.

Эврибионтные лесные виды, встречающиеся от лесотундры до лесостепи включительно: *Clavariadelphus ligula*, *Clavulinopsis corniculata*, *Mucronella calva*, *Pterula multifida*, *Typhula spathulata* и др.

Бореально-лесные виды, приуроченные к таежным лесам (лесотундра - южная тайга): *Clavariadelphus sachalinensis*, *Ramaria corrugata*, *R. suecica*, *Sparassis crispa*.

Неморально-лесные виды, ограниченные в своем широтном распространении широколиственными лесами: *Clavaria zollingeri*, *Ramaria broomei*, *R. flavescens*, *R. lutea*, *R. subbotrytis*, *Sparassis brevipes* и др.

Таблица 2

Основные зонально-географические группы клавариоидных грибов Урала

Зонально-географические группы	Доля, %
ЭВРИБИОНТЫЕ	22.0
ЛЕСНЫЕ, ЭВРИБИОНТНЫЕ	9.0
БОРЕАЛЬНО-ЛЕСНЫЕ	37.0
НЕМОРАЛЬНО-ЛЕСНЫЕ	26.2
ГИПОАРКТИЧЕСКИЕ	3.9
ЛЕСОСТЕПНЫЕ	1.9

Три вида (*Clavulinopsis tenella, Clavulina cartilaginea, Typhula euphorbiae*) в зонально-географическом отношении являются лесостепными видами. *Clavulinopsis arctica*, *C. corynoides*, *C. luteo-ochracae*, *Typhula chamaemori*, *Ramariopsis subarctica*, ограничены в своем распространении тундрами и, соответственно этому, их можно определить как гипоарктические, или субаркто-монтанные. Видов, приуроченных исключительно к степным и пустынным районам, не обнаружено.

6.2. Зональные комплексы клавариоидных грибов

6.2.1. Тундрово-арктические комплексы

Для них характерно минимальные таксономические параметры (табл. 3), преобладание эврибионтных видов (90%). Зонально-специфичными являются лишь два вида: *Clavulinopsis arctica* и *Ramariopsis subarctica.* Два ведущих семейства – *Typhulaceae* и *Clavariaceae* включают 85% видов. Крупнейшие роды *Typhula* (13), *Clavulinopsis* (6), *Clavaria* (5). Видовая и родовая насыщенность семейства составляет 5,0 и 1,4, соответственно. Видовая насыщенность рода 3,5. Преобладают подстилочные сапротрофы (89%).

6.2.2. Бореально-лесные комплексы

Отмечен высокий уровень таксономического разнообразия – 130 видов (табл. 4), высокие значения коэффициентов видовой насыщенности семейств (13,0) и родов (8,2), много специфичных видов: *Clavariadelphus sachalinensis*, *Ramaria corrugata, R. suecica* и др. Ведущие семейства *Typhulaceae*,

Таблица 3

Таксономические характеристики зональных комплексов клавариоидных грибов Урала

Зональные комплексы	Количество			Коэффициенты			Специфичные шт.
	В	**Р**	**С**	**В/Р**	**В/С**	**Р/С**	
Тундрово-арктический	35	10	7	3,5	5,0	1,4	4
Бореально-лесной	130	16	10	8,2	13,0	1,6	18
Неморально-лесной	136	16	10	8,5	13,6	1,6	26
Пустынно-степной	37	11	7	3,4	5,3	1,6	-
Урал в целом	161	17	11	9,5	14,6	1,5	-

Clavariaceae, *Ramariaceae* включают 85% видов. Крупные роды – *Typhula* (40), *Ramaria* (27), *Clavulinopsis* (15), *Clavaria* (10). Преобладают бореально-лесные (42%) и эврибионтные (36%) виды. Бореально-лесная зона подразделяется на несколько подзон, с характерными для них микокомплексами.

