На правах рукописи

Ширяев Антон Григорьевич

ПРОСТРАНСТВЕННАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ БИОТЫ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ РОССИИ: ЭКОЛОГО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АСПЕКТ

03.02.12 – микология

03.02.08 – экология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Москва – 2014

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Институте экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук

Научный консультант **Мухин Виктор Андреевич**
заслуженный деятель науки РФ,
доктор биологических наук, профессор,
ФГБУН Институт экологии растений и животных УрО РАН,
заведующий лабораторией биоразнообразия
растительного мира и микобиоты

Официальные оппоненты: **Иванов Александр Иванович**
доктор биологических наук, профессор, ФГБОУ ВПО Пензенская государственная сельскохозяйственная академия, зав. кафедрой биологии и экологии

Стороженко Владимир Григорьевич
доктор биологических наук, ФГБУН Институт лесоведения РАН, ведущий научный сотрудник лаборатории лесоводства и биологической продуктивности

Ткаченко Олег Борисович
доктор биологических наук,
ФГБУН Главный ботанический сад им. Н.В. Цицина РАН,
заведующий отделом защиты растений

Ведущая организация **ФГБУН Институт леса Карельского НЦ РАН**

Защита состоится **17 октября 2014 г. в 15 часов 30 минут** на заседании диссертационного совета Д 501.001.46 при Московском государственном университете имени М.В. Ломоносова по адресу: 119991, Москва, ГСП – 1, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Биологический факультет МГУ (ауд. 389). Тел/факс (495) 939-18-27. С диссертацией можно ознакомиться в Фундаментальной библиотеке МГУ имени М.В. Ломоносова (отдел диссертаций).

Отзыв (в двух экземплярах) просим отправлять по адресу: 119991, Москва, ГСП – 1, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Биологический факультет, кафедра Высших растений, ученому секретарю Диссертационного совета Д 501.001.46 (Щербакову А.В.). Просим выслать также электронную копию отзыва на e-mail: shch_a_w@mail.ru

Автореферат разослан «_____» 2014 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета,
доктор биологических наук А.В. Щербаков

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Одной из важнейших задач современной биологии является оценка состояния биологического разнообразия отдельных групп организмов и их приуроченности к конкретным географическим и биоклиматическим условиям. Эти сведения рассматриваются как необходимая основа для разработки принципов и технологии сохранения жизни во всем ее многообразии. Особенно интересны регионы с широким спектром климатогенных трендов биоразнообразия, к которым, несомненно, относится Россия, включающая все основные природные зоны и сектора континентальности северной Евразии, что делает ее удобным объектом для выявления пространственных закономерностей биоты (Mukhin, 2000).

Грибы являются неотъемлемой частью любого биома, однако изучение их разнообразия отстает от аналогичных исследований растений и животных. Если для последних выявлено видовое богатство в основных биомах, и установлены базовые законы географического распределения, то для грибов пока остается актуальным составление списков видов различных территорий. Для понимания места грибного компонента в структуре биоты важно установление закономерностей распределения его основных подразделений и изучение их взаимоотношений в градиенте биоклиматических условий, что выступает одной из ведущих проблем современной экологической биогеографии (Ricklefs, Jenkins, 2011). Практически полностью отсутствуют сведения, соответствует ли распространение грибов и других криптогамных организмов основным биогеографическим законам в континентальном и глобальном масштабе (Gaston, Blackburn, 2000).

Решение данных вопросов затруднено по ряду причин. Во-первых, видовое разнообразие грибов на Земле изучено на уровне немногим более 5% (Дьяков, 2008), в силу чего, пока невозможно установить «реальные» закономерности их распределения. С другой стороны, известно космополитное правило Бейеринка «все есть всюду, но среда отбирает» (Azovsky, Mazei, 2013) и, следовательно, распространение грибов не подчиняется биогеографическим законам. Результатом подобных суждений стал факт отсутствия грибов в макроэкологических исследованиях биоты, где все современные биогеографические правила базируются лишь на специфике распределения животных и растений.

Возможным выходом из данной ситуации является выбор хорошо изученной группы грибов, небольшой по объему, широко распространенной на планете, легко выявляемой в природе благодаря наличию макроскопических плодовых тел. В качестве подобной модельной группы предложены клавариоидные базидиомицеты, представляющие не таксономическую или филогенетически обособленную группу (Hibbett et al., 2007), а являющиеся одной

из морфологических групп афиллофоровых грибов (Бондарцева, 2009). Клавариоидные – это небольшая группа, включающая всего 650 видов в мире. Они характеризуются заметными плодовыми телами, которые достигают 10 кг веса и 60 см в диаметре, распространены на всех материках от полярных ледников и высокогорий до тропических пустынь и экваториальных дождевых лесов. Клавариоидные играют важную роль в большинстве биомов суши, входя в состав всех трех основных функциональных групп грибов (сапротрофы, паразиты и симбионты), тем самым участвуя в ключевых биосферных процессах: почвообразовании и круговороте основных биогенов.

Состояние изученности этой морфологической группы в России и в мире, а также необходимость заполнения «белых пятен» в микогеографии и макроэкологии определяют актуальность представленной работы.

Цель и задачи исследования – выявление таксономического разнообразия и структуры биоты клавариоидных грибов России, анализ географических закономерностей распространения, изучение факторов, влияющих на формирование микокомплексов. Достижение поставленной цели подразумевало решение следующих задач:

1) изучить таксономическую структуру биоты клавариоидных грибов России;
2) проанализировать закономерности географического распределения видов и таксономических групп клавариоидных грибов;
3) выявить субстратную и экоморфологическую структуру микокомплексов;
4) изучить факторы, влияющие на формирование микокомплексов;
5) определить характер, принципы дифференциации комплексов клавариоидных грибов и установить базовые географические подразделения в России.

Научная новизна исследования. До последнего времени таксономический состав, особенности географии и экологии клавариоидных грибов в России оставались плохо изученными. Несмотря на то, что к началу наших исследований в стране были известны 145 видов клавариоидных грибов, их большая часть была выявлена в одном географическом регионе – на юге Дальнего Востока (Говорова, 1998), тогда как остальные районы характеризовались небольшими списками. Не были исследованы клавариоидные грибы в тундровой, степной, пустынной зоне; герботрофные и микофильные виды.

Впервые проведено исследование клавариоидных грибов во всех регионах и природных зонах России. Впервые составлен список видов для России, включающий 276 видов, что составляет 42.5% от числа видов, известных в мире. За 19-летний период исследования 115 видов (42% от общего списка) и 5 родов впервые выявлены в стране.

В настоящее время, в связи с полным охватом исследованиями всей территории России, все регионы страны имеют полноценные списки клавариоидных грибов. Исследованы микокомплексы всех близлежащих стран, а также основные природные зоны Восточного полушария, что впервые позво-

лило установить базовые закономерности изменения таксономического разнообразия группы в глобальном и континентальном масштабе. Клавариоидные грибы впервые выявлены в Антарктиде, континенте, где никогда до этого не отмечались. В результате исследования установлено соответствие распределения исследуемой группы основным биогеографическим законам.

Впервые исследована пространственная дифференциация зональных и секторальных микокомплексов. Впервые на примере отдельной группы показано изменение микобиоты в долготном градиенте континентальности всех природных зон/подзон России. Полученные результаты свидетельствуют, что меридиональные изменения во многом равноценны аналогичным на широтно-зональном направлении. Аргументировано подразделение на микологические широтные и долготные зоны, что позволило составить микогеографическую карту трансконтинентального масштаба, основанную на анализе распределения клавариоидных базидиомицетов.

Предложена классификация типов субстратов, классов роста плодовых тел, экоморфологических групп клавариоидных грибов, а также географических подразделений по степени сходства видового состава. Выявлены новые типы местообитаний клавариоидных, например, внутри гимениальных трубочек трутовиков; на мхах, погруженных в воду.

Базу данных микологического отдела гербария ИЭРиЖ УрО РАН [SVER(F)] пополнили порядка 11 тыс. записей о депонированных образцах клавариоидных, собранных в России. Многочисленные данные, установленные для территорий других государств, включены в национальные списки (Литвы, Норвегии, Финляндии, Швеции, Эстонии). Материалы исследования вошли в издание Funga Nordica. 2nd Ed. (Knudsen, Shiryaev, 2012).

Теоретическая и практическая значимость исследования. В результате проведенного исследования получены фактические данные, заполнившие существенный пробел в познании органического мира России. Показано, что среди различных функциональных комплексов афиллофоровых грибов «склероциально-базидиолишайниковый» (представленный тифуловыми и мультиклавуловыми клавариоидными грибами) наиболее адаптирован к экстремальным криофильным условиям Арктики.

Оригинальные сведения о редких и исчезающих видах клавариоидных грибов учтены при подготовке 9 региональных Красных книг: Тюменской области (2004), Челябинской (2005), Свердловской (2008), Калининградской (2010), Тульской (2010), Республики Коми (2010), Курганской (2012), Кемеровской области (2012), Ханты-Мансийского АО (2013). Впервые в России критерии и категории IUCN (МСОП) применены к биоте афиллофоровых грибов в масштабе отдельного региона – Свердловской области (Shiryaev et al., 2010). Исследованы заповедники во всех частях страны, что позволило существенно уточнить кадастры их биоразнообразия. Данные по ряду интен-

сивно осваиваемых регионов, например, Ненецкого, Ямало-Ненецкого и Ханты-Мансийского автономных округов, могут быть использованы при выделении территорий с ограниченным режимом хозяйственной деятельности и проведении экологических экспертиз по лесной сертификации для оценки степени антропогенной трансформации различных экосистем.

Впервые составлен список клавариоидных грибов евразийской Арктики, и установлена зависимость изменения структуры микокомплекса в градиенте биоклиматических условий, а также предложена концепция видов-индикаторов изменений климата в высоких широтах. Материалы могут быть использованы для ведения Красной книги России и отдельных регионов, обновления паспортов охраняемых территорий. Предложенный метод исследования микобиоты России, с помощью анализа региональных (зонально-секторальных) комплексов, может быть применен для изучения других групп грибов.

Сформирована база данных, включающая 71 тысячу записей о находках клавариоидных в мире, с картами распределения находок образцов видов. База данных подкреплена фототекой, содержащей более 5 тыс. фотографий около 400 видов клавариоидных грибов на планете. Результаты работы используются при проведении практических курсов на биологическом факультете Уральского Федерального Университета. Данные, полученные в результате исследования, будут использованы при подготовке Определителя клавариоидных грибов России и других стран.

Основные защищаемые положения.

1. Биота клавариоидных грибов России представляет собой развитое микогеографическое образование, а таксономический спектр типичен для других микокомплексов Голарктики.

2. Гемибореальный комплекс клавариоидных грибов – самый богатый не только в лесной зоне, но и самый крупный среди всех зональных в Восточном полушарии.

3. Комплексы клавариоидных грибов, адаптированные к существованию в экстремальных тундрово-арктических и пустынно-степных условиях, представляют обедненные варианты лесных аналогов.

4. Изменения таксономических показателей микобиоты в градиенте континентальности соизмеримы с аналогичными на широтном направлении.

5. Субстратные и экоморфологические параметры закономерно изменяются в долготном и широтном градиенте, упрощаясь с ростом континентальности (от приморских к ультраконтинентальным районам), а также с ростом дефицита термо- и гидроресурсов, в направлении тундр и пустынь.

6. Ультраконтинентальные криосемиаридные условия, также как приокеанические и горные гипергумидные, не способствуют развитию богатых микокомплексов.

Апробация работы. Основные положения и материалы работы были представлены и обсуждены на заседаниях Екатеринбургского отделения Русского Ботанического Общества и на научных семинарах Лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты ИЭРиЖ УрО РАН (2001–2014); IX, X, XI рабочем совещании Комиссии по изучению макромицетов Русского Ботанического Общества [Гузерипль (2003), Вешенская (2006), Звенигород (2008)]; на научных семинарах лаборатории микологии Института зоологии и ботаники (Эстония, Тарту, 2004), лаборатории систематики и географии грибов БИН РАН (2011) и кафедры микологии и альгологии Биологического факультета МГУ (2013). Также на всероссийских и международных конгрессах и конференциях: Международная конференция «Развитие идей академика С.С. Шварца в современной экологии» (Екатеринбург, 1999); Международная конференция посвященная 100-летию организации исследований по микологии и криптогамной ботанике в БИН РАН (С.-Петербург, 2000); 1-ый съезд микологов России (Москва, 2002); Международная конференция «Фитогеография Северо-Восточной Азии: вопросы 21-го века» (Владивосток, 2002); 14-ый конгресс европейских микологов (Украина, Ялта-Кацивели, 2003); Всероссийская конференция посвященная 100-летию с начала работы профессора А.С. Бондарцева в БИН им. В.Л. Комарова РАН (С.-Петербург, 2005); 1-ая всемирная конференция по сохранению и устойчивому использованию диких грибов (Испания, Кордоба, 2007); 15-ый конгресс европейских микологов (С.-Петербург, 2007); Международная конференция посвящ. 100-летию со дня рождения М.В. Горленко «Высшие базидиальные грибы: индивидуумы, популяции, сообщества» (Москва, 2008); 2-ой съезд микологов России (Москва, 2008); Международная конференция «Макромицеты бореальной зоны» (Красноярск, 2009); 7-я международная конференция «Устойчивость тропических экосистем» (Габон, Либревиль, 2009); 5-я международная конференция «Грибы в лесных экосистемах» (Пермь, 2009); 9-я международная конференция «Исследование структурного биоразнообразия Антарктики» (Новая Зеландия, Кристчерч, 2010); Международная конференция посвящ. 125-летию гербария им. П.Н. Крылова «Проблемы изучения растительного покрова Сибири» (Томск, 2010); 10-я международная конференция «Исследование структурного биоразнообразия Антарктики» (Чили, Пунта-Аренас, 2011); 16-ый конгресс европейских микологов (Греция, Халкидики, 2011); Международная конференция «Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий» (Екатеринбург, 2012); 3-ий съезд микологов России (Москва, 2012); 13-ый съезд Русского Ботанического Общества (Тольятти, 2013).

Личный вклад автора. Диссертационная работа является результатом многолетних исследований (1996–2014 гг.), выполненных лично автором, при проведении работ под его руководством или в рамках совместной дея-

тельности. Автор принимал участие на всех этапах работы, ему принадлежит формулирование проблемы, постановка цели и задач, планирование и проведение большей части полевых сборов материала, идентификация грибов, обработка и интерпретация полученных данных.

Публикации по теме диссертации. Автором опубликовано более 140 работ, из них 100 по теме диссертации, в том числе 4 коллективные монографии, главы в 9 Красных книгах, 17 статей в журналах списка ВАК и 16 статей в других рецензируемых изданиях.

Объем и структура работы. Диссертация изложена на 304 страницах, содержит 69 рисунков и 22 таблицы. Состоит из введения, 7 глав, заключения и выводов, списка цитируемой литературы, приложения на 92 страницах. Библиография включает 498 литературных источников, из них 205 на иностранных языках.

Благодарности. Работа проводилась в лаборатории биоразнообразия растительного мира и микобиоты Института экологии растений и животных УрО РАН. Ее выполнение и сама постановка затронутых в ней проблем были бы невозможны без существования научного коллектива, в котором мне посчастливилось работать. Искренне признателен акад. П.Л. Горчаковскому, в полевом отряде которого начинал свои исследования, и благодарен своим коллегам, с которыми меня свела судьба в ИЭРиЖ. Выражаю искреннюю благодарность научному консультанту д.б.н., проф. Виктору Андреевичу Мухину, который поддерживает и помогает на протяжении всей моей работы. Благодарю за моральную поддержку коллег и друзей в МГУ: И.И. Сидорову, А.В. Куракова, Ю.Т. Дьякова, Е.Ю. Воронину, А.В. Александрову, М.Ю. Дьякова. За многолетнюю помощь в исследовании признателен коллегам из БИН РАН: М.А. Бондарцевой, В.М. Котковой, И.В. Змитровичу, А.Е. Коваленко, М.П. Журбенко, Ю.К. Новожилову. За консультации и поддержку в экспедиционных работах хочется поблагодарить коллег из БПИ ДВО РАН: О.К. Говорову, Л.Н. Егорову, З.М. Азбукину, Е.М. Булах. Неоценимую помощь в работе оказали мои иностранные коллеги: Ahti Tievo, Heikki Kotiranta (Хельсинки, Финляндия), Esteri Ohenoja (Оулу, Финляндия), Henning Knudsen (Копенгаген, Дания), Urmas Kõljalg (Тарту, Эстония), Claudia Perini (Сиена, Италия), Ivona Kautmanova (Братислава, Словакия), Александр Акулов (Харьков, Украина), Tamotsu Hoshino (Саппоро, Япония). Отдельно выражаю глубокую признательность за помощь в сборе материала: Н.Н. Агафоновой, С.П. Арефьеву, И.А. Горбуновой, О.Г. Добровольскому, Л.Г. Исаевой, Д.А. Косолапову, Е.А. Крапивиной, О.Е. Крючковой, Н.П. Кутафьевой, С.В. Маленьких, С.М. Музыке, С.Н. Пенькову, Н.А. Сазановой, I. Sell, M. Skjerly, И.В. Ставишенко, И.Э. Суворову, Д.Н. Ткаченко, Н.В. Ушаковой, К.А. Фефелову, Ю.Р. Химич, А.Н. Шуман. Отдельно хочу поблагодарить Г.П. Урбанавичюса, М.С. Игнатова и H. Kotiranta за обсуждение и кри-

тические замечания при подготовке работы. Особую благодарность выражаю проф. Э. Пармасто за поддержку, многочисленные дискуссии, помощь в поиске литературы и советы во время работы.

