

УДК 581.151

*Х. Котиранта, А.Г. Ширяев***БИОРАЗНООБРАЗИЕ АФИЛЛОФОРОВЫХ ГРИБОВ СРЕДНЕЙ СИБИРИ:
ПЕРВЫЕ РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

Представлены первые результаты, позволяющие оценить уровень биоразнообразия биоты афиллофоровых грибов Средней Сибири, включая разнообразие отдельных зональных комплексов. История изучения афиллофоровых в регионе насчитывает уже более двух с половиной веков. К настоящему моменту список изучаемой группы грибов региона составляет 557 видов. Сравнение полученных результатов с другими хорошо исследованными широтными аналогами показало, что, несмотря на большое число видов, выявленных для региона в целом, ряд районов (северотаежные, лесостепные, степные и пустынные) до сих пор остаются слабоизученными. Вероятно, наиболее хорошо исследованная группа афиллофоровых в регионе – клавириоидная жизненная форма, распределение видового богатства которой схоже с другими широтными аналогами. С другой стороны, кортициоидная жизненная форма, существенно недоисследована в северотаежных и пустынно-степных районах. Для полного выявления видового состава афиллофоровых грибов Средней Сибири требуются дополнительные работы в северо-, южно- и подтаежных районах, а среди жизненных форм – целенаправленное выявление видового богатства кортициоидных грибов.

Ключевые слова: афиллофоровые грибы, биоразнообразие, биогеография, Евразия, клавириоидные, Средняя Сибирь, Россия, Международная транссибирская микологическая экспедиция.

Изучение биоразнообразия крупных территорий продолжает оставаться одним из приоритетных направлений современной биологии, однако следующим этапом после накопления фактических данных должно служить их осмысление и обработка в экологическом, географическом или ином ключе. Особенно интересны регионы с широким спектром климатогенных трендов биоразнообразия, к которым, несомненно, относится Средняя Сибирь, включающая основные природные зоны северной Евразии.

Изучение разнообразия грибов существенно отстает от аналогичных исследований растений и животных. Если для последних выявлено видовое богатство в основных экосистемах и установлены базовые законы географического распределения, то для грибов до сих пор остается актуальным составление списков видов различных территорий. Среди грибов афиллофоровые представляют собой компактную, но при этом чрезвычайно широко распространенную группу грибов, объединяемую на основе не филогении, но единой жизненной формы представителей, что делает их удобным модельным объектом для поиска микгеографических и иных биологических закономерностей.

В настоящий момент видовое богатство афиллофоровых грибов Западной, Средней, Восточной Европы и Урала относительно хорошо выявлено. Установлены закономерности географического распределения некоторых таксономических и трофических групп, однако на обширной территории Сибири подобные работы лишь начинаются. Выявление списка видов грибов данного региона до сих пор является первостепенной задачей. Стоит отметить, что видовое богатство афиллофоровых относительно хорошо выявлено в Западной и Южной Сибири. Последние два десятилетия активно исследуется Восточная Сибирь, тогда как среднесибирский сектор до недавнего времени оставался белым пятном в данном вопросе.

История исследования афиллофоровых грибов региона насчитывает уже 2,5 века [1; 2], однако к началу XXI века список видов включал всего около 190 видов. В настоящий момент коллективами красноярских и иркутских микологов проводятся исследования в Приангарье, Прибайкалье, Хакасии, окрестностях Красноярска и Иркутска, верховьях р. Нижней Тунгуски, на Ангарском кряже. Ими накоплен обширный материал, опубликованный в виде многочисленных статей и монографий [3-7].

Цель данного исследования – выявить число видов афиллофоровых грибов в Средней Сибири, а также установить видовое богатство для отдельных природных зон региона. Дать оценку уровню выявленных данных по сравнению с другими относительно хорошо исследованными районами.

Материалы и методы исследования

Границы Средней Сибири исследователями принимаются по-разному. В данной работе приняты следующие границы: на севере – о-ва Северная Земля; на западе – западный берег п-ова Таймыр, далее

южнее, немного восточнее р. Енисей (линия, разделяющая приенисейскую низменность и западные склоны Среднесибирского плоскогорья); на юге – степи Хакасии и (полу)пустыни платообразных районов Тувы; на востоке граница проведена по восточной границе Среднесибирского плоскогорья, в месте соприкосновения его с Приленским плато или же по восточной границе ареала лиственницы сибирской. Также включаем в работу окрестности оз. Байкал. Из исследования исключены собственно горные районы Алтая и Саян с ярко выраженной высотной поясностью, они отнесены к Южной Сибири.

