

УДК 581.151

А. Г. Ширяев

Пространственная дифференциация таксономической и морфологической структуры биоты афиллофороидных грибов: предварительные результаты изучения средней тайги Евразии

Изучены таксономические и морфологические параметры биоты афиллофороидных грибов средней тайги, их варьирование в секторальном градиенте климата Евразии и с изменением масштаба исследования. Показано, что с изменением уровня континентальности и размера изученной площади меняется набор ведущих родов, их место в таксономическом спектре, а также соотношения морфологических групп. Результаты, выявленные для одного долготного сектора, нельзя экстраполировать на другие аналоги. По некоторым показателям изменения пространственной структуры микобиоты с ростом континентальности и снижением масштаба исследования сходны между собой по «внешним» проявлениям.

Ключевые слова: афиллофороидные грибы, биогеография, биоразнообразие, градиент, Евразия, клавариоидные, масштаб, Россия, Сибирь, Урал, Turphula.

Современное разнообразие и пространственная структура биоты детерминированы различными факторами, среди которых природно-климатические — одни из основных [30], а также результат существенно варьирует в зависимости от площади изучаемой территории [18, 29]. Для различных групп животных и растительных организмов подобные биогеографические и макроэкологические вопросы обсуждаются давно: установлены закономерности распределения основных морфологических, функциональных групп, выявлена таксономическая специфика отдельных широтных и долготных комплексов [11, 13, 28]. Однако для многих групп грибов исследование географии биоразнообразия лишь набирает оборот, что частично связано с нехваткой материала из различных удаленных районов [12, 18, 30]. В последнее десятилетие благодаря накопленным данным активизировались попытки прогнозирования возможного уровня разнообразия крупных групп грибов в России [3, 12, 14] и в мире [19, 21, 27, 30].

Наиболее хорошо изучены изменения биоты афиллофороидных грибов (Agaricomycetidae, Basidiomycota) в широтно-зональном градиенте. В Евразии одна из первых подобных работ посвящена исследованию зональных трендов видового богатства и трофической структуры биоты дереворазрушающих грибов острова Сахалин [5]. В более крупном масштабе изучена широтная западносибирская трансекта [8], а также уральская [15], для которых установлены зональные изменения различных показателей биоты афиллофороидных грибов. К настоящему времени лучше всего выявлены закономерности изменений сообществ грибов в зональном градиенте: установлены «характерные» (крупнейшие) роды, головные участки базовых таксономических спектров, преобладающие жизненные формы [8, 9, 14].

Градиенту континентальности уделяется крайне мало внимания в микологии по сравнению с широтным аналогом в противоположность исследователям брио- и лишенобиоты [2, 12]. В этом градиенте некоторые биоклиматические показатели в направлении от побережья океана к центру материка зачастую изменяются так же значительно, как в широтном и высотном направлениях [10]. Группа тифуловых грибов, вызывающих «снежную плесень» растений, оказывается богаче в приморских районах, тогда как с ростом континентальности их встречаемость и видовое богатство резко снижается [30]. Выявлены некоторые особенности распределения основных жизненных форм афиллофоро-

© Ширяев А. Г., 2015

идных в широтном и долготном градиенте [20]. Для клавариоидных грибов в градиенте континентальности и на различных широтных трансектах России трансформируются таксономические и эколого-морфологические параметры [14].

Исследования различных групп животных и растительных организмов показали существенные преобразования биоразнообразия и структурных параметров с изменением масштаба исследования [6, 7, 18, 22]. Подобные исследования грибов начались относительно недавно [12, 14, 30]. Один из основных вопросов данных работ заключается в том, что для многих групп растений показана фрактальная организация флоры, тогда как для мико- и лишенобиоты этот вопрос остается дискуссионным [1, 12, 17].

Таким образом, для афиллофороидных грибов изучение зонально-секторальных трендов, за редким исключением, проведено для регионов, расположенных в приморском и субконтинентальном климате. Многие из вышеперечисленных работ соответствуют различным масштабам пространства, в силу чего сравнение результатов оказывается затруднительно.

Цель данного исследования — показать, что параметры таксономической и морфологической структуры биоты афиллофороидных грибов, полученные, например, для приморских регионов, нельзя прямо экстраполировать на регионы с отличными климатическими чертами (например, на ультраконтинентальные), и наоборот. Анализ проблемы в различных масштабах пространства также может дать различные результаты. Таким образом, в работе сделана попытка взглянуть на традиционную микологическую проблему с точки зрения, которой уделяется крайне мало внимания.

Материалы и методы. Широтное исследование биоты афиллофороидных грибов проведено на модельной уральской трансекте, протянувшейся на 3000 км с севера на юг. Здесь представлены все типичные природные зоны/подзоны, характерные для вне(суб)тропической Евразии, что делает данный регион удобным объектом для выявления различных пространственных закономерностей распределения микобиоты. Как показывает сравнение с соседней европейской широтной трансектой, на Урале выявлен схожий уровень видового богатства, а также близкие показатели таксономической и морфологической структуры слагающих их отдельных зональных микокомплексов [9, 14, 15]. Каждый из 11 широтно-зональных микокомплексов, от арктических пустынь Новой Земли до степей и пустынь Мугоджар, в среднем имеет площадь в 100 тыс. км².