Глава 1. ХАРАКТЕРИСТИКА КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ И СОСТОЯНИЕ ИССЛЕДОВАННОСТИ ВИДОВОГО СОСТАВА ГРУППЫ В РОССИИ

1.1. Краткая характеристика клавариоидных грибов

Клавариоидные грибы – это не таксономическая группа, т.к. объединяет виды не на основании их родства, а по сходству внешнего строения плодовых тел. То есть, клавариоидные – это морфологическая группа, или жизненная форма (Пармасто, 1965, 1969; Petersen, 1988; Бондарцева, 2009). Клавариоидные, имеющие простую, неразветвленную, булавовидную форму плодовых тел, в англоязычной литературе принято называть – *club-like* fungi, а грибы со сложными, коралловидно-разветвленными, роговидными плодовыми телами – *coral-like*. В отечественной литературе они также известны как рогатиковые грибы. Им даны и народные названия – «оленьи рога, булавницы и грибная капуста».

В последние годы под «клавариоидными грибами» понимается одна из морфогрупп в составе афиллофоровых грибов. E.J.H. Corner (1970) называет их «клавариоидными базидиомицетами», а J. Berthier, конкретизируя объем группы, дает название «клавариоидные гименомицеты» (Hymenomycetales clavariodes, цит. по Berthier, 1985). В данном исследовании приняты логические построения вышеуказанных специалистов, вслед за которыми исключаем из клавариоидных грибов многочисленные «рогатикоподобные» группы: представителей аскомицетов (*Cordyceps*, *Geoglossum*, *Mitrula*, *Spathularia* и др.) и гетеробазидиальные грибы (*Aphelaria*, *Calocera, Eocronartium* и др.). С другой стороны, исключены и некоторые афиллофоровые роды, иногда относимые к клавариоидным грибам. Например, к кортициоидной морфогруппе относим роды *Kavinia*, *Membranomyces, Ramaricium* и др. К ежовиковым относим представителей родов *Dentipratulum*, *Hericium* и др.; телефороидным – *Thelephora*; лисичковым – *Craterellus*, *Gomphus* и др. Согласно принятой концепции, клавариоидным строением плодовых тел в мире характеризуются 650 видов из 35 родов афиллофоровых грибов.

1.2. История исследования клавариоидных грибов в России

Первые данные встречаем в материалах легендарной «Оренбургской экспедиции», работавшей на Южном Урале в 1736 г. под руководством русского государственного деятеля и географа И.К. Кирилова, в которой принимал участие ботаник И.Г. Гейнцельман, составивший первый каталог цветко-

вых растений и грибов башкирских, оренбургских степей и лесов. В списке упоминается «коралл желтый», рисунок и описание которого напоминает гриб, ныне известный как *Ramaria flava* s.l. К революции 1917 г. в стране было выявлено 35 видов, а в «Определителе рогатиковых грибов СССР» (Пармасто, 1965) указывается 80 видов (рис. 1). В настоящий момент в России известно 276 видов. Потенциально возможно нахождение еще 15–25 видов клавариоидных, что увеличит видовое богатство группы до 290–300 видов.

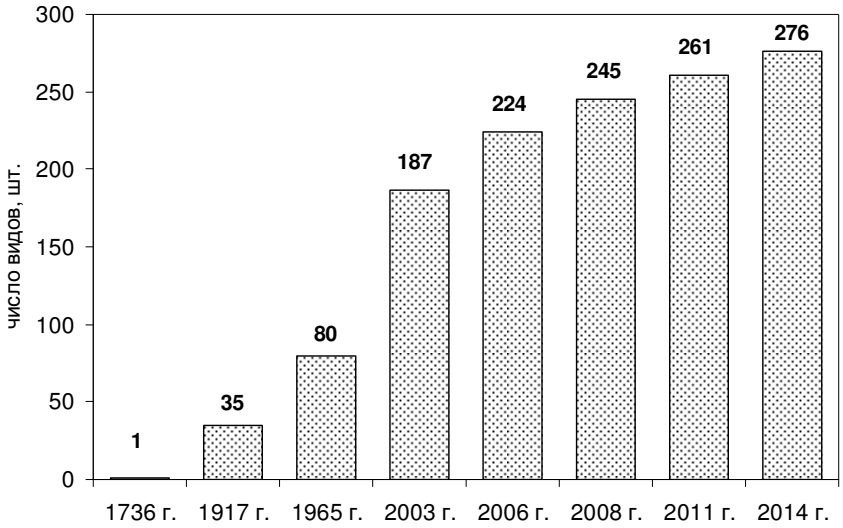

Рис. 1. Динамика выявления видового богатства биоты клавариоидных грибов России.

10 из 276 видов в стране характеризуются единичной находкой (синглетоны), следовательно, коэффициент Тюринга (C) составляет 0.96, или 96%, что косвенно подтверждает предполагаемое видовое богатство клавариоидных грибов России в 290 видов.

Стоит отметить, что базовая информация о видовом богатстве клавариоидных грибов России получена в ходе многолетних микологических экспедиций: Института зоологии и ботаники АН Эстонии, Тарту (1955–1991) с участием Э. Пармасто; Биолого-почвенного института ДВО РАН, Владивосток (1993–2003) с участием О.К. Говоровой; Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург (нач. с 1992 г.) в рамках «Международной Транссибирской Микологической Экспедиции» с участием А.Г. Ширяева. Широкомасштабные исследования экологии низкотемпературных склероциальных грибов (из рода *Typhula*), вызывающих болезнь «снежная плесень», проводит О.Б. Ткаченко в ГБС им. Н.В. Цицина РАН (Москва).

Глава 2. РАЙОН, МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Район и материалы исследования

Автором проведены полевые работы во всех административных регионах России (областях, краях, республиках). Наиболее крупными списками клавариоидных характеризуются следующие регионы: Краснодарский край

(141 вид), Башкортостан (136), Приморский край (131) и др. (рис. 2). За время данного исследования, на Чукотке число известных видов возросло в 51 раз, в Ненецком АО – в 42 раза, в Ингушетии – в 30 раз.

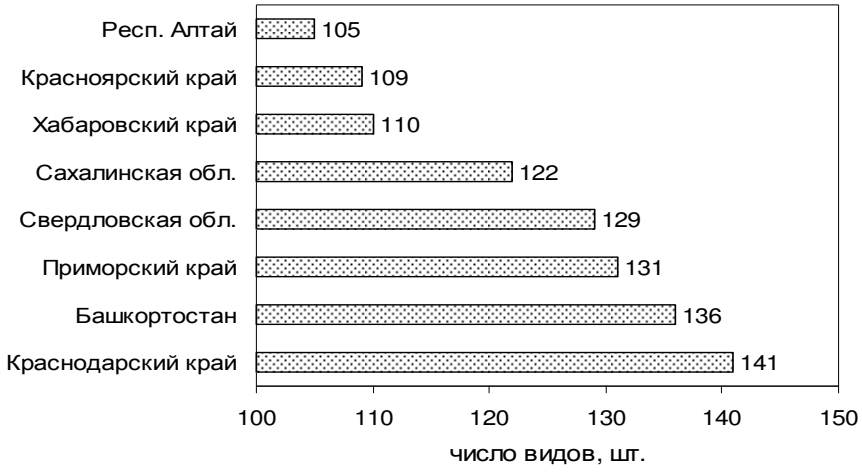

Рис. 2. Регионы России с наиболее крупными списками видов клавариоидных грибов.

Наиболее часто освещается вопрос изменения биоразнообразия на широтной или высотной трансекте, однако третий градиент – континентальности, от геометрического центра континента к его океаническим окраинам, редко используется в качестве инструмента микологического и эколого-географического анализа. Вдоль секторов континентальности выразительно меняются: атмосферное давление, температура, влажность, продолжительность инсоляции и другие экологические факторы. Изменения структуры лесной растительности в широтном градиенте (напр., от гемибореальных лесов окр. Москвы до лесотундры окр. Мурманска) по многим показателям соизмеримы с долготными (напр., от приморско-субконтинентального климата гемибореальных лесов окр. Москвы до ультраконтинентальных гемибореальных лесов окр. Читы). С ростом суровости (пессимальности) условий, в широтном и в долготном градиенте, появляется вечная мерзлота. По базовым показателям, упрощение биоклиматических параметров соизмеримо в направлении арктической и ультраконтинентальной границы леса.

Представление о зонально-секторальной структуре ландшафтного покрова бореальной Евразии сформировалось в недрах отечественного почвоведения и ботанической географии. В данной работе используется система зонально-секторального подразделения растительности Д. И. Назимовой (1995), встроенная в систему координат теплообеспеченности-увлажнения и степени континентальности климата. Ее карта опирается на базу данных по климату 650 станций России и соседних стран. На территории России установлены 12 природных подзон (южнотаежная, гемибореальная, лесостепная и др.) с подразделением на 7 долготных секторов (среднеевропейский, восточносибирский, дальневосточный мусонно-океанический и др.) (рис. 3). К 7 долготным секторам добавляем «уральский регион», характеризующийся

существенными биоклиматическими различиями между западным и восточным макросклоном. Отдельно выделяем Алтае-Саянскую горную страну и Крымско-Кавказскую, по биоклиматическим параметрам наиболее близкие с уральским и среднеевропейским секторами соответственно. Комбинация 12 зональных и 10 секторальных подразделений образует 92 зонально-секторальных (региональных) комплекса, например: западносибирский среднетаежный, восточноевропейский лесостепной и т.д. (рис. 3, табл. 1). Таким образом, используется двумерная «зонально-секторальная матрица». Лишь в последние годы накопленный объем фактического материала позволил перейти от классического анализа карт распространения видов к пространственно-статистическому анализу больших массивов хорологических данных.

Стоит отметить, что биоклиматические координаты зонально-секторальных регионов не соответствуют географическим. Например, термин «восточносибирский регион» в данном исследовании не синоним географическому региону, раскинувшемуся от Байкала до Амура, а соответствует ультраконтинентальной трансекте: Оймякон–Якутск–Чита–Чойбалсан. То есть, это природно-климатическое образование, со схожим максимальным уровнем континентальности (Ic = 75–100%), самым низким уровнем осадков, среди всей лесной зоны (200–400 мм/год), и растительностью, представленной лиственничниками на мерзлотно-болотных почвах. Таким образом, в восточносибирский ультраконтинентальный район не входят При- и Забайкальские горы. Северная часть Хамар-Дабана схожа с Алтае-Саянским гумидным районом, поэтому и рассматриваем их вместе. Экологические координаты точек позволяют более однозначно, чем географические (широта и долгота) и административные (область, республика), судить о зональной принадлежности того или иного региона.

Кроме всех административных регионов страны, исследования также проведены во всех прилегающих странах Европы и Азии, а также в основных природных зонах Восточного полушария: влажных и сухих субтропиках, во влажных экваториальных лесах (Африка: Габон, Камерун, Сан-Томе и Принсипи; Азия: Таиланд, Малайзия, Индонезия, Сингапур), в тропиках сухих (Африка: Замбия; Австралия: северная территория), в южных субтропиках Австралии (Новый Южный Уэльс) и на Северном о-ве Новой Зеландии, в необореальных лесах (юга Н. Зеландии, в Чили [о-в Огненная Земля]). В Субантарктике исследованы арх. Окленд (Н. Зеландия) и Южные Шетландские о-ва, а в Антарктиде – Антарктический п-ов.

За 19-летний период автором составлена база данных, включающая 70822 записи (содержит информацию о собранных автором образцах в мире, а также анализ материалов многочисленных гербариев и критического просмотра литературы), из которых к России относится порядка 42300 записей. В гербарии ИЭРиЖ УрО РАН [SVER(F)] хранится 10857 образцов, собран-

ных в России (лично автором собрано 9594 образца, коллегами предоставлено 1263 образца [их имена даны в соответствующих публикациях, а также в разделе Благодарности]).

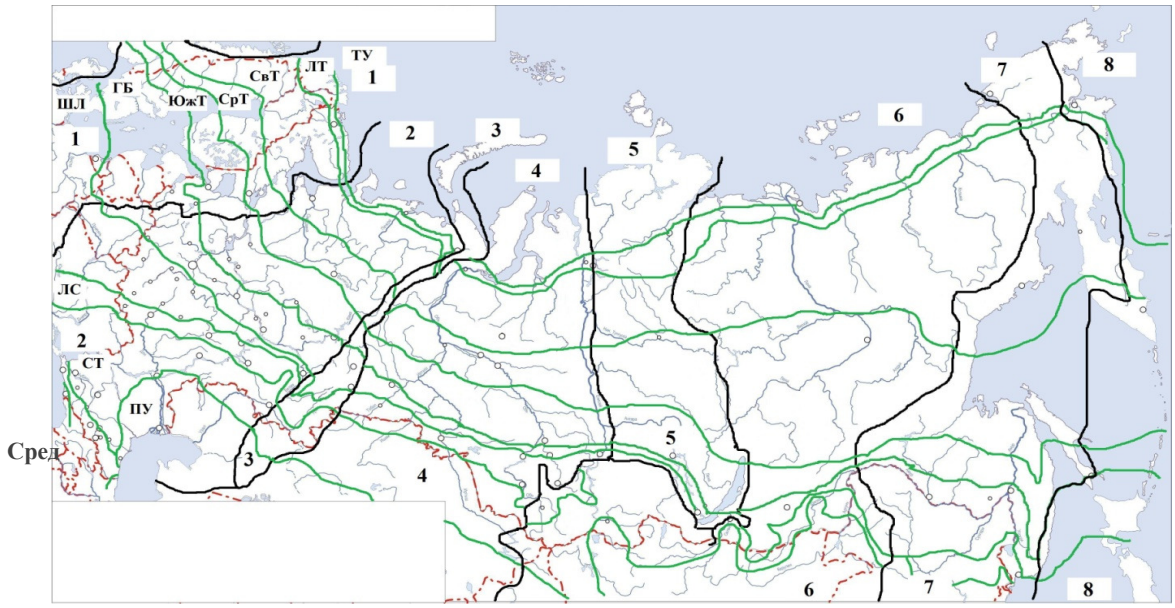

Рис. 3. Схематическое разделение России на зонально-секторальные регионы.
ТУ-ПУ – широтные зоны: ТУ – тундровая, ЛТ – лесотундровая, СвТ – северотаежная, СрТ – среднетаежная, ЮжТ – южнотаежная, ГБ – гемибореальная, ШЛ – широколиственная (неморальная), ЛС – лесостепная, СТ – степная, ПУ – пустынная, Сред – средиземноморская. 1-8 – долготные сектора: 1 – среднеевропейский, 2 – восточноевропейский, 3 – уральский, 4 – западносибирский, 5 – среднесибирский, 6 – восточносибирский, 7 – дальневосточный континентальный, 8 – дальневосточный океанический.

Таблица 1

Схематическое подразделение биоты клавариоидных грибов России на 92 региональных (зонально-секторальных) комплекса

Широтные зоны	**Долготные сектора**							
	1 ЕС/КК[1]	**2** ЕВ	**3** УР/АС[2]	**4** СЗ	**5** СС	**6** СВ	**7** ДвК	**8** ДвО
A ВА	+/+		+/+	+	+	+		
B НА	+/+	+	+/+	+	+	+	+	+
C ЛТ	+/–	+	+/–	+	+	+	+	+
D СвТ	+/–	+	+/–	+	+	+	+	+
E СрТ	+/–	+	+/+	+	+	+	+	+
F ЮжТ	+/–	+	+/+	+	+	+	+	+
J ГБ	+/+	+	+/+	+	+	+	+	+
H НЕ	+/+	+	+/–				+	+
K ЛС	+/+	+	+/+	+	+	+	+	
L СТ	+/+	+	+/+	+	+	+		
M ПУ	–/+	+	+/+	+		+		
N Сред	+/+							
сумма	11/8	10	11/8	10	9	10	8	7

Заштрихованы не существующие регионы (например, в Сибири нет широколиственных лесов, а на Дальнем Востоке – пустынь). «–» – в горных регионах комплекс не существует (например, на Кавказе нет средней тайги).

[1] Крымско-Кавказская горная страна (после /).
[2] Алтае-Саянская горная страна (после /).

Таким образом, основным материалом работы стали собственные сборы в ходе маршрутно-экспедиционных исследований. Регионы, по возможности, посещались несколько раз в различные годы и сезоны. Также, некоторые регионы посещались дополнительно, в различные годы (и сезоны) коллегами, оказавшими мне неоценимую помощь в сборе материала. Усреднено, площадь каждого региона составляет 100.000 км^2. По возможности, в каждом регионе обследована схожая площадь и одинаковое число субстратов. Можно привести пример для двух, относительно хорошо исследованных регионов: гемибореального восточноевропейского и восточносибирского, – в которых относительно схожи площадь обследованной территории (700 км^2 и 600 км^2, соответственно) и число исследованных субстратов (1700/км^2 и 1550/км^2), однако выявлено различное число образцов – единиц учета[3] (1825 и 576) и число видов (123 и 68). Подобные цифры, несомненно, отражают не различный уровень исследованности регионов, а различия биоклиматических условий и уровень адаптации исследуемой группы грибов.

2.2. Методы исследования

В работе использовались традиционные методы математической обработки материала. Сходство между региональными и зональными комплексами оценивалось с помощью индекса Съеренсена-Чекановского (*Ksc*). Для оценки полноты сборов использован коэффициент Тюринга (C). Вычислена доля трех ведущих родов по числу видов (BG, %), а также установлена доля одновидовых родов от общего числа родов (1G, %). Используем параметр доля видового разнообразия (ДВР), характеризующий долю изучаемого «комплекса» от общего числа видов на трансекте (Юрцев и др., 2004).