Нашим коллективом в рамках Международной транссибирской микологической экспедиции, а также индивидуальных проектов проведены исследования во всех 10 природных зонах/подзонах Средней Сибири, от арктических пустынь до степей и умеренных пустынь. В целом исследована широтная трансекта длиной 3200 км. Наиболее северная точка – окрестности бухты Солнечной о-ва Большевик на о-вах Северная Земля. Крайне южными точками работ были полупустынные окрестности озера Убсу-Нур и пески Цугер-Эллис (в пределах заповедника Убсунурская котловина), расположенные в Туве на монгольской границе [8-11].

Основные исследования проведены в следующих природных зонах:

- 1) арктических пустынях (АП) – о-ва Северная Земля и побережье Таймыра (мыс Челюскин);
- 2) тундрах (ТУ) – з-к Таймырский, окр. пос. Диксон;
- 3) лесотундре (ЛТ) – окр. Пос. Хатанга и Анабарского плато, окр. г. Норильск, плато Путорана;
- 4) северной тайге (СвТ) – нижнее течение р. Нижней Тунгуски;
- 5) средней тайге (СрТ) – Центральносибирский и Тунгусский заповедники на р. Подкаменной Тунгуске, Енисейский кряж, верховья р. Нижней Тунгуски;
- 6) южной тайге (ЮжТ) – Приангарье, Ангарский кряж, Прибайкалье;
- 7) гемибореальных лесах (подтайге) – окрестности Красноярска, Иркутска, Присяянье;
- 8) лесостепи – Ачинская и Канская лесостепи, окрестности Красноярска;
- 9) степи – Хакассия, северная и центральная Тува;
- 10) пустыне – «умеренные (полу)пустыни» южной Тувы.

Сравниваемые зональные/подзональные микокомплексы имеют схожую площадь, в среднем составляющую 100 000 км². Создана (и регулярно пополняется) база данных афиллофоровых грибов Сибири, включающая информацию о всех видах и распределении их находок в различных зонах, секторах и высотных поясах региона.

Результаты и их обсуждение

К настоящему моменту в Средней Сибири выявлено 557 видов афиллофоровых грибов. Однако немало образцов еще не определено, следовательно, число видов в ближайшее время, несомненно, возрастет. В рамках данной работы впервые приводится объединенный список исследуемой группы по всем районам Средней Сибири, что позволяет дать оценку качества выявленного материала для каждого из 10 природных подразделений исследуемого региона.

Наименьшее число видов афиллофоровых грибов выявлено для безлесных районов: в арктических пустынях – всего 7 видов, в умеренных пустынях – 9. С появлением древесных, видовое богатство закономерно возрастает, составляя в тундрах 49 видов, а в степях – 95. В пределах лесной зоны развиваются самые богатые зональные микокомплексы, варьирующие от 161 вида в лесотундре и до 406 видов в средней тайге. Таким образом, к данному времени самый крупный список составлен для среднетаежного региона, что объясняется активными исследованиями здесь в последние годы, в частности: в Центральносибирском и Тунгусском заповедниках, в северной части Енисейского Кряжа, в верховьях р. Нижней Тунгуски.

Однако, как свидетельствуют результаты многочисленных исследований афиллофоровых грибов на других широтных трансектах (например, западносибирской, уральской, восточноевропейской), среднетаежный микокомплекс – не самый богатый, а беднее на 15–20 % южно- и подтаежных аналогов [12-14]. Однако в нашем исследовании южно- и подтаежные микокомплексы на 10–15 % беднее среднетаежного (рис. 1), что может свидетельствовать о недоисследованности этих микокомплексов. В подтверждение данного предположения произведена оценка числа специфичных видов для отдельных зональных вариантов. Как показывают результаты исследований других широтных евросибирских аналогов, наибольшим числом специфичных видов характеризуются южно-, подтаежные и лесостепные комплексы. В случае со среднесибирским широтным микокомплексом выявлен аналогичный результат (рис. 1). Эти два микокомплекса (в отдельности) содержат почти в 2 раза

больше специфичных видов по сравнению со среднетаежным аналогом. Это позволяет предполагать, что общие результаты по распределению видового богатства афиллофоровых грибов, выявленные для западносибирской, уральской и восточноевропейской широтной трансекты, также должны быть реализованы и для исследуемого микокомплекса. Следовательно, это очередной раз подтверждает, что южнотаежные и подтаежные среднесибирские микокомплексы в настоящий момент существенно недоисследованы. Вероятно, в ходе дальнейших экспедиционных работ и обработки уже собранного, но не обработанного материала видовое богатство биоты афиллофоровых грибов южно- и подтаежных районов должно возрасти (примерно) на 150 видов.