Наименьшими таксономическими показателями характеризуются **лесотундровые, северотаежные** и **среднетаежные** комплексы: 57–82 видов, видовая и родовая насыщенность семейства составляет 8,1–9,1 и 1,6, соответственно. Видовая насыщенность рода 5,2–5,9. Большая часть видов являются эврибионтными (85%). Специфичные виды отсутствуют. Ведущие семейства – *Typhulaceae*, *Clavariaceae*, *Ramariaceae* (77%), крупные роды *Typhula* (21–33 вида) и *Clavulinopsis* (8–14). Преобладают подстилочные сапротрофы (73–85%). **Южнотаежные** комплексы значительно богаче: 127 видов, видовая и родовая насыщенность семейства составляет 12,7 и 1,6 соответственно, видовая насыщенность рода – 8,0. Преобладают бореально-лесные виды (42%) и эврибиотные (38%), появляются неморально-лесные виды (12%). Много зонально-специфичных видов: *Clavaria asperulospora*, *Clavulinopsis cinereoides*, *Ramaria altaica*, *Typhula curvispora* и др. Ведущие семейства *Typhulaceae*, *Clavariaceae* и *Ramariaceae* (57%), а самые крупные роды *Typhula* (36), *Ramaria* (25), *Clavaria* (12), *Clavulinopsis* (12). Преобладают подстилочные (56%) и гумусовые (22%) сапротрофы.

6.2.3. Неморально-лесные комплексы

Здесь отмечено самое высокое таксономическое разнообразие клавариоидных грибов – 136 видов (табл. 4). Много зонально-специфичных видов: *Clavaria zollingeri*, *Ramaria broomei*, *R. lutea*, *R. subbotrytis*, *Sparassis brevipes* и др. На первое место среди ведущих семейств выходит *Ramariaceae*. Преобладают подстилочные (56%) и гумусовые (24%) сапротрофы, а также неморально-лесные (48%) и эврибионтные (27%) виды.

Неморально-лесная зона делится на подзоны широколиственно-хвойных и широколиственных лесов, а также подзону лесостепи.

Комплексы клавариоидных грибов **широколиственно-хвойных** и **широколиственных лесов** слабо дифференцированы друг от друга по таксономическому разнообразию (120 и 104 вида, соответственно). Видовая и родовая насыщенность семейства составляет 10,4–12,0 и 1,6 соответственно.

Видовая насыщенность рода 6,5–7,5. Для обоих комплексов характерен высокий уровень зонально-специфичных видов. Преобладают неморально-лесные виды, представляющие семейство *Ramariaceae*. Род *Ramaria* самый крупный (36 видов). Преобладают подстилочные (51–59 %) и гумусовые (23–24%) сапротрофы, своего максимума достигают ксилосапротрофы (20%).

Заметно отличается **лесостепной** комплекс, для которого характерно низкое таксономическое разнообразие (65 видов), видовая и родовая насыщенность семейства составляет 9,3 и 1,9 соответственно. Видовая насыщенность рода – 5,0. Отмечены лишь два зонально-специфичных, лесостепных вида (*Clavulinopsis tenella*, *Clavulina cartilaginea*). Самое крупное семейство *Typhulaceae*, доля *Ramariaceae* снижается, многовидовые роды – *Typhula* (25), *Ramaria* (17), *Clavulinopsis* (9), *Clavaria* (6). Доля эврибиотных (42%) и неморально-лесных (49%) видов примерно одинакова. Преобладают подстилочные (60%) и гумусовые (30%) сапротрофы.

6.2.3. Пустынно-степные комплексы

Характеризуются низким таксономическим разнообразием: 42 вида, видовая и родовая насыщенность семейства составляет 4,6 и 1,2, соответственно, видовая насыщенность рода – 3,8. Преобладают эврибионтные виды (88%), при полном отсутствии зонально-специфичных видов. Ведущие семейства – *Typhulaceae* и *Clavariaceae*, включающие 82% видов, многовидовой род один – *Typhula*. Преобладают подстилочные (63%) и гумусовые (33%) сапротрофы.

По видовому составу зональные комплексы клавариоидных грибов образуют два кластера (рис. 4). Первый включает комплексы «безлесных», а второй – лесных районов, с последующей их разбивкой на тундрово-арктическую и пустынно-степную, а также на бореально-лесную и неморально-лесную группы.

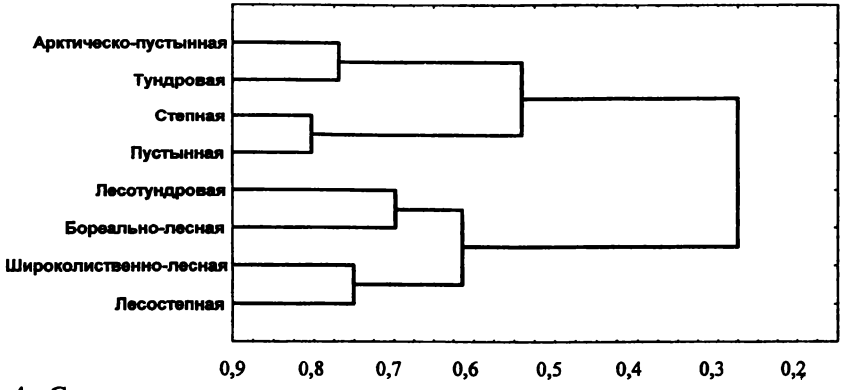

Рис. 4. Сходство видового состава зональных комплексов клавариоидных грибов.