В работе использованы и некоторые дополнительные показатели. Индекс криофильности (CrI) отражает долю «криофильных видов» (аркто-альпийских и аркто-бореальных) от общего числа видов (в %). Для оценки преобладания арктических черт в комплексе вычислена доля рода *Typhula* от общего числа видов. Для оценки преобладания температных черт вычислена доля рода *Ramaria*. Рассчитан «морфологический индекс» (*Cl*/*Co*) как соотношение видов с двумя формами роста: простыми неразветвленными плодовыми телами (*Cl*) и коралловидно-разветвленными (*Co*): положительный знак означает преобладание видов с простыми базидиомами, отрицательный – с разветвленными. Базидиомы разделены на пять классов высоты: от самых маленьких (I класс – до 2 см высотой) до крупных (V класс – выше 20 см).

Математическая обработка проводилась в программе Microsoft Office Excel 2003. Для визуализации полученных результатов применялась програ-

[3] За образец (единицу учета) вида принята группа (колония, скопление) базидиом, отстоящая от другой аналогичной группы не менее чем на 15 м. Базидиомы в пределах группы рассматриваются как одна единица учета, независимо от количества базидиом и размера группы.

грамма StatSoft Statistica 6.0. При построении диаграмм использовался кластерный анализ с оптимизацией дисперсии внутри кластеров (правило объединения – метод Уорда), Евклидово расстояние выбрано в качестве меры расстояний. Построение базы данных, где производится учет образцов, осуществляется на основе приложения Microsoft Office Access 2003.

Глобальное распределение представителей различных царств органического мира зачастую подчиняется общим закономерностям, которые, первоначально, были установлены для млекопитающих. В данный момент показано соответствие им не только многочисленных групп животных, но и растений, в силу чего подобным биогеографическим закономерностям приданы общеизвестные названия, преимущественно перешедшие из зоогеографии.

Глава 3. ТАКСОНОМИЧЕСКАЯ И ГЕОГРАФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА БИОТЫ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ РОССИИ

3.1. Общие принципы распределения видового богатства клавариоидных грибов России

В России выявлено 276 видов из 22 родов клавариоидных грибов (табл. 2), что составляет 42.5% и 62.8% от мирового богатства группы соответственно. За 19-летний период исследований список клавариоидных грибов России пополнился 115 видами, что составляет 42% от известных в стране видов: *Artomyces microsporus*, *Ceratellopsis aculeata*, *C. corneri*, *C. terrigena*, *Clavaria amoenoides*, *C. lanceolata*, *C. macounii, C. pullei*, *Clavariadelphus flavoimmaturus*, *C. helveticus*, *Clavicorona taxophyla*, *Clavulinopsis antillarum*, *C. luteo-ochracea*, *C. sulcata*, *Deflexula lilaceobrunnea*, *Macrotyphula defibulata*, *M. tremula*, *Multiclavula clara*, *Physalacria cryptomeriae*, *Ph. lateriparies*, *Ph. sasae*, *Pistillina bruneola*, *Pterula sclerotiicola*, *Ramaria albidoflava*, *R. campestris*, *R. dolomitica*, *R. flavigelatinosa*, *R. flavosalmonicolor*, *R. lacteobrunnescens*, *R. pallidosaponaria*, *R. roellinii*, *R. vinaceipes*, *Scytinopogon pallens*, *Sparassis latifolia*, *Typhula abietina*, *T. buxi*, *T. chamaemori*, *T. euphorbiae*, *T. longispora*, *T. luttrelli*, *T. megasperma*, *T. olivascens*, *T. schoeni*, *T. spathulata*, *T. sphaeroidea*, *T. thaxteri*, *T. umbrina*, *T. viticola* и др. Впервые для России выявлено 5 родов (*Clavicorona*, *Lachnocladium*, *Physalacria*, *Pistillina*, *Scytinopogon*), объединяющих четверть (24.3%) известных родов клавариоидных в стране.

В глобальном масштабе видовой состав микобиоты России более схож с аналогичными микобиотами Голарктики, тогда как с южными, тропическими вариантами, установлены очевидные различия. Так, наивысшее сходство выявлено с европейской и североамериканской мегамикобиотой (*Ksc* = 0.74 и 0.70 соответственно), тогда как с Восточной Азией (Китай-Япония)

Таблица 2

Спектр родов клавариоидных грибов России и мира

Род	видов в России	% от видов в России (276)	видов в мире	% от видов в мире
Ramaria Fr. ex Bonord.	103	37.3	222	46.4
Typhula (Pers.) Fr.	54	19.6	57	92.9
Clavaria Vaill. ex L.	24	8.7	30	80.0
Clavulinopsis Overeem	13	4.7	33	42.4
Ramariopsis (Donk) Corner	13	4.7	44	39.4
Clavariadelphus Donk	12	4.3	19	63.1
Ceratellopsis Konrad et Maubl.	6	2.2	9	66.7
Clavulina J. Schröt.	6	2.2	45	13.3
Lentaria Corner	6	2.2	17	41.2
Pterula Fr.	6	2.2	51	13.7
Macrotyphula R.H. Petersen	5	1.8	6	83.3
Multiclavula R.H. Petersen	5	1.8	13	38.5
Physalacria Peck	5	1.8	30	16.7
Artomyces Jülich	3	1.1	8	37.5
Deflexula Corner	3	1.1	11	27.2
Pistillaria Fr.	3	1.1	3	100
Sparassis Fr.	3	1.1	5	80.0
Mucronella Fr.	2	0.7	8	25.0
Clavicorona Doty	1	0.4	1	100
Lachnocladium Lév.	1	0.4	5	20.0
Pistillina Quél.	1	0.4	1	100
Scytinopogon Singer	1	0.4	4	25.0
Actiniceps Berk. et Broome			3	
Allantula Corner			1	
Amylaria Corner			1	
Araeocoryne Corner			1	
Chaetotyphula Corner			7	
Clavariachaete Corner			2	
Delentaria Corner			1	
Dimorphocystis Corner			2	
Gloeomucro R.H. Petersen			6	
Hormomitaria Corner			2	
Parapterulicium Corner			3	
Pterulicium Corner			1	
Setigeroclavula R.H. Petersen			1	
всего:	**276**	**100**	**650**	**42.5**

Примечание: видовое богатство клавариоидных грибов в мире по Kirk et al. (2008) с некоторыми изменениями. Род *Alloclavaria* включен в род *Clavaria*. Ниже жирной черты представлены роды, отсутствующие в России.

сходство составляет лишь 0.58, с Юго-Восточной Азией (Индокитай, Индонезия и Филиппины) – 0.29, а с Австралией и Новой Зеландией – 0.21.

В целом спектр трех ведущих родов страны [*Ramaria*, *Clavaria* s.l. (*Clavaria*, *Clavulinopsis*, *Ramariopsis*), *Typhula* s.l. (*Typhula*, *Pistillina*, *Pistillaria*)]

оказывается схожим с Голарктическими регионами (рис. 4), составляя в России 71.6%, в Европе 70% и в С. Америке 72.5%. Около 72% видов, выявленных в Голарктике, встречается во всех трех сравниваемых мегамикобиотах. Биота клавариоидных России может считаться полночленной на родовом уровне, т. к. родовой спектр типичен для других голарктических мегамикобиот, а одновидовыми являются роды, находящиеся на северной границе ареала (тропические *Lachnocladium*, *Scytinopogon*), или монотипные роды (*Clavicorona*, *Pistillina*).

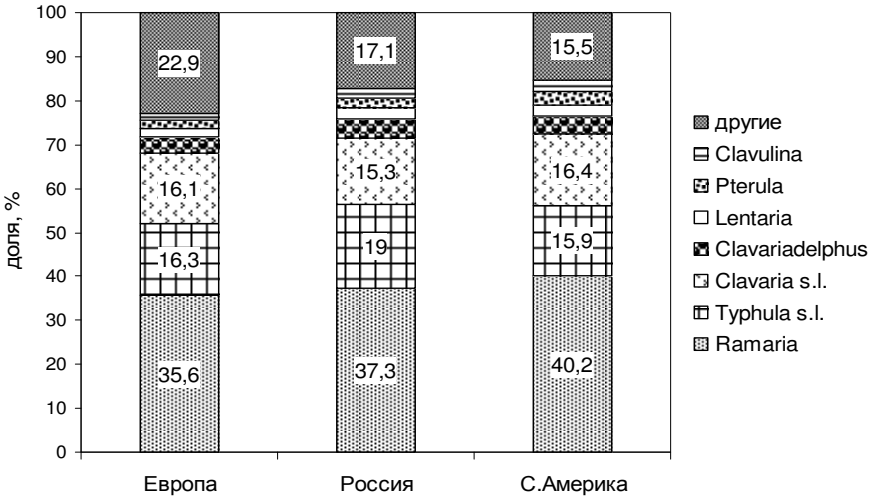

Рис. 4. Спектр ведущих родов клавариоидных грибов Европы, России и Северной Америки.

Как свидетельствует полученный нами результат, наиболее богатые микокомплексы соответствуют узкому диапазону широт, 45-50^0 с.ш., тогда как севернее, видовое богатство резко снижается до 24 видов на 70^{0}с.ш. (рис. 5). В направлении экватора видовое богатство снижается на четверть (Ширяев, 2009, 2013). Таким образом, самые богатые локальные и региональные микокомплексы соответствуют гемибореальным районам (южная часть Скандинавских гор, Прибалтика, Южный Урал, северо-западный склон Алтая и Саян, Маньчжурия, Приморский Край и Хоккайдо), что, в общем, и определяет высокий уровень видового богатства клавариоидных грибов, выявленных в России. В южной части Восточного полушария наиболее богаты необореальные микокомплексы (аналог гемибореальных) южной части Новой Зеландии и смешанных лесов южного Чили. В целом подобное распределение видового богатства противоречит биогеографическому правилу Уоллеса, гласящему, что видовое богатство возрастает от полюсов к экватору. Схожие результаты получены при исследовании распределения миксомицетов (Новожилов, 2005) и эктомикоризных грибов (Tedersoo et al., 2012).

В широтном градиенте, от экватора к полюсам, существенно изменяется состав родов. В тропиках преобладают роды узкого распространения, типично тропические (*Amylaria, Pterulicium, Clavariachaete* и др.), зачастую выявленные исключительно в небольших физико-географических районах. С

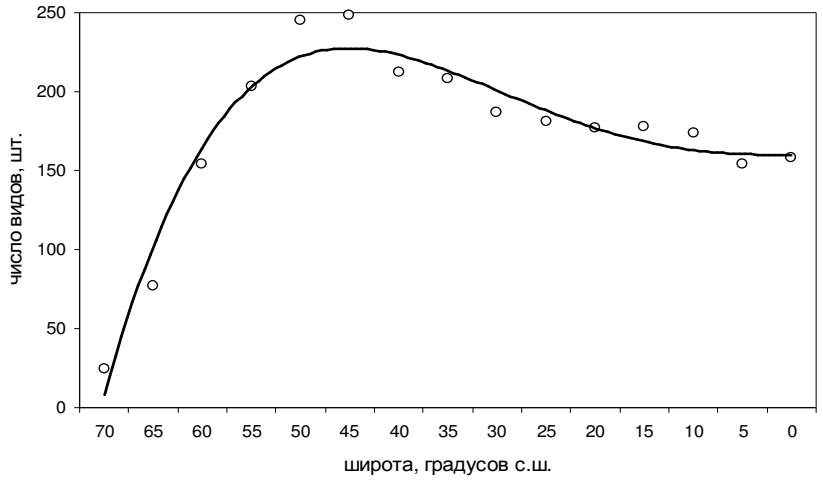

Рис. 5. Распределение видового богатства комплексов клавариоидных грибов в широтном градиенте северной части Восточного полушария

другой стороны, на «севере» преобладают широко распространенные роды (*Typhula, Ramaria, Clavariadelphus* и др.), встречающиеся по всей арктической, бореальной и умеренной зоне. Следовательно, распределение клавариоидных на родовом уровне соответствует правилу Рапопорта. Переход от тропической к умеренно-бореальной микобиоте соответствует 30^0 с.ш., что, в общем, схоже с биоклиматической границей, отделяющей субтропическую часть Восточного полушария от тропиков.

3.2. Таксономическая структура зональных и долготных комплексов клавариоидных грибов России

Тундровый микокомплекс включает 42 вида (рис. 6А). Таежный оказывается почти в 6 раз богаче (247), это самый богатый зональный микокомплекс в России. Неморальный комплекс на треть беднее таежного (178), а в степном видовое богатство снижается до 63 видов. Самый бедный зональный комплекс клавариоидных грибов в России – пустынный – включает всего 19 видов. Территории со средиземноморским климатом занимают в России небольшую площадь, вследствие чего здесь выявлено 107 видов (рис. 6А). В общем, лесные микокомплексы (таежный и неморальный) включают все виды клавариоидных грибов, выявленные в стране (276). При этом безлесные (тундровый и пустынно-степной) значительно беднее – объединяют лишь 71 вид, то есть четверть от общего числа (25.7%).

Для таежного микокомплекса специфичны 11% видов, а для неморального – 18%, при этом в экстремальных экосистемах (тундры, пустыни) представлены лишь эврибионтные и широко распространенные (голарктические, эврирегиональные и мультизональные) виды клавариоидных грибов, тогда как специфичные – тундровые и пустынные – не существуют. Подобный результат противоречит биогеографическому правилу приспособления (специализации) к экстремальным условиям Крогеруса: в биотопах с экстремальными условиями складываются биоценозы из строго специализированных

видов с относительно большим числом особей. Наши результаты демонстрируют, что данное правило не применимо к клавариоидным грибам (ни на широтном, ни долготном градиенте).

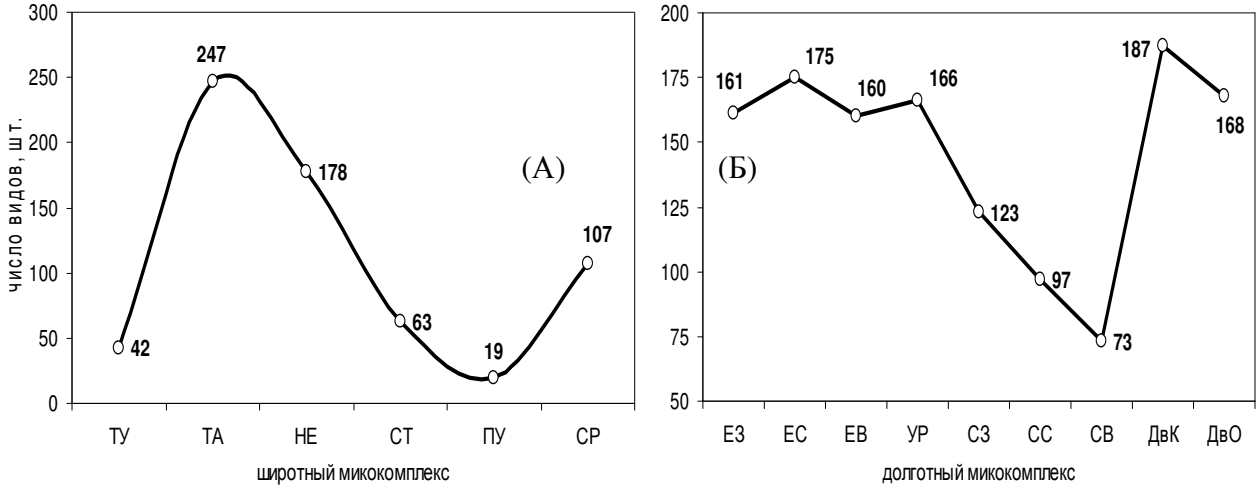

Рис. 6. Видовое богатство (А) зональных и (Б) долготных комплексов клавариоидных грибов. *Зональный*: ТУ – тундровый, ТА – таежный, НЕ – неморальный, СТ – степной, ПУ – пустынный, СР – средиземноморский. *Долготный*: ЕЗ – западноевропейский, ЕС – среднеевропейский, ЕВ – восточноевропейский, УР – уральский, СЗ – западносибирский, СС – среднесибирский, СВ – восточносибирский, ДвК – дальневосточно-континентальный, ДвО – дальневосточно-океанический.

Видовое богатство разных широтных подразделений лесного микокомплекса существенно различается. Самый крупный комплекс – гемибореальный (241 вид), в 4 раза богаче самого бедного – лесотундрового (61). Также явные различия выявлены и в градиенте континентальности, где наиболее богатые комплексы свойственны приморским секторам, среднеевропейскому (175 видов) и дальневосточно-континентальному (187) (рис. 6Б), тогда как ультраконтинентальный (восточносибирский), наиболее бедный, включает 73 вида клавариоидных грибов (26.5% от общего числа видов). Таким образом, восточносибирский комплекс в 2.5 раза беднее приморских аналогов. В целом сибирские комплексы беднее приморских, а резкое изменение показателей видового богатства соответствует Уралу и Большому Хингану.

Из трех ведущих родов (табл. 2) *Typhula* тотально преобладает в тундровых экосистемах, существенно превосходя два других рода, *Clavaria* и *Ramaria* (рис. 7А). С продвижением на юг (в тайгу), на первое место выходят рамариевые (38%), тогда как доля тифуловых снижается в 3.5 раза (до 18%), находясь на близком уровне с клавариевыми (17.5%). В неморальных лесах доля тифуловых продолжает снижаться, достигая 12%. На первом месте остается род *Ramaria*, в два раза превосходящий *Clavaria*. В степном микокомплексе, доля всех трех родов оказывается относительно схожей. В целом доля рода *Clavaria* стабильна во всем зональном градиенте России, составляя 16–25%, тогда как для двух других родов выявлены существенные зональные

изменения. Крупнейший род клавариоидных в России – *Ramaria* – достигает наивысших показателей в лесных районах (33–38%), тогда как в тундровом – его доля минимальна. Род *Typhula* характеризуется противоположной тенденцией: наивысшее относительное богатство выявлено в тундровом биоме (61%), тогда как в лесных – снижается до минимума (13–17%).