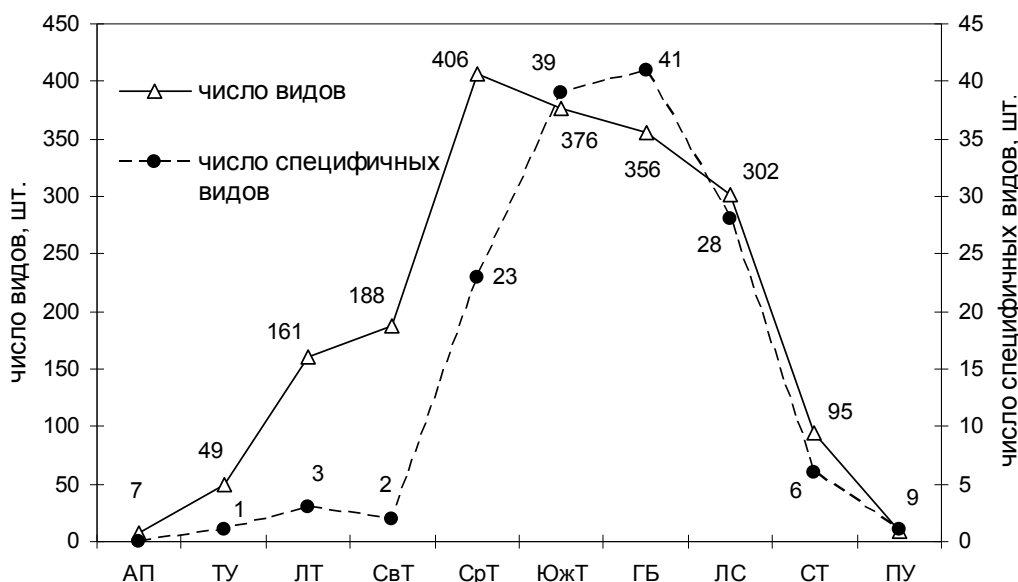


Рис. 1. Видовое богатство зональных биот афиллофоровых грибов Средней Сибири и число специфичных видов

Условные обозначения (здесь и далее): АП – арктические пустыни, ТУ – тундры, ЛТ – лесотундры, СвТ – северная тайга, СрТ – средняя тайга, ЮжТ – южная тайга, ГБ – подтайга, ЛС – лесостепи, СТ – степи, ПУ – пустыни

Данный вывод также подтверждается сопоставлением уровня видового богатства афиллофоровых грибов отдельных подзональных комплексов Средней Сибири с соседними широтными аналогами, лучше исследованными. Оказывается, что исследуемый микокомплекс, а также восточно-, западносибирский и уральский имеют различное видовое богатство, характерное для каждой зоны (рис. 2), что, несомненно, отражает текущие и исторические природно-климатические условия, в которых развивалась и существует микобиота. Наиболее богатая из сравниваемых четырех трансект – уральская, включающая 960 видов, оказывается на 40 % богаче восточносибирского аналога, что связано с различиями в уровне континентальности климата. Урал располагается в субконтинентальном климате, тогда как Восточная Сибирь – в ультраконтинентальном. От Урала к Восточной Сибири с ростом континентальности происходит обеднение видового состава древесных, являющихся главным субстратом для грибов, темнохвойные леса сменяются светлохвойными. С ростом континентальности существенно снижается число почвенных видов (гумусовых сапротрофов и микоризообразователей), что особенно резко проявляется с появлением вечной мерзлоты. В связи с выпадением папоротников исчезают виды с ними ассоциированные. По многим параметрам схожие изменения в растительности с ростом континентальности происходят и с ростом широты, в направлении арктической границы леса [15]. Вероятно, структура микобиоты также реагирует на рост континентальности: снижается видовое богатство широтных трансект в целом, и отдельных зональных подразделений в частности. Анализируя выявленный уровень видового богатства афиллофоровых севернотаежных и степных районов Средней Сибири, можно предположить, что они также требуют дальнейших исследований, так как на данный момент оказываются беднее своих восточносибирских аналогов, которые в теории должны быть беднее.

