

**МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
им. М.В. ЛОМОНОСОВА
БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ**

На правах рукописи

КИРИЛЛОВА
Ольга Сергеевна

**АГАРИКОИДНЫЕ БАЗИДИОМИЦЕТЫ
НАЦИОНАЛЬНОГО ПАРКА «РУССКИЙ СЕВЕР»
(ВОЛОГОДСКАЯ ОБЛАСТЬ)**

Специальность 03.00.24 – микология

**Автореферат
диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук**

**Москва
2007**

Работа выполнена на кафедре микологии и альгологии Биологического факультета Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова

Научный руководитель доктор биологических наук, профессор
Гарибова Лидия Васильевна

Официальные оппоненты доктор биологических наук, профессор
Переведенцева Лидия Григорьевна
кандидат биологических наук
Светашева Татьяна Юрьевна

Ведущая организация
Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Защита диссертации состоится 13 апреля 2007 года в 15:30 на заседании диссертационного совета Д 501.001.46 при Биологическом факультете МГУ им. М.В. Ломоносова по адресу: 119992, Москва, ГСП-2, Ленинские горы, МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический факультет (аудитория М-1).

Т/факс: (495) 939-39-70

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова

Автореферат разослан 13 марта 2007 года

Ученый секретарь
диссертационного совета,
кандидат биологических наук



М.А. Гусаковская

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы. Агариковые грибы являются важнейшим гетеротрофным звеном в биогеоценозах, осуществляющим процессы гумификации и минерализации органических веществ. Кроме того, в лесных экосистемах они имеют огромное значение как микоризообразователи. Их роль особенно велика в таежной зоне, где преобладают бедные почвы, и без микотрофии само существование лесов было бы невозможным.

Несмотря на огромную роль в функционировании биогеоценозов, агарикоидные базидиомицеты изучены в России крайне неравномерно, что затрудняет оценку их биоразнообразия в масштабах страны, а также разработку стратегии сохранения редких и исчезающих видов. Поэтому необходимы тщательные региональные исследования. Приоритетное значение в изучении разнообразия грибов имеют охраняемые территории, представляющие комплекс слабонарушенных естественных экосистем, которые могут служить эталоном для оценки степени антропогенной трансформации биоценозов. Особого внимания заслуживает изучение биоразнообразия в экотонных зонах – вблизи ботанико-географических рубежей, на стыке флористических и геоботанических районов (Юрцев, 2000; Шмидт, 1980), поскольку здесь встречаются виды и их комплексы, находящиеся на границе своего распространения. Вызывают интерес также территории с возможным проявлением «островного эффекта», где охраняемые зоны вкраплены в антропогенно трансформированные ландшафты (Юрцев, 2000).

Сочетание этих условий характерно для исследуемой территории. Национальный парк «Русский Север» расположен в зоне перехода средней тайги в южную, на стыке 5 геоботанических районов и характеризуется сложной ландшафтной структурой, высоким разнообразием экотопов, наличием комплекса слабонарушенных экосистем и территорий с антропогенным воздействием различной интенсивности. Поэтому парк длительное время является объектом геоботанических и флористических исследований. Однако до настоящего времени на этой территории не было

проведено планомерного изучения биоразнообразия агарикоидных базидиомицетов.

Цель работы: изучить биоту агарикоидных базидиомицетов национального парка «Русский Север».

Задачи:

1. Провести инвентаризацию видового состава агарикоидных базидиомицетов национального парка «Русский Север»
2. Выявить особенности таксономической структуры изучаемой микобиоты и определить ее место среди микобиот других охраняемых территорий бореальной зоны.
3. Проанализировать эколого-трофическую структуру выявленной микобиоты.
4. Изучить структуру биоты агарикоидных базидиомицетов (с применением стационарных методов) в характерных для национального парка растительных ассоциациях.
5. Выявить редкие и нуждающиеся в охране виды грибов.

Научная новизна. Впервые проведено планомерное изучение биоты агарикоидных базидиомицетов национального парка «Русский Север». На исследованной территории выявлено 404 вида агарикоидных базидиомицетов, которые относятся к 83 родам, 20 семействам и 5 порядкам. 332 вида впервые отмечено на территории Вологодской области, 398 видов – новые для национального парка, 1 вид (*Xeromphalina fraxinophila* A.H.Sm.) – новый для России. Проведен таксономический и эколого-трофический анализ выявленной микобиоты. Определено положение данной биоты в ряду исследованных микобиот других охраняемых территорий бореальной зоны европейской части России. Изучены особенности структуры биоты агарикоидных базидиомицетов в характерных для национального парка растительных ассоциациях с применением стационарных методов. Отмечено 168 видов редких для

исследуемой территории, 14 из них предложено для внесения в Красную книгу Вологодской области.

Практическая значимость. Материалы исследования послужили основой для составления аннотированного списка агарикоидных базидиомицетов НП «Русский Север» и могут быть использованы для обновления паспортов охраняемых территорий парка, корректирования природоохранной деятельности, ведения Красных книг Вологодской области и России, написания определителей, монографий по систематике и географии грибов. Собранные образцы переданы в Микологический гербарий БИН РАН и гербарий Вологодского государственного педагогического университета и доступны специалистам для дальнейших исследований.

Апробация работы. Результаты исследований докладывались на заседаниях кафедры микологии и альгологии МГУ им. М.В. Ломоносова в 2004, 2005, 2006 гг.; на международных конференциях «Биология, систематика и экология грибов в природных экосистемах и агрофитоценозах» (Минск, 20 – 24 сентября 2004), «Биоразнообразие. Экология. Эволюция. Адаптация» (Одесса, 28 марта – 1 апреля 2005), «Грибы в природных и антропогенных экосистемах» (СПб, 24 – 28 апреля 2005), «Грибы и водоросли в биоценозах – 2006» (М., 31 января – 3 февраля 2006), на I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге (СПб, 21 – 26 мая 2006), на Всероссийской научной конференции студентов и аспирантов «Молодые исследователи – регионам» (Вологда, 21 – 22 апреля 2005), на 10-й Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (Пущино, 17 – 21 апреля 2006).