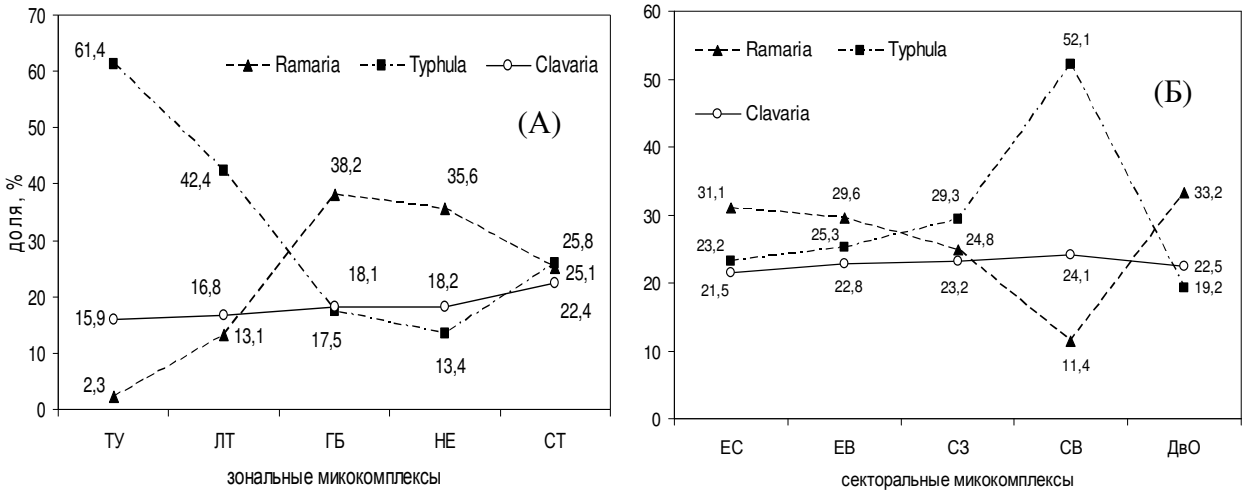

Рис. 7. Изменение относительного видового богатства трех ведущих родов (*Ramaria*, *Typhula*, *Clavaria*) клавариоидных грибов в (А) широтно-зональном и (Б) долготно-секторальном градиенте, %.

В отличие от широтного распределения, долготное носит более четкий, в чем-то «зеркальный» характер (рис. 7Б). Оба приморских сектора (ЕС и ДвО) характеризуются схожими показателями относительного видового богатства клавариоидных грибов, в отличие от ультраконтинентального (СВ). Так, в приморских секторах доля самого богатого рода – *Ramaria* – составляет 31–33%, а в ультраконтинентальном – снижается в 3 раза. В противоположность этому доля тифуловых возрастает в 2.5 раза, составляя в приморских секторах 19–23%, а в восточносибирском – 52%. Как и в широтном градиенте, в долготном доля клавариевых грибов существенно не изменяется, колеблясь в диапазоне 21–24%. При этом в ультраконтинентальном и безлесных микокомплексах рамариевых грибов немного, и те виды, что имеются, очень редки (тотально преобладают тифуловые). Напротив, с возрастанием лесистости (к южнотаежным, гемибореальным и неморальным лесам), а также с приближением к морским побережьям (снижение континентальности) роль тифуловых заметно снижается, а существенно возрастает роль рамариевых. Следовательно, в широтном и долготном градиенте значимо изменяются доли родов *Typhula* и *Ramaria*, а клавариевые относительно стабильны. Резкое изменение данных параметров соответствует Уралу и Б. Хингану, что по амплитуде близко к переходу от лесного комплекса к тундровому. Таким образом, изменения спектра ведущих родов соизмеримы в широтном и долготном градиенте. С ростом пессимальности условий (в широтном

градиенте [от гемибореального до лесотундрового комплекса] и с ростом континентальности [от приморского до ультраконтинентального сектора]) доля рода *Ramaria* снижается в 3 раза, а *Typhula* s.l. повышается в 2.5 раза.

3.3. Географическая структура биоты клавариоидных грибов России

Внутриконтинентальные районы характеризуются преобладанием широко распространенных видов – голарктических, эврирегиональных и палеарктических (составляющих около 60% российского списка), – тогда как в приокеанических значительна доля видов ограниченного распространения. Так, в Европе широко представлены европейские (40 видов / 14.5 %) и американо-европейские (6/2.2) виды, а на Дальнем Востоке – американо-азиатские (43 видов/15.6 %), пантропические (17/6.1) и восточно-азиатские (12/4.3). По Уралу и Б. Хингану проходят границы, отделяющие сибирские регионы от приокеанических, здесь происходят существенные изменения в составе долготных групп.

У 26 видов (9.4% от общего числа видов в России) из 14 родов основная часть ареала располагается в тропических регионах (табл. 3). Для таких «южных» таксонов Россия выступает северной границей ареала, где они детерминированы по отношению к уровню континентальности. Представители трех четвертей родов выявлены исключительно в приокеанических районах (*Ramaria*, *Physalacria*, *Macrotyphula* и др.), тогда как виды трех родов

Таблица 3

Распределение «южных» видов клавариоидных грибов в России

число видов	род	виды	
		приокеанические районы	континентальные районы
5	*Ramaria*	*R. campestris*, *R. lorithamnus*, *R. glaucoaromatica*, *R. rubri-attenuipes*, *R. zipellii*	
4	*Clavulinopsis*	*C. amoena*, *C. antillarum*, *C. spiralis*, *C. sulcata*	
3	*Physalacria*	*P. lateriparies*, *P. sasae*, *P. stilboidea*	
2	*Clavaria*	*C. lanceolata*, *C. martinii*	
2	*Clavulina*		*C. cartilaginea*, *C. hispidulosa*
2	*Deflexula*	*D. fascicularis*	*D. lilaceobrunnea*
1	*Lachnocladium*		*L. flavidum*
1	*Lentaria*		*L. surculus*
1	*Macrotyphula*	*M. defibulata*	
1	*Multiclavula*	*M. clara*	
1	*Pistillaria*	*P. linearis*	
1	*Pterula*	*P. verticillata*	
1	*Scytinopogon*	*S. pallens*	
1	*Sparassis*	*S. latifolia*	
26	**14**	**21** вид	**5** видов

(*Clavulina*, *Lachnocladium*, *Lentaria*) встречаются лишь в континентальных районах (Алтай, Саяны и восточный Кавказ). Следовательно, разделение по данному показателю достоверно для родового уровня. Виды лишь одного «южного» рода (*Deflexula*) выявлены в обоих секторах, но представлены разными видами, что свидетельствует о применимости выявленного факта и к видовому уровню.

Глава 4. ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ КОМПЛЕКСОВ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ

4.1. Видовое богатство и таксономическая структура зональных комплексов клавариоидных грибов

Как установлено выше, самые бедные широтные комплексы клавариоидных грибов соответствуют безлесным районам (тундровому и пустынно-степному), а долготные – ультраконтинентальному (восточносибирскому). Более детально изменение видового богатства представлено в матрице, включающей 92 региональных комплекса клавариоидных грибов, исследованных в России (табл. 4), где более четко прослеживается обеднение зональных микокомплексов: от гемибореального в направлении безлесных, от океанических побережий в направлении центра материка (Вост. Сибири).

Для уточнения распределения видового богатства и таксономической структуры зональных комплексов клавариоидных грибов произведено их исследование в долготном градиенте. Изучены три крупнейших биома России: тундровый, лесной (на примере гемибореальных лесов), степной.

4.1.1. Комплекс клавариоидных грибов тундровой зоны

Тундровый комплекс клавариоидных грибов включает 44 вида (15.9% от российского списка) из 14 родов (табл. 4). Во всех 9 секторах Арктики встречаются 60% видов и 57% родов от выявленного видового богатства. Четверть родов (25%) и видов (23%) выявлены лишь в одном из приморских секторов. Самый бедный микокомплекс – Ямало-гыданский (25 видов), в то время как приокеанический, например, Фенноскандийский, оказывается в 1.3 раза богаче (36 видов). В целом сибирские внутриконтинентальные микокомплексы самые бедные (25-27 видов), тогда как приокеанические существенно богаче [в европейском (ФС-УР) 32-36 видов, а Восточно-чукотском (ЧВ) – 37]. Различия очевидны и на родовом уровне. Так, в сибирских секторах выявлено по 8 родов клавариоидных грибов, тогда как в приокеанических – по 10. Только в приатлантической части собраны виды родов *Clavicorona*, *Ramaria*, а в притихоокеанском – *Mucronella*, *Pistillaria.*

Таблица 4

Видовое богатство 92 региональных (зонально-секторальных) комплексов клавариоидных грибов России

Широтная зона	**Долготный сектор**								***всего***
	1 ЕС/КК	**2** ЕВ	**3** УР/АС	**4** СЗ	**5** СС	**6** СВ	**7** ДвК	**8** ДвО	
A АВ	9/7	–	7/6	5	5	5	–		*9*
B АН	36/28	31	32/30	25	26	27	29	37	*44*
C ЛТ	58/	49	46/	35	31	31	32	40	*61*
D СвТ	73/	65	64/	57	53	50	53	67	*97*
E СрТ	106/	96	98/94	85	69	54	83	80	*156*
F ЮжТ	139/	127	131/112	97	79	65	117	106	*204*
J ГБ	137/128	123	130/119	104	85	68	143	125	*241*
H НЕ	125/113	110	122/				128	115	*178*
K ЛС	113/105	102	109/101	71	58	37	104		*122*
L СТ	70/66	63	56/19	38	22	16			*74*
M ПУ	/24	28	26/16	20		9			*19*
N Сре	98/102								*107*
всего	*175/170*	*160*	*166/152*	*123*	*97*	*73*	*187*	*168*	*276*

Широтная трансекта: **A** АВ (высокоарктическая); **B** АН (низкоарктическая); **C** ЛТ(лесотундровая); **D** СвТ (северотаежная); **E** СрТ (среднетаежная); **F** ЮжТ (южнотаежная); **J** ГБ (гемибореальная); **H** НЕ (неморальная, широколиственно-лесная); **K** ЛС (лесостепная); **L** СТ (степная); **M** ПУ (умеренно-пустынная); **N** Сре (средиземноморская, субтропическая).

Долготная (секторальная) трансекта: **1** ЕС (среднеевропейская) / **1a** КК (крымско-кавказская); **2** ЕВ (восточноевропейская); **3** УР (уральская) / **3a** АС (алтае-саянская); **4** СЗ (западносибирская); **5** СС (среднесибирская); **6** СВ (восточносибирская); **7** ДвК (дальневосточно-континентальная), **8** ДвО (дальневосточно-океаническая).

Вертикальной штриховкой выделены отсутствующие регионы (напр., неморальная зона в Восточной Сибири), прочерк – регион изучен недостаточно.

4.1.2. Комплекс клавариоидных грибов гемибореальных лесов

Гемибореальный комплекс – самый крупный (241 вид) и гетерогенный в долготном градиенте (табл. 4). С ростом океаничности, от самого бедного ультраконтинентального (восточносибирского) сектора (68 видов) к приморскому (среднеевропейскому), видовое богатство возрастает в 2.1 раза. Существенно увеличивается число родов. В восточносибирском секторе почти все виды являются широко распространенными (92%), при этом полностью отсутствуют специфичные, а в среднеевропейском – доля широко распространенных составляет 40%, и лишь 9% видов встречаются только здесь.

Восточносибирский сектор характеризуется максимальной долей представителей родов *Typhula* (57%) и *Multiclavula* (12%), что в 2 и 6 раз выше аналогичных среднеевропейских показателей соответственно, а доля рода *Ramaria* оказывается минимальной (рис. 8). Выявленные показатели для восточносибирского сектора более свойственны тундровому и лесотундровому микокомплексам. В восточносибирском секторе выявлена максимальная для гемибореального комплекса доля эврибионтных и аркто-альпийских видов при почти полном отсутствии неморальных. Вышесказанное характерно для комплексов, развивающихся на арктической границе леса, вследствие чего ультраконтинентальный гемибореальный комплекс клавариоидных грибов может быть охарактеризован как «Гемибореальная Арктика».

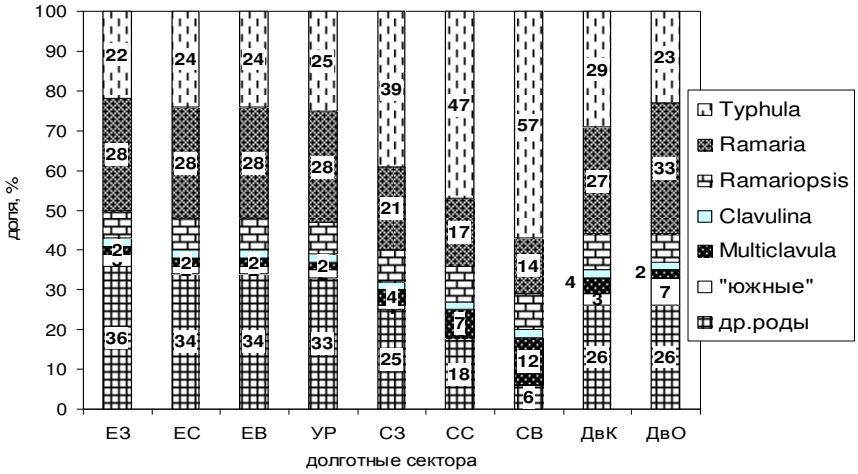

Рис. 8. Изменение спектра родов гемибореального комплекса клавариоидных грибов в долготном градиенте.

4.1.3. Комплекс клавариоидных грибов степной зоны

Степной комплекс клавариоидных грибов России включает 74 вида (27% от видового богатства страны) из 12 родов (табл. 4). Восточносибирская часть (16–22 вида) в 4.5 раза беднее европейских аналогов (67–71). Таким образом, западная часть степного микокомплекса оказывается ближе к неморальному комплексу (высока схожесть с лесостепным аналогом), а ультраконтинентальная – близка к пустынному. Анализ видового и родового богатства микокомплекса позволяет его разделить на два базовых региона: европейско-западносибирский и ультраконтинентальный, что схоже с фитогео-

графическим делением степной растительной зоны на Причерноморско-Казахстанскую подобласть и Центрально-азиатскую (Лавренко и др., 1991).

Таким образом, донско-кубанский и восточносибирский комплексы представляют два противоположных варианта, разница между которыми сводится к следующему:

- в ультраконтинентальном преобладают эврибионтные (мультизональные) виды (66%), тогда как в донско-кубанском – стенобионтные (неморальные) (56%), а доля мультизональных существенно снижена (29%);
- в донско-кубанском присутствуют средиземноморские виды, в ультраконтинентальном – нет;
- в донско-кубанском комплексе доля неморальных видов почти в 3 раза выше по сравнению с ультраконтинентальным;
- только в ультраконтинентальных есть аркто-альпийские и бореомонтанные виды.

Комплекс клавариоидных грибов степной зоны состоит из широко распространенных видов при отсутствии специфичных. Все виды, найденные здесь, также выявлены и в лесной зоне. Следовательно, степной (как и тундровый) – это обедненный вариант лесного комплекса. Однако существует ряд видов, для которых экологический оптимум находится в степях: *Typhula euphorbia*, *T. ilicis*, *Ramariopsis crocea* и др., что придает ему специфику и отличает от тундрового.

4.2. Меридиональная гетерогенность зональных комплексов клавариоидных грибов

Видовое богатство зональных комплексов клавариоидных грибов разных долготных секторов закономерно различается. Эти отличия усиливаются от полюса к экватору. Как показано выше, в тундровом комплексе разница между самым бедным и богатым сектором составляет 1.3 раза, в гемибореальном – 2.1, а в степном – 4.5. Следовательно, со снижением широты происходит уменьшение доли видов встреченных во всех секторах. В тундровом комплексе 60% видов выявлено во всех секторах, тогда как в гемибореальном – лишь 45%. В степном комплексе доля таких широко распространенных видов составляет 20%. Подобные крупномасштабные исследования на примере макромицетов нам не известны, в силу чего нельзя подтвердить или опровергнуть данное заключение. Однако, уменьшение доли широко распространенных видов со снижением широты, получены на примере лишайников (Урбанавичюс, 2011): в лихенофлоре тундр 80% видов выявлены во всех секторах, в таежной – 70%, а на юге страны – лишь 60%.

4.3. Изменения видового богатства и таксономической структуры комплексов клавариоидных грибов в высотном градиенте

Считается, что в горах, с ростом высоты, снижается видовое богатство грибов и упрощается структура микокомплексов (линейная модель). Лишь в

ограниченном числе исследований выявлена и другая модель (∩-образная), при которой от подножия горы биоразнообразие сначала возрастает, а затем снижается в направлении высокогорий.

Исследования двух различных регионов (Кавказская и Алтае-Саянская горная страна), расположенных на морском побережье и в центре континента, позволили установить линейную и ∩-образную модель в обоих горных регионах. Показано, что модель распределения видового богатства соответствует не общему уровню континентальности, характерному для региона, а зависит от конкретных природно-климатических условий и доступности субстратов на высотной трансекте (рис. 9).

