

Микобиота чужеродных растений Сибирской Арктики: итоги исследования города Норильска

А. Г. ШИРЯЕВ, А. С. БУДИМИРОВ, О. С. ШИРЯЕВА

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com

Статья поступила 19.12.2024

После доработки 26.02.2025

Принята к печати 22.03.2025

АННОТАЦИЯ

Быстрое потепление климата в арктических регионах способствует увеличению числа видов грибов. Однако многолетняя динамика чужеродной микробиоты, особенно в Сибири, изучена фрагментарно. В одном из крупнейших промышленных центров Арктики – городе Норильске и близлежащих населенных пунктах, расположенных в Таймырском (Долгано-Ненецком) районе Красноярского края, за столетний период собрано 78 видов грибов и псевдогрибов (*Ascomycota*, *Basidiomycota*, *Oomycota*) на чужеродных растениях. Из них 59 видов – новые для региона, 32 из которых впервые отмечены для российской Арктики. Грибы ассоциированы с 57 видами чужеродных древесных и травянистых растений, восемь из которых включены в Черную книгу флоры Сибири. На древесных растениях выявлено 50 видов грибов, на травянистых – 38. Наиболее богатые микрокомплексы ассоциированы с *Populus tremula* (семь видов грибов), *Acer negundo* и *Prunus padus* (по пять видов). Большая часть чужеродных видов грибов (69,2 %) – это широко распространенные в сибирских лесах таксоны, благодаря чужеродным растениям-хозяевам получившие возможность расширить ареал на север, тогда как 7,7 % являются инвазионными для всей территории Арктики и Сибири. Первичные ареалы 24 видов грибов расположены в Америке, Восточной Азии и Европе. Все чужеродные виды грибов занесены в регион непреднамеренно. Главные векторы расселения – развитие транспортной инфраструктуры и движение транспорта, людей и сопутствующих товаров при хозяйственном освоении территорий. Первые результаты свидетельствуют об отсутствии корреляции между числом видов аффилографовых грибов с возрастом и площадью городов, но достоверная связь установлена с числом жителей. Подробное изучение других территорий позволит разработать Черный список микробиоты российской Арктики.

Ключевые слова: Таймыр, грибы, потепление климата, биоразнообразие, чужеродные виды, вектор инвазий, *Acer negundo*.

ВВЕДЕНИЕ

Арктика нагревается примерно в 4 раза быстрее других регионов планеты [Rantanen et al., 2022]. В ответ на быстрый рост температуры в наземных арктических экосистемах уже наблюдаются глубокие изменения, такие как бореализация флоры, продвижение

на север границы леса, рост древесной фитомассы и увеличение видового богатства микробиоты [Kauserud et al., 2008; Шиятов, 2009; Walker et al., 2012]. Грибы, включая симбионтов, патогенов и редуцентов, играют ведущую роль в динамике растительных сообществ и круговороте питательных веществ в назем-

© Ширяев А. Г., Будимиров А. С., Ширяева О. С., 2025

ных экосистемах. Несмотря на их экологическую значимость, реакция арктических грибов на потепление климата неизвестна, как и их потенциальная роль в управлении наблюдаемыми и прогнозируемыми изменениями в высоколатитной биоте [Diez et al., 2013].

С ростом температуры на севере активизировалась антропогенная деятельность: строительство хозяйственной инфраструктуры из завезенных древесных стройматериалов, ускорение темпов интродукции древесных и травянистых растений с целью озеленения населенных пунктов [Морозова, Тишков, 2021; Письмаркина и др., 2022]. В свою очередь, появление в Арктике многих чужеродных видов растений является причиной сопутствующих биологических инвазий, которые влияют на локальное, региональное и глобальное биоразнообразие [Wasowicz et al., 2020]. Потепление и интродукция растений позволили чужеродным грибам распространяться в регионы, в которых они ранее не могли выживать и размножаться [Dahlberg, Bültmann, 2013]. Растущая скорость появления на севере чужеродных видов грибов, возможно, как и в более южных регионах, будет способствовать изменению растительных сообществ, особенно при проникновении в местные экосистемы чужеродных фитопатогенных видов [Diez et al., 2013; Khimich et al., 2020]. В Арктике растет число “домовых” грибов, которые разрушают инфраструктуру, построенную из завезенных древесных стройматериалов, а также вызывают аллергию у местного населения [Ширяев и др., 2020; Schertler et al., 2024].

Чужеродная микробиота европейской Арктики изучается не менее 30 лет, что позволило установить принципы пространственно-временной динамики инвазионных видов и векторы инвазий [Каратыгин и др., 1999; Shiryaev, Mukhin, 2010; Ширяев и др., 2020]. Чужеродная микробиота сибирских территорий изучена слабее. Известны отрывочные данные по Западносибирскому и Якутскому секторам [Отчет..., 1992; Shiryaev et al., 2018; Ширяев и др., 2020]. В высоколатитных регионах не менее 90 % чужеродных видов грибов выявлено на чужеродных растениях, а также на антропогенных строительных материалах [Kotiranta, Mukhin, 2000; Ширяев и др., 2020; Khimich et al., 2020]. Данные о чужеродной микробиоте обширного Таймырского (Дол-

гано-Ненецкого) района Красноярского края единичны [Каратыгин и др., 1999; Ширяев, 2011; Shiryaev, 2024].