Публикация результатов исследования. По теме диссертации опубликовано 8 работ.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка цитируемой литературы, включающего 165 работ,

приложения. Текст изложен на 179 страницах, содержит 35 иллюстраций (диаграммы, таблицы, рисунки, фотографии).

Глава 1. Природные особенности района исследований

1.1 Географическое положение и функциональное зонирование территории

Национальный парк (НП) «Русский Север» расположен в западной части Вологодской области. Общая площадь НП составляет 1664 кв. км. Протяженность с севера на юг – 65 км, с запада на восток – 50 км.

В пользование НП передано 759 кв. км, 905 кв. км включены в его границы без изъятия из хозяйственной эксплуатации. В пределах НП находится ряд природных объектов, имеющих особый статус: заказник Шалго-Бодуновский лес; памятники природы: Сандырева гора, гора Маура, Сокольский бор; охраняемые болота: Чарондские, Соколье.

1.2 Физико-географический очерк

Территория парка расположена в зоне конечно-моренных образований валдайского ледника, характеризуется сложным рельефом, пестрым составом почвообразующих пород. Рельеф НП представлен двумя основными формами. В центральной части проходит Белозерско-Кирилловская гряда, представленная участками холмисто-грядового рельефа. На западе, востоке, и юге ее обрамляют равнины. Основу почвенного покрова составляют типичные для таежной зоны подзолистые и дерново-подзолистые почвы. В ряде случаев по некоторым химическим показателям почвы представляют переходный вариант между двумя этими подтипами. В местах распространения карбонатной морены формируются, подзолистые и дерново-подзолистые остаточно-карбонатные, дерново-карбонатные почвы. НП располагается в атлантико-континентальной области умеренно-климатического пояса. Для региона характерна неустойчивость климата, которая определяется преимущественно атлантическими циклонами и вторжениями арктических воздушных масс. Территория национального парка характеризуется хорошо развитой

гидрографической сетью.

1.3 Растительный покров

Исследуемая территория лежит в полосе перехода от средней к южной тайге. Коренной зональной формацией являются ельники. Преобладают еловые леса зеленомошной группы (черничники, реже кисличники); широко представлена группа травяных ельников, типичных сложных ельников не отмечено. Сосновые леса представлены двумя основными типами: зеленомошными (приуроченным к песчаным почвам) и сфагновыми (на заболоченных грунтовыми водами понижениях). Мелколиственные леса, преимущественно березовые, реже осиновые встречаются на месте бывших вырубок, значительные площади они занимают в центральной части парка. Широколиственные породы (*Tilia cordata* Mill., *Acer platanoides* L.) отмечены лишь в нескольких точках НП, не образуют самостоятельных древостоев, обычно представлены стелющимися и кустарниковыми формами, входят в состав подлеска некоторых типов леса на наиболее плодородной почве. Характерно наличие верховых и переходных болот, низинные встречаются реже. Луга наиболее распространены в центральной части парка, часто зарастают всходами древесных пород. На территории национального парка выделено пять геоботанических районов. Флора отличается высоким видовым разнообразием: зарегистрировано 720 видов сосудистых растений, что составляет 67% от флоры Вологодской области. Парк характеризуется неравномерной освоенностью территории: наличием слабоизмененных субкоренных растительных сообществ, а также полного спектра вторичных сообществ, находящихся на разных стадиях восстановления.

Глава 2. История изучения агарикоидных базидиомицетов Вологодской области

Сведения об агариковых грибах Вологодской области являются фрагментарными и неполными. В цикле флористических исследований одной из первых является работа А. Фортунатова (1826), в которой автор наряду с

обзором высших растений приводит список из 22 видов шляпочных грибов. А. П. Шенников (1927) публикует список 27 видов агариковых грибов (наряду с другими макромицетами), собранных в окрестностях г. Вологды. Сведения о встречаемости отдельных видов на территории области включены и в первые российские определители. Е. П. Шереметева (1908 – 1909), отмечает для исследуемой территории один вид. Л. А. Лебедева. (1949) указывает о нахождении в пределах области 29 видов. Перечисленные выше работы представляют сейчас в основном исторический интерес из-за отсутствия гербария и сложности интерпретации приведенных в них данных в связи с изменением объема многих таксонов. Неоднократно менялось также административное деление России.

Из публикаций, вышедших за последние 50 лет, следует отметить работу Т. Н. Кутовой (1957), выполненную в Дарвинском государственном заповеднике (Череповецкий район), в которой приводится список макромицетов, включающий 123 вида, 90 из них – агарикоидные. Сведения о нахождении отдельных видов (в.) на территории области вошли в следующие издания: Э. Л. Нездойминого (1983) – 3 в., А. Е. Коваленко (1989) – 4 в., «Низшие растения, грибы ...» (1990) – 5 в., «Низшие растения, грибы ...» (1995) – 2 в., Э. Л. Нездойминого (1996) – 5 в. В Красную книгу Вологодской области включено 20 видов грибов, 7 из них – агариковые (Попов, 2004).

На территории национального парка «Русский Север» до начала наших исследований разнообразие агариковых грибов было выявлено недостаточно. Известно 62 вида по гербарному материалу (сборы Е.С. Попова), только 6 из них опубликовано, так как они являются очень редкими и внесены в Красную книгу Вологодской области.

ГЛАВА 3. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Предметом исследования является биота агарикоидных базидиомицетов национального парка «Русский Север». Агарикоидные базидиомицеты (агариковые грибы, *Agaricales* s.l.) – группа базидиальных грибов, имеющих

макроскопические плодовые тела мясистой, хрящеватой или кожистой консистенции, состоящие из шляпки (с пластинчатым, реже трубчатым, гименофором на нижней поверхности) и ножки (центральной, боковой или редуцированной) (Коваленко, 1989). По принимаемой в настоящей работе системе (Hawksworth et al., 1995) эти грибы распределены по порядкам *Agaricales*, *Boletales*, *Cortinariales*, *Poriales* и *Russulales*. Представители гастероидных базидиомицетов, входящие во все перечисленные порядки, и афиллофороидных базидиомицетов, относящиеся к порядкам *Boletales* и *Poriales*, не рассматриваются в данной работе.