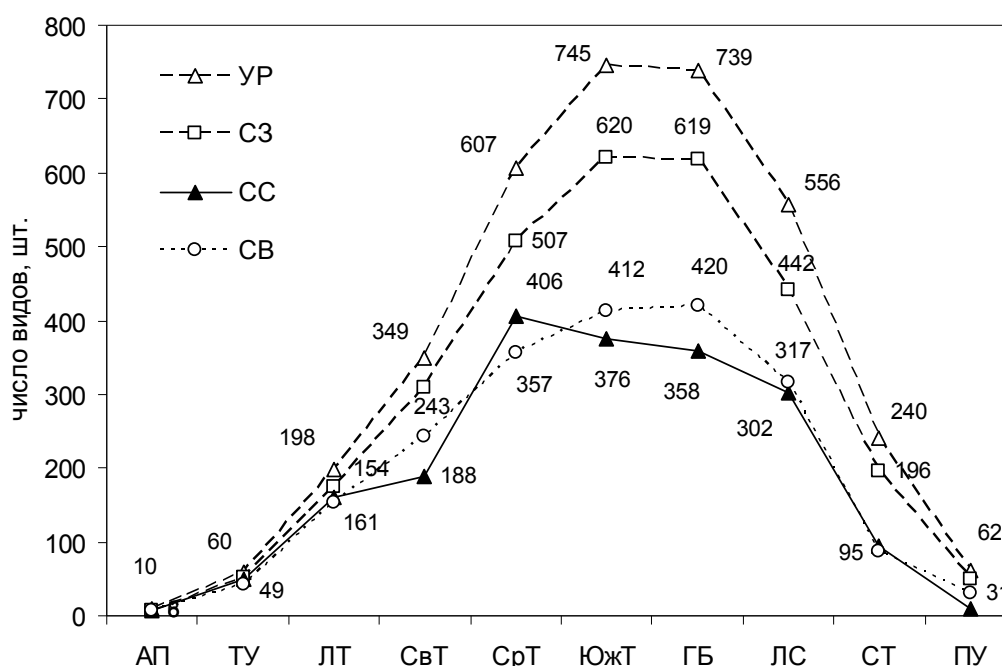


Рис. 2. Видовое богатство зональных биот афиллофоровых грибов четырех широтных регионов
Условные обозначения (здесь и далее): УР – Урал, СЗ – Сибирь Западная,
СС – Сибирь Средняя, СВ – Сибирь Восточная

Показано, что три крупнейшие жизненные формы (морфологические группы) – кортициоидные, пороидные, клавариоидные – объединяют порядка 95 % всех видов афиллофоровых грибов на хорошо исследованных широтно-зональных трансектах в пределах Северной Евразии [14]. Наиболее крупная из этих жизненных форм – кортициоидная – составляет около половины видов от общего числа, в зависимости от уровня континентальности трансекты и масштаба исследования. Пороидные объединяют примерно треть, а доля клавариоидных не превышает 20 %. Изучение уральской широтной трансекты, где исследования проводятся уже порядка 150 лет, свидетельствует, что в лесной зоне соотношение трех жизненных форм относительно стабильно – для отдельных лесных подзональных микрокомплексов (площадью 100 000 км²) доля клавариоидных варьирует в пределах 16–20 %, пороидных – 27–34 %, а кортициоидных – 42–49 %. При этом в безлесных районах резко возрастает представленность клавариоидных, а пороидных – снижается. Первые результаты исследования среднесибирского широтного региона в общем также дают схожее распределение по жизненным формам (рис. 3): в лесной зоне – кортициоидные самые богатые, затем следуют пороидные и замыкают тройку клавариоидные. Однако, как уже указывалось, и для уровня видового богатства, северотаежный комплекс существенно выбивается из общей картины. Здесь в настоящий момент исследований доля пороидных и кортициоидных оказывается схожей, что свидетельствует о существенной недоисследованности в данном регионе кортициоидных грибов. Также очевидно несоответствие распределения и в южных районах, что отражает недостаточную изученность здесь всех морфогрупп афиллофоровых грибов в целом.

Оценить правомерность установленных выше закономерностей распределения афиллофоровых грибов в Средней Сибири можно на примере хорошо изученной группы, в нашем случае – клавариоидных грибов, представляющих третью по уровню видового богатства жизненную форму на трансекте. Анализ широтных изменений видового богатства клавариоидных в градиенте континентальности уральско-сибирского региона подтверждает установленный выше результат о снижении общего видового богатства с ростом континентальности, на схожий уровень (примерно в 2 раза), как и для афиллофоровых в целом (рис. 4). Так, если на Урале выявлено 166 видов клавариоидных, то в Восточной Сибири – лишь 73 [16]. Схожие тенденции выявлены и для отдельных зональных подразделений. Южно- и подтаежный микрокомплекс – самые богатые во всех четырех сравниваемых широтных регионах. Причем уральские южно- и подтаежные варианты оказываются также в 2 раза богаче ультраконтинентального аналога. Среднесибирский микрокомплекс хорошо вписывается в установленные выше результаты и закономерно занимает место между ультраконтинентальным (восточносибирским) и субконтинентальным (уральским) вариантами.