Норильский промышленный район – одна из крупнейших агломераций российской Арктики с более чем вековой историей промышленного освоения [Эртц, 2004; Открытое акционерное общество..., 2024]. В регионе в 1938 г. учрежден совхоз, в составе которого организовали две фермы – Норильскую и Вальковскую. Для коров и свиней сено и комбикорм завозили с “Большой земли”. В середине 1940-х совхоз в открытом грунте выращивал ряд “экзотических” растений: турнепс, картофель, три вида капусты, брюкву, репу, редьку, редис, салат, морковь, горох, свеклу, укроп, щавель и перьевую лук. С целью выращивания теплолюбивых культур были построены парники и теплицы [Эртц, 2004; Государственное предприятие..., 2024]. В 1980-х годах совхоз “Норильский” выращивал цветы, в теплицах зрели огурцы, помидоры, баклажаны, стручковый перец, салат, шпинат, пастернак, арбузы, дыни, зеленый лук, столовая зелень, а также выращивали шампиньоны и вешенку [Отчет..., 1992; Севастьянов и др., 2014]. Но в 1990-х годах большая часть сельскохозяйственной продукции уже доставлялась с “материика”, а в 2005 г. совхоз “Норильский” был упразднен [Севастьянов и др., 2014].

Норильску не хватает зеленых насаждений. Озеленение носит островной характер: распространены газоны и клумбы с цветами, кустарники присутствуют вдоль дорог и в общественных местах [Постановление..., 2015; Государственное предприятие..., 2024]. В 2012 г. проведено благоустройство центральной части Норильска. На газоны высаживали луговой мятыник и красную овсяницу, голубые ели, можжевельник и цветущие кустарниковые породы, лиственничные декоративные кустарники (дерен, ирга, спирея японская и лапчатка). В 2013 г. в теплице Норильска выращено около ста тысяч саженцев разных цветочных культур: несколько видов бархатцев, колеусы, агератумы и шалфей [Постановление..., 2015]. С начала 2020-х годов в Центральном районе города высаживают многолетние травы, а из кустарников – шиповники, спиреи, рододендроны, бадан и др. В населенных пунктах активно происходит озеленение жилого пространства широким спектром дре-

весно-кустарниковых, а также травянистых растений, первичный ареал которых расположен на большом расстоянии от Таймыра [Постановление..., 2015; Филатова, Сергеева, 2021; Янченко, Филатова, 2021; Пospelova, Пospelov, 2023].

В окрестностях Норильска увеличивается число рекреационных комплексов (базы отдыха, спортивно-оздоровительные объекты, турбазы, дачи), на которых проводится озеленение интродуцированными древесными и травянистыми растениями. “Норильский озерный край” стал основой для формирования рекреационной территории протяженностью около 30 км (вдоль автодороги Норильск – Талнах), где размещено 38 рекреационных комплексов, созданных во второй половине XX – начале XXI в. [Севастьянов и др., 2014]. В озеленении встречаются древесные и травянистые интродуценты: *Bergenia crassifolia* (L.) Fritsch, *Iris sibirica* L., *Populus tremula* L., *Sorbaria sorbi-folia* (L.) A. Braun и др. Потепление климата и стремление местных жителей к личным садовым участкам привели к интродукции большого числа растений. В районе Валек растут количество и площади садовых участков. Увеличивается число теплиц, где выращивают сезонные культуры: огурцы, томаты, перцы, кабачки, лук, укроп, петрушку [Севастьянов и др., 2014]. Согласно данным Е. Б. Пospelовой и И. Н. Пospelова [2007, 2023], на Таймыре известно 54 вида чужеродных растений.

Первая информация о находке чужеродных, криптогенных видов грибов и псевдогрибов (далее грибов) Таймыра датируется 1912 г., когда в окрестностях Дудинки на листьях чужеродного *Chenopodium album* L. был собран оомицет *Peronospora chenopodii* Schltld. [Лавров, 1926, цит. по: Каратыгин и др., 1999]. Там же на листьях *Rumex acetosella* L. собран аскомицет *Cladosporium allicinum* (Fr.) Bensch, U. Braun & Crous [Lind, 1934, цит. по: Каратыгин и др., 1999]. В 1968 г. в Норильском совхозе на картошке и томатах собран один новый вид чужеродных грибов *Rhizoctonia solani* J. G. Kühn [Отчет..., 1992]. В 1970-е годы выявлено три вида микроскопических патогенов: *Cladosporium cicuterinum* (Fr.) Bensch, U. Braun & Crous, *Golovinomyces artemisiae* (Grev.) V. P. Heluta, *Pseudoperonospora cubensis* (Berk. & M. A. Curtis) Rostovzev. В 1980 г. на картофеле и томатах массово развивался