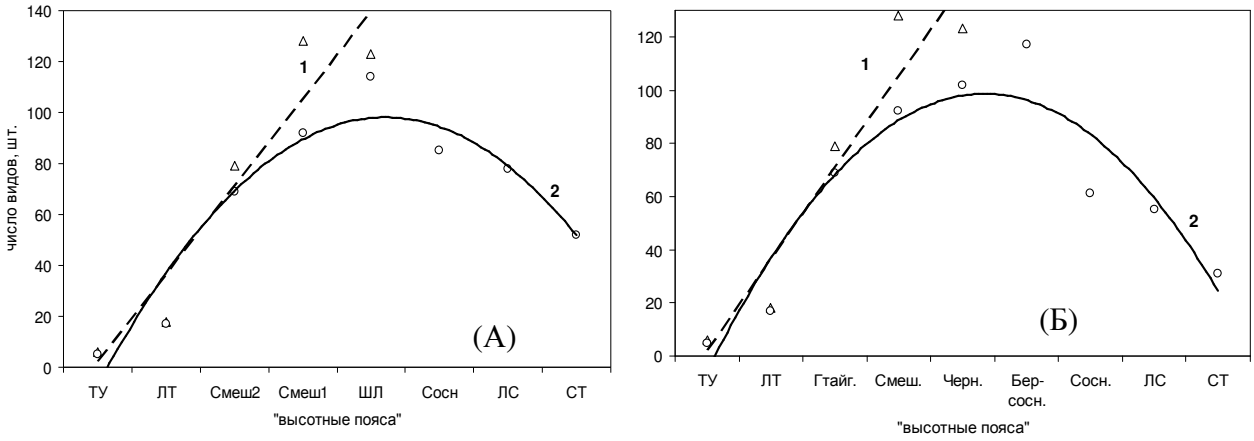

Рис. 9. Изменение видового богатства комплексов клавариоидных грибов в высотном градиенте Кавказа (А) и Алтае-Саянского региона (Б).

Примечание для варианта А: ТУ – горно-тундровый, ЛТ – верхняя граница леса, Смеш2 – широколиственно-хвойные, Смеш1 – хвойно-широколиственные, ШЛ – горно-широколиственный, ЛС – горно-лесостепной, СТ – горно-степной. *Для варианта* Б: ТУ – горно-тундровый, ЛТ – верхняя граница леса, Гтайг. – горно-таежный, Смеш. – смешанный, Черн. – черневой, Бер-сосн. – березово-сосновый разнотравный, Сосн. – сосновый, ЛС – лесостепной, СТ – степной.

При этом если район исследования включает только лесные территории у подножия и в средней части склона, а на вершине существуют лишь тундровые (безлесные) сообщества – установлена линейная модель (рис. 9А-Б, варианты 1). С другой стороны, в районах, где у подножия встречаются степи (безлесные сообщества), которые с высотой сменяются смешанными лесами и далее тундрами, модель распределения видового богатства – ∩-образная (варианты 2).

Глава 5. СУБСТРАТНАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ КОМПЛЕКСОВ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ

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.

5.1. Субстратные группы клавариоидных грибов

Установлено 7 базовых типов субстратов (рис. 10). Группу гербофилов (на травах) составляют виды, представители которых образуют базидиомы на отдельно стоящих травинках или очесе трав. В группу видов, образующих плодовые тела «на листьях», включены таксоны, формирующие базидиомы на начинающем разрушаться опаде листьев (в том числе на папоротниках и на хвоинках). В противоположность двум предыдущим, отдельно рассматриваем группу «на подстилке». Виды этой группы образуют базидиомы на лесной подстилке, ферментативном слое. В группу ксилофилов (на древесине) включены паразиты и ксилосапротрофы на крупномерном валеже и на веточках. В группу напочвенных (на почве) объединены гумусовые сапротрофы и микоризообразователи. Некоторые виды образуют плодовые тела на двух и более типах субстрата, в таком случае указывается наиболее предпочитаемый из них. Более половины видов (153 вида / 55.4% от общего числа видов) клавариоидных, выявленных в России, образуют базидиомы на почве. Группы «на древесине» и «на листьях» оказываются в четыре раза беднее (13.8% и 11.6% видов соответственно). Группы «на травах» и «на подстилке» включают по 8.7%, каждая. Самые бедные группы – образующие базидиомы на мхах и на других макромицетах.

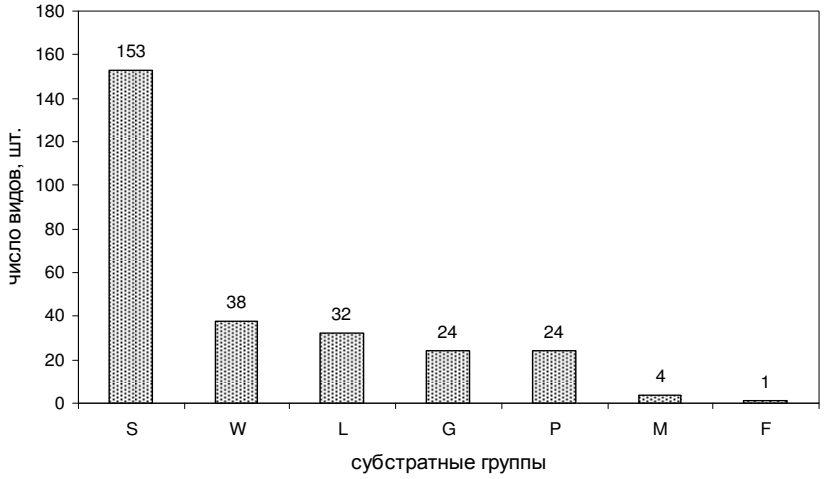

Рис. 10. Спектр субстратных групп клавариоидных грибов России.

Аббревиатура субстратных групп: S – на почве, W – на древесине, L – на листьях, G – на травах, P – на подстилке, M – на мхах, F – на других макромицетах.

5.2. Зональная и секторальная дифференциация субстратной приуроченности комплексов клавариоидных грибов

Наиболее богатая субстратная группа – виды, образующие базидиомы «на почве» – преобладает не во всех природных зонах. Максимально группа представлена в микокомплексах, развивающихся в гемибореальных и широколиственных лесах, где она составляет около половины (43–50%) от общего числа видов (рис. 11А). В степях доля группы несколько снижается (41%). В условиях тундры доля напочвенных видов снижается в два раза по сравнению с гемибореальным аналогом. В высокоширотных микокомплексах на первое место выходят гербофилы (46%), хотя в общем спектре субстратных

групп России они занимают лишь четвертое место (рис. 10). В гемибореальной зоне, регионе с оптимальными гидротермическими условиями для развития древесной растительности, для гербофилов, выявлен минимальный показатель (14%), что в 3.5 раза ниже по сравнению с тундровым микокомплексом. В степной зоне доля этой группы возрастает почти в 2.5 раза до 30%, где она выходит на второе место, уступая лишь напочвенным. Доля группы «на листьях» относительно стабильна, медленно возрастает от тундр (8.9%) к степям (12.7%).

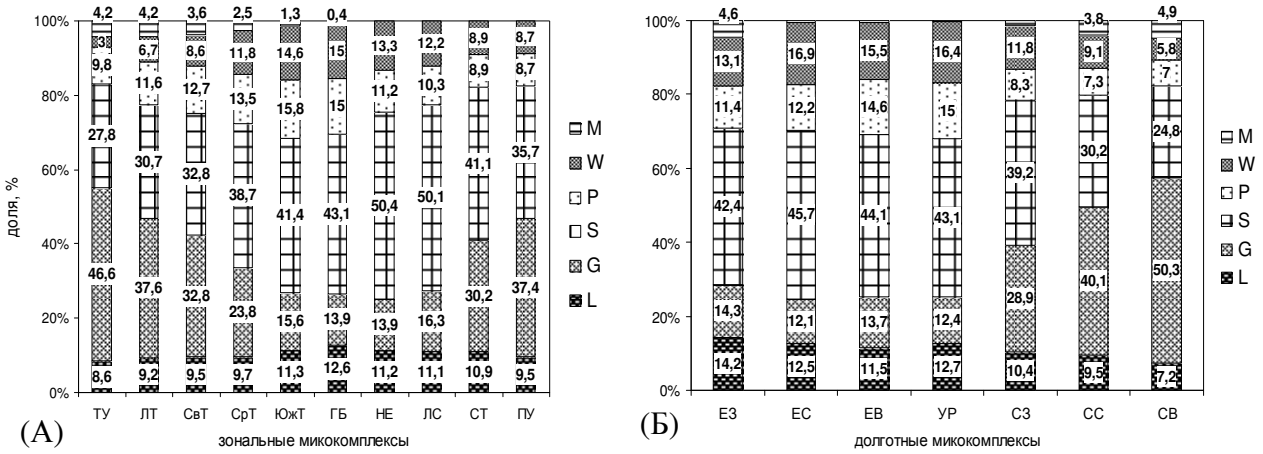

Рис. 11. Соотношение субстратных групп клавариоидных грибов на широтной (А) и долготной гемибореальной трансекте (Б).

В долготном градиенте изменения также существенны, по многим показателям они оказываются даже более очевидными по сравнению с широтными (рис. 11Б). Так, доля ксилофильной группы снижается в широтном градиенте в 2 раза (с 15% до 7%), а в долготном – в 3 (с 17% до 6%); доля напочвенных видов снижается в широтном в 1.5 раза (с 43% до 30%), а в долготном – в 2 (с 46% до 25%); доля гербофилов возрастает в широтном в 3 раза (с 14% до 38%), в долготном – в 4 (с 12% до 50%).

Глава 6. ЭКОМОРФОЛОГИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА КОМПЛЕКСОВ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ

Клавариоидная морфологическая группа составляет порядка 17.5% от общего числа видов лесной биоты афиллофоровых грибов, тогда как ведущая роль здесь принадлежит кортициоидным и пороидным (рис. 12) (Ширяев и др., 2012). Однако клавариоидные численно преобладают в отдельных зональных микокомплексах. На уральской широтно-зональной трансекте (от арктических пустынь о-вов Новой Земли до умеренных пустынь Мугоджар) показано, что среди афиллофоровых грибов клавариоидные численно преобладают в экстремальных экосистемах: тундровых и пустынно-степных (83–42%). Стоит отметить, что в арктических пустынях (нативных) все виды афиллофоровых грибов представлены клавариоидной морфогруппой (100%)

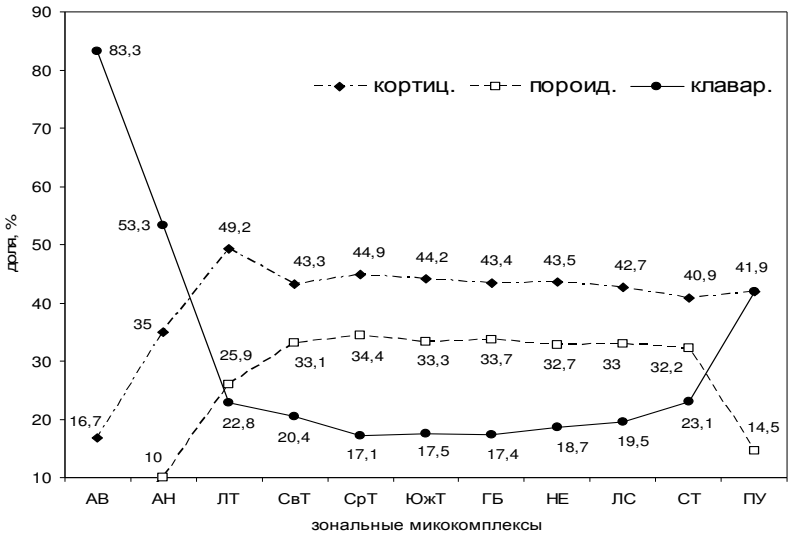

Рис. 12. Соотношение трех основных морфологических групп афиллофоровых грибов в зональном градиенте Урала.
Примечание:
кортиц. – кортициоидные,
пороид. – пороидные,
клавар. – клавариоидные.

из родов *Multiclavula* и *Typhula*. Таким образом, «базидиолишайниковая и склероциальная» жизненные стратегии способствуют освоению экстремальных криогенных условий среды. Следовательно, клавариоидные – это ведущая группа арктических комплексов афиллофоровых грибов.

Сравнение спектра ведущих родов афиллофоровых грибов четырех таежных регионов Европы [Свердловская обл. (Shiryaev et al., 2010), Ленинградская обл. (Popov et al., 2007; Ширяев, 2013), Эстония (Э. Пармасто, личн. сообщ.), Финляндия (Kotiranta et al., 2009)] свидетельствует, что клавариоидные роды *Typhula* и *Ramaria* лидируют в таежных регионах, причем тифуловые грибы преобладают в собственно таежных районах, тогда как рамариевые – в гемибореальных, а также в неморальных. В десятку крупнейших также входит род *Clavaria*. Таким образом, клавариоидные – это ведущая группа таежной и неморальной биоты афиллофоровых грибов на родовом уровне (Ширяев, 2013).

6.1. Морфологические группы клавариоидных грибов

Клавариоидная морфологическая группа подразделяется на две формы роста: коралловидно-разветвленную и простую, неразветвленную. Нами предложен морфологический коэффициент (Cl/Co), отражающий соотношение простых (Cl) и разветвленных (Co) форм роста. Этот показатель обнаруживает существенную географическую изменчивость. Так, в высокоширотных микокомплексах преобладают виды с неразветвленными плодовыми телами, тогда как на экваторе – коралловидно-разветвленные (рис. 13А). Таким образом, распределение клавариоидных грибов соответствует правилу Аллена. В долготном градиенте различия также выражены (рис. 13Б). В приморских районах (например, среднеевропейском), с оптимальными условиями для клавариоидных, «разветвленные» виды в два раза преобладают над «простыми» (Cl/Co = -1.8). С другой стороны, в ультраконтинентальном (восточ-

носибирском) секторе, характеризующемся пессимальными условиями, оказывается в два раза больше видов с неразветвленными базидиомами (Cl/Co = 1.8). Следовательно, правило Аллена работает и в долготном градиенте.

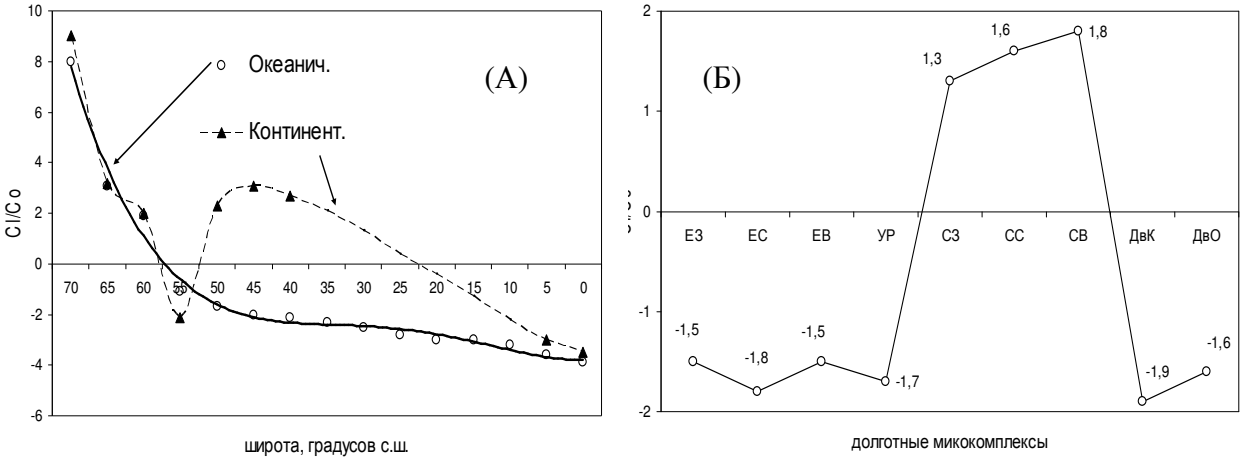

Рис. 13. Широтные (А) и долготные (Б) изменения морфологического индекса (Cl/Co). А) Океанич. – океаническая трансекта, Континент. – континентальная. Б) на примере гемибореальной зоны.

6.2. Пространственная дифференциация морфологических групп клавариоидных грибов

В гемибореальном микокомплексе мелкоплодные виды (I+II классы высоты) составляют 48% от общего числа видов (рис. 14А), тогда как с ростом суровости условий, в тундрах, их доля возрастает в 2 раза (86%). Схожие изменения выявлены и на долготной гемибореальной трансекте: в приморском (среднеевропейском) микокомплексе мелкоплодные составляют 39%, а в ультраконтинентальном – 77% (рис. 14Б). Следовательно, с ростом пессимальности условий, доля мелкоплодных видов возрастает в 2 раза.