Материалом для изучения послужили собственные сборы и наблюдения, проведенные с 2003 по 2006 гг., дополненные данными Е.С. Попова.

Материал гербаризирован по стандартным методикам (Бондарцев, Зингер, 1950; Гербарное дело, 1995) с дополнениями, учитывающими требования современных определителей. В результате полевых работ собрано около 1500 образцов агариикоидных базидиомицетов. Собранные образцы хранятся в Микологическом гербарии БИН РАН и в гербарии Вологодского государственного педагогического университета.

Исследования проводились с использованием стационарных и маршрутных методов. Выбор маршрутов и пробных площадей осуществлялся с учетом геоботанического районирования территории национального парка «Русский Север» и карт лесоустройств лесничеств парка.

В характерных для парка типах растительных ассоциаций проведены стационарные исследования для более полного изучения видового состава и структуры биоты агарииковых грибов. На территории парка заложено 9 пробных площадей размером 400 кв.м. Посещение площадок осуществлялось 1 раз в 7 – 14 дней в течение трех полевых сезонов.

Регулярные маршрутные исследования проводились 7 – 12 раз в течение вегетационного периода нескольких полевых сезонов и позволили выявить видовой состав биоты агариикоидных базидиомицетов как в наиболее характерных, так и в редких для парка местообитаниях. Рекогносцировочные

маршруты дали возможность исследовать различные удаленные участки парка и тем самым выяснить характер распределения видов на его территории.

Определение собранного материала проводилась на кафедре микологии и альгологии МГУ им. М.В. Ломоносова, в Лаборатории систематики и географии грибов БИН РАН с использованием световых микроскопов МБС-9, МБИ-11 и БИМАМ Р-13-1. При изучении микроскопических признаков применялся стандартный набор реактивов (Вассер, 1985): КОН 5%, NH₄ОН 10%, реактив Мельцера, краситель конго красный, сульфованилин.

Для хранения, анализа и вывода полученной информации создана электронная база данных на основании программы Microsoft Access.

Таксономический анализ проведен с помощью ряда статистических методов, применяемых в сравнительной флористике (Василевич, 1969; Зайцев, 1984; Шмидт, 1984; Уланова, 1995; Малышев, 2000).

Для сравнения таксономической структуры изучаемой микобиоты с микобиотами некоторых охраняемых территорий бореальной зоны использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена. Для количественной оценки сходства видовых составов агарикоидных базидиомицетов сравниваемых территорий использовали коэффициент Сьеренсена и индекс Шимкевича.

Для анализа трофической структуры микобиоты была использована шкала трофических групп, предложенная А.Е. Коваленко (Коваленко, 1980; Столярская, Коваленко, 1996), дополненная О.В. Морозовой (2001).

Глава 4. Конспект биоты агарикоидных базидиомицетов национального парка «Русский Север»

Основу списка составляют собственные данные автора работы (гербарий и записи полевых дневников), дополненные материалами Е.С. Попова. В список вошли виды, местонахождение которых на исследуемой территории подтверждено хотя бы одним гербарным образцом. Таксоны рангом выше рода расположены в соответствии с системой, принятой в 8 издании «Словаря

грибов Айнсворта и Бисби» (Hawksworth et al., 1995). Объем родов, видов и внутривидовых таксонов принят с учетом специальной современной литературы по соответствующим группам. В случае, если объем родов, видов и внутривидовых таксонов не совпадает с таковым в системе «Словаря грибов Айнсворта и Бисби», приводятся эпитеты или комментарии (*). Сокращения авторов даны в соответствии с рекомендациями работы "Авторы названий грибов" (Kirk, Ansell, 1992).

Аннотированный список составлен по следующей схеме:

Латинское название вида – сведения об изученных гербарных образцах: местонахождение (статус территории, если она имеет особый режим охраны, ближайший населенный пункт или квартал лесничества для земель, находящихся в пользовании НП), местообитание, субстрат, дата сбора, LE гербарный номер (если образец помещен в Микологический гербарий БИН РАН) или полевой номер (если образец хранится в гербарии ВГПУ или в личной коллекции автора), коллектор (собр.) и исследователь (опр.), определивший образец, если это не автор настоящей работы, (публикации, если находка опубликована) – **Трофическая группа. Частота встречаемости. Типичные местообитания** (для многократно отмеченных видов).

Для видов, представленных значительным количеством образцов, цитируется несколько находок из разных геоботанических районов парка или из разных местообитаний.

Глава 5. Анализ биоты агарикоидных базидиомицетов национального парка «Русский Север»

5.1 Таксономический анализ

В результате исследований на территории НП «Русский Север» выявлено 404 вида и внутривидовых таксона агарикоидных базидиомицетов, которые относятся к 83 родам, 20 семействам и 5 порядкам (табл.1).

Таксономическая структура биоты агарикоидных базидиомицетов
национального парка «Русский Север»