Phytophthora infestans (Mont.) de Bary, а на петрушке в теплицах – *Septoria petroselini* Desm. В 1990-е и 2000-е годы новые виды грибов выявлены не были, а в 2010-е собран макромицет *Typhula ishikariensis* S. Imai [Отчет..., 1992; Shiryaev, 2024]. К началу проведения данного исследования в 2024 г. на Таймыре было известно девять видов чужеродных грибов, развивающихся на чужеродных растениях. В 1980-е годы были попытки выращивать в теплицах шампиньоны (*Agaricus* spp.) и вешенку (*Pleurotus* sp.), но это оказалось экономически не выгодно. Эти виды исключены из данного исследования.

Цель исследования – установить число видов грибов, развивающихся на чужеродных растениях Таймыра, выявить трофическую и биogeографическую структуру микробиоты, пути проникновения инвазионных видов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Таймырский район расположен на крайнем севере Красноярского края, севернее полярного круга [Красная книга..., 2022]. На п-ове Таймыр находится мыс Челюскин – крайняя северная точка Евразии (рис. 1). Территория относится к Средне-Сибирской флористической подпровинции Северо-Ангарской провинции Гипоарктического пояса [Юрцев, 1966]. На крайнем севере Таймыра распространены арктические пустыни, большая часть региона покрыта тундровой растительностью. В районе Дудинки и Норильска проходит арктическая граница леса. Южнее распространены лесотундра и горные северотаежные леса.

Площадь региона составляет 879,9 тыс. км². Столица – г. Дудинка, расположен на правом берегу р. Енисей (69°24' с. ш., 86°10' в. д.). Крупнейший город Таймырского района – Норильск (69°21' с. ш., 88°11' в. д.), с населением 235 тыс. человек. Это второй по числу жителей город Красноярского края [Открытое акционерное общество..., 2024].

Согласно данным метеостанции Дудинка [Справочно-информационный портал..., 2024], в районе Норильска климат субарктический, континентальный. Среднегодовая температура воздуха в середине XX в. составляла -9,4 ... -10,5 °C (рис. 2). С 1980-х годов происходит потепление, и в нынешнем десятилетии среднегодовая температура воздуха

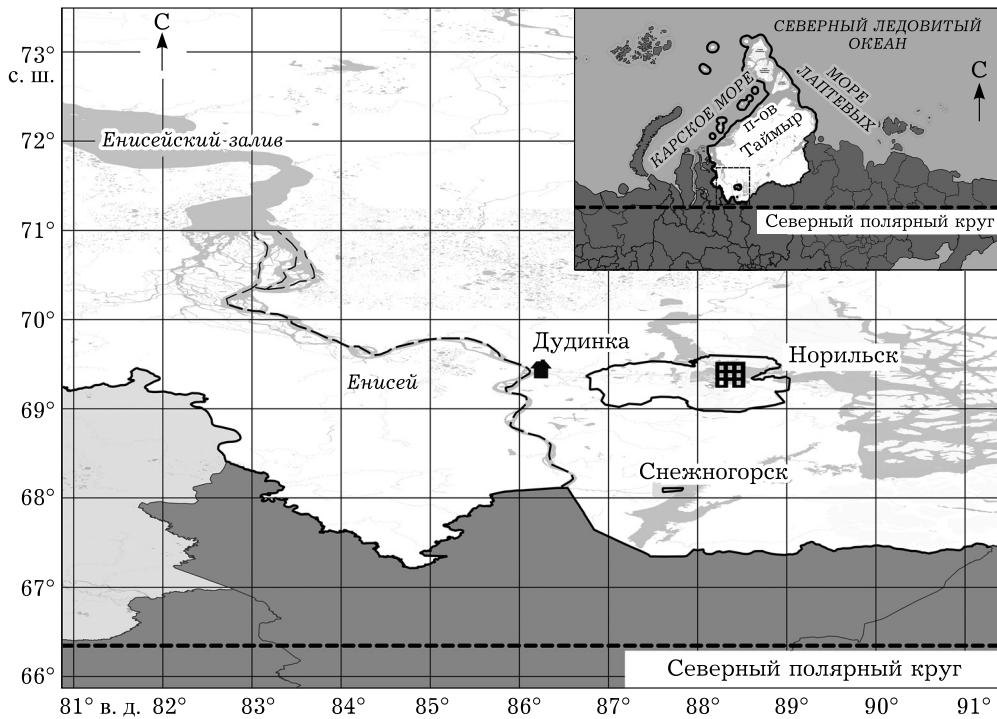


Рис. 1. Карта расположения Таймырского района. Прямоугольником отмечен район исследований

составляет $-6,4^{\circ}\text{C}$. Следовательно, за 50 лет температура выросла на $4,4^{\circ}\text{C}$, т. е. увеличивается со скоростью $0,88^{\circ}\text{C} / 10$ лет. В среднем за год выпадает 341 мм осадков.