6.3. Поясная дифференциация биоты клавариоидных грибов

Наравне с зональностью, для Урала как горной территории, свойственна и высотная поясность.

6.3.1. Горнотундровый пояс

Здесь отмечено минимальное видовое разнообразие клавариоидных грибов (37 видов). Преобладают эврибионтные виды (93%) и лишь *Clavulinopsis corynoides*, *Ramariopsis subarctica*, *Typhula chamaemori* являются субарктомонтанными. Ведущие семейства *Typhulaceae* и *Clavariaceae* (79% видов), многовидовые роды – *Typhula* (18 видов), *Clavulinopsis* (5), *Clavaria* (5). Видовая и родовая насыщенность семейства составляет 5,3 и 1,3 соответственно. Видовая насыщенность рода – 3,7. Абсолютно преобладают подстилочные сапротрофы (86%). По своим характеристикам эти комплексы ближе всего стоят к тундрово-арктическим и являются их горными аналогами.

6.3.2. Подгольцовый пояс

Здесь отмечено 60 видов клавариоидных грибов. В основном это эврибионтные виды (87%), специфичные отсутствуют. Ведущие семейства – *Typhulaceae*, *Clavariaceae* и *Ramariaceae* (76%), а многовидовые роды *Typhula* (20), *Ramaria* (7), *Clavulinopsis* (7), *Clavaria* (5). Видовая и родовая

насыщенность семейства составляет 8,6 и 1,6 соответственно. Видовая насыщенность рода – 5,4. Преобладают подстилочные (78%) и гумусовые (12%) сапротрофы. По своим характеристикам комплексы клавариоидных грибов подгольцового пояса являются аналогами комплексов зональной лесотундры.

6.3.3. Горно-лесной пояс

Этот пояс характеризуется высоким видовым богатством. Здесь отмечено 146 видов. Видовая и родовая насыщенность семейства составляет 16,2 и 9,1 сответственно. 124 вида встречаются в горно-таежных лесах, видовая и родовая насыщенность семейства составляет 13,8 и 8,3, соответственно. В горно-широколиственных лесах встречается 131 вид, видовая и родовая насыщенность семейства составляет 14,6 и 8,5 соответственно. Как в хвойных, так и в широколиственных горных лесах ведущими семействами являются *Ramariaceae* и *Clavariaceae*, а к ведущим родам относятся *Ramaria* (34), *Typhula* (33), *Clavaria* (9), *Clavulinopsis* (9), *Lentaria* (7), *Ramariopsis* (5). Преобладают подстилочные (51%) и гумусовые (25%) сапротрофы, много и ксилосапротрофов (20%).

6.4. Ценотическая приуроченность клавариоидных грибов

146 видов клавариоидных грибов Урала приурочены к лесным ценозам, из них облигатно лесными является 101 вид. 63 вида встречаются как в хвойных, так и в лиственных лесах.

6.4.1. Клавариоидные грибы хвойных лесов

Отмечено 103 вида, 40 из которых встречаются только здесь. Ведущие семейства – *Typhulaceae*, *Ramariaceae*, *Clavariaceae*. Коэффициент видовой насыщенности рода составляет 6,4, а семейства – 10,3. Родовая насыщенность семейства – 1,6. Больше всего клавариоидных грибов отмечено в светлохвойных - сосновых и лиственничных лесах (88 видов), из которых 16 являются специфичными для сосновых лесов: *Pistillaria paradoxa*, *Pterula rigida*, *Ramaria obtusissima*, *Ramariopsis tenuiramosa* и др. Для лиственничников таковых не отмечено.

Темнохвойные еловые, пихтовые и кедровые леса отличаются меньшим таксономическим разнообразием (63 вида), в пихтовых лесах встречается 62, в

еловых 46, а в кедровых 27 видов. Семь видов являются облигатными обитателями пихтовых лесов (*Clavicorona cristata*, *Ramaria rubella*), для еловых и кедровых лесов специфичных видов не отмечено. Несмотря на отмеченные особенности клавариоидных грибов светло- и темнохвойных лесов, по видовому составу они объединяются в один кластер, а внутри него образуют две самостоятельные группы (рис. 5).