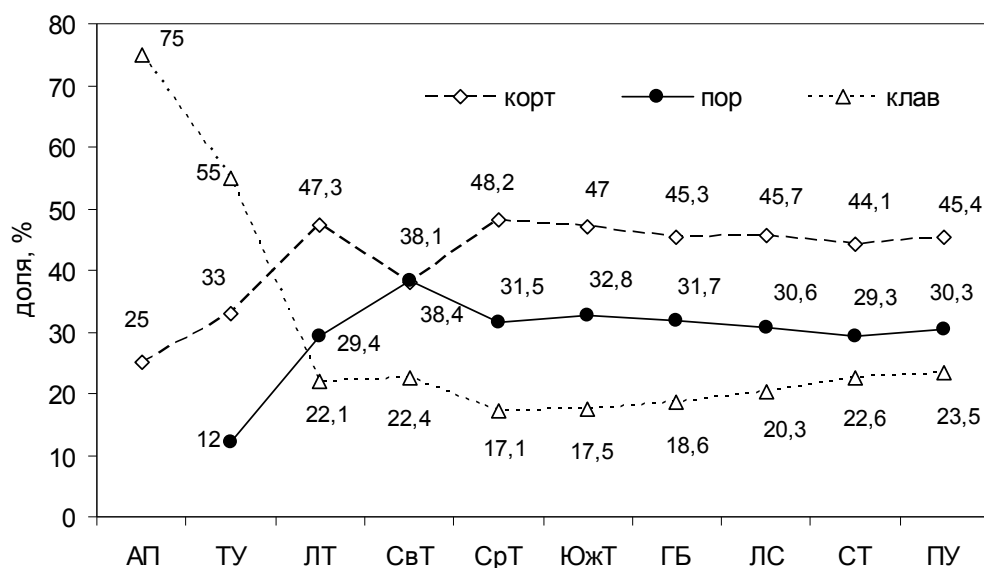


Рис. 3. Соотношение трех крупнейших жизненных форм биоты афиллофоровых грибов Средней Сибири

Условные обозначения: корт – кортициоидные, пор – пороидные, клав – клавариоидные.

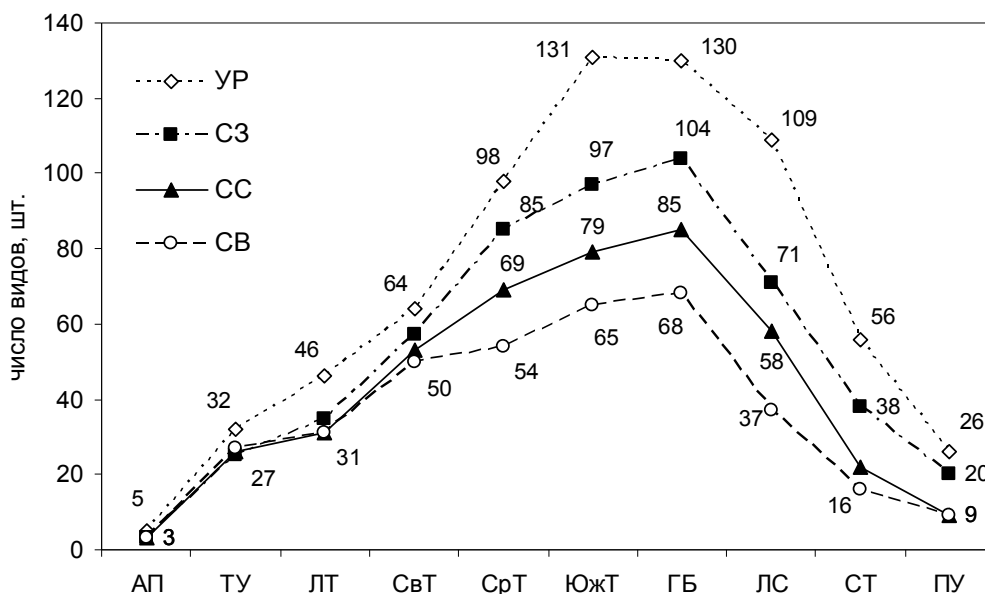


Рис. 4. Видовое богатство зональных биот клавариоидных грибов четырех широтных регионов