Выявление чужеродных растений и макрофлоры нашим коллективом проведены в июле – сентябре 2024 г. Термин “чужеродные растения” (и грибы) мы принимаем в широком смысле: виды, отсутствующие в естественной флоре региона или с большой долей вероятности являющиеся заносными [Руек et al., 2015]. Например, как и в работе [Поспелова, Поспелов, 2023], относим к чужеродным растениям *Chenopodium album*, *Pinus sibirica* Du Tour., *Populus tremula*, *Tanacetum vulgare* L. и др.

Расположение первичных ареалов позволяет подразделить чужеродные растения на три группы:

А. “Экзотические”, первичный ареал которых расположен в Америке, Восточной и Центральной Азии, Европе: *Acer negundo* L., *Beta vulgaris* L., *Cucumis sativus* L., *Cucurbita pepo* L., *Hydrangea arborescens* L., *Lupinus polyphyllus* Lindl., *Malva thuringiaca* (L.) Vis., *Petroselinum crispum* (Mull.) Fuss, *Ribes uva-crispa* L., *Solanum tuberosum* L., *S. lycopersicum* L., *Solidago canadensis* L., *Sorbaria sorbifolia*, *Sym-*

phyotrichum novi-belgii (L.) G. L. Nesom, *Syringa josikaea* J. Jacq. ex Rchb., *Ulmus pumila* L., *Vitis vinifera* L. и др.

Б. “Сибирские” (евразийские), распространенные на юге Сибири, но не севернее полярного круга: *Bergenia crassifolia*, *Cotoneaster lucidus* Schlehd. [= *C. acutifolius* Turcz.], *Lonicera xylosteum* L., *Pinus sylvestris*, *Populus alba* L., *Populus laurifolia* Ledeb., *Prunus padus* L., *Rubus idaeus* L., *Spiraea chamaedryfolia* L. и др.

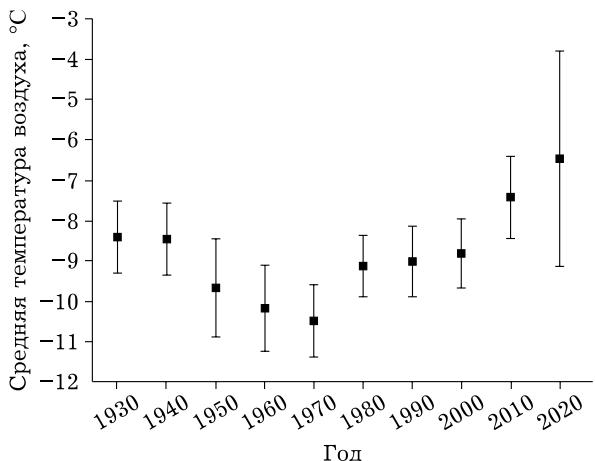


Рис. 2. Изменения среднегодовой температуры воздуха на метеостанции Дудинка (1930–2020 гг.). Дано среднее значение и 95 % доверительный интервал

С. “Северные”, пределы ареала которых расположены на границе Таймыра: *Dasiphora fruticosa* (L.) O. Schwarz., *Hordeum jubatum* L., *Pinus sibirica*, *Populus tremula* и др.

Названия видов растений даны согласно базе данных Plants of the world [2024].

Растения, собранные на Таймыре, хранятся в Биологическом музее ИЭРИЖ УрО РАН SVER (Екатеринбург).

Собранные образцы грибов хранятся в коллекции Института экологии растений и животных Екатеринбурга (SVER(F)). Названия видов грибов даны согласно базе данных IndexFungorum [2024].

В работе отдельно анализируется распространение на антропогенных территориях двух модельных групп грибов: афиллофоровых и мучнисторосяных.

На ряде растений имелись признаки поражения патогенными грибами, однако отсутствовали спороношения. Такие виды растений и грибов исключены из работы.

На Таймыре некоторые рода растений-хозяев (*Artemisia*, *Vicia*, *Urtica* и др.) встречаются в естественных условиях, и потому ассоциированные с ними микромицеты могут являться аборигенными для региона (*Erysiphe baemulari* (Magnus) U. Braun & S. Takam., *E. polygoni* DC. s. str., *E. urticae* (Wallr.) S. Blumer, *Golovinomyces artemisiae*, *G. macrocarpus* (Speer) U. Braun и *G. bolayi* S. Takam., Lebeda & M. Götz). Однако в ходе ранее проведенных исследований выявить их не удалось, либо они были связаны с антропогенными местообитаниями [Карис, Пылдмаа, 1974; Каратыгин и др., 1999]. В связи с неопределенностью их географического происхождения такие виды относят к криптогенным, т. е., вероятно, заносным [Voglmayr et al., 2023]. В дальнейшем такие грибы рассматриваются совместно с чужеродными грибами.