Порядки, семейства (число родов / видов)	Роды (число видов)
AGARICALES (55 / 216)	
<i>Agaricaceae</i> (5 / 15)	<i>Agaricus</i> (5), <i>Cystoderma</i> (5), <i>Cystolepiota</i> (1), <i>Lepiota</i> (3), <i>Macrolepiota</i> (1)
<i>Amanitaceae</i> (1 / 12)	<i>Amanita</i> (12)
<i>Bolbitiaceae</i> (3 / 9)	<i>Agrocybe</i> (3), <i>Bolbitius</i> (1), <i>Conocybe</i> (5)
<i>Coprinaceae</i> (3 / 10)	<i>Coprinus</i> (6), <i>Lacrymaria</i> (1), <i>Psathyrella</i> (3)
<i>Entolomataceae</i> (2 / 17)	<i>Clitopilus</i> (1), <i>Entoloma</i> (16)
<i>Hygrophoraceae</i> (3 / 9)	<i>Gliophorus</i> (1), <i>Hygrocybe</i> (2), <i>Hygrophorus</i> (6)
<i>Pluteaceae</i> (1 / 11)	<i>Pluteus</i> (11)
<i>Strophariaceae</i> (7 / 24)	<i>Hemipholiota</i> (1), <i>Hypholoma</i> (6), <i>Kuehneromyces</i> (2), <i>Panaeolus</i> (1), <i>Pholiota</i> (4), <i>Psilocybe</i> (6), <i>Stropharia</i> (4)
<i>Tricholomataceae</i> (30 / 109)	<i>Armillaria</i> (3), <i>Baeospora</i> (1), <i>Calocybe</i> (1), <i>Cantharellula</i> (1), <i>Cheimonophyllum</i> (1), <i>Clitocybe</i> (7), <i>Collybia</i> (8), <i>Delicatula</i> (1), <i>Hemimycena</i> (1), <i>Hypsizygus</i> (1), <i>Laccaria</i> (3), <i>Lepista</i> (2), <i>Lyophyllum</i> (2), <i>Macrocystidia</i> (1), <i>Marasmius</i> (6), <i>Megacollybia</i> (1), <i>Melanoleuca</i> (1), <i>Micromphale</i> (1), <i>Mycena</i> (29), <i>Omphalina</i> (3), <i>Phytoconis</i> (1), <i>Rickenella</i> (1), <i>Roridomyces</i> (1), <i>Sarcomixa</i> (1), <i>Setulipes</i> (1), <i>Strobilurus</i> (3), <i>Tephrocybe</i> (2), <i>Tricholoma</i> (18), <i>Tricholomopsis</i> (3), <i>Xeromphalina</i> (4)
BOLETALES (12 / 27)	
<i>Boletaceae</i> (3 / 16)	<i>Boletus</i> (3), <i>Leccinum</i> (7), <i>Suillus</i> (6)
<i>Gomphidiaceae</i> (2 / 3)	<i>Chroogomphus</i> (1), <i>Gomphidius</i> (2)

<i>Gyrodontaceae</i> (1 / 1)	<i>Gyrodon</i> (1)
<i>Hygrophoropsidaceae</i> (1 / 1)	<i>Hygrophoropsis</i> (1)
<i>Paxillaceae</i> (2 / 2)	<i>Paxillus</i> (1), <i>Tapinella</i> (1)
<i>Strobilomycetaceae</i> (2 / 2)	<i>Chalciporus</i> (1), <i>Tylopilus</i> (1)
<i>Xerocomaceae</i> (1 / 2)	<i>Xerocomus</i> (2)
CORTINARIALES (11 / 97)	
<i>Cortinariaceae</i> (9 / 93)	<i>Cortinarius</i> (48), <i>Flammulaster</i> (2), <i>Galerina</i> (12), <i>Gymnopilus</i> (3), <i>Hebeloma</i> (6), <i>Inocybe</i> (19), <i>Phaeomarasmius</i> (1), <i>Rozites</i> (1), <i>Simocybe</i> (1)
<i>Crepidotaceae</i> (2 / 4)	<i>Crepidotus</i> (3), <i>Tubaria</i> (1)
PORIALES (3 / 3),	
<i>Lentinaceae</i> (3 / 3)	<i>Lentinus</i> (1), <i>Panus</i> (1), <i>Pleurotus</i> (1)
RUSSULALES (2 / 61)	
<i>Russulaceae</i> (2 / 61)	<i>Lactarius</i> (26), <i>Russula</i> (35)

Большинство видов – 95,5% – приходится на двенадцать ведущих семейств: *Tricholomataceae* (109), *Cortinariaceae* (93), *Russulaceae* (61), *Strophariaceae* (24), *Entolomataceae* (17), *Boletaceae* (16), *Agaricaceae* (15), *Amanitaceae*(12), *Pluteaceae* (11), *Coprinaceae* (10), *Hygrophoraceae* (9), *Bolbitiaceae* (9). Причем, первые три места занимают семейства *Tricholomataceae* (109), *Cortinariaceae* (93), *Russulaceae* (61), в состав которых входит 65 % видов. Эти три семейства лидируют во всех биотах агарикоидных базидиомицетов Голарктики, однако, в южнотаежных спектр семейств возглавляет семейство – *Tricholomataceae*, а в среднетаежных – *Cortinariaceae*. Соотношение трех ведущих семейств характеризует изучаемую биоту как южнотаежную.

В спектре десяти ведущих родов первое место занимает род *Cortinarius*. Высокое видовое разнообразие родов *Cortinarius* (48), *Russula* (35), *Muscena* (29), *Lactarius* (26), *Tricholoma* (18), *Galerina* (12), характерно для бореальных биот. Достаточно характерны для южной тайги относительно высокие ранги родов

Entoloma (16), *Amanita* (12) и *Pluteus* (11) (Морозова, 2001). Значительное видовое разнообразие рода *Inocybe* (19) объясняется наличием большого количества открытых местообитаний, вырубок, зарастающих карьеров, лугов, местами на богатых, карбонатных почвах (Морозова, 2001, Светашева, 2004). Низкая видовая насыщенность рода *Suillus* (6 в.) свидетельствуют о западноевропейских чертах в характере биоты (Столярская, 1998; Паламарчук, 2005). Такие роды, как *Agaricus* (5), *Boletus* (3), характеризуются в более южных регионах высоким видовым разнообразием (Светашева, 2004), а в районе нашего исследования представлены малым количеством видов. В целом, родовой спектр характеризует изучаемую биоту как бореальную с западноевропейскими и относительно южными чертами.

Для получения более полного представления об исследуемой биоте проведен сравнительный анализ с микобиотами некоторых охраняемых территорий бореальной зоны. Для сравнения выбраны заповедники: Печоро-Илычский (Республика Коми), Нижне-Свирский (Ленинградская обл.), Висимский (Свердловская обл.).

Анализируя списки видов, формально можно говорить об увеличении видового разнообразия в ряду от северной тайги к южной, поскольку улучшаются почвенно-грунтовые и гидротермические условия. Но нельзя не учитывать разницы в степени изученности территорий. Так, если в Печоро-Илычском (Паламарчук, 2005), Нижне-Свирском (Столярская, 1998) заповедниках и национальном парке «Русский Север» исследования проводились в течение 5 – 10 сезонов, то по Висимскому заповеднику (Марина, 2006) представлены обобщенные сведения за последние 20 лет (табл. 2).