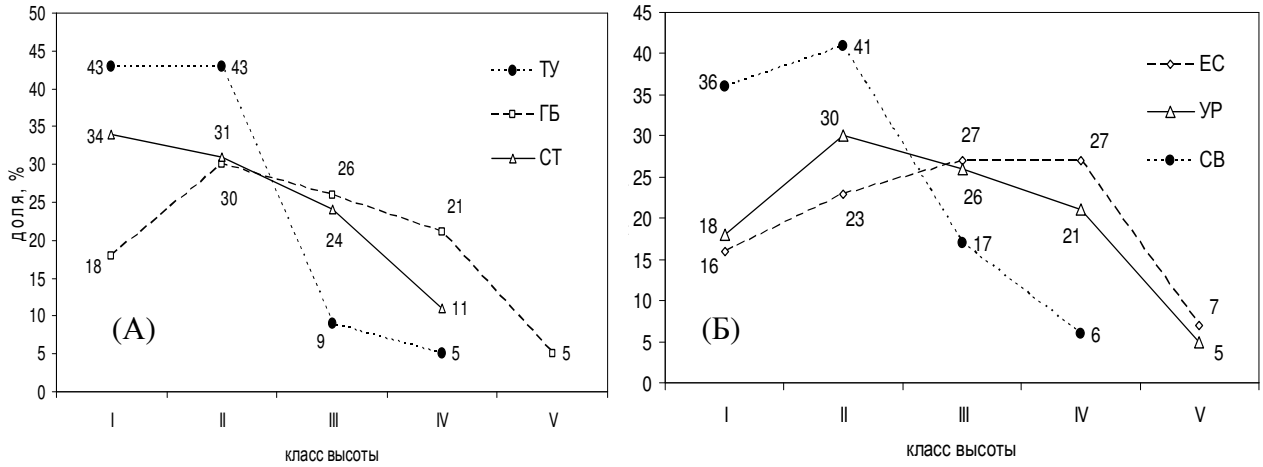

Рис. 14. Распределения видов клавариоидных грибов по классам высоты в зональных комплексах Урала (А) и секторальных комплексах гемибореальной зоны (Б). Примечание: зональные комплексы (ТУ – тундровый, ГБ – гемибореальный, СТ – лесостепной), секторальные комплексы (СЕ – среднеевропейский, УР – уральский, ВС – восточносибирский)

Таким образом, в регионах с оптимальными условиями для клавариоидных (приморские гемибореальные леса) преобладают крупноплодные виды, а с пессимальными (тундровые и ультраконтинентальные) – мелкоплодные. Следовательно, распределение клавариоидных не соответствует правилу Бергмана, свидетельствующему, что в южных, экваториальных районах преимущественно распространены «мелкоплодные» виды, а в высокоширотных – «крупноплодные». Подтверждением установленного факта служит пример с эврибионтным (мультизональным) видом *Clavaria argillacea*, где самые крупные плодовые тела вид образует в гемибореальной зоне, а в тропиках и тундрах – только мелкие. Следовательно, правило Бергмана актуально лишь в диапазоне условий от тропиков до гемибореальной зоны, тогда как севернее – не действует.

6.3. Субстратные и морфологические группы как основа для выделения экоморфологических групп клавариоидных грибов

Субстрат не только определяет присутствие и смену набора видов соответствующих субстратных групп грибов, но и производит коэволюционный отбор экоморф (Bondartseva, 1993).

Нами предложена экоморфологическая классификация, которую точнее можно назвать субстратно-морфологической (табл. 5). Она базируется на следующем принципе: две формы роста клавариоидных грибов – виды с неразветвленными (простыми) плодовыми телами (*Cl*) и разветвленными (*Co*) – комбинируются с семью типами субстрата (*G*, *L*, *S* и др.). Потенциально в результате объединения может получиться 14 экоморфологических групп, из которых существуют 12. Наиболее богатая группа в России – «разветвленные на почве» (*CoS*) – объединяет 109 видов, т.е. 39.5% от известных видов в стране. Далее следуют группы: «простые на почве» (*ClS*) и «простые на ли-

Таблица 5

Экоморфологические группы клавариоидных грибов России

Субстрат	Форма роста		Сумма
	Cl	*Co*	
на травах (*G*)	*ClG* (23/8.3)	*CoG* (1/0.4)	*24*
листьях (*L*)	*ClL* (32/11.6)	–	*32*
почве (*S*)	*ClS* (44/15.9)	*CoS* (109/39.5)	*153*
подстилке (*P*)	*ClP* (12/4.3)	*CoP* (12/4.3)	*24*
древесине (*W*)	*ClW* (14/5.1)	*CoW* (24/8.7)	*38*
мхах (*M*)	*ClM* (1/0.4)	*CoM* (3/1.1)	*4*
макромицетах (*F*)	*ClF* (1/0.4)	–	*1*
сумма	*127*	*149*	*276*

Прочерк (–) обозначает, что данная группа отсутствует.

стьях» (*ClL*), включающие 15.9% и 11.6% видов соответственно. К ведущим экоморфам также относим «разветвленные на древесине» (*CoW*) и «простые на травах» (*ClG*).

Спектр экоморфологических групп существенно варьирует в зональном градиенте. Крупнейшая группа в России – *CoS* (рис. 15А) – лидирует в спектрах гемибореальных (36.9%) и степных микокомплексов (32.9%), тогда как в тундровом существенно обеднена (9.1%), находясь на схожем уровне с такими группами, как «простые на листьях» (*ClL*) и «простые на древесине» (*ClW*). В тундрах наиболее богата группа «простые на травах» (*ClG*), хотя в общем спектре она занимает лишь 4-е место (табл. 5), а в гемибореальном комплексе ее доля падает в 5.5 раз до 7%. Южнее, в степях, доля группы возрастает в два раза. «Разветвленные на подстилке» (*CoP*) максимально представлены в гемибореальном микокомплексе (9.8%). В безлесных комплексах происходит резкое обеднение этой группы, при этом в тундровых она отсутствует. Также в гемибореальном комплексе выявлена максимальная доля «разветвленных на древесине» (*CoW*).

Изменение спектра экоморфологических групп в зональном градиенте сопоставимо с долготным (рис. 15Б). В целом с ростом пессимальности условий (от гемибореального комплекса к лесотундровому на широтной трансекте / от среднеевропейского-приморского к восточносибирскому-ультраконтинентальному на долготной) доля *CoS* снижается в 4 раза (с 36.9% до 11.5% / с 35.6% до 8.3%), доля *ClL* снижается в 2 раза (с 13.3% до 7.6% / с 19.3% до 8.3%). С другой стороны, доля *ClG* возрастает в 3 раза (с 7.2% до 30.1% / с 15.1% до 45.3%), а доля *ClS* возрастает в 1.5 раза (с 9.8% до 15.6% / с 17.5% до 28.6%).

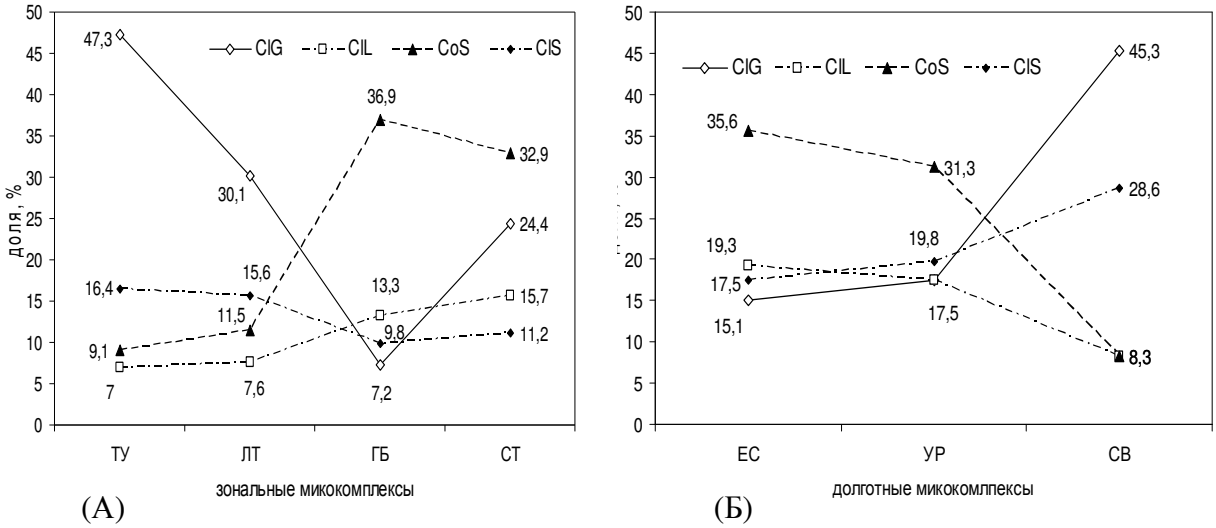

Рис. 15. Изменение экоморфологического спектра клавариоидных грибов в зональном (А) и долготном градиенте (Б).

Примечание: сокращение названий экоморфологических групп см. в табл. 5.

Глава 7. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ ПРОСТРАНСТВЕННОЙ ОРГАНИЗАЦИИ КОМПЛЕКСОВ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ

7.1. Проблема гипергумидных приокеанических и горных внутриконтинентальных комплексов клавариоидных грибов

Установлено, что ультраконтинентальные микокомплексы самые бедные, а с ростом океаничности видовое богатство возрастает (рис. 16). Так, в сибирских микокомплексах (на примере гемибореальной зоны) с максимальным уровнем континентальности (70–100%) и минимальным для лесной зоны среднегодовым кол-вом осадков (350–450 мм/год), видовое богатство составляет лишь 68–105 видов. Наиболее богатые комплексы (123–143 вида) развиваются в семигумидных условиях (600–800 мм/год) приморского и субконтинентального климата (Ic = 30–50%). Однако при дальнейшем приближении к океаническому побережью, в регионах с индексом континентальности ниже 20% и среднегодовым уровнем осадков выше 1000 мм/год, происходит снижение видового богатства микокомплексов на 15%. Схожая тенденция выявлена нами и для горной гипергумидной черневой тайги Алтая и Саян [«внутриконтинентальные бореонеморальные дождевые леса» с уровнем осадков выше 1000 мм/год, DellaSala (2011)], где снижение составляет до 20% по сравнению с березово-сосновыми разнотравными семигумидными лесами (уровень осадков 600–700 мм/год).

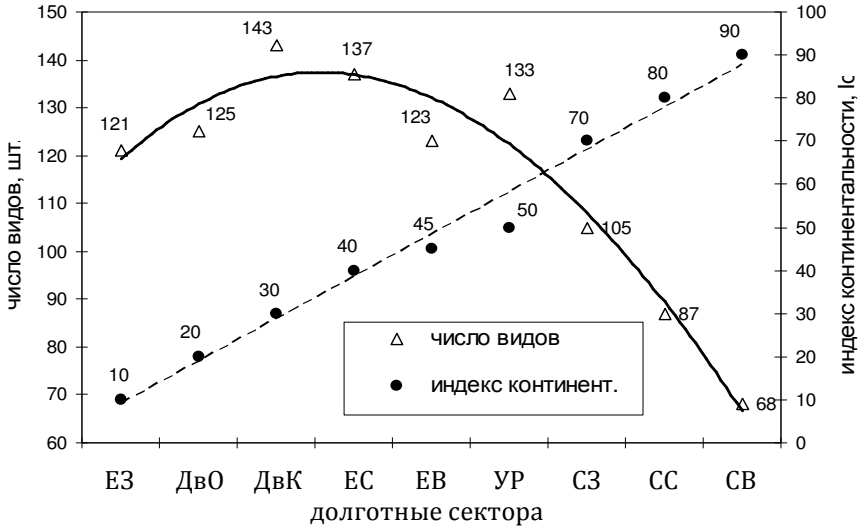

Рис. 16. Распределение видового богатства секторальных комплексов клавариоидных грибов вдоль градиента континентальности.

По сравнению с семигумидными районами в «гипергумидных микокомплексах» снижается не только видовое богатство, но и существенно упрощается таксономическая и экоморфологическая структура, приближаясь к ультраконтинентальным и субарктическим аналогам. В 2.5 раза возрастает доля видов с «базидиолишайниковой и склероциальной» жизненными стратегиями; на треть снижается доля крупноплодных видов, исчезают виды

V класса высоты; на треть снижается доля рода *Ramaria*, и в 1.5 раза повышается доля *Typhula*. Существенно упрощается субстратная структура микокомплекса [возрастатет доля видов «на мхах», «на травах»; снижается доля видов на крупномерном валеже и напочвенных (особенно микоризообразователей)].

Однако стоит отметить, что для гипергумидных условий свойственны специфичные долготные группы (американо-азиатские, американо-европейские) и специфичная зональная группа (горно-океанических видов), объединяющая в стране 21 вид (7.6% от общего числа видов).

Таким образом, наиболее богатые и сложноустроенные комплексы клавариоидных грибов развиваются в приокеанических и субконтинентальных секторах гемибореальной зоны. Можно предположить, что оптимальными условиями для морфологической группы «клавариоидные грибы» являются следующие показатели: среднегодовая температура (ΔT) +4…7°C, индекс континентальности (Ic, %) 20-50, среднегодовое кол-во осадков 600-800 мм/год. В целом клавариоидные – это умеренно-термофильные мезогигрофиты.

7.2. Особенности распределения клавикороны крыночковидной (*Artomyces pyxidatus*) в градиенте континентальности

Подтверждение существенной дифференциации комплекса клавариоидных грибов в градиенте континентальности прослеживается и при анализе внутривидовой изменчивости эколого-функциональной структуры широко распространенного гриба *Artomyces* (*Clavicorona*) *pyxidatus.* Данный вид выступал объектом многочисленных генетических и биохимических исследований, что позволило установить специфику его географического распространения и субстратные предпочтения. Общепринято, что исследуемый вид – это ксилосапротроф на лиственных породах деревьев, преимущественно осине, дубе и буке; единично отмечен на хвойных.

Наши исследования, проведенные в градиенте континентальности гемибореальной трансекты, свидетельствуют о более широком круге субстратных и экофункциональных адаптаций вида. В приморском среднеевропейском климате 95% плодовых тел клавикороны собрано на валеже лиственных (рис. 17). С ростом континентальности, на восточном склоне Урала, равнозначное число находок отмечено на лиственном и хвойном валеже (на сосне), при этом здесь вид проявляет и паразитические способности (на сосне). В ультраконтинентальных (восточносибирских) условиях лишь четверть находок собрано на лиственных, а большая часть (60%) – на хвойных. Также здесь вид существует как паразит и напочвенный (гумусовый сапротроф). Следовательно, в ультраконтинентальном климате вид реализует максималь-

но возможную адаптивную стратегию: существуя как ксилосапротроф (на лиственных и хвойных) и напочвенный сапротроф, а также паразитируя на хвойных.

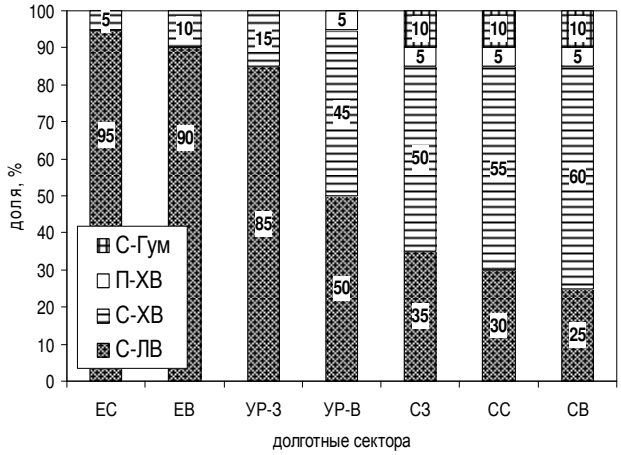

Рис. 17. Распределение субстратных групп *Artomyces pyxidatus* в долготном градиенте гемибореального микокомплекса. Субстратные группы: С-Гум – сапротрофы гумусовые, П-ХВ – паразиты на хвойных, С-ХВ – сапротрофы на хвойных, С-ЛВ – сапротрофы на лиственных. Долготные районы: ЕС – среднеевропейский, ЕВ – восточно-европейский, УР-З – западноуральский, УР-В – восточноуральский, СЗ – западносибирский, СС – среднесибирский, СВ – восточносибирский.

С ростом континентальности существенно меняется и распределение плодовых тел *Artomyces pyxidatus* по классам высоты. В приморском секторе большая часть видов относится к III классу высоты, а также имеются и крупноплодные образцы IV-V класса (30%), тогда как в ультраконтинентальном секторе крупноплодные образцы отсутствуют, а все находки мелкоплодные, с высокой долей образцов II класса (40%).

7.3. Микогеографические соотношения в России

Сравнительный анализ таксономической и эколого-морфологической структуры свидетельствует о существенной гетерогенности исследуемой микобиоты, по некоторым показателям даже более выраженной по сравнению с флорой цветковых. С другой стороны, бóльшая часть России расположена в бореальной флористической области, что предполагает и некое однообразие микобиоты, развивающейся здесь (учитывая, что ареалы грибов обширнее, чем у цветковых растений). Сравнения видового богатства 92 региональных микокомплексов подтверждает тезис о принадлежности основной части исследуемой микобиоты к единому бореальному базовому микокомплексу (Б), тогда как лишь юго-восточная оконечность страны существенно отличается и может быть отнесена к восточноазиатскому (А) комплексу (рис. 18).