При сравнении массивов данных использованы: коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_{SP}), индекс видового сходства Съренсена (I_{CS}), а также критерий Краскела – Уоллиса (KW-H). Вычислены индексы разнообразия Шеннона (H') и Менхиника (D_{Mn}). При построении дендрограммы использованы метод Варда и Евклидово расстояние. Расчеты выполнены в программе STATISTICA 10.0.

Описание видов грибов в аннотированном списке дано в следующем порядке:

Буквой (A) обозначены новые виды для российской Арктики; звездочкой (*) – новые виды для Таймырского района.

Синантропный статус видов грибов сформирован из двух компонентов: географическая группа (I – чужеродный, II – аборигенный). Чужеродные виды подразделены на три подгруппы [Richardson et al., 2000]: случайные – Ia, натурализовавшиеся – Ib, инвазионные – Ic. Аборигенные виды по отношению к антропогенному фактору подразделены на три подгруппы [Мухин, Ушакова, 2005]: антропофобы – IIa, антропотolerантны – IIb, антропофилы – IIc.

Трофическая группа грибов: M – микоризообразователь, P – патоген, S – сапротроф.

Приводится число находок грибов.

Географические группы растений: A – экзотические, B – сибирские, C – северные.

A*Название вида [=сионим] – Ia-IIc, M-S, число находок грибов на чужеродных субстратах: описание локалитета, субстрат (биогеографическая группа растений: A-C), дата находки, коллекционный номер в SVER(F) или ссылка на литературный источник.

РЕЗУЛЬТАТЫ Аннотированный список *Ascomycota*

Blumeria graminis (DC.) Speer s. l. – IIb, P, 4: Дудинка, на злаках [Пылдмаа, Райтвир, 1972]; Норильск, газон на Ленинском проспекте, на листьях *Phleum pratense* L. (B), 22.08.2024 SVER(F) 86563; там же, газон, на *Festuca pratensis* Huds., 07.08.2024 SVER(F) 86631; Талнах, газон возле автостанции, на *Hordeum jubatum* (C), 04.08.2024 SVER(F) 86589.

A**Cercospora beticola* Sacc. – Ic, P, 3: Валек, садовые участки, на листьях *Beta vulgaris* (A), 29.08.2024 SVER(F) 86588.

A**Cercospora hydrangeae* Ellis & Everh. – Ia, P, 1; Норильск, теплица, Валекское шоссе, 1, на живых листьях *Hydrangea arborescens* (A), 29.08.2024 SVER(F) 86630.

Cladosporium allicinum (Fr.) Bensch, U. Braun & Crous [= *Mycosphaerella alicina* (Fr.) Vestergr.] – Ia, P, 1: окр. Дудинки, на листьях *Rumex acetosella* L. (B) [Lind, 1934].

A**Cladosporium iridis* (Fautrey & Roum.) G. A. de Vries – Ia, P, 1: Валек, садовый уча-

сток, на листьях *Iris sibirica* (A), 28.08.2024 SVER(F) 86562.

**Coleosporium tussilaginis* (Pers.) Lév. – Ia, P, 1: Талнах, ул. Бауманская, на *Tussilago farfara* L. (B), 09.09.2024 SVER(F) 86632.

A**Colletotrichum malvarum* (A. Braun & Casp.) Southw. – Ia, P, 1: Валек, садовые участки, на листьях *Malva thuringiaca* (A), 07.08.2024 SVER(F) 86629.

A**Cryptosporium lonicerae* Cooke & Ellis – Ib, P, 1: Норильск, теплица, на веточках *Lonicera xylosteum* (B), 01.09.2024 SVER(F) 86550.

**Epichloe typhina* (Pers.) Brockm. – Ia, P, 1: Норильск, газон на Ленинском проспекте, на *Phleum pratense* (B), 07.08.2024 SVER(F) 86590.

A**Erysiphe adunca* (Wallr.) Link – Ia, P, 1: Снежногорск, на листьях *Populus tremula* (C), 02.09.2024 SVER(F) 86587.

**Erysiphe baeumleri* (Magnus) U. Braun & S. Takam. – Ib, P, 6: Норильск, газоны, на листьях *Vicia sepium* L. (B), 07.09.2024 SVER(F) 86633; Талнах, ул. Маслова, на *V. sepium*, 31.08.2024 SVER(F) 86564.

A**Erysiphe convolvuli* DC. – Ia, P, 1: Валек, Норильская рублевка, на листьях *Convolvulus arvensis* L. (A), 03.09.2024 SVER(F) 86628.

A**Erysiphe ehrenbergii* (Lév.) U. Braun, M. Bradshaw & S. Takam. – Ic, P, 1: Норильск, теплица, на листьях *Lonicera xylosteum* (B), 01.09.2024 SVER(F) 86676.

A**Erysiphe macleayae* R. Y. Zheng & G. Q. Chen – Ia, P, 2: Валек, садовые участки, на листьях *Chelidonium majus* L. (A), 18.09.2024 SVER(F) 86685; Дудинка, на *Ch. majus*, 05.08.2024 SVER(F) 86675.