6.4.2. Клавариоидные грибы лиственных лесов

Здесь отмечено 116 видов, из них 42 специфичных. Ведущие семейства *Typhulaceae*, *Ramariaceae*, *Clavariaceae*. Коэффициент видовой насыщенности рода составляет 8,3, а семейства 12,9, родовая насыщенность семейства 1,6. В березово-осиновых лесах встречается 81 вид, из которых 5 отмечены только здесь: *Clavaria oroensis*, *Typhula curvispora* и др. Видовая насыщенность рода равна 6,8, а семейства 9. Родовая насыщенность семейства составляет 1,3. Ведущие семейства – *Typhulaceae*, *Clavariaceae*, *Ramariaceae*. Осиновые леса беднее (28 видов), чем березовые – 78 видов. 44 вида встречаются в долинных лесах: в ивняках – 16 видов, в чернотополевниках – 28 видов, в ольшаниках – 30 видов. Ведущие семейства – *Typhulaceae* и *Clavariaceae*. Семейство *Ramariaceae* в долинных лесах отсутствуют, нет здесь и специфичных видов.

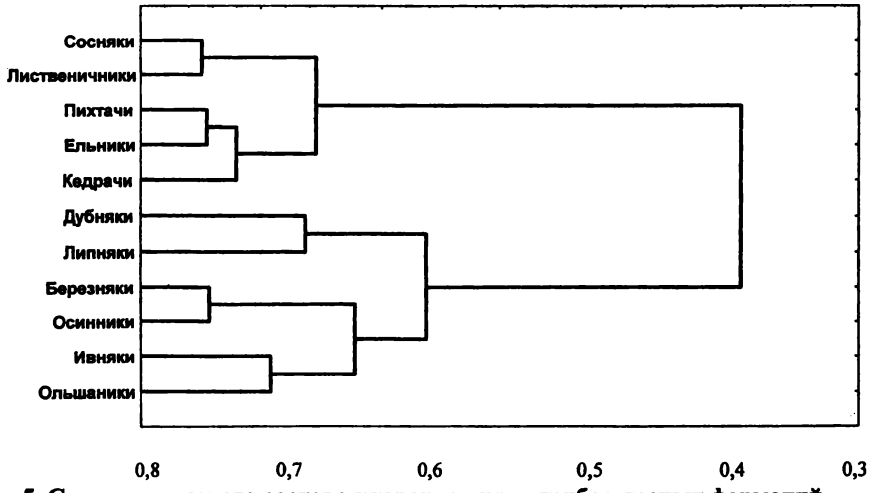

Рис. 5. Сходство видового состава клавариоидных грибов лесных формаций

Группировки клавариоидных грибов мелколиственных и долинных лесов четко обособляются от таковых хвойных лесов (рис. 5), и от широколиственных, где отмечено больше всего видов – 94, включая 25 специфичных: *Clavaria zollingeri*, *Ramaria lutea* и др.

ГЛАВА 7. РЕДКИЕ И НУЖДАЮЩИЕСЯ В ОХРАНЕ ВИДЫ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ УРАЛА

7.1. Группы редких видов

Около половины клавариоидных грибов Урала – 75 видов – являются редкими. Их редкость связана с природными особенностями Урала, а также с антропогенными факторами – лесозаготовительной деятельностью и рекреацией.

7.2. Охрана и мониторинг редких видов

Основной формой охраны редких видов являются особо охраняемые природные территории (ООПТ), на территории которых отмечена большая часть редких видов клавариоидных грибов Урала – 68 видов. Таким образом, виды, не встреченные на ООПТ, имеют большой риск исчезнуть из состава уральской микобиоты. По отношению к ним необходимо проведение дополнительных исследований на территории существующих ООПТ. В Красные книги уральского региона включены 11 видов клавариоидных грибов. Больше всего их в Красной книге Челябинской области: *Clavaria zollingeri*, *Clavariadelphus pistillaris*, *C. truncatus*, *Ramaria decurrens*, *R. flavescens*, *R. rubella*, *Sparassis brevipes*, *S. crispa*. Как минимум 23 вида необходимо включить в региональные Красные книги. Другой из возможных форм охраны, является создание микозаказников (Мухин, 1993) – местообитаний, где отмечена высокая концентрация редких видов. Такими местами является гора Веселая в Ашинском районе Челябинской области и Нижнеиргинская дубрава в Красноуфимском районе Свердловской области.