Для сравнения списков видового состава использовали коэффициент Сьеренсена и индекс Шимкевича. Коэффициент Сьеренсена свидетельствует об умеренном сходстве видового состава сравниваемых микобиот, поскольку применим при приблизительном равенстве общего числа видов и степени изученности территорий. В случае значительной разницы в числе выявленных видов корректнее использовать индекс Шимкевича (Колмаков, 2005). Индекс

Шимкевича – мера включения бедной флоры в богатую (Малышев, 2000) – позволяет сделать вывод о довольно высоком сходстве видовых составов агарикоидных базидиомицетов НП «Русский Север» и Висимского заповедника.

Таблица 2

Значения коэффициента Сьеренсена и индекса Шимкевича сравниваемых территорий

Охраняемая территория	Печоро-Ильчский заповедник	Нижне-Свирский заповедник	НП «Русский Север»	Висимский заповедник
Подзона тайги	северная – средняя	средняя	средняя – южная	южная
Количество видов	301	347	404	635
Число видов общих с районом исследования	168	212	404	277
Коэф. Сьеренсена	0,48	0,56	1	0,53
Индекс Шимкевича	0,56	0,61	1	0,68

Для анализа таксономической структуры микобиот использовали коэффициент Спирмена, позволяющий сравнить ранги двенадцати ведущих семейств (табл. 3).

Таблица 3

Значения коэффициента ранговой корреляции Спирмена

	Печоро-Ильчский заповедник	Нижне-Свирский заповедник	Висимский заповедник
НП «Русский Север»	0,81	0,78	0,67

Значения коэффициентов ранговой корреляции указывают на более значительное сходство сравниваемых бореальных микобиот, чем показатели, рассчитанные по видовому составу, так как «на систематической структуре меньше, чем на других показателях сказывается неполнота инвентаризации»

(Шмидт, 1980). Но все же, локальные биоты «обнаруживают значительную изменчивость систематической структуры» (там же). Несколько меньше сходство систематических структур агарикоидных базидиомицетов Висимского заповедника и района исследования. Вероятно, это объясняется длительным сроком исследования на территории заповедника, более равномерным и детальным обследованием спектра основных местообитаний, в том числе луговых и синантропных, и, вследствие этого, высокой степенью инвентаризации видового состава семейств *Hygrophoraceae*, *Coprinaceae*, *Bolbitiaceae*, занимающих низкие ранги в других сравниваемых микобиотах.

Зональные черты проявляются в составе трех ведущих семейств, а также взаимном положении семейств *Tricholomataceae* и *Cortinariaceae*: в южнотаежных биотах НП «Русский Север» и Висимского заповедника первое место занимает семейство *Tricholomataceae*, в более северных биотах Печоро-Илычского и Нижне-Свирского заповедников – *Cortinariaceae*.

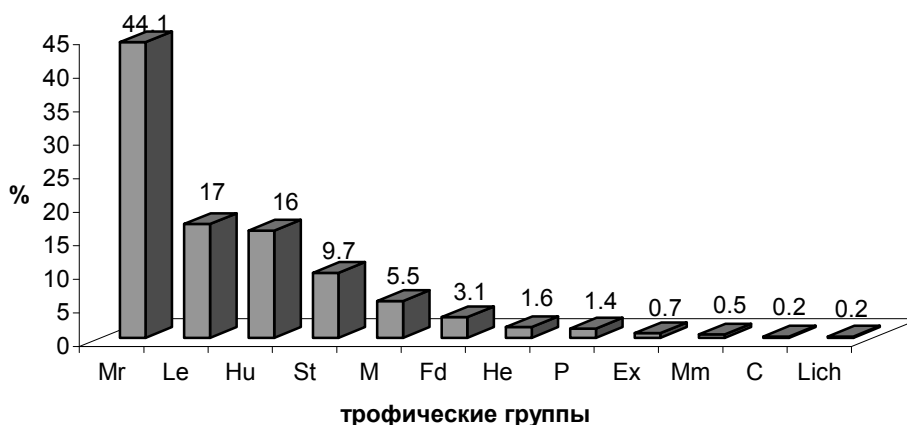
5.2 Эколого-трофический анализ

Анализ трофической структуры микобиоты

Трофическая структура микобиоты НП «Русский Север» представлена 12 трофическими группами (диаг. 1). Примерно 10 % видов лабильны в трофическом отношении и поэтому учитывались в разных группах.

Диаграмма 1

Соотношение трофических групп агарикоидных базидиомицетов



Ведущее положение занимает группа микоризообразователей (**Mr**), которая лидируют почти во всех голарктических микобиотах. В районе исследования к этой группе принадлежит 187 видов, которые составляют 44,1%. Это представители родов *Cortinarius*, *Russula*, *Lactarius*, *Tricholoma*, *Amanita*, *Leccinum* и др.

Большинство видов может образовывать симбиотические связи с 2 и более древесными породами. Только 87 видов грибов (46,5 % всех микоризообразователей) специализированы в отношении симбионта.

Таблица 4

Микотрофность древесных пород национального парка «Русский Север»

Древесная порода	Кол-во видов Mr	% от общего кол-ва Mr	Кол-во специализированных видов
Сосна	108	36,7	34
Ель	83	28,2	20
Береза	84	28,6	26
Осина	7	2,4	1
Ольха серая	6	2	3
Ива	4	1,4	1
Лиственница	1	0,3	1
Дуб	1	0,3	–

Самыми микотрофными породами являются сосна, береза, ель (табл. 4). С ними образуют микоризу 108, 84, 83 вид грибов соответственно. Меньше видов трофически связано с осинкой, ольхой, ивой. В посадках лиственницы и дуба отмечено по 1 виду – микоризообразователю. Количество специализированных симбионтов также выше у сосны, березы и ели.

Сапротрофы на древесине (**Le**) составляют 17 %. Это в основном представители родов *Pluteus*, *Huroloma*, *Muscena*, *Gymnopilus* и другие.