Секторальные изменения микобиоты рассмотрены на примере таежной зоны, где в градиенте континентальности [4, 10, 20, 28] исследован микокомплекс средней тайги (как наиболее типичной «таежной» подзоны). В работе использованы данные по долготной среднетаежной трансекте Евразии от наиболее континентального сектора — якутского (восточносибирского), характеризующегося самым ультраконтинентальным климатом на планете, до Фенноскандии (среднеевропейского) с приморским типом климата. Трансекта включает 6 долготных микокомплексов, каждый из которых, как и описанные выше широтные, в среднем соответствует площади в 100 тыс. км².

В месте «пересечения» широтной и долготной трансект исследован модельный зонально-секторальный микокомплекс — уральский среднетаежный. Он хорошо изучен: здесь, еще в 40-х годах прошлого века стали проводиться регулярные работы по изучению афиллофороидных грибов сотрудниками Института биологии УФАН (ныне ИЭРиЖ УрО РАН) и других организаций. Таким образом, исследования в данном регионе ведутся уже 70 лет, и более того, они проводятся на одних и тех же локальных территориях, среди которых стоит отметить: хр. Молебный Камень, хр. Конжаковский Камень, гора Кумба, восточный склон плато Кваркуш, заповедник Денежкин Камень, Печоро-Илычский и т.д.

Площадь всей среднетаежной подзоны Евразии составляет порядка 1 млн. км², а уральского среднетаежного сектора — 100 тыс. км², и далее этот сектор рассматривается в более мелких пространственных масштабах. В данном исследовании изучаемая площадь изменяется на 10 порядков: с 0,0001 до 1 млн. км² для соответствующих микрокомплексов. Нами изучены шесть из них: 0,0001, 0,01, 1, 100, 100 тыс. и 1 млн. км². Модельное исследование по выявлению биоразнообразия грибов в масштабах от 0,0001 до 100 км² представлено на примере локалитета «Кваркуш», расположенного на восточных предгорьях плато Кваркуш (Пермский край, Красновишерский р-н; 60°07' с.ш., 58°46' в.д.), в темнохвойных лесах с преобладанием *Abies sibirica* Ledeb., *Picea obovata* Ledeb., *Pinus sibirica* Du Tour, а также осины, березы, ольхи, рябины, ивы и черемухи. Работы здесь проводились в период с 2003 по 2010 г. Площадь локалитета — 100 км². Результаты исследования трех наименьших площадей (1, 0,01 и 0,0001 км²) представлены в виде среднего арифметического ($n = 6, 11$ и 17 для трех этих площадей соответственно). В данном исследовании приведены результаты, выявленные для площадок, визуально наиболее полно соответствующих структуре лесного массива изучаемого региона (включая зональные и интразональные биотопы), притом в некоторой повторности, обеспечивающей максимально возможное присутствие микроместообитаний для большего числа видов грибов. Спецификой региона можно считать островную вечную мерзлоту, отсутствующую в аналогичном секторе Восточно-Европейской равнины.

Для обобщенной демонстрации результатов исследования морфологической структуры используется термин «жизненные формы» грибов, отражающий традиционные, общеизвестные во всем мире названия морфологических групп афиллофороидных грибов: кортициоидные, пороидные, клавариоидные и др. Несмотря на то что объемы таксонов (родов) грибов постоянно изменяются [16], тем не менее таксономический анализ, например анализ распределения видового богатства по числу крупнейших родов, в отечественной микологии остается одной из важнейших составляющих большинства работ при изучении биоразнообразия микобиоты.

Для отражения структурных параметров микобиоты использованы традиционные показатели: видовое богатство — число видов, выявленных для конкретной площади; видовая насыщенность рода; группа крупнейших (10 ведущих) родов; доля трех крупнейших жизненных форм (морфогрупп): кортициоидной, пороидной, клавариоидной. Также вычислены специфичные параметры: на примере клавариоидной жизненной формы рассматривается морфологический индекс (Cl/Co) как соотношение числа видов двух форм роста, свойственных клавариоидным: с неразветвленными, простыми плодовыми телами (Cl, от общепринятого названия в англоязычной литературе — *Club-like*) и разветвленными, кораллоподобными (Co, *Coral-like*). Также вычислен удельный вес видового богатства крупнейших родов, выявленных в тайге, от их общего числа видов в мире [23].

Результаты и их обсуждение. Афиллофороидные грибы — это группа гетеротрофных организмов, для развития которых преимущественно требуется древесный субстрат, следовательно, наиболее низкие показатели их видового богатства соответствуют безлесным районам. На уральской широтной трансекте в тундрах собран лишь 61 вид, а в умеренных пустынях — 62 вида [14]. С появлением древесных видовое богатство закономерно возрастает, составляя в лесотундре 196 видов, а в степях — 240. В пределах лесной зоны выявлены самые богатые зональные микокомплексы, богатство которых варьирует в диапазоне 200—750 видов. Самые крупные из них — это южно- и подтаежный, включающие 744 и 735 видов грибов, тем самым объединяя 77 ($\pm 0,5$) процентов видов (каждый в отдельности) от общего видового богатства трансекты. В средней тайге

собрано 607 видов, и этот уровень оказывается близким аналогичным показателям для широколиственных лесов (646) и лесостепи (554).

К настоящему моменту на Урале выявлено 960 видов афиллофороидных грибов из 218 родов [15 с дополнениями]. Крупнейший род — *Ramaria* включает 50 видов, что составляет 5,2% от общего числа видов афиллофороидных Урала (табл. 1). На втором месте располагается род *Typhula*, объединяющий 40 видов, а 3—5-е места делят роды *Hyphodontia*, *Tomentella*, *Phellinus*. В десятку ведущих родов также входят *Postia*, *Phlebia*, *Peniophora*, *Trechispora*, *Antrodia*. Эти ведущие роды включают 296 видов, составляя 30,8% от числа видов, известных в регионе.