ВЫВОДЫ

1. Биота клавариоидных грибов Урала представляет собой развитое микогеографическое образование, насчитывающее в своем составе 161 вид, 17 родов, 11 семейств и 3 порядка. 120 видов впервые отмечаются для Урала, 50 являются новыми для России. Наиболее крупными таксономическими группами клавариоидных грибов Урала являются семейства *Typhulaceae*, *Ramariaceae* и *Clavariaceae*, к которым относится 77% видов. Состав ведущих семейств типичен для комплексов клавариоидных грибов Северной Евразии, в особенности европейских.

2. Семейство *Typhulaceae* является самым крупным в северной части Урала и достигает своего максимального видового богатства в бореально-лесной зоне. Рамариевые грибы (семейство *Ramariaceae*) – вторая по значимости группа клавариоидных грибов Урала обнаруживает максимальное видовое богатство в неморально-лесной зоне. Семейство *Clavariaceae* не проявляет выраженной широтной динамики видового богатства.

3. В силу значительной меридиональной протяженности Уральских гор, таксономическое разнообразие клавариоидных грибов разных физико-географических областей существенно различается: 35 видов на Новой Земле, 58 видов на Полярном Урале, 66 видов на Приполярном Урале, 82 видов на Северном Урале, 131 вид на Среднем Урале, 141 вид на Южном Урале, 46 видов в Мугоджарах. Это связано с особенностями ландшафтно-климатических условий различных меридиональных частей Уральской горной страны.

4. В эколого-трофическом отношении клавариоидные грибы по преимуществу сапротрофы (156 видов): подстилочные (75), гумусовые (72) и ксилосапротрофы (26). Крайне ограниченный круг представляют паразитические биотрофы (5 видов). По соотношению эколого-трофических групп, биота клавариоидных грибов Урала не обнаруживают каких-либо различий с комплексами других регионов Северной Евразии.

5. Клавариоидные грибы, в зависимости от особенностей своего зонального распределения, образуют несколько зонально-географических групп: эврибионтые (22%), лесные эврибионтые (9%), бореально-лесные (37%), неморально-лесные (26,2%), гипоарктические (3,9%), лесостепные (1,9%) виды.

Это свидетельствует о том, что разные виды клавариоидных грибов различным образом реагируют на один и тот же широтный градиент ландшафтно-климатических условий.

6. Комплексы клавариоидных грибов, приуроченные к различным растительным зонам, существенно различаются. Наиболее развитыми по таксономическому разнообразию являются бореально-лесные и неморально-лесные комплексы, насчитывающие в своем составе 130–136 видов клавариоидных грибов, значительная часть которых зонально-специфичные (14–19%). Тундрово-арктические и пустынно-степные комплексы отличаются как низким видовым богатством клавариоидных грибов (35–37 видов), так и почти полным отсутствием специфичных для них видов.

7. В бореально-лесной зоне наиболее высокое таксономическое разнообразие клавариоидных грибов наблюдается в южнотаежных лесах (127 видов), здесь же выявлена и группа зонально-специфичных – южнотаежных видов (14). В подзонах, лежащих севернее, таксономическое разнообразие клавариоидных грибов снижается и составляет в средней тайге – 82 вида, северной тайге – 66, а в лесотундре – 57 широко распространенных видов.

8. Комплексы клавариоидных грибов подзон широколиственно-хвойных и широколиственных лесов слабо дифференцированы друг от друга по таксономическому разнообразию (120 и 104 вида соответственно) и представленности в них зонально-специфичных видов (4 и 14 видов). Существенные отличия обнаруживает лишь лесостепной комплекс, для которого характерны низкое видовое богатство клавариоидных грибов (65 видов) и незначительное число зонально-специфичных, лесостепных видов (3).

9. 141 вид клавариоидных грибов встречается в лесных ценозах, сриди которых 101 вид является облигатно лесным. Комплексы клавариоидных грибов хвойных и лиственных лесов сильно различаются по составу образующих их видов. В хвойных лесах встречается 103 вида, 40 из которых отсутствуют в лиственных лесах, где отмечено 116 видов, из числа которых 42 нет в хвойных лесах. 63 вида встречаются как в хвойных, так и лиственных лесах.

10. Среди хвойных лесов, наибольшим таксономическим разнообразием клавариоидных грибов отличаются светлохвойные сосновые и лиственничные

леса (88 видов). Часть этих видов (16) являются облигатными обитателями сосновых лесов. В темнохвойных лесах встречается 63 вида клавариоидных грибов и больше всего их в пихтовых лесах – 62 вида, 7 из которых специфичные. Комплексы клавариоидных грибов лиственничных, еловых и кедровых лесов сильно обеднены в видовом отношении и в их составе нет специфичных видов.