Бореальный базовый микокомплекс подразделяется на два кластера: «западный» (I), объединяющий богатые комплексы, расположенные преимущественно в европейской части с иррадиацией в прилегающие (или близкие по природно-климатическим условиям) районы Сибири; а также «убиквистический» (II), объединяющий относительно бедные комплексы арктобореальных и пустынных регионов, характеризующихся преобладанием уби-

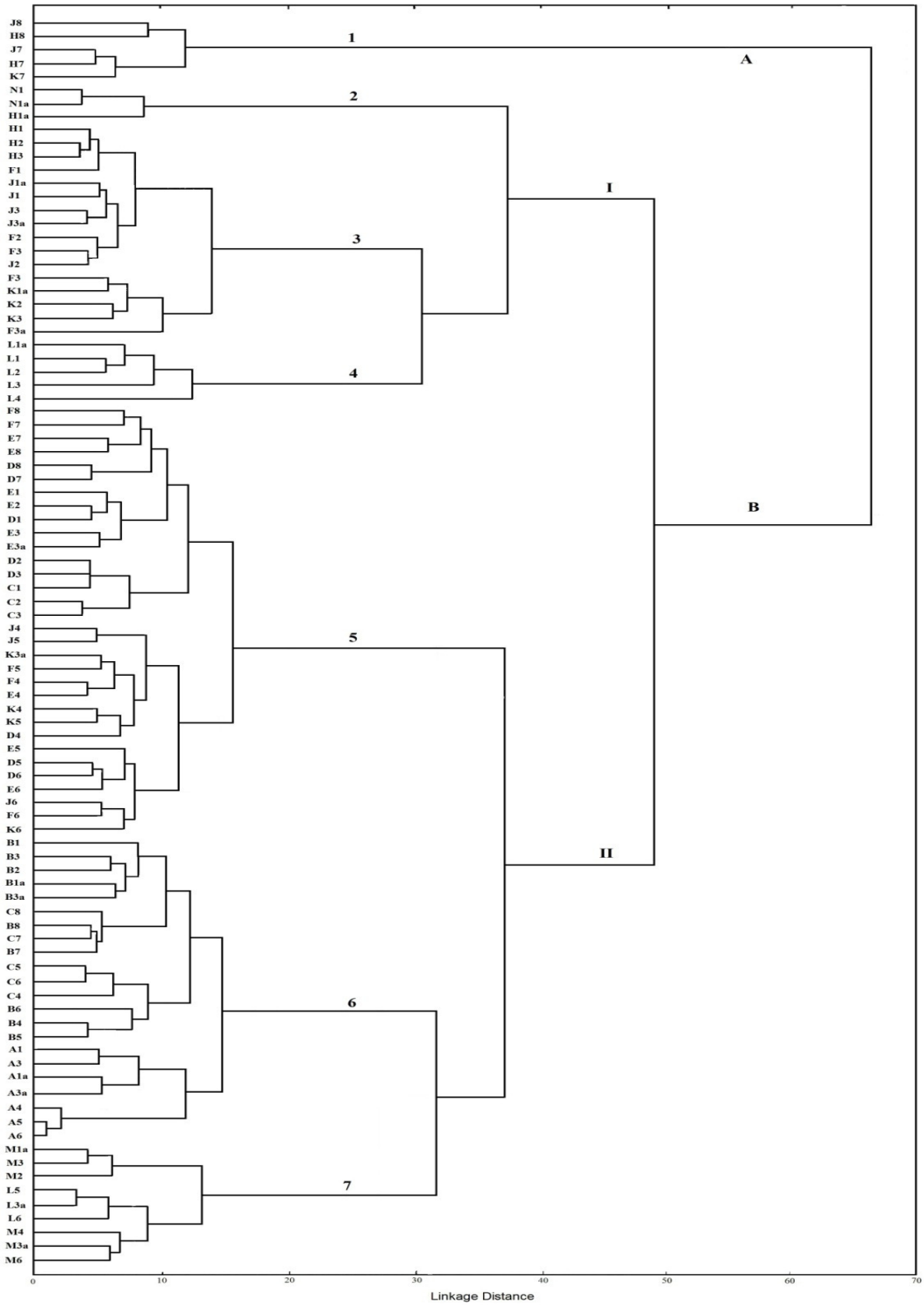

Рис. 18. Сходство 92 региональных комплексов клавариоидных грибов.
Обозначения региональных микокомплексов соответствуют Таблице 4.
Базовый кластер: А – восточно-азиатский, В – бореальный. Подзоны бореального кластера: I – западный, II – убиквистический. Микогеографические регионы: 1 – маньчжуро-хоккайдский, 2 – альпийско-кавказский, 3 – евро-сибирский, 4 – степной, 5 – таежный, 6 – арктический, 7 – пустынный.

квистических, мультизональных видов. В целом биота клавариоидных грибов страны подразделяется на 7 микогеографических регионов (рис. 18). Самый крупный – бореальный (объединяет 32 комплекса), распростертый от западных до восточных границ страны. Севернее расположен другой крупный регион – арктический (22). Евро-сибирский (борео-неморальный) регион включает 16 региональных микокомплексов, тогда как пустынный и степной – 9 и 5 соответственно. Наиболее отличаются специфичные маньчжуро-хоккайдский (5) и альпийско-кавказский (неморальный) (3) микорегионы.

Как было показано, набор видов (и видовое богатство) многих зональных микокомплексов существенно варьирует в градиенте континентальности, и, следовательно, возможен переход различных секторальных комплексов в другие зональные объединения. Так, западная часть степного микокомплекса оказывается ближе к неморальному, поэтому объединяется с неморальными и лесостепными комплексами Восточной Европы. Ультраконтинентальная часть степного комплекса, развивающаяся в крайне пессимальных условиях, дефицита влаги и избытка терморесурсов, существенно обеднена и по набору видов оказывается схожей с пустынным аналогом.

Можно привести пример с лесотундровым микокомплексом, «западная» часть которого объединяется с таежным аналогом, тогда как «восточная» – с тундровым (рис. 18), что не соответствует общепринятому мнению о том, что лесотундровая микобиота – это неотъемлемая часть таежной. Несомненно, для групп грибов, трофически связанных преимущественно с древесными породами, лесотундра выступает составной частью таежной микобиоты, но для клавариоидных, приуроченных к различным типам субстрата (развивающихся на древесине, почве, травах и т.п.), установлены пространственные различия. Для подтверждения этого факта проведено сравнение секторальных частей лесотундрового микокомплекса с расположенным севернее тундровым аналогом и южнее – северотаежным (на основе индекса Съеренсена-Чекановского). Сопоставление видового богатства лесотундрового и тундрового микокомплексов обнаруживает, что в европейской части сходство между сравниваемыми комплексами существенно ниже, чем на Чукотке (рис. 19). Очевидно увеличение данного показателя в восточном направлении: индекс возрастает на треть (с 0.62 до 0.92 соответственно) при движении от Фенноскандийского микокомплекса к Восточно-чукотскому. С другой стороны, сравнение лесотундрового микокомплекса с таежным обнаруживает обратную тенденцию, где максимальное сходство выявлено в Фенноскандийском секторе (0.79), тогда как в восточном направлении показатель снижается до 0.58 в Восточной Чукотке. В целом сопоставление результатов подтверждает близость европейских лесотундровых микокомплексов (ассоциированных с березовыми и сосново-еловыми редколесьями) с таежным

аналогом, тогда как микокомплексы развивающиеся восточнее Енисея (в лиственничной и кедрово-стланиковой лесотундре), ближе к тундровому.

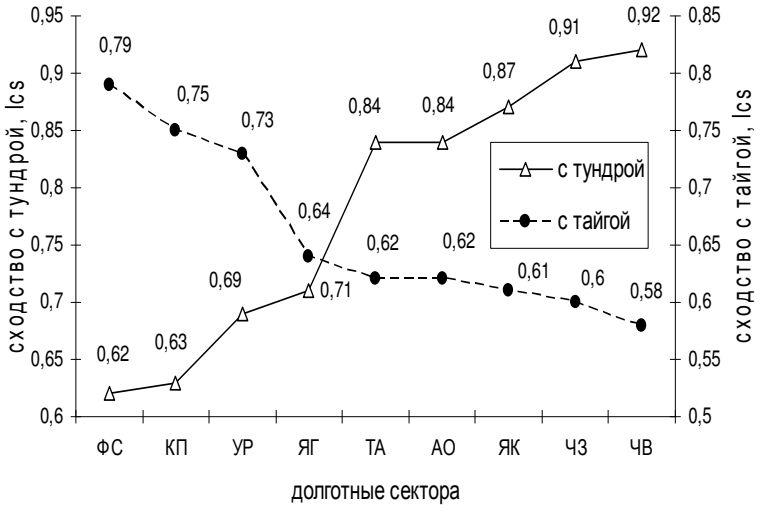

Рис. 19. Сходство видового богатства лесотундрового комплекса клавариоидных грибов с тундровым и северотаежным.
Долготные сектора:
ФС – Фенноскандийский, КП – Канино-печорский, УР – Полярноуральско-новоземельский, ЯГ – Ямало-гыданский, ТМ – Таймырский, АО – Анабаро-оленекский, ЯК – Яно-колымский, ЧЗ – Западно-чукотский, ЧВ – Восточно-чукотский.

Таким образом, биота клавариоидных грибов России содержит ряд отличных друг от друга частей, обладающих определенной специфичностью, что дает основу для выделения в ее составе серии широтных климатипов, совокупность которых и составляет суть зонально-секторальной структуры микобиоты. Проецируя на карту России дендрит (рис. 18), а также принимая во внимание установленные различия в географической и экоморфологической структуре, получаем карту-схему зонально-секторальной структуры биоты клавариоидных грибов (рис. 20), где установлены три зоны микобиоты (микогеографические регионы переходят в статус подзон).

Первая зона – «южная» – включает две подзоны: альпо-кавказскую и маньчжуро-хоккайдскую. Зона характеризуется максимальным уровнем мезофильных температных видов рода *Ramaria,* общих для обеих подзон, но отсутствующих в других подразделениях. Здесь встречаются 96% видов этого рода, собранных в России. Лишь здесь отмечены представители тропических родов: *Deflexula, Scytinopogon, Physalacria*. Данная зона микобиоты отличается максимальным разнообразием клавариоидных грибов (237 видов). Здесь собрано 86% всех найденных в России видов. Треть из них (35.1%) – специфические для этой зоны и обеспечивают ее высокое своеобразие. Высокий уровень богатства зоны, во многом объясняется принадлежностью к ней хвойно-широколиственных лесов юга российского Дальнего Востока, в которых развивается самый богатый из региональных микокомплексов России. Здесь смешиваются виды различных географических групп: бореальной, неморальной, южной, американо-азиатской, а также аркто-альпийской.

Вторая зона микобиоты – «умеренная» суббореально-неморально-степная – объединяет три подзоны. Первая – евро-сибирская (бореонеморальная), включающая южную тайгу, западную часть гемибореальной,

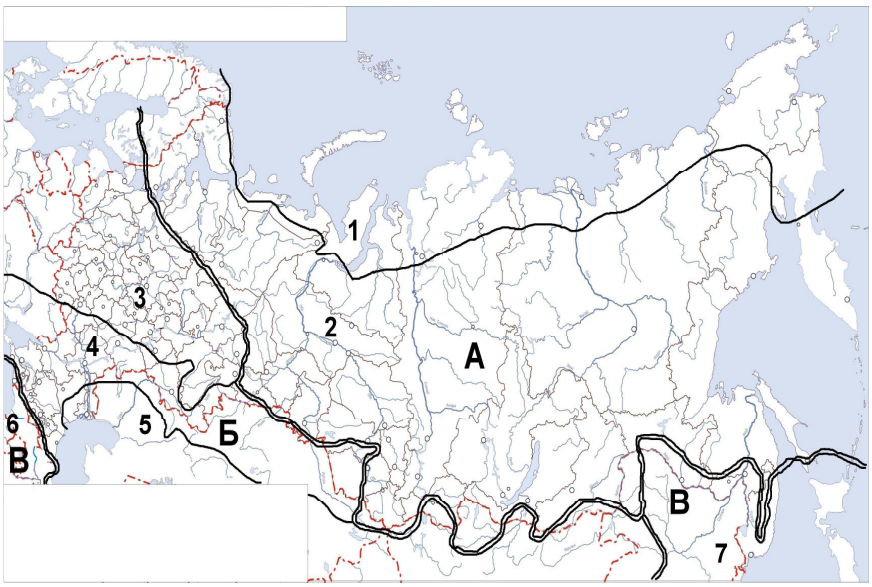

Рис. 20. Схема широтной дифференциации биоты клавариоидных грибов России.
Границы: **=** (двойная линия) – границы микогеографических зон, **–** (простая линия) – границы подзон. Зоны микобиоты: А – северная; Б – умеренная; В – южная. Подзоны: 1 – арктическая; 2 – таежная; 3 – евро-сибирская; 4 – степная; 5 – пустынная; 6 – альпо-кавказская; 7 – маньчжуро-хоккайдская.

неморальную и лесостепную микобиоты, расположенные в европейской части России. Вторая – степная подзона – расположена в европейской и западносибирской части (соответствует Причерноморско-Казахстанской подобласти степной области, по: Лавренко и др., 1991). Третью подзону – пустынную – образуют пустынные и степные ультраконтинентальные микокомплексы, а все виды, выявленные здесь, также собраны в европейских неморальных, сибирских бореальных и в средиземноморских районах. В «умеренной» зоне на 8% ниже видовое богатство и разнообразие родов по сравнению с «южной». Также здесь на треть ниже уровень своеобразия, в ее составе 9.6% специфичных видов. По сравнению с «южной» зоной, доля рамариевых грибов здесь существенно снижается, тогда как повышается доля тифуловых. Вклад самого богатого зонального микокомплекса – гемибореального – здесь оказывается меньшим по сравнению с «южной» зоной.

Третья зона – «северная» аркто-бореальная – приурочена к термодефицитным и ультраконтинентальным районам. Это самая крупная зона, покрывающая три четверти территории страны и включающая арктическую и таежную подзоны. «Северная» зона характеризуется самыми низкими таксономическими показателями (148 видов). Для нее характерны всего 7.4% специфичных видов, а специфичные роды не выявлены. Специфической чертой региона является максимальная представленность склероциальных тифуловых и базидиолишайниковых мультиклавуловых, что является основной отличительной чертой субарктической микобиоты. Для зоны характерна максимальная доля аркто-альпийских, борео-монтанных и мультизональных видов.

Полученные результаты свидетельствуют об относительном однообразии биоты клавариоидных грибов России, что является отражением текущих биоклиматических условий страны. Вероятно, вся территория России входит в состав единой «внетропической» микобиоты, что подтверждается на родовом уровне, где южнее 30^0 с.ш. существуют совсем другие роды (тропиче-

ские), отсутствующие в России (*Amylaria*, *Clavariachaete*, *Pterulicium* и др.), а широко распространенные у нас бореально-неморальные таксоны исчезают. Например, отделение умеренной микобиоты от тропической прослеживается по присутствию/отсутствию рода *Typhula*, который в зональных местообитаниях выявлен лишь во внетропических районах планеты. Граница распространения тифуловых соответствует границе между тропическим и субтропическим климатическим поясом. Выдвинутый тезис также подтверждается анализом распределения рода *Clavariadelphus*, встречающегося только в Северном полушарии, южная граница которого полностью соответствует выше установленной границе. В плане глобального подразделения микобиоты наши результаты близки с выводами Э. Фриза (Fries, 1861), предположившего, что микобиота разделяется на два пояса: тропический и внетропический. Косвенным подтверждением чего выступает анализ распределения лихенизированных грибов в глобальном масштабе (Feuerer, Hawksworth, 2007).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Клавариоидные грибы распространены во всех наземных экосистемах, от арктических пустынь и ледников до экваториальных дождевых лесов и пустынь. На видовом уровне среди биоты афиллофоровых грибов клавариоидные численно преобладают в Арктике, а в арктических пустынях все виды афиллофоровых представлены клавариоидными из родов *Multiclavula* и *Typhula*. Следовательно, базидиолишайниковая и склероциальная жизненные стратегии способствуют освоению экстремальных криогенных условий среды. Таким образом, клавариоидные – ведущая группа арктических комплексов афиллофоровых грибов. В таежных и неморальных районах роды *Typhula* и *Ramaria* – одни из самых крупных родов афиллофоровых, следовательно, клавариоидные – это ведущая группа таежной и неморальной биоты афиллофоровых грибов на родовом уровне.

Результатом выполненного исследования стали выдвинутые некоторые дискуссионные положения о соответствии распределения клавариоидных грибов базовым биогеографическим правилам. Их обоснование дается в тексте диссертации, здесь они представлены в виде тезисов.

- В тропических регионах преобладают таксоны с узкими широтными ареалами, а на севере – с широким распространением, что свидетельствует о применимости биогеографического правила Рапопорта к клавариоидным грибам.
- На экваторе клавариоидные грибы представлены видами с коралловидно-разветвленными плодовыми телами, тогда как в тундрах – неразветвленными, простыми. Данный результат соответствует правилу Аллена.

- Распределение зональных комплексов клавариоидных в Восточном полушарии характеризуется ярко выраженными широтными изменениями с пиком разнообразия в гемибореальной зоне, что не соответствует правилу Уоллеса.
- В экстремальных условиях представлены лишь эврибионтные и широко распространенные виды, тогда как специфичные – тундровые и пустынные – не существуют, что не соответсвует правилу Крогеруса.
- Размер плодовых тел грибов возрастает от экватора к гемибореальной зоне, но к тундре вновь снижается. В арктических условиях существуют исключительно мелкоплодные виды. Следовательно, правило Бергмана актуально лишь в диапазоне условий от тропиков до гемибореальной зоны, тогда как севернее – не действует.

ВЫВОДЫ

1. Биота клавариоидных грибов России – это развитое микогеографическое образование, насчитывающее в своем составе 276 видов, составляя 42.5% от мирового богатства группы. Таксономический спектр типичен для микокомплексов Голарктики и является полночленным на родовом уровне, т.к. состав ведущих родов схож с европейской и североамериканской мегамикобиотами. Около двух третей видов – широко распространенные: голарктические, эврирегиональные, палеарктические. За 19-летний период исследований впервые в России выявлено 115 видов (42% от российского списка) и 5 родов (четверть) клавариоидных грибов.

2. Наиболее крупными таксономическими группами клавариоидных грибов России являются роды *Ramaria*, *Typhula* s.l., *Clavaria* s.l., к которым относится 71.6% видов. Рамариевые – самый крупный род (103 вида), объединяющий 37.3% видов российского списка, обнаруживает максимальное видовое богатство в гемибореальной и неморально-лесной зоне. Тифуловые (*Typhula* s.l.) – вторая по значимости группа клавариоидных России (54/19.6%) – достигает максимального богатства в бореальной зоне. Клавариевые (*Clavaria* s.l.) не проявляют выраженной широтной динамики видового богатства (50/18.1%).

3. Комплексы клавариоидных грибов, приуроченные к разным растительным зонам, существенно различаются. Наиболее развитыми по таксономическому разнообразию являются лесные комплексы, бореальный и неморальный, насчитывающие 262–178 видов, значительная часть которых зонально специфична (11–18%). Безлесные микокомплексы, тундрово-арктический и пустынно-степной, отличаются как низким видовым богатством (44 и 63 соответственно), так и полным отсутствием специфичных видов. Все виды, выявленные в безлесных микокомплексах, собраны и в лесных.