Таблица 1

Крупнейшие роды афиллофоровых грибов Урала

Род	Урал (960 видов)	Лесотундра (196)	Средняя тайга (607)	Подтайга (735)	Широколиственные леса (646)	Лесостепь (554)
<i>Ramaria</i>	1/5,2	10–12/2,0	4/3,5	2/4,6	1/6,0	1/5,9
<i>Typhula</i>	2/4,2	1/9,7	1/4,6	1/4,8	2/4,6	2/4,8
<i>Hyphodontia</i> s.l.*	3–5/3,2	2/5,1	2/3,9	5/3,4	4/3,6	4/4,1
<i>Tomentella</i>	3–5/3,2	10–12/2,0	6–7/3,0	3–4/3,7	3/3,9	3/4,5
<i>Phellinus</i> s.l.	3–5/3,2	3–5/4,1	5/3,3	3–4/3,7	5/3,2	5/3,8
<i>Postia</i> *	6–7/2,6	0,5	3/3,8	6/2,7	6/2,8	7/2,9
<i>Phlebia</i> *	6–7/2,6	1,0	6–7/3,0	9–10/1,9	8–9/2,2	8/2,5
<i>Peniophora</i>	8/2,5	3–5/4,1	9–10/2,1	7/2,5	7/2,6	6/3,6
<i>Trechispora</i>	9/2,5	7–9/2,5	1,8	1,6	10–11/2,0	0,9
<i>Antrodia</i> s.l.*	10/1,9	1,5	8/2,5	9–10/1,9	10–11/2,0	9/2,2
<i>Clavaria</i> s.str.	1,8	7–9/2,5	1,3	8/2,4	1,8	1,8
<i>Skeletocutis</i> *	1,7	0,5	9–10/2,1	1,4	1,2	1,1
<i>Steccherinum</i>	1,7	1,0	1,3	1,6	8–9/2,2	10–11/2,0
<i>Sistotrema</i>	1,6	10–12/2,0	1,5	1,5	1,2	1,1
<i>Polyporus</i>	1,4	1,0	1,5	1,6	1,8	10–11/2,0
<i>Tubulicrinis</i> *	1,3	3–5/4,1	2,0	1,5	1,4	0,4
<i>Hyphoderma</i>	1,3	0,5	1,2	1,1	1,5	1,6
<i>Hyphochnicium</i>	1,3	0,5	1,3	1,4	1,4	1,1
<i>Botryobasidium</i> *	1,1	6/3,1	1,6	1,2	1,2	1,3
Всего-10	296	77	203	229	213	216
Доля, %	30,8	39,3	32,9	31,1	32,9	39,0

Примечание: здесь и далее в числителе — место рода в спектре, в знаменателе — доля от общего числа видов на трансекте. Для родов, занимающих место ниже десятого, место в спектре не указано. Звездочкой отмечены роды, у которых максимальное видовое богатство приходится на среднюю тайгу. Всего-10 — сумма видов в десятке крупнейших родов. Доля — доля крупнейших родов от общего числа видов в подзоне, %.

Однако для отдельных зональных микокомплексов набор ведущих родов зачастую более чем на половину не совпадает с базовым уральским. Так, в лесотундровом спектре крупнейшие роды — это *Typhula*, *Hyphodontia*. При этом по сравнению с базовым спектром выпадают роды *Postia*, *Phlebia*, *Tomentella*, *Antrodia*. С другой стороны, добавляются роды, отсутствующие в базовом спектре: *Clavaria*, *Sistotrema*, *Tubulicrinis*, *Botryobasidium*, при этом *Tubulicrinis* оказывается одним из крупнейших, занимая 3—5-е места вместе

с *Phellinus* и *Peniophora*. Род *Botryobasidium* поднимается на 6-е место. В среднетаежном микокомплексе, как и в лесотундровом, первые два места занимают роды *Typhula* и *Huiphodontia*, тогда как на третье выходит род *Postia*, отсутствующий среди крупнейших родов лесотундры. На четвертое место поднимается *Ramaria*, в лесотундре занимающий лишь 10—11-е места, на пятом находится род *Phellinus*. Шестое и седьмое места делят роды *Tomentella* и *Phlebia*, отсутствующие среди крупнейших в лесотундре. Род *Skeletocutis* вместе с *Peniophora* занимает 9—10-е места, при этом среднетаежный микокомплекс оказывается единственным на Урале, где *Skeletocutis* входит в десятку ведущих родов. Стоит отметить, что для этого рода, равно как для *Antrodia*, *Botryobasidium*, *Huiphodontia*, *Phlebia*, *Postia* и *Tubulicrinis*, максимальное видовое богатство на Урале выявлено в среднетаежной подзоне, что подтверждает статус «индикаторов таежной микобиоты», присвоенный этим родам в отечественной микологической литературе. Родовой спектр лесотундрового и среднетаежного микокомплексов существенно отличается от базового уральского.