Клавариоидные грибы по форме плодовых тел в англоязычной литературе подразделяются на две основные формы роста: неразветвленные, простые, нитевидные (*Cl*, club-like) и разветвленные, коралловидные (*Co*, coral-like). Доказано, что в высокоширотных районах, в высокогорьях, в целом в экстремальных местообитаниях для клавариоидных численно преобладают виды с простыми плодовыми телами [16]. В арктических пустынях Средней Сибири и на сравняемом с ней Урале представлены исключительно виды с неразветвленными плодовыми телами (рис. 5). В тундровом микокомплексе Средней Сибири число неразветвленных видов в 5,3 раза превышает число видов с коралловидными базидиомами, и в дальнейшем, южнее этот параметр снижается. В гемибореальных лесах уже в 1,5 раза больше видов с разветвленными плодовыми телами ($Cl/Co = -1,5$). В степных районах вновь численно преобладают виды с простой формой плодовых тел. Как видно, выявленные параметры для двух сравниваемых микокомплексов несколько различаются, причем в более континентальном – среднесибирском – параметры оказываются выше, что свидетельствует о более пессимальных условиях для развития биоты клавариоидных грибов. Это в очередной раз подтверждает тезис о более экс-

тремальных биоклиматических условиях региона по сравнению с уральским аналогом. Интересно, что в южнотаежном среднесибирском комплексе оказывается больше видов с неразветвленными плодовыми телами, тогда как на Урале преобладают разветвленные. Вероятно, это связано с более суровыми условиями Средней Сибири, в частности, с тем, что обширные территории южной тайги Средней Сибири характеризуются вечномёрзлотными почвами. В таких регионах снижается число напочвенных видов, преимущественно микоризообразователей из рода *Ramaria*, имеющих коралловидно разветвленные плодовые тела.

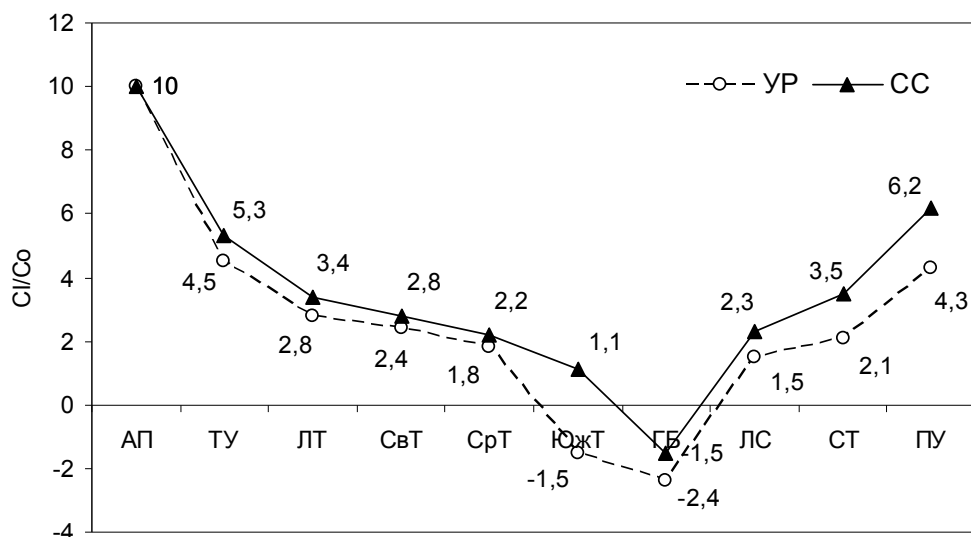


Рис. 5. Сравнение морфологического индекса среднесибирского и уральского широтных регионов

Как известно, для функционирования экосистем большее значение имеет не видовое разнообразие само по себе, а разнообразие функциональных групп, причем в отношении макромицетов, в том числе и клавариоидных грибов, такие группы, в первую очередь, целесообразно выделять по приуроченности к определенному типу субстрата. Для клавариоидных установлено 7 базовых типов субстратов, значимость которых для развития плодовых тел существенно меняется в градиенте континентальности [16].