11. С лиственными лесами связано 116 видов клавариоидных грибов. По уровню их видового богатства и специфичности на первом месте стоят широколиственные леса: 94 вида, 25 специфичных. В мелколиственных березово-осиновых лесах встречается 81 вид и лишь пять из них специфичны для этой группы лесов. С долинными лесами ассоциирована небольшая группа (44) широко распространенных в лиственных и хвойных лесах видов.

12. Около половины клавариоидных грибов Урала являются редкими. Для большинства из них лимитирующими факторами являются природные условия Урала, а также хозяйственная деятельность и рекреация. Основной формой сохранения редких видов является сеть существующих заповедников, где встречаются 68 редких видов, а также региональные Красные книги, в которые необходимо внести 23 редких вида клавариоидных грибов. Даны рекомендации по организации микозаказников «Ашинского» и «Нижнеиргинского».

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Растения и грибы национального парка «Припышминские боры» / В. А. Мухин, А. С. Третьякова, Д. В. Прядеин, А. Г. Пауков, М. М. Юдин, К. А. Фефелов, А. Г. Ширяев. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та, 2003. 204 с.

Ширяев А. Г. Редкие виды рогатиковых грибов Урала / А. Г. Ширяев // Проблемы изучения и охраны биоразнообразия и природных ландшафтов Европы: Сб. тр. междунар. конф. Пенза, 2001. С. 157–159.

Ширяев А. Г. Биогеографические связи клавариоидных базидиомицетов Урала / А. Г. Ширяев // Современная микология в России: Тез. докл. I съезда микологов России. Москва, 2002. С. 121.

Ширяев А. Г. Клавариоидные базидиомицеты заповедно-природного парка «Сибирские Увалы» / А. Г. Ширяев // Экологические исследования

восточной части Сибирских Увалов: Сборн. тр. заповедно-природного парка «Сибирские Увалы». Нижневартовск, "Приобье". Вып. 1, 2002. С. 69–79.

Ширяев А. Г. Влияние антропогенного фактора на распространение клавариоидных грибов в городах Урала / А. Г. Ширяев // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: Материалы V междунар. конф. Москва, 2002. С.275–277.

Ширяев А. Г. Сохранение биоразнообразия клавариоидных базидиомицетов на охраняемых территориях / А. Г. Ширяев // Заповедное дело России: принципы, проблемы, приоритеты: Материалы междунар. науч. конф. Бахилова Поляна, 2003. С. 412 – 413.

Shiryaev A. G. The ways of historical development of the clavarioid fungi (Basidiomycetes) on the Urals / A. G. Shiryaev // Abstracts of the symposium "Phytogeography of Northeast Asia: tasks for the 21st century". Vladivostok, 2003. P. 88.

Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы Северо-Западного Кавказа / А. Г. Ширяев // Перспектива–2004: Тез. докл. всероссийской науч. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых. Том III. Нальчик: КБГУ, 2004. С. 167–169.

Ширяев А. Г. [Clavariadelphus pistillaris, Sparassis crispa] // Красная Книга Тюменской области. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та, 2004. 510 с.

Shiryaev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. I. Boreal zone / A. G. Shiryaev // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38, вып. 4. P. 59–72.

Ширяев А. Г. Редкие виды клавариоидных грибов Урала / А. Г. Ширяев // Грибы в природных и антропогенных экосистемах: Сб. тр. междунар. конф. Санкт-Петербург, 2005. С. 318–322.

Shiryaev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. II. Nemoral zone / A. G. Shiryaev // Karstenia. 2006. Vol. 46. P. 27–45.

Ширяев А. Г. [Clavaria zollingeri, Clavariadelphus pistillaris, C. truncatus, Ramaria deccurens, R. flavescens, R. rubella, Sparassis brevipes, S. crispa] / А. Г. Ширяев // Красная книга Челябинской области. Екатеринбург: Изд-во Уральск. ун-та, 2006. 529 с.

Shiryaev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. III. Arctic zone / A. G. Shiryaev // Микология и фитопатология. 2006. Т. 39, вып. 4 (в печати).

Подписано в печать 17.04.06. Формат 60*84 1/16.
Бумага офсетная. Печать офсетная. Печ. л. 1,5.
Тираж 100 экз. Заказ 23.

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

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