Таким образом, тундрово-арктический и пустынно-степной комплексы – обедненные варианты лесного.

4. Видовое богатство комплекса клавариоидных грибов существенно варьирует не только в широтном, но и в долготном направлении. В пределах лесного микокомплекса гемибореальный – самый крупный, оказывается в 4 раза богаче лесотундрового. В долготном градиенте самый богатый, приморский (среднеевропейский), микокомплекс в 2.5 раза богаче ультраконтинентального (восточносибирского) аналога.

5. Все виды и роды безлесных (тундровых, пустынно-степных) микокомплексов, также как и ультраконтинентальных, выявлены в приморских гемибореальных районах, характеризующихся оптимальными биоклиматическими условиями для развития биоты клавариоидных грибов. Таким образом, приморские гемибореальные микокомплексы определяют видовое богатство не только безлесных, но и ультраконтинентальных аналогов.

6. Гипергумидные приокеанические и горные внутриконтинентальные микокомплексы на 15-20% беднее семигумидных аналогов. Гипергумидные комплексы характеризуются упрощенной эколого-функциональной структурой, что сближает их с аналогами, развивающимися в субарктических и ультраконтинентальных пессимальных условиях. В целом клавариоидные охарактеризованы как умеренно-термофильные мезогигрофиты.

7. С ростом пессимальности условий изменения структуры биоты клавариоидных грибов в долготном направлении (с ростом континентальности) равноценны, а зачастую превосходят аналогичные на широтном (от гемибореальных районов [как самых богатых в лесной зоне] к лесотундрам [к самым бедным]). Эти изменения касаются нескольких показателей:

- доля субстратной группы гербофилов повышается в 3-4 раза; напротив, доля напочвенных видов снижается в 1.5-2 раза, а ксилофильных уменьшается в 2-3 раза;
- в два раза возрастает роль мелкоплодных видов;
- существенно меняется спектр экоморфологических групп: доля группы видов с «простыми плодовыми телами на травах» возрастает в 3 раза, а также в 1.5 раза увеличивается доля видов с «простыми плодовыми телами на почве». С другой стороны, доля представителей с «разветвленными плодовыми телами на почве» уменьшается в 4 раза и в 2 раза снижается доля видов с «простыми плодовыми телами на листьях»;
- доля тифуловых повышается в 2.5 раза, а рамариевых снижается в 3 раза.

8. Анализ внутривидовой изменчивости эколого-функциональной структуры широко распространенного гриба *Artomyces pyxidatus* в долготном градиенте показал, что в приокеанических гипергумидных районах гриб развивается как ксилосапротроф на лиственных, тогда как в ультраконтиненталь-

ных реализует максимально возможную адаптивную стратегию: существуя как ксилосапротроф (на лиственных и хвойных) и напочвенный сапротроф, а также паразитируя на хвойных.

9. Зона экологического оптимума 26 видов из 14 родов, выявленных в России, соответствует тропическим районам планеты. На северной границе ареала они детерминированы по отношению к уровню континентальности. Три четверти видов «южных» родов проникают в Россию только в приморских районах, тогда как виды трех родов – только в континентальных. Лишь представители одного «южного» рода найдены в России в обоих долготных регионах, но представлен он разными видами.

10. Уральский регион и большехинганский выступают микогеографическими линиями, отделяющими внутриконтинентальный сибирский микокомплекс от приморских вариантов (европейского и дальневосточного).

11. Зональная структура комплекса клавариоидных грибов включает 3 микогеографические зоны: аркто-бореальную, суббореально-неморально-степную, кавказско-маньчжурскую. Кавказско-маньчжурская зона характеризуется наибольшим разнообразием клавариоидных, объединяя 86% видов выявленных в стране. Для этого региона характерны максимальные таксономические пропорции, около трети видов не встречается за ее пределами. Суббореально-неморально-степная зона отличается меньшим таксономическим разнообразием, и в ее составе в 3.5 раза меньше специфических видов. Для аркто-бореальной зоны характерна максимально упрощенная структура микокомплекса, состоящая из широко распространенных, экологически пластичных видов клавариоидных грибов.

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ АВТОРА ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

http://elibrary.ru/author_items.asp?authorid=127815
http://www.ipae.uran.ru/user/104

Статьи в журналах из списка ВАК, а также Web of Science, Scopus

Shiryaev A.G. Clavarioid fungi of the Urals. III. Tundra zone // Микология и фитопатология. 2006. Т. 39, вып. 4. С. 294–306 (на англ. яз.).

Ширяев А.Г., *Ставишенко И.В.* Новые данные об афиллофороидных грибах Висимского заповедника (Свердловская область) // Микология и фитопатология. 2008. Т. 42, вып. 2. С. 152–166.

Ширяев А.Г. Разнообразие и экологическая роль клавариоидных грибов в бореальных лесах Урало-сибирского региона // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26, вып. 1. С. 88–93.

Ширяев А.Г., *Агафонова Н.Н.* Разнообразие и распространение клавариоидных грибов в таежных лесах Томской области // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43, вып. 6. С. 544–555.

Shiryaev A.G. Diversity and distribution of clavarioid fungi in Estonia // Folia Cryptogamica Estonica. 2009. Fasc. 45. P. 65–80.

Shiryaev A.G., *Mukhin V.A.* Clavarioid-type fungi of Svalbard: their spatial distribution in the European High Arctic // North American Fungi. 2010. Vol. 5(5). P. 67–84.

Ширяев А.Г., *Ставишенко И.В.* Дополнение к списку видов базидиальных грибов Свердловской области // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45, вып. 4. С. 345–349.

Ширяев А.Г., *Горбунова И.А.* Особенности распределения зональных комплексов клавариоидных грибов юго-восточной части Западной Сибири // Растительный мир Азиатской России. 2012. № 2(10). С. 3–11.

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

Ширяев А.Г., *Арефьев С.П.*, *Котиранта Х.* Афиллофоровые, гетеробазидиальные и экзобазидиевые грибы российской части Даурии // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47, вып. 1. С. 34–43.

Ширяев А.Г. Биота клавариоидных грибов севера Фенноскандии: тундровая или таежная структура? // Труды Карельского научного центра. Серия Биогеография. 2013. Вып. 14, № 2. С. 55–64.

Ширяев А.Г., *Волобуев С.В.* Клавариоидные грибы лесостепной зоны Орловской области // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47, вып. 3. С. 45–50.

Ширяев А.Г. Биоразнообразие комплексов клавариоидных грибов Ленинградской области // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47, вып. 5. С. 41–48.

Ширяев А.Г. Морфологическая изменчивость комплексов клавариоидных грибов в зонально-секторальном градиенте Евразии // Вестник Оренбургского Государственного Университета. 2013. № 6. С. 57–60.

Ширяев А.Г. Географические особенности тундровой и таежной биоты клавариоидных грибов Чукотки // Бюлл. МОИП. Сер. Биол. 2013. № 5. С. 67–79.

Ширяев А.Г. Пространственная гетерогенность видового состава комплекса клавариоидных грибов евразийской Арктики // Сибирский экологический журнал. 2013. Т. 20, № 4. С. 495–505 [*Shiryaev A.G.* Spatial heterogeneity of the species composition of a clavarioid fungi's complex in the Eurasian Arctic // Contemporary problems of ecology. 2013. Vol. 6, № 4. P. 381–389].

Ширяев А.Г. Биоразнообразие клавариоидных грибов Калининградской области // Микология и фитопатология. 2014. Т. 47, вып. 1. С. 37–42.

Коллективные монографии и Красные книги

Растения и грибы Национального парка Припышминские боры / *В.А. Мухин*, *А.С. Третьякова*, *Д.В. Прядеин*, *А.Г. Пауков*, *М.М. Юдин*, *К.А. Фефелов*, ***А.Г. Ширяев***. Екатеринбург, 2003. 204 с.

Красная книга Тюменской области: Животные, растения, грибы / Грибы / *С.П. Арефьев*, *И.В. Ставишенко*, ***А.Г. Ширяев***. Екатеринбург, 2004. С. 428–458.

Красная книга Челябинской области: Животные, растения, грибы / Грибы / *Х. Котиранта*, *В.А. Мухин*, *Н.В. Ушакова*, ***А.Г. Ширяев***. Екатеринбург, 2005. С. 400–433.

Мухин В.А., *Котиранта Х.*, *Ушакова Н.В.*, ***Ширяев А.Г.***, *Фролов И.В.* Грибы Среднего Урала: Справочник-определитель. Екатеринбург, 2007. 200 с.

Красная книга Свердловской области: Животные, растения, грибы / Грибы / *В.А. Мухин*, *И.В. Ставишенко*, *Н.В. Ушакова*, ***А.Г. Ширяев***. Екатеринбург, 2008. С. 223–238.

Красная книга Республики Коми / Грибы / *Д.А. Косолапов*, *М.А. Паламарчук*, *Я.-О. Хермансон*, ***А.Г. Ширяев***. Сыктывкар, 2009. С. 85–131.

Shiryaev A.G., *Kotiranta H.*, *Mukhin V.A.*, *Stavishenko I.V.*, *Ushakova N.V.* Aphyllophoroid fungi of Sverdlovsk region, Russia: biodiversity, distribution, ecology and the IUCN threat categories. Ekaterinburg, 2010. 304 p.

Красная книга Тульской области: растения и грибы / Грибы / *Е.С. Попов*, *Ю.А. Ребриев*, *Л.А. Сарычева*, *Т.Ю. Светашева*, ***А.Г. Ширяев***. Тула, 2010. С. 287–353.

Красная Книга Калининградской области: животные, растения, грибы, экосистемы / Грибы / *А.А. Володина*, ***А.Г. Ширяев***. Калининград, 2010. С. 220–248.

Funga Nordica: 2nd edition. Agaricoid, boletoid, clavarioid, cypheloid and gastroid genera / Alloclavaria, Clavaria, Clavulinopsis, Pterula, Macrotyphula, Mucronella, Ramariopsis, Typhula / *H. Knudsen*, ***A.G. Shiryaev*** / H. Knudsen, J. Vesterholt (eds.). Copenhagen: Nordsvamp, 2012. 1083 p.

Красная книга Кемеровской области: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Изд. 2-е / Грибы / *И.А. Горбунова*, *Х. Котиранта*, ***А.Г. Ширяев***. Кемерово, 2012. С. 178–196.

Красная книга Курганской области. Изд. 2-е / Грибы и лишайники / ***А.Г. Ширяев***, *В.А. Мухин*. Курган, 2012. С. 399–400.

Красная книга Ханты-Мансийского автономного округа – Югры: животные, растения, грибы. Изд. 2-е / Грибы / *С.П. Арефьев*, *Т.М. Бульонкова*, *Е.А. Звягина*, *Т.Ю. Светашева*, *И.В. Ставишенко*, *Н.В. Филиппова*, ***А.Г. Ширяев***. Екатеринбург, 2013. С. 314–353.

Статьи в других рецензируемых научных журналах и сборниках

Ширяев А.Г. Клавариоидные базидиомицеты (Clavariaceae s. l.) парка Сибирские Увалы // Экологические исследования восточной части Сибирских Увалов: Сб. науч. трудов Заповедно-природного парка Сибирские Увалы. Вып. 1. Нижневартовск: Изд-во Приобье, 2002. С. 69–79.

Shiryaev A.G. Clavarioid fungi of the Urals. II. Nemoral zone // Karstenia. 2007. Vol. 47 (1). P. 27–45.

Ширяев А.Г. Два редких и интересных вида рода Physalacria на Урале // Новости систематики низших растений. 2007. Т. 41. С. 167–173.

Ширяев А.Г. Аннотированный список клавариоидных грибов антропогенно-измененных территорий Урала // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. N 8. 2007. С. 83–94.

Ширяев А.Г. Новые данные об афиллофороидных грибах национального парка Припышминские боры // Новости систематики низших растений. 2007. Т. 41. С. 173–179.

Shiryaev A.G., *Kotiranta H*. The genera Typhula and Pistillaria (Typhulaceae, Aphyllophorales) in Finland. A check-list of the species // Karstenia. 2007. Vol. 47(2). P. 49–54.

Shiryaev A.G. New and rare clavarioid fungi for the hemiboreal zone of Finland // Karstenia. 2008. Vol. 48, N 1. P. 29–32.

Ширяев А.Г. Изменения микобиоты Урало-Сибирского региона в условиях глобального потепления и антропогенного воздействия // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2008. N 9. С. 57–69.

Ширяев А.Г. Анализ распространения клавариоидных грибов в тундрах полуострова Ямал // Новости систематики низших растений. 2008. Т. 42. С. 113–123.

Shiryaev A.G. Clavarioid fungi of the Urals. IV. Ecological distribution on the urbanized territories // Mycologica Montenegrina. 2008. Vol. 11. P. 69–78.

Shiryaev A.G., *Irsenaite R*. Contribution to the clavarioid fungi of Lithuania // Botanica Lithuanica. 2009. Vol. 15, N 2. P. 117–127.

Ширяев А.Г. Клавариоидные грибы тундровой и лесотундровой зон Кольского полуострова (Мурманская область) // Новости систематики низших растений. 2009. Т. 43. С. 134–149.

Ширяев А.Г. Пространственная структура арктических комплексов клавариоидных грибов // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2010. N 11. С. 39–49.

Ширяев А.Г. Разнообразие клавариоидных грибов в тундрах Таймыра // Новости систематики низших растений. 2011. Т. 45. С. 133–145.

Ширяев А.Г. Биоразнообразие клавариоидных грибов тундровой зоны Якутии // Новости систематики низших растений. 2012. Т. 46. С. 120–127.

Kotiranta H., ***Shiryaev A.G.*** Notes on Aphyllophoroid fungi (Basidiomycota) of Kevo, collected in 2009 // Kevo Notes. 2013. Vol. 14. P. 1–22.

Ширяев А.Г., *Михалева Л.Г.* Афиллофоровые грибы (Basydiomycota) тундр и лесотундр дельты реки Лена и Новосибирских островов (Арктическая Якутия) // Новости систематики низших растений. 2013. Т. 47. С. 155–166.

Труды совещаний, материалы съездов и конференций

Ширяев А.Г. Биогеографические связи клавариоидных базидиомицетов Урала // 1 съезд микологов России: Мат. междунар. конф. М., 2002. С. 121.

Shiryaev A.G. The ways of historical development of the clavarioid fungi on the Urals // Phytogeography of Northeast Asia: tasks for the 21st century: Abstr. Inter. sympos. Vladivostok, 2003. P. 88.

Ширяев А.Г. Сохранение биоразнообразия клавариоидных базидиомицетов на охраняемых территориях // Заповедное дело России: принципы, проблемы, приоритеты: Мат. междунар. науч. конф. посвящ. 75-летию Жигулев. гос. природ. заповедника им. И. И. Спрыгина. Бахилова Поляна, 2003. Т. 2. С. 412–413.

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

Shiryaev A.G. A preliminary check-list of the clavarioid fungi in Russia // Abstracts of XV Congress of European Mycologists. St.Petersburg: TREEART LLC, 2007. P. 147–148.

Shiryaev A.G. Biodiversity and conservation of fungi in Sverdlovsk region (Ural, Russia) // Abstracts of the 1st World Conf. on the Conserv. and Sust. Use of Wild Fungi. Cordoba, Spain, 2007. P. 258.

Ширяев А.Г. Биоразнообразие и распространение грибов семейства *Typhulaceae* Jülich в России (предварительный результат) // Высшие базидиальные грибы: индивидуумы, популяции, сообщества: Мат. юбил. конф. посвящ. 100-летию со дня рождения М.В. Горленко. М., 2008. С.136–142.

Ширяев А.Г. Биогеографический обзор клавариоидных грибов России // 2 съезд микологов России: Мат. междунар. конф. М., 2008. С. 95–96.

Ширяев А.Г. Распространение афиллофороидных грибов в Свердловской области // Изучение грибов в биогеоценозах: Мат. V междунар. конф. Пермь, 2009. С. 254–257.

Ширяев А.Г. Первые результаты микологического районирования азиатской части России (зонально-географический принцип) // Проблемы изучения растительного покрова Сибири: Мат. междунар. конф. посвящ. 125-летию гербария им. П.Н. Крылова. Томск, 2010. С. 312–314.

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

Ширяев А.Г., *Мухин В.А.*, *Котиранта Х.*, *Ставишенко И.В.*, *Арефьев С.П.*, *Сафонов М.А.*, *Косолапов Д.А.* Биоразнообразие афиллофоровых грибов Урала // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий: Мат. всерос. конф. Екатеринбург, 2012. С. 311–313.

Ширяев А.Г. Микобиота Арктики: возможно ли предсказать структуру по биоклиматическим параметрам? // Человек и Север: антропология, археология, экология: Мат. всерос. конф. Вып. 2. Тюмень, 2012. С. 419–421.

Ширяев А.Г. Микогеографическое районирование России на примере клавариоидных грибов (предварительный результат) // Проблемы лесной фитопатол. и микол.: Мат. VIII междунар. конф. Ульяновск, 2012. С. 90–95.

Ширяев А.Г. Закономерности изменений долготно-секторальных комплексов клавариоидных грибов // 3 съезд микологов России: Мат. междунар. конф. М., 2012. С. 172.

Ширяев А.Г. Комплекс клавариоидных грибов Арктики: бедный и простой? // Биоразнообразие экосистем крайнего севера: инвентаризация, мониторинг, охрана. Мат. всерос. конф. Сыктывкар: ИБ КомиНЦ УрО РАН, 2013. С. 270–273.

Ширяев А.Г. Особенности распределения видового богатства клавариоидных грибов в пределах России // Мат. XIII съезда РБО: Современная ботаника в России. Тольятти, 2013. С. 184–185.