**Erysiphe polygoni* DC. s.str. – Ib, P, 3: Норильск, бывший совхоз, на листьях *Persicaria maculosa* Gray. (B), 14.09.2024 SVER(F) 86627; там же, ТЭЦ-1, на *Polygonum aviculare* L., 14.09.2024 SVER(F) 86586.

A**Erysiphe russellii* (Clinton) U. Braun & S. Takam. – Ia, P, 1: Валек, садовые участки, на листьях *Oxalis stricta* L. (A), 12.09.2024 SVER(F) 86591.

A**Erysiphe syringae-japonicae* (U. Braun) U. Braun & S. Takam. – Ic, P, 2: Норильск, парк “Озеро Долгое”, на листьях *Syringa josikaea* (A), 06.08.2024 SVER(F) 86634.

**Erysiphe trifoliorum* (Wallr.) U. Braun – Ib, P, 1: Талнах, турбаза “Огни тундры”, на листьях *Lupinus polyphyllus* Lindl. (A), 06.09.2024 SVER(F) 86561.

**Erysiphe urticae* (Wallr.) S. Blumer. – Ib, P, 3: Диксон, на листьях *Urtica dioica* L. (B), 04.08.2024 SVER(F) 684; Норильск, возле теплиц, на *U. dioica*, 03.09.2024 SVER(F) 86674.

Golovinomyces artemisiae (Grev.) V. P. Нелута – Ib, P, 14: Норильск, газон на Ленинском проспекте, на листьях *Artemisia vulgaris* L. (B), 30.07.2024 SVER(F) 86635; Дудинка, на *A. vulgaris*, 08.08.1967 [Карис, Пылдмаа, 1974]; Талнах, на листьях *A. vulgaris*, 04.08.2024 SVER(F) 86592.

A**Golovinomyces asterum* var. *asterum* (Schwein.) U. Braun – Ia, P, 1: Валек, Норильская рублевка, на листьях *Symphyotrichum novi-belgii* (A), 03.09.2024 SVER(F) 86585.

A**Golovinomyces asterum* var. *solidaginis* (Schwein.) U. Braun – Ia, P, 1: Валек, на листьях *Solidago canadensis* L. (A), 03.09.2024 SVER(F) 86565.

A**Golovinomyces bolayi* S. Takam., Lebeda & M. Götz – Ic, P, 3: Норильск, парк “Озеро Долгое”, на живых листьях *Petunia × atkinsiana* (Sweet) D. Don ex W. H. Baxter (A), 03.09.2024 SVER(F) 86677; Талнах, турбаза, на *P. × atkinsiana*, 27.08.2024 SVER(F) 86625.

A**Golovinomyces latisporus* (U. Braun) P.-L. Qiu & S. Y. Liu – Ia, P, 1: Валек, садовые участки, на листьях *Helianthus tuberosus* L. (A), 10.09.2024 SVER(F) 86626.

**Golovinomyces macrocarpus* (Speer) U. Braun – Ia, P, 2: Норильск, возле теплицы, на листьях *Tanacetum vulgare* (C), 03.09.2024 SVER(F) 86593.

A**Golovinomyces sonchicola* U. Braun & R. T. A. Cook – Ib, P, 2: Норильск, возле ТЭЦ-1, на *Sonchus arvensis* L. (B), SVER(F) 86673; Талнах, возле автостанции, на *S. arvensis*, 27.08.2024 SVER(F) 86678.

A**Golovinomyces sordidus* (L. Junell) V. P. Heluta – Ia, P, 1: Норильск, на листьях *Plantago major* L. (B), 10.09.2024 SVER(F) 86594.

A**Melampsora populnea* (Pers.) P. Karst. s. l. – Ia, P, 2: Норильск, теплица, на листьях *Populus alba* (B), 07.08.2024 SVER(F) 86566; Снежногорск, на *P. tremula* (C), 06.08.2024 SVER(F) 86636.

**Nectria cinnabarinna* (Tode) Fr. – Ia, P, 2: Норильск, газон на Ленинском проспекте, на мертвой ветке *Spiraea hypericifolia* (B), 03.08.2024 SVER(F) 86624; там же, теплица, на отмирающей веточке *Prunus padus* (B), 05.08.2024 SVER(F) 86672.

Podosphaera aphanis (Wallr.) U. Braun & S. Takam. – IIb, P, 1: Валек, садовые участки, на листьях *Dasiphora fruticosa* (C), 10.09.2024 SVER(F) 86584.

Podosphaera fusca (Fr.) U. Braun & Shishkoff [= *Podosphaera xanthii* (Castagne) U. Braun & Shishkoff] – IIc, P, 2: Дудинка, теплица, на листьях *Cucurbita pepo* (A), 03.08.2024 SVER(F) 86671; Валек, садовые участки, на листьях *Calendula officinalis* L. (A), 04.09.2024 SVER(F) 86679.

^A**Podosphaera tridactyla* (Wallr.) de Bary s.str. – Ia, P, 1: Норильск, теплица, на листьях *Prunus padus* (B), 10.09.2024 SVER(F) 86560.