В подтаежных районах (включающих хвойно-широколиственные леса западного макросклона Урала и сосново-березовые — восточного), как и в двух предыдущих, род *Typhula* занимает первое место. На второе место выходит род *Ramaria*, далее следуют *Tomentella* и *Phellinus*. Среди крупнейших родов подтаежного микокомплекса лишь один род (*Clavaria*) не входит в базовый таксономический спектр. Род *Steccherinum* входит в группу крупнейших в подтаежном регионе, но отсутствует в базовом уральском. В целом место крупнейших родов в подзоне оказывается схожим с базовым спектром родов Урала. В широколиственном микокомплексе *Ramaria* выходит на первое место, что свойственно базовому спектру. Род *Typhula*, лидирующий в «северных» микокомплексах, опускается на второе место. Порядок расположения родов в данном зональном микокомплексе наиболее соответствует базовому спектру. В лесостепи спектр родов также схож с базовым: лишь два рода (*Steccherinum* и *Polyporus*), входящие в десятку крупнейших родов лесостепи, отсутствуют в нем. Интересно, что роды *Huiphoderma* и *Hypochnicium*, занимающие 17 и 18 места в верхней части родового спектра Урала, не входят в десятку крупнейших родов ни в одном из зональных микокомплексов. Максимальное число видов этих двух родов выявлено в широколиственных лесах. Во многом схожие таксономические показатели биоты афиллофороидных грибов отмечены в Финляндии [25].

Близкий набор ведущих родов установлен и для других широтных трансект (например, средне- и восточноевропейской), при этом полученным результатам зачастую придается статус константы, которую экстраполируют и на другие долготные аналоги. Но так ли это? Повторяются ли результаты, установленные, например, для микокомплексов, развивающихся в условиях приморского климата, в ультраконтинентальном? Или в каждом секторальном микокомплексе существуют свои особенности?

Изменение структуры микобиоты в градиенте континентальности. На исследованном среднетаежном градиенте Евразии выявлено 816 видов афиллофороидных грибов. В ультраконтинентальных условиях развивается самый бедный микокомплекс, включающий всего 356 видов (табл. 2). Со снижением континентальности в направлении побережья океана уровень видового богатства возрастает, составляя в Средней Сибири 406 видов, а в Западной Сибири — 507. На Урале, как уже отмечалось, выявлено 607 видов афиллофороидных грибов, и западнее этот показатель существенно не изменяется (варьирует в диапазоне 583—635 видов). Тем самым подтверждается тезис о схожем уровне видового богатства (в данном масштабе) уральской, восточно- и средневропейской микобиоты, что также продемонстрировано на примере клавиариоидной жизненной фор-

мы [13]. Крупнейшие роды в средней тайге Евразии — это *Typhula* и *Hyphodontia*, включающие по 32 вида, немного меньше видов объединяют *Postia* (29), *Ramaria* (28), *Phlebia* (27), также в группу крупнейших входят роды *Tomentella* (22), *Phellinus* и *Hyphoderma* (по 18 видов), по 17 видов включают *Tubulicrinis*, *Antrodia*, *Skeletocutis* и *Trechispora*. В общем это схожий набор родов, что и в среднетаежном уральском комплексе. Изучение спектров различных широтных трансект свидетельствует о заметном изменении позиций родов с ростом континентальности (табл. 2).

Таблица 2

Крупнейшие роды афиллофоровых грибов средней тайги Евразии

Род	Средняя тайга (816 видов)	Сектор континентальности		
		среднеевропейский (635)	уральский (607)	восточносибирский (356)
<i>Typhula</i>	1–2/3,9	1/3,2	1/4,6	1/5,4
<i>Hyphodontia</i> s. l.	1–2/3,9	3/2,9	2/3,9	2/4,1
<i>Postia</i>	3/3,5	4/2,8	3/3,6	6/2,8
<i>Ramaria</i>	4/3,4	2/3,2	4/3,5	2,0
<i>Phlebia</i>	5/3,3	5/2,5	6–7/3,0	10–11/2,2
<i>Tomentella</i>	6/2,7	9/1,7	6–7/3,0	3/3,7
<i>Phellinus</i> s. l.	7–8/2,2	6/2,1	5/3,3	4–5/3,4
<i>Hyphoderma</i>	7–8/2,2	10–11/1,5	1,2	0,8
<i>Tubulicrinis</i>	9–12/2,1	1,4	2,0	4–5/3,4
<i>Antrodia</i> s. l.	9–12/2,1	7–8/2,0	8/2,5	7–9/2,5
<i>Skeletocutis</i>	9–12/2,1	1,7	9–10/2,1	1,4
<i>Trechispora</i>	9–12/2,1	7–8/2,0	1,8	1,7
<i>Polyporus</i>	1,7	1,1	1,5	7–9/2,5
<i>Clavaria</i> s. str.	1,6	10–11/1,5	1,3	1,4
<i>Peniophora</i>	1,6	1,2	9–10/2,1	7–9/2,5
<i>Botryobasidium</i>	1,5	1,0	1,6	10–11/2,2
Всего-10	257	259	203	149
Доля, %	31,5	31,8	32,9	41,9

Несомненно, уровень исследованности видового богатства различных регионов возрастает. За прошедшее десятилетие число видов афиллофороидных, известных из средней тайги Якутии, возросло в 2 раза, и, вероятно, это не предел. Даже если в настоящий момент уровень биоразнообразия выявлен недостаточно, таксономическая и морфологическая структура региона характеризуется параметрами, отражающими закономерные изменения, происходящие с ростом континентальности. Схожие тенденции выявлены и для клавариоидных грибов [14].