16 % видов – сапротрофы на гумусе (**Hu**). В лесах бореальной зоны содержание гумуса в почве низкое, соответственно, невелико и количество видов гумусовых сапротрофов. Большинство представителей этой трофической группы – луговые виды из родов *Agaricus*, *Hygrocybe*, *Macrolepiota* и другие.

Относительно высокая доля подстилочных сапротрофов (**St**) – 9,7 % – подтверждает их значимость в лесах бореальной зоны, особенно, хвойных, характеризующихся высоким процентом веществ, трудноразлагаемых для других групп редуцентов. К этой группе относятся представители родов *Cystoderma*, *Muscena*, *Clitocybe* и т.д.

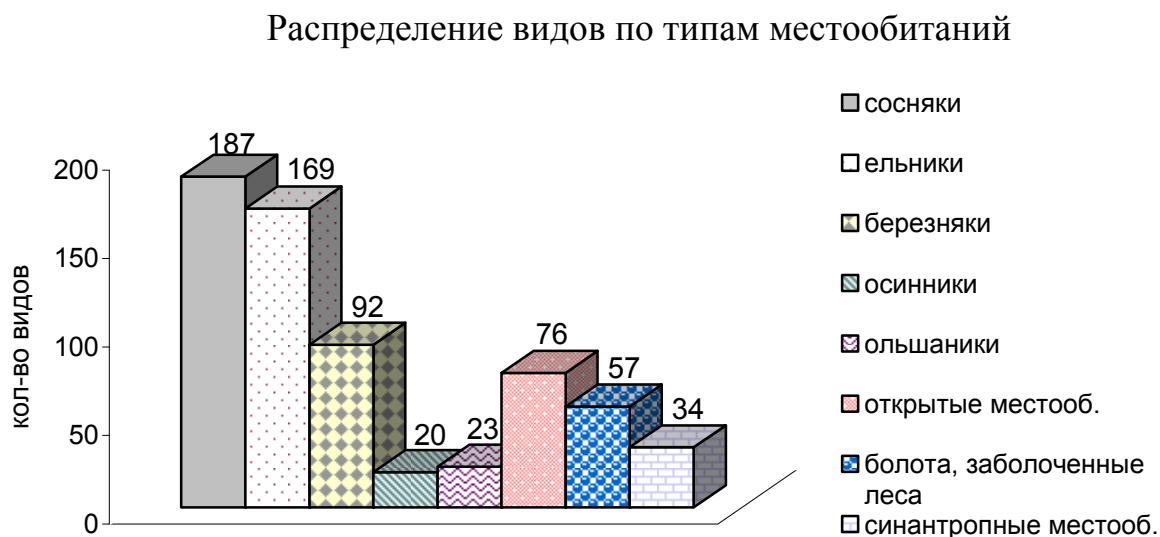
5,5 % составляют сапротрофы на мхах (**M**): представители родов *Galerina*, *Huipholoma* и т. д. Высокий процент бриотрофов, связан с широким распространением в районе исследования лесов зеленомошной и сфагновой групп ассоциаций, а также олиготрофных болот.

Остальные трофические группы составляют в сумме 7,7 %, это: сапротрофы на опаде (**Fd**), на остатках травянистых растений (**He**), на плодовых телах макромицетов (**Mm**), на экскрементах (**Ex**), на углях (**C**), факультативные паразиты (**P**), лихенизированные симбиотрофы (**Lich**).

Анализ распределения видов по типам местообитаний

По типам местообитаний агариковые грибы распределились следующим образом (диаг. 2).

Диаграмма 2



Наибольшим видовым разнообразием характеризуются леса. Здесь широко представлены виды из родов *Cortinarius*, *Russula*, *Mycena*, *Lactarius*, *Tricholoma*, *Galerina*.

Большинство видов зарегистрировано в хвойных лесах: сосняках (187 в.) и ельниках (169 в.). Многие из них трофически связаны с доминантами древесного яруса: сосной и елью. Здесь же отмечены виды, связанные с березой, осиной и ольхой, часто встречающимися в составе древостоя.

Из мелколиственных лесов по количеству видов агариковых грибов ведущее положение занимают березняки (92 в.), как наиболее распространенная формация лиственных лесов. Меньше видов отмечено в осинниках и ольшаниках.

К группе открытых местообитаний отнесены луга, вырубки, просеки, которые часто зарастают всходами древесных пород, лесные опушки. Поэтому наряду с типичными видами открытых местообитаний (из родов *Conocybe*, *Entoloma*, *Agaricus*, *Hygrocybe*) отмечены виды микоризных грибов ранних стадий сукцессий, например, *Inocybe lacera*, а также «опушечные» виды: *Hygrophorus hypothejus*, *Lactarius pubescens*, *Suillus luteus* и др.

Сфагновые болота и заболоченные сфагновые леса характеризуются бедным видовым составом – 57 видов.

В синантропных местообитаниях (обочины шоссейных и лесных дорог, населенные пункты) отмечено 34 вида. Обычно это широко распространенные виды (представители родов *Coprinus*, *Psathyrella*, *Agrocybe* и др.), но встречаются и редкие, связанные с интродуцированными древесными породами (*Boletus luridus*, *Suillus grevillei*).

Глава 6. Особенности таксономической и трофической структуры агарикоидных базидиомицетов основных типов растительных ассоциаций национального парка «Русский Север»

В характерных растительных ассоциациях были проведены стационарные исследования для более полного изучения видового состава и структуры биоты

агариковых грибов. На территории парка заложено 9 пробных площадей в следующих растительных ассоциациях: ельник зеленомошный черничный (№ 3), ельник папоротниковый (№ 2), ельник вейниково-костянично-черничный с подростом липы (№ 8), березняк вейниково-черничный с подростом ели (№ 6), сосняк зеленомошный брусничный (№ 9), сосняк зеленомошный черничный (№ 4), сосняк долгомошный черничный (№ 7), сосняк сфагновый кассандрово-моршковый (№ 1), сосново-кассандрово-андромедово-сфагновое болото (№ 5). На всех площадках выполнены геоботанические описания.