^A**Polystigma rubrum* (Pers.) DC. – Ia, P, 1: Норильск, теплица, на *Prunus padus* (B), 01.09.2024 SVER(F) 86670.

^A**Pseudocercospora cotoneastri* (Katsuki & Tak. Kobay.) Deighton – Ia, P, 1: Норильск, парк “Озеро Долгое”, на *Cotoneaster lucidus* (B), 01.09.2024 SVER(F) 86623.

^A**Pseudocercospora puderi* B. H. Davis ex Deighton – Ia, P, 1: Валек, садовые участки, на *Rosa rugosa* (A), 04.09.2024 SVER(F) 86595.

^{*}*Puccinia urticata* (Link) F. Kern s. l. – Ia, P, 1: Норильск, рядом с теплицей, на *Urtica dioica* (B), 28.08.2024 SVER(F) 86551.

^A**Ramularia bergeniae* Vasyag. – Ib, P, 2: Норильск, газон на Ленинском проспекте, на листьях *Bergenia crassifolia* (B), 31.07.2024 SVER(F) 86637.

^A**Sawadaea bicornis* (Wallr.) Homma – Ia, P, 3: Норильск, газон, на *Acer negundo* (A), 01.08.2024 SVER(F) 596; там же, теплица, 05.08.2024 SVER(F) 86567.

Septoria petroselini Desm. – Ib, P, 2: Норильск, теплица, на живых листьях *Petroselinum crispum* (Mill.) Fuss (A), 08.1986 [Отчет..., 1992].

^A**Septoria phlogis* Sacc. & Speg. – Ia, P, 1: Валек, Норильская рублевка, на живых листьях *Phlox paniculata* L. (A), 02.09.2024 SVER(F) 86622.

^A**Sporocadus rosarum* (Henn.) F. Liu, L. Cai & Crous – Ia, P, 1: Валек, садовые участки, на *Rosa rugosa* (A), 29.08.2024 SVER(F) 86638.

^A**Titaeosporina tremulae* (Lib.) Luijk – Ia, P, 1: Талнах, на *Populus tremula* (C), 05.09.2024 SVER(F) 86597.

Basidiomycota

^{*}*Athelia rolfsii* (Curzi) C. C. Tu & Kimbr. – Ia, P, 1: Норильск, теплица, на основании жи-

вых и отмирающих стеблей *Cucumis sativus* (A), 27.08.2024 SVER(F) 86583.

Basidiobolus cinereum (Bres.) Luck-Allen – Ib, P, 4: Норильск, газон на Ленинском проспекте, на основании саженца *Pinus sibirica* (C), 02.09.2024 SVER(F) 86620; Талнах, турбаза “Жарки”, на *Pinus sibirica*, 09.09.2024 SVER(F) 86639.

^{*}*Bovista furfuracea* Pers. – Ia, S, 1: Норильск, мусорка рядом с теплицами, на мертвый ботве огурцов, смешанной с почвой (A), 01.09.2024 SVER(F) 86598.

Chondrostereum purpureum (Pers.) Pouzar – Ia, P, 1: Снежногорск, на стволе живого *Populus tremula* (C), 20.08.2024 SVER(F) 86668.

^{*}*Coprinellus micaceus* (Bull.) Vilgalys, Hopple & Jacq. Johnson – Ia, S, 1: Норильск, теплица, на основании отмершего ствола *Hydrangea arborescens* (A), 10.09.2024 SVER(F) 86569.

^{*}*Gymnopilus penetrans* (Fr.) Murrill – Ia, S, 1: Норильск, теплица, на основании отмершего ствола *Ulmus pumila* (A), 10.09.2024 SVER(F) 86600.

^A**Intextomyces contiguus* (P. Karst.) J. Erikss. & Ryvarden – Ia, S, 1: Норильск, теплица, на основании *Populus alba* (B), 14.09.2024 SVER(F) 86558.

Kneiffiella barba-jovis (Bull.) P. Karst. – IIa, S, 1: Норильск, теплица, на *Ulmus pumila* (A), 05.08.2024 SVER(F) 86655.

Marasmius oreades (Bolton) Fr. – Ia, S, 1: Талнах, газон возле автостанции, на основании стеблей *Hordeum jubatum* (C), 04.08.2024 SVER(F) 86580.

Mutinus ravenelii (Berk.) E. Fisch. – Ia, S, 2: Норильск, теплица, на основании мертвых стволов *Acer negundo* (A) и *Salix* sp.; 12.09.2024 SVER(F) 86602; там же, 08.1984 [Отчет..., 1992].

^{*}*Peniophora cinerea* (Pers.) Cooke – Ia, S, 1: Норильск, парк “Озеро Долгое”, на отмершей веточке *Cotoneaster lucidus* (B), 13.09.2024 SVER(F) 86642.

^{*}*Peniophora limitata* (Chaillet ex Fr.) Cooke – Ia, S, 1: Норильск, теплица, в кадках на основании отмершей *Hydrangea arborescens* (A), 05.08.2024 SVER(F) 86654.