С ростом континентальности место рода *Tomentella* возрастает с девятого до третьего, *Phellinus* — с шестого до четвертого-пятого, *Hyphodontia* — с третьего до второго, также повышается удельный вес родов *Polyporus*, *Peniophora*, *Botryobasidium* и *Tubulicrinis* (табл. 2). С другой стороны, с ростом континентальности резко снижается место рода *Ramaria* — со второго-четвертого до тринадцатого, место рода *Postia* снижается с третьего-четвертого до шестого-седьмого, место рода *Phlebia* снижается с пятого до девятого-одиннадцатого. Место рода *Typhula* стабильно — во всех долготных секторах занимает первую позицию, род *Antrodia* повсеместно располагается на 6–8 местах, также стабильны позиции родов *Skeletocutis*, *Clavaria*.

Представленные результаты свидетельствуют, что показатели, выявленные для Урала (как и для других широтных трансект), нельзя экстраполировать на другие секторальные аналоги. Близкие выводы о невозможности напрямую соотнести спектры таксономические и морфологические различных регионов получены и для лишенобиоты [12]. Как нами установлено, с ростом континентальности (табл. 3) в 1,5–2 раза снижается видовое богатство и видовая насыщенность рода, в 1,5–2 раза возрастает доля группы крупнейших родов и морфологический индекс (CI/Co). На 5% возрастает доля клавариоидных и кортициоидных видов, и на ту же величину снижается доля пороидных. Уровень этих изменений существенен и во многом схож с аналогичными на широтных трансектах в пределах лесной зоны страны [15, 25]. В секторальном градиенте наиболее резкие изменения структуры микобиоты начинаются от Урала и возрастают восточнее, в направлении ультраконтинентальной Восточной Сибири. Близкие результаты недавно установлены для клавариоидных грибов: с ростом пессимальности условий (ростом континентальности, широты и высоты) значительно упрощается таксономическая, трофическая и морфологическая структура [14].

Таблица 3

Изменение параметров разнообразия среднетаежной биоты афиллофоровых грибов вдоль градиента континентальности (по секторальным микокомплексам, 100.000 км²)

Сектор	Индекс континентальности	Число видов, шт.	Видовая насыщенность рода	Доля крупнейших родов, %	Доля жизненных форм, %			Морфологический индекс (CI/Co)
					кортициоидные	пороидные	клавариоидные	
Среднеевропейский	23	635	3,7	31,8	44,7	34,3	14,8	1,5
Восточноевропейский	37	583	3,3	34,2	44,0	35,1	14,6	1,6
Уральский	48	607	3,5	35,7	44,8	33,9	16,3	1,7
Западносибирский	65	507	3,2	38,1	46,3	33,8	16,5	2,2
Среднесибирский	74	405	2,9	40,5	48,2	31,5	17,1	2,6
Восточносибирский	96	356	2,6	42,9	49,1	30,2	18,2	2,9

Изменение структуры микобиоты в различных масштабах. Параметры биоразнообразия существенно варьируют и с изменением масштаба исследования. Нами показано, что видовое богатство возрастает с ростом изучаемой площади (табл. 4). Микокомплекс самой малой изученной территории — 1 ар, или 1 сотка (10×10 метров = 100 м² = 0,0001 км²), в средней тайге Урала в среднем включает 36(±8) видов афиллофороидных грибов при общем варьировании от 15 до 59 видов. С ростом площади на 10 порядков (до 1 млн. км², где выявлено 816 видов) видовое богатство возрастает в 21 раз.

При изменении масштаба исследования меняется не только уровень видового богатства, но и структурные параметры микобиоты. Установлено, что при снижении площади многие параметры снижаются в диапазонах, аналогичных выявленным для широтного и долготного градиентов. Так, при уменьшении площади исследования на 10 порядков в 21 раз снижается видовое богатство и в 3 раза снижается видовая насыщенность рода, в 1,5–3 раза возрастает доля крупнейших родов и морфологический индекс. Почти на 20% возрастает доля клавариоидной жизненной формы, при этом снижается доля кортициоидных и пороидных. По многим параметрам уровень этих изменений даже более выражен по сравнению с долготным и широтным градиентом.

Таблица 4

Изменение параметров разнообразия среднетаежной биоты афиллофоровых грибов в различных масштабах

Площадь, км ²	Число видов, шт.	Видовая насыщенность рода	Доля крупнейших родов, %	Доля жизненных форм, %			Морфологический индекс (SI/Co)
				кортициоидные	пороидные	клавариоидные	
0,0001	38	1,3	50,2	36,1	27,7	33,4	4,0
0,01	112	1,6	42,5	36,4	29,5	30,7	3,3
1	209	2,0	37,8	37,3	33,0	26,4	2,4
100	326	2,6	35,6	40,1	33,2	22,5	1,8
100 000	607	3,5	33,4	44,8	33,9	16,3	2,1
1 000 000	816	4,1	31,5	50,8	34,0	14,3	1,3

Вероятно, пока преждевременно утверждать, какой модели распределения соответствует зависимость «видовое богатство — площадь» для афиллофороидных грибов. В ряде работ показано, что на относительно крупных площадях различия по видовому богатству грибов незначительны [12, 17, 26] или же констатируется наличие фрактальных свойств [1]. Наши данные свидетельствуют, что на небольших площадях (от 0,0001 до 0,01 км²) видовое богатство растет быстрее, чем на крупных (от 1 до 1 млн. км²). В средней тайге Урала на крупных площадях число видов возрастает в 0,55 раза на один порядок масштаба, тогда как на малых — в 1,5 раза, то есть втрое быстрее. Косвенно данный результат подтверждается тем, что лишь один локалитет «Кваркуш» с площадью в 100 км², включающий 326 видов, объединяет 40% видов, выявленных на всей среднетаежной трансекте (1 млн. км²). Однако данное исследование базируется лишь на шести «масштабах», что пока не позволяет считать результат однозначным. В целом схожие результаты распределения видового богатства в различных масштабах выявлены и при изучении лишайников [12].