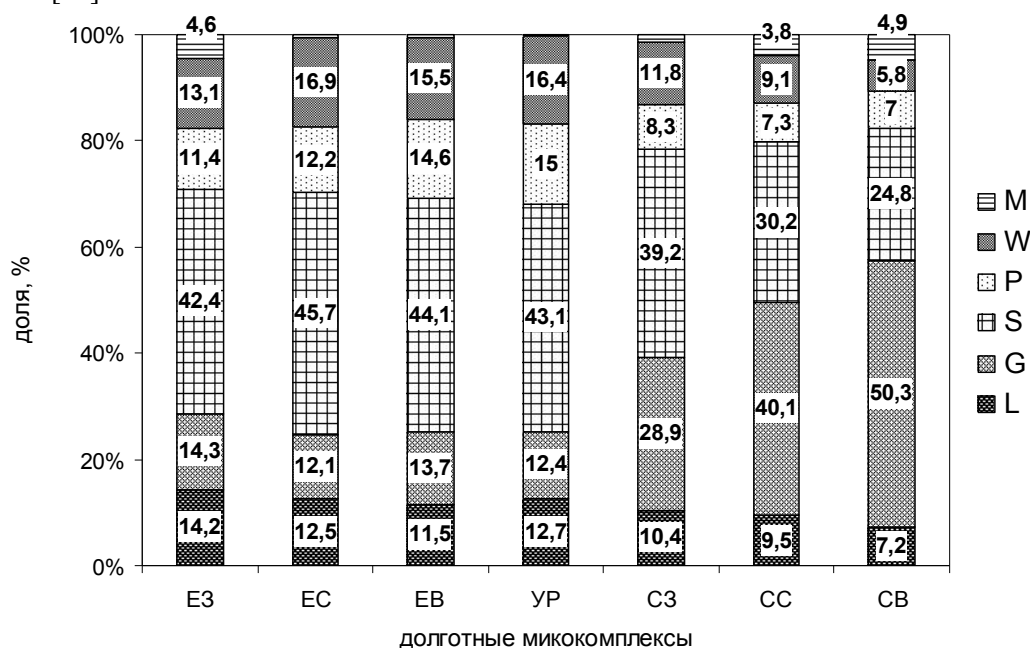


Рис. 6. Субстратные характеристики секторальных биот клавариоидных грибов

Условные обозначения: базидиомы на М – мхах, W – древесине, P – подстилке, S – почве, G – листьях, L – траве

В России наиболее богатая субстратная группа – виды, образующие плодовые тела на почве, однако в среднесибирском регионе преобладает виды с базидиомами «на травах», составляя 40 % (рис. 6). В целом преобладание этой группы характерно лишь для микобиот, развивающихся в ультраконтинентальных условиях – в Средней и особенно Восточной Сибири. Со снижением континентальности доля этой группы снижается, например, на Урале, в 3,5 раза, до 12 %. Обратная тенденция установлена для группы видов, образующих базидиомы на почве, в Средней Сибири таких видов 30 %, тогда как на Урале их доля в 1,5 раза выше, 43%. Также в 2 раза на Урале выше доля ксилофилов. Эти и другие примеры очередной раз свидетельствуют о более пессимальных условиях Средней Сибири для развития клавариоидной микобиоты по сравнению с менее континентальными аналогами.