Особенности таксономической структуры:

На 9 пробных площадках за время исследования было выявлено 199 видов агариковых грибов. Среднее число видов на площадке – 42. Наибольшее количество видов зафиксировано в сосняке зеленомошном черничном (№4) – 65, наименьшее – на верховом болоте (№5) – 17 (табл. 5).

Коэффициент сходства видового состава агариковых грибов площадок в среднем довольно низок – 0,22.

Таблица 5

Значения коэффициента Сьеренсена для микобиоты пробных площадок

Пробная площадка	1	2	3	4	5	6	7	8	9	Всего видов
1	-									21
2	0,12	-								45
3	0,12	0,36	-							44
4	0,12	0,25	0,49	-						65
5	0,42	0	0	0	-					17
6	0,03	0,17	0,32	0,37	0	-				48
7	0,26	0,26	0,39	0,53	0,06	0,27	-			48
8	0,02	0,21	0,38	0,41	0	0,34	0,30	-		57
9	0,14	0,1	0,25	0,33	0,04	0,30	0,33	0,19	-	37

Можно отметить 2 группы ассоциаций наиболее близких между собой по видовому составу агариковых грибов, т.е. характеризующихся наиболее высокими значениями коэффициента Сьеренсена:

- 1) сосняк сфагновый кассандрово-морозковский (№ 1) – сосново-кассандрово-андромедово-сфагновое болото (№ 5). Коэффициент сходства 0,42. Площадки характеризуются малым набором видов и при этом сильно отклоняются по видовому составу от остальных.
- 2) сосняк зеленомошный черничный (№ 4) – сосняк долгомошный черничный (№ 7); сосняк зеленомошный черничный (№ 4) – ельник зеленомошный черничный (№ 3). Коэффициенты сходства 0,53 и 0,49 соответственно. При этом сходство видового состава микобиоты сосняков черничных и остальных площадок в сосняках значительно ниже. Также невысоки коэффициенты сходства видового состава агариковых грибов ельников.

Эти данные согласуются с результатами микоценологических исследований на территории Нижне–Свирского заповедника (Столярская, 1998), показавших, что при обработке видовых списков агариковых грибов все черничные ассоциации попадают в одну группу, независимо от доминанта древесного яруса. Действительно, если обратиться к таблице микотрофности древесных пород, становится ясно, что значительное большинство микоризных грибов образует симбиоз с 2 и более породами. Доля специализированных микосимбионтов очень низка. Другие трофические группы (за исключением сапротрофов на опаде) меньше привязаны к доминанту древесного яруса площадок.

Таким образом, данные пары площадок по видовому составу агариковых грибов образуют отдельные синтаксономические единицы, которые примерно соответствуют типам леса в понимании Каяндера, то есть выделяются по доминанту травяно-кустарничкового яруса, а не древесного.

Особенности трофической структуры:

Трофическая структура биоты агарикоидных базидиомицетов всех площадок в целом соответствует структуре микобиоты НП. Отличие заключается в незначительном увеличении доли микоризообразователей и сапротрофов на подстилке и уменьшении доли гумусовых сапротрофов. Что вполне логично для лесных экосистем. На уровне отдельных ассоциаций также наблюдаются отличия:

1) В сфагново-кустарничковых ассоциациях резко доминируют 2 трофические группы микоризообразователи и сапротрофы на мхах. Данный тип ассоциаций характеризуется повышенной влажностью и бедностью почв, и высокая доля микоризообразователей вызвана, возможно, повышенной потребностью деревьев в микоризообразовании. А высокая доля сапротрофов на мхах является следствием обилия данного субстрата и бедности остальных.

2) В ельнике папоротниковом (№ 2) доля микоризообразователей ниже по сравнению с общими данными и довольно высока доля сапротрофов, в основном на древесине, подстилке, опаде. По-видимому, хорошо развитый травянистый покров ослабляет развитие микоризных грибов. Кроме того, данная площадка представляет группу травяных ельников, формирующихся на более богатых и влажных почвах по сравнению с зеленомошными ассоциациями, и поэтому, древесные породы здесь меньше нуждаются в микосимбионтах.

Таким образом, состав и степень развития травяно-кустарничкового яруса оказывает влияние на трофическую структуру агарикоидных базидиомицетов.

Глава 7. Редкие виды агарикоидных базидиомицетов национального парка «Русский Север»

На территории национального парка «Русский Север» на данном этапе исследования отмечено 168 видов из 404, характеризующихся 1 – 2 находками, т. е. являющихся очень редкими для исследуемой территории. Как правило, редкие виды зарегистрированы на участках с пониженной антропогенной

нагрузкой: в отдалении от просек, троп, либо в малопосещаемых «негрибных» и «неягодных» участках леса (травяные, травяно-болотные группы ассоциаций) и на охраняемых территориях.

6 видов внесено в Красную книгу Вологодской области (Попов, 2004): *Entoloma incanum*, *Pluteus romellii*, *P. umbrosus*, *Russula aurea*, *P. podospileus*, *R. azurea*. Первые четыре, а также *Cortinarius rubellus*, *Gyrodon lividus*, *Inocybe cervicolor*, *I. mixtilis*, *Lactarius semisanguifluus*, *Marasmius limosus*, *P. pellitus*, *R. postiana*, включены в Красную книгу Ленинградской области (2001), 1 вид – *Leccinum percandidum* – в Красную книгу РСФСР (1988). Новыми для Северо-Запада России являются 4 вида: *Cystoderma lilacipes*, *Amanita nivalis*, *Pluteus boudieri*, *P. punctipes*. 1 вид – *Xeromphalina fraxinophila* – новый для России. Также на территории парка найден ряд видов, редких для всей территории России, то есть известных из 2 – 3 точек: *Entoloma lampropus*, *E. lepidissimum*, *E. majaloides*, *Lactarius queticolor*, *Marasmius setosus*, *Tricholoma aurantium* и др.