На родовом уровне с уменьшением масштаба исследования также установлены схожие изменения, близкие выявленным при росте широты и континентальности. Так, в головной части таксономического спектра наиболее существенно, почти в 5 раз, с 3,9 до 18,4%, возрастает доля рода *Typhula* (табл. 5). На отдельных луговых участках площадью 100 м² доля тифуловых доходит до 80%, тогда как в мертвопокровных темнохвойных лесах составляет лишь 6%. В целом максимальный удельный вес видов рода *Typhula* в среднетаежном таксономическом спектре афиллофороидных среди других родов, а также максимальное число видов в таежной микобиоте от видового богатства рода в мире [23], несомненно, делает род *Typhula* важнейшим «индикатором» таежной микобиоты.

Для площади в 100 м² затруднительно представить «усредненный» список крупнейших родов с учетом числа видов (до единицы) ввиду значительного варьирования видового состава в зависимости от структуры исследуемого лесного массива. Так, для рода *Antrodia* в среднем на площади в 100 м² выявлено меньше одного вида. Для расчета изменения встречаемости этого рода в общем масштабном градиенте его доля усредненно оценена как 1,0% для самой малой изученной площади (встречаемость 0,46 вида / 100 м², при общем варьировании от 0 до 2 видов на площадку). Близкие результаты получены и для рода *Skeletocutis* (табл. 5).

Таблица 5

Крупнейшие роды афиллофоровых грибов средней тайги в различных масштабах пространства

Род	Площадь, км ²			
	1 000 000	100 000	1	0,0001
<i>Typhula</i>	1–2/3,9	1/8,6	1/9,1	1/18,4
<i>Hyphodontia</i> s. l.	1–2/3,9	3/6,4	2/4,3	2–7/5,3
<i>Postia</i>	3/3,5	2/7,0	6/2,9	2–7/5,3
<i>Ramaria</i>	4/3,4	6–8/5,8	4–6/3,3	2,6
<i>Phlebia</i>	5/3,3	6–8/5,8	7–10/2,4	2–7/5,3
<i>Tomentella</i>	6/2,7	6–8/5,8	4–6/3,3	2–7/5,3
<i>Phellinus</i> s. l.	7–8/2,2	5/6,1	3/3,8	2,6
<i>Hyphoderma</i>	7–8/2,2	2,1	1,9	2,6
<i>Tubulicrinis</i>	9–12/2,1	10–11/3,7	7–10/2,4	2–7/5,3
<i>Antrodia</i> s. l.	9–12/2,1	8/4,6	1,4	1,0
<i>Skeletocutis</i>	9–12/2,1	9/4,0	0,9	0,9
<i>Trechispora</i>	9–12/2,1	3,3	7–10/2,4	2,6
<i>Polyporus</i>	1,7	2,7	0,9	1,1
<i>Clavaria</i> s. str.	1,6	2,4	7–10/2,4	1,7
<i>Peniophora</i>	1,6	10–11/3,7	1,4	2,6
<i>Botryobasidium</i>	1,5	3,3	4–6/3,3	2–7/5,3
Всего-10	257	203	79	19
Доля, %	31,5	33,4	37,8	50,2

Примечание: всего-10 — сумма видов, представленных в таблице; доля — процентная часть от общего числа видов, выявленных для соответствующей площади.

В подобном «усредненном» списке подавляющая часть родов включает лишь 1 вид. При этом, учитывая, что родов с числом видов два и больше только семь, следуя методологии выявления группы крупнейших родов, все остальные роды, занимающие места с восьмого и ниже, также должны быть включены в этот список. Понимая некорректность подобной методологии, к группе «крупнейших» (для площади в 100 м²) относим роды, также входящие в спектр крупнейших родов для самой большой площади (1 млн. км²). Это позволяет установить тенденции изменения долей крупнейших родов во всем масштабном градиенте. Несомненно, предложенный метод также имеет недостатки.

Вероятно, в малом масштабе о достоверном богатстве родов можно судить лишь на участке в 0,01—1 км² (меньше нежелательно), так как на участках в 100 м² результаты «расплываются» и зависят от локальных факторов (южный ксерофильный склон, заболоченность, видовое богатство и высота травянистого покрова, число стволов древесных, стадия разложения древесины, размер бревен и т.д.), а представители различных родов грибов специфично реагируют на изменение подобных факторов в малом масштабе.

Таким образом, в таежной зоне для некоторых родов выявлена схожая реакция на рост континентальности и снижение площади: возрастают доли родов *Typhula*, *Hyphodontia*, *Phlebia*, *Tubulicrinis*, *Botryobasidium*, тогда как доли родов *Skeletocutis*, *Ramaria*, *Phellinus* снижаются (табл. 6), а некоторые роды вообще выпадают из базового спектра. Позиции родов *Clavaria*, *Antrodia*, *Postia* существенно не изменяются. С другой стороны, в ультраконтинентальном (восточносибирском) секторе заметно варьируют позиции не только вышеперечисленных родов, но также в группу лидирующих входят и некоторые «южные»: *Trametes*, *Steccherinum*, *Clavariadelphus*, *Ramariopsis*, *Fomitopsis* и другие, а в оке-

аническом (западноевропейском) — *Hypochnicium*. В некоторых случаях вышеперечисленные роды не только оказываются в лидерах таксономических спектров, но и среди доминантов по обилию.