Заключение

Список афиллофоровых грибов Средней Сибири на данный момент включает 557 видов. Несмотря на большое число выявленных видов, наибольшее число собрано в средней тайге (406), что не соответствует общеизвестной картине распределения видового богатства афиллофоровых на других широтных трансектах, лучше исследованных, где южно- и подтаежные микокомплексы оказываются богаче. При этом максимальное число специфичных видов, как и на других трансектах, соответствует южно- и подтаежным районам. Сопоставление этих двух фактов позволяет предположить, что к настоящему моменту видовой состав среднесибирской трансекты в целом и ее отдельных зональных частей, в частности, выявлен не полностью. Результаты анализа позволяют констатировать, что наименее изученными остаются северотаежные, степные и пустынные регионы. Однако, несомненно, среднесибирская биота афиллофоровых грибов – это уже не белое пятно в микологии ввиду того, что многие таксономические и морфологические показатели оказываются на близком уровне с хорошо исследованными регионами. Более того, уровень изученности некоторых групп, например клавариоидных грибов, сопоставим с другими широтными аналогами в пределах северной Евразии. Несомненно, проведение дополнительных экспедиций в малоизученные части региона и обработка уже собранного материала в ближайшее время позволят существенно дополнить и скорректировать наши знания о биоразнообразии афиллофоровых грибов Средней Сибири.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Gmelin I. Flora sibirica sive historia plantarum Sibiriae. I. 1747. (T. V. manuscript de l'Academie, cont. les Cryptogams).
2. Georgi J. Th. Baikalische fungi // Bemerkunger einer Reise im Russischen Reich im Jahre. Spb., 1772. P. 241-242.
3. Астапенко В.В., Кутафьева Н.П. Дополнение к флоре макромицетов Среднего Приангарья // Новости сист. низш. раст. 1990. Т. 27. С. 48-55.
4. Павлов И.Н., Кутафьева Н.П., Кулаков С.С. и др. Биота макромицетов южной тайги Средней Сибири (нижнее течение р. Караульная). Ч. 1 // Хвойные бореальной зоны. 2007. Т. 24 (4-5). С. 349-357.
5. Музыка С.М. Макроскопические грибы в мониторинге окружающей природной среды северных районов Иркутской области // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26 (1). С. 126-131.
6. Петров А.Н. Конспект флоры макромицетов Прибайкалья. Новосибирск: Наука, 1991. 81 с.
7. Penzina T., Ryvarden L. *Tyromyces sibiricus* sp. nov. // Folia Crypt. Est. 1998. Fasc. 33. P. 109-110.
8. Mukhin V.A., Kotiranta H. Wood-inhabiting fungi of northernmost forests in river Khatanga basin // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 5. С. 41-47.
9. Мухин В.А. Биологическое разнообразие и хорологическая структура ксилотрофных базидиомицетов гипоарктических лесов Средней Сибири // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии: Мат. всерос. науч. конф. Иркутск: Изд-во инст-та географии им. В.Б. Сочавы СО РАН, 2010. С. 142-145.
10. Ширяев А.Г. Пространственная структура биоты клавариоидных грибов тундровой зоны полуострова Таймыр // Новости сист. низш. раст. 2012. Т. 45. С. 133-145.
11. Kotiranta H., Shiryayev A.G. Aphyllorphoroid fungi of Podkamennaja Tunguska river basin // Karstenia. 2015. Vol. 55 (in press).
12. Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 230 с.
13. Kotiranta H., Saarenoksa R., Kytövuori I. Aphyllorphoroid fungi of Finland. A check-list with ecology, distribution and threat categories // Norrlinia. 2009. Vol. 19. P. 1-233.
14. 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.
15. Назимова Д.И. Климатическая ординация лесных экосистем как основа их классификации // Лесоведение. 1995. № 4. С. 63-72.

16. Ширяев А.Г. Пространственная дифференциация биоты клавариоидных грибов России: эколого-географический аспект: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 2014. 47 с.

Поступила в редакцию 05.05.15

H. Kotiranta, A.G. Shiryayev

BIODIVERSITY OF APHYLLOPHOROID FUNGI IN CENTRAL SIBERIA: FIRST RESULTS

The goal of the study is to identify the number of species of aphylophoroid fungi in Central Siberia, as well as to establish the species richness for individual natural areas of the region and to assess the level of identified data compared to other relatively well-studied areas. The paper presents the first results for estimation of aphylophoroid mycobiota diversity of Central Siberia, including species richness of several nature zones. The list of aphylophoroid fungi of Central Siberia currently includes 557 species. The results comparison with other well studied latitudinal regions showed that, despite the large number of species identified for the region as a whole, a number of areas (northern boreal, forest-steppe, steppe and desert) are still poorly investigated. Further work is required to establish biodiversity mycobiota of the southern boreal and hemiboreal zones.

Keywords: aphylophoroid fungi, biodiversity, biogeography, Eurasia, clavarioid, Central Siberia, Russia, International transsiberian mycological expedition.

Котиранта Хейкки,
доктор биологических наук, старший научный сотрудник

Финский институт окружающей среды
FI -00251, P.O. Box 140, Хельсинки, Финляндия
E-mail: heikki.kotiranta@ymparisto.fi

Kotiranta H., Ph.D.,
Doctor of Biology, Senior researcher
Finnish Environment Institute
FI-00251, P.O. Box 140, Helsinki, Finland
E-mail: heikki.kotiranta@ymparisto.fi

Ширяев Антон Григорьевич,
доктор биологических наук, старший научный сотрудник
ФГБУН «Институт экологии растений и животных УрО РАН»
620144, Россия, г. Екатеринбург, ул. 8 марта, 202/3
E-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com

Shiryayev A.G.,
Doctor of Biology, Senior researcher
Institute of Plant and Animal Ecology,
Ural Branch of the Russian Academy of Science
8 Marta st., 202/3, Ekaterinburg, Russia, 620144
E-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com