Причинами редкости данных видов являются:

- ✓ нахождение на границе ареала (*Pluteus romellii*, *P. umbrosus*, *P. pellitus*, *P. boudieri*),
- ✓ редкость и уязвимость заселяемых местообитаний (*Entoloma incanum*, *Tricholoma aurantium*)
- ✓ низкая активность вида в пределах всего ареала (вероятно, *Lactarius semisanguifluus*)
- ✓ плодовые тела очень мелкие или вид сложен в определении, «кажущаяся редкость» (возможно, *Marasmius setosus*, *M. limosus*, *Xeromphalina fraxinophila*, многие виды рода *Cortinarius*, *Entoloma*)
- ✓ вид связан с интродуцированными древесными породами (*Boletus luridus*, *Suillus grevillei*)

Только в первых трех случаях вид является объектом для природоохранной деятельности. Поэтому согласно принятым в Красной книге Вологодской области принципам для внесения в Красную книгу области предложено 14 видов (*Amanita nivalis*, *Cortinarius rubellus*, *Cystoderma lilacipes*, *Gyrodon lividus*, *Inocybe cervicolor*, *I. mixtilis*, *Lactarius semisanguifluus*, *L. queticolor*, *Leccinum percandidum*, *Pluteus boudieri*, *P. pellitus*, *P. punctipes*, *Russula postiana*, *Tricholoma aurantium*).

Выводы:

1. На исследованной территории выявлено 404 вида и внутривидовых таксона агарикоидных базидиомицетов, которые относятся к 83 родам, 20 семействам и 5 порядкам. 332 вида впервые отмечено на территории Вологодской области, 398 видов – новые для национального парка, 1 вид (*Xeromphalina fraxinophila* A.H.Sm.) – новый для России.
2. Ведущими семействами являются *Tricholomataceae*, *Cortinariaceae*, *Russulaceae*, что характеризует микобиоту как типичную южнотаежную. Анализ ведущих родов подтверждает бореальность исследуемой биоты.
3. Сравнение микобиоты района исследования с микобиотами Печоро-Илычского, Нижне-Свирского, Висимского заповедников показало достаточно высокое сходство систематической структуры сравниваемых бореальных микобиот и умеренное сходство их видовых составов.
4. Трофическая структура микобиоты представлена 12 трофическими группами. Ведущее положение занимают микоризообразователи (44,1%). Довольно многочисленны группы сапротрофов на древесине (17 %), на гумусе (16 %), на подстилке (9,7 %), на мхах (5,5%). Остальные трофические группы составляют 7,7 %, это: сапротрофы на опаде (3,1%), на остатках травянистых растений (1,6%), на плодовых телах макромицетов (0,5%), на экскрементах (0,7%), на углях (0,2%), факультативные паразиты (1,4 %), лишенизированные симбиотрофы (0,2%). В целом, соотношение трофических групп типично для бореальных микобиот.
5. Наибольшим видовым разнообразием агарикоидных базидиомицетов в исследуемом районе характеризуются сосновые леса – 187 видов. В еловых лесах отмечено 169 видов, в березовых – 92. Меньше видов найдено в остальных лесных формациях: осинниках (20 в.) и ольшаниках (23 в.). На открытых местообитаниях встречается 76 видов. Невысокое видовое разнообразие характерно для синантропных местообитаний (34 в.), сфагновых болот и заболоченных сфагновых лесов (57 в.).

6. Стационарные исследования позволили выявить 199 видов агарикоидных базидиомицетов, а также отметить ряд особенностей в таксономической и трофической структуре микобиоты в характерных для национального парка растительных ассоциациях:
 - а. видовой состав агарикоидных базидиомицетов в изученных растительных ассоциациях в значительной степени определяется доминантом травяно-кустарничкового яруса;
 - б. состав и степень развития травяно-кустарничкового яруса оказывает влияние на трофическую структуру агарикоидных базидиомицетов.
7. Отмечено 168 видов редких для исследуемой территории, 14 из них предложено для внесения в Красную книгу Вологодской области.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

1. Кириллова О.С. Осенняя биота агарикоидных базидиомицетов Сокольского бора (Вологодская область) // Материалы Международной конференции «Биология, систематика и экология грибов в природных экосистемах и агрофитоценозах» (20 – 24 сентября 2004 года). Минск, 2004. С. 120 – 121.
2. Кириллова О.С. К изучению эктомикоризных грибов Сокольского бора (национальный парк «Русский Север») // Материалы II Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Биоразнообразие. Экология. Эволюция. Адаптация» (28 марта – 1 апреля 2005 года). Одесса, 2005. С.35.
3. Кириллова О.С. К изучению агариковых грибов Сокольского бора (национальный парк «Русский Север») // Материалы Всероссийской научной конференции студентов и аспирантов «Молодые исследователи – регионам» (21 – 22 апреля 2005 года). Том 1. Вологда, 2005. С. 25 – 27.
4. Кириллова О.С. Грибы рода *Russula* Сокольского бора (НП «Русский Север») // Труды международной конференции «Грибы в природных и антропогенных экосистемах», посвященной 100-летию начала работы профессора А.С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН (24 – 28 апреля 2005 года). Том 1. СПб, 2005. С. 251 – 254.
5. Кириллова О.С. Род *Tricholoma* в национальном парке «Русский Север» // Материалы международной конференции «Грибы и водоросли в биоценозах – 2006», посвященной 75-летию Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова (31 января – 3 февраля 2006 года). М.: МАКС Пресс, 2006. С. 73 – 74.
6. Кириллова О.С. Трофическая структура агарикоидных базидиомицетов сообществ *Pinetum vacciniosum* и *Pinetum myrtillosum* национального парка «Русский Север» // Тезисы докладов 10-й Пущинской школы-конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века» (17 – 21 апреля 2006 года). Пущино, 2006. С. 282.
7. Кириллова О.С. Род *Entoloma* в национальном парке «Русский Север» (Вологодская область) // Материалы I (IX) Международной конференции молодых ботаников в Санкт-Петербурге (21 – 26 мая 2006 года). СПб: изд-во ГЭТУ, 2006. С. 291.
8. Кириллова О.С. Агарикоидные грибы национального парка «Русский Север» (Вологодская область). I // Микология и фитопатология. 2006. Т.40 Вып.5 С. 377 – 386.