Таблица 6

Изменение видового богатства отдельных родов с ростом континентальности и снижением масштаба исследования

Род	Сектор континентальности			Масштаб, км ²		
	среднеевропейский	восточносибирский	Δ	1 000 000	0,0001	Δ
<i>Typhula</i>	3,2	5,4	+1,7	3,9	18,4	+4,7
<i>Tubulicrinis</i>	1,4	3,4	+2,4	2,1	5,3	+2,5
<i>Clavaria</i>	1,5	1,4	1,0	1,6	1,7	1,0
<i>Ramaria</i>	3,2	2,0	-1,4	5,8	2,6	-2,2
<i>Skeletocutis</i>	2,1	1,4	-1,5	4,0	0,9	-4,4

Примечание: Δ — разница между сравниваемыми секторами континентальности и масштабами пространства.

Результаты данного исследования позволяют предположить, что в головной части таксономического спектра афиллофороидных грибов с ростом пессимальности условий (в направлении арктической, ультраконтинентальной и альпийской границы леса) и снижением площади исследования возрастает доля родов, виды которых формируют небольшие базидиомы (*Typhula*) на мелком травянистом и древесном опаде (*Hypodontia*, *Tomentella*, *Tubulicrinis*) [8, 9, 14, 16, 24]. В целом в северной Евразии с ростом континентальности климата и уменьшением изучаемого масштаба, так же как и с ростом широты, обнаруживаются изменения, сходные между собой по своим «внешним» проявлениям: снижается видовое богатство и видовая насыщенность рода; возрастает доля десяти крупнейших родов, доля клавариоидной жизненной формы и кортициоидной, а также существенно возрастает удельный вес видов с простыми, неразветвленными клавариоидными базидиомами (морфологический коэффициент).

Известно, что с ростом широты долготные различия в пределах одной зоны нивелируются [10, 12, 14], следовательно, среднетаежный микокомплекс — не «идеальный» вариант для выявления искомым закономерностей. В пределах Северной Евразии лучшие варианты — это изучение подтаежных, лесостепных и степных экосистем, где установлены наиболее существенные различия видового состава в градиенте континентальности как при изучении микобиоты, так и флоры и фауны [14, 22].

Несомненно, использованные методы зонально-секторального и мультимасштабного анализа неоднородности биоты афиллофороидных грибов еще далеки от совершенства и полученные результаты при разных комбинациях площади и биоклиматических градиентов пока дискуссионны. Выявленные результаты демонстрируют схожесть изменений некоторых параметров микобиоты, связанных с ростом широты, континентальности и снижением площади исследования.

Заключение. Представлены первые результаты изучения распределения сообществ афиллофороидных грибов в различных биоклиматических и мультимасштабных градиентах. До этого на подобной крупной группе грибов в масштабе континента, с использованием различных площадей (разницей в 10 порядков) исследования не проводились. Для секторальных микокомплексов среднетаежной биоты афиллофороидных грибов показана существенная гетерогенность видового состава, таксономической и морфологической структуры, а также установлены различия головных частей родовых спектров в градиенте континентальности, равно как при изменении масштаба исследования. Можно

констатировать, что универсального родового спектра для всех секторов отдельной зональной микобиоты не существует. Тем не менее можно перечислить ряд крупнейших родов, входящих в головную часть родового спектра всех таежных секторальных микокомплексов. Это традиционные «таежные роды»: *Typhula*, *Hyphodontia*, *Phlebia*, *Postia*, *Botryobasidium*, *Tubulicrinis*. Их доля остается высокой при изменении масштаба исследования и уровня континентальности климата. В подавляющем большинстве таксономических спектров тифуловые грибы располагаются на первом месте. В целом для каждого долготного сектора и масштаба исследования имеются свои специфические черты, зачастую существенно различающиеся. Поэтому при изучении пространственных трендов таксономического и морфологического разнообразия микобиоты необходимо уточнять секторальный регион (океаничность-континентальность) и масштаб исследования.

Установление пространственных закономерностей поможет точнее прогнозировать потенциальный уровень таксономического, морфологического и функционального разнообразия грибов, что будет способствовать развитию концепции охраны и рационального использования биоресурсов. Кроме того, это является базой для разработки микогеографического районирования России и мира, уже проведенного для лишенизированных и клавариоидных грибов.

Список использованной литературы

1. Арефьев С. П. Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов. Новосибирск : Наука, 2010. 260 с.
2. Игнатов М. С. Особенности разнообразия флор мхов на территории бывшего СССР // *Arctoa*. 1993. Т. 2. С. 13–47.
3. Коваленко А. Е., Бондарцева М. А., Каратыгин И. В. [и др.]. Состояние изученности и оценка видового разнообразия грибов и миксомицетов России // Грибы в природных и антропогенных экосистемах : тр. междунар. конф. СПб., 2005. С. 267–270.
4. Крестов П. В. Растительный покров и фитогеографические линии северной Пацифики : дис. д-ра ... биол. наук. Владивосток, 2006. 424 с.
5. Любарский Л. В. О географической зональности в распределении дереворазрушающих грибов на Сахалине // Материалы 2-го научного совещания географов Дальнего Востока и Сибири. Владивосток, 1962. С. 60–64.
6. Маслов А. А. Количественный анализ горизонтальной структуры лесных сообществ. М. : Наука, 1960. 160 с.
7. Морозова О. В. Пространственные тренды таксономического богатства флоры сосудистых растений // *Биосфера*. 2011. Т. 3, № 2. С. 290–207.
8. Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург : Наука, 1993. 232 с.
9. Мухин В. А., Ушакова Н. В. Базовые таксономические спектры ксилотрофных базидиомицетов // Грибные сообщества лесных экосистем. М. ; Петрозаводск, 2004. Т. 2. С. 40–51.
10. Назимова Д. И. Климатическая ординация лесных экосистем как основа их классификации // *Лесоведение*. 1995. № 4. С. 63–72.
11. Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л. : Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с.
12. Урбанавичюс Г. П. Особенности разнообразия лишенофлоры России // *Известия РАН. Сер. Геогр.* 2011. № 1. С. 66–78.
13. Хохряков А. П. Таксономические спектры и их роль в сравнительной флористике // *Ботанический журнал*. 2000. Т. 85, вып. 5. С. 1–11.
14. Ширяев А. Г. Пространственная дифференциация биоты клавариоидных грибов России: эколого-географический аспект : автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. : МГУ, 2014. 47 с.
15. Ширяев А. Г., Мухин В. А., Котиранта Х. [и др.]. Биоразнообразие афиллофоровых грибов Урала // Биоразнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий. Екатеринбург : Изд-во УрФУ, 2012. С. 311–313.
16. Юрченко Е. О., У Ш.-Х. *Hyphodontia sensu lato*: опыт глобальной инвентаризации рода // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов Северной Евразии : материалы междунар. конф. Екатеринбург, 2015. С. 294–297.

17. Abrego N., Garcia-Baquero G., Halme P. [et al.]. Community turnover of wood-inhabiting fungi across hierarchical spatial scales // PLOS One. 2014. Vol. 9(7): e103416.
18. Beck J., Ballesteros-Mejia L., Buchmann C. M. [et al.]. What's on the horizon for macroecology? // Ecography. 2012. Vol. 35. P. 673–683.
19. Blackwell M. The fungi: 1, 2, 3 ... 5,1 million species? // Am. J. Bot. 2011. Vol. 98. P. 426–438.
20. Bondartseva M. A. Life forms of Higher Fungi in European ecosystems // Fungi of Europe: Investigation, Recording & Conservation / eds. D. N. Pegler [et al.] ; Royal Bot. Gard., Kew, 1993. P. 157–170.
21. Feuerer T., Hawksworth D. L. Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of checklist data based on Takhtajan's floristic regions // Biodivers. Conserv. 2007. V. 16. P. 85–98.
22. Gaston K. J., Blackburn T. M. Pattern and process in macroecology. Oxford : Blackwell Publ., 2000. 392 p.
23. Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 10th ed. Wallingford : CABI, 2008. 782 p.
24. Juutilainen K., Monkkonen M., Kotiranta H., Halme P. The effects of forest management on wood-inhabiting fungi occupying dead wood of different diameter fractions // Forest Ecol. Manag. 2014. Vol. 313. P. 283–291.
25. Kotiranta H., Saarenoksa R., Kytövuori I. Aphylloroid fungi of Finland. A check-list with ecology, distribution and threat categories // Norrlinia. 2009. Vol. 19. P. 1–233.
26. Lindner D., Burdsall Jr. H., Stanosz G. Species diversity of polyporoid and corticioid fungi in northern hardwood forests with differing management histories // Mycologia. 2006. Vol. 98(2). P. 195–217.
27. Mueller G. M., Schmit J. P., Leacock P. R. [et al.]. Global diversity and distribution of macrofungi // Biodiv. Conserv. 2007. Vol. 16. P. 37–48.
28. Qian H., Chen S., Mao L., Quayang Z. Drivers of β -diversity along latitudinal gradient revised // Glob. Ecol. Biogeogr. 2013. Vol. 22. P. 659–670.
29. Ricklefs R. E., Jenkins D. G. Biogeography and ecology: towards the integration of two disciplines // Phil. Trans. R. Soc. B. 2012. Vol. 366. P. 2438–2448.
30. Tedersoo L., Bahram M., Pölme S. [et al.]. Fungal biogeography. Global diversity and geography of soil fungi // Science. 2014. Nov 28. Vol. 346 (6213): 1256688.
31. Tkachenko O. B. Snow mold fungi in Russia // Plant and microbe adaptations to cold in a changing world / eds. R. Imai [et al.]. New York : Springer, 2013. P. 293–303.

Поступила в редакцию 02.08.2015 г.

Ширяев Антон Григорьевич, доктор биологических наук, старший научный сотрудник
Институт экологии растений и животных УрО РАН
Российская Федерация, 620144, г. Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com

UDC 581.151

A. G. Shiryayev

Spatial differentiation of taxonomic and morphological structures of aphylloroid fungi biota: first results of studies in middle boreal forest of Eurasia

The article studies the taxonomic and morphological parameters of the aphylloroid fungi biota of middle boreal forest, their variation in the sector gradient of Eurasian climate and scale change. It is shown, that within one subzone (middle taiga) the leading genera and their places in the basic spectrum significantly change under the continentality gradient. The results revealed for one longitudinal sector can't be applied for others. By some indicators, changes in the spatial structure of mycobiota under the gradient of continental and multiscale studies are similar to each other in their "external" manifestations.

Key words: aphylloroid fungi, biodiversity, biogeography, Eurasia, clavarioid, gradient, scale, Russia, Siberia, Ural, Typhula.

Shiryayev Anton Grigorievich, Doctor of Biological Science, Senior researcher
Institute of Plant and Animal Ecology UB RAS
Russian Federation, 620144, Ekaterinburg, ul. 8 Marta, 202
E-mail: anton.shiryayev@gmail.com