^{*}*Phellinus tremulae* (Bondartsev) Bondartsev & P. N. Borisov – Ib, P, 1: Снежногорск, на стволе живого *Populus tremula* (C) [Shiryaev, 2024].

**Phragmidium rubi-idaei* (DC.) P. Karst. – Ia, P, 1: Валек, садовые участки, на листьях *Rubus idaeus* (B), 04.09.2024 SVER(F) 86615.

^A**Pleurotus calypratus* (Lindblad ex Fr.) Sacc. – Ia, S, 1: Дудинка, теплица, на основании мертвого ствола *Vitis vinifera* (A), 03.08.2024 SVER(F) 86643.

**Podofomes stereoides* (Fr.) Gorjón – Ia, S, 1: Норильск, на основании мертвого стебля *Artemisia vulgaris* (B), 07.08.2024 SVER(F) 86614.

**Pseudotomentella nigra* (Höhn. & Litsch.) Svrček – Ia, M, 1: Норильск, теплица, на корнях и корневой шейке *Ribes uva-crispa* (A), 05.08.2024 SVER(F) 86604.

**Ramariopsis tenuiramosa* Corner – Ia, S, 1: Норильск, теплица, в кадке на корневой шейке *Populus laurifolia* (B), покрытой мхом, 05.08.2024 SVER(F) 86557.

^A**Rhizoctonia fusispora* (J. Schröt.) Oberw., R. Bauer, Garnica & R. Kirschner – Ib, P, 3: Норильск, парк “Озеро Долгое”, на основании *Spiraea hypericifolia* (B), 01.08.2024 SVER(F) 86644; Валек, Норильская рублевка, на *Dasispora fruticosa* (C), 10.09.2024 SVER(F) 86571; Валек, Норильская рублевка, на корневой шейке *Fragaria × ananassa* (A), 10.09.2024 SVER(F) 86573.

Rhizoctonia solani J. G. Kühn – Ib, P, 3: Норильск [Отчет..., 1992]; Дудинка, огород, на стеблях и клубнях *Solanum tuberosum* (A), 03.08.2024 SVER(F) 86653; Валек, садовые участки, на *Brassica* sp. (A) 04.09.2024 SVER(F) 86613.

Schizophyllum commune Fr. – Ia, S&P, 2: Норильск, теплица, в кадке у основания живого *Populus laurifolia* (B), 05.08.2024 SVER(F) 86605; там же, на отмершей ветке *Syringa josikaea* (A), 05.08.2024 SVER(F) 86681.

Sistotrema raduloides (P. Karst.) Donk – Ib, S, 3: Норильск, теплица, на основании *Lonicera xylosteum* (B) и на соседнем *Prunus padus* (B), 05.08.2024 SVER(F) 86682; Валек, садовые участки, на отмерших кустах *Rubus idaeus* (B), 01.09.2024 SVER(F) 86611.

**Thelephora palmata* (Scop.) Fr. – Ia, M, 2: Норильск, газон на Ленинском проспекте, на основании живого *Sorbaria sorbifolia* (A), 07.08.2024 SVER(F) 86651; Талнах, турбаза, на корневой шейке *Rubus idaeus* (B), 02.09.2024 SVER(F) 86606.

**Tomentella badia* (Link) Stalpers – Ia, M, 1: Талнах, горнолыжный комплекс “Гора От-

дельная”, на мертвой части основания ствola *Populus tremula* (C), 06.08.2024 SVER(F) 86648.

Trametes hirsuta (Wulfen) Lloyd – IIb, S, 2: Норильск, теплица, на мертвом стволе *Acer negundo* (A), 27.08.2024 SVER(F) 86556; Валек, садовые участки, на мертвом кусте *Rosa rugosa* (A), 06.09.2024 SVER(F) 86610.

Trechispora cohaerens (Schwein.) Jülich & Stalpers – IIa, S, 1: Норильск, газон на Ленинском проспекте, на основании мертвого саженца *Pinus sibirica* (C), 07.08.2024 SVER(F) 86574.

Trechispora microspora (P. Karst.) Liberta – IIb, S, 1: Валек, садовые участки, рядом с теплицами, на валежных мертвых *Rubus idaeus* (B), 04.09.2024 SVER(F) 86577.

Typhula ishikariensis S. Imai – Ib, P, 2: Дудинка [Shiryaev, 2024]; Норильск, газон на Ленинском проспекте, на *Festuca pratensis* (B), 07.08.2024 SVER(F) 86607.

Typhula micans (Pers.) Berthier – IIb, S, 3: Дудинка, мусорка возле порта, на отмерших стеблях *Cannabis ruderalis* Janisch. (B), 03.08.2024 SVER(F) 86554; Валек, садовые участки, на *Persicaria maculosa* (B), 06.09.2024 SVER(F) 86649; Норильск, теплица, на валежной веточке *Acer negundo* (A), 05.08.2024 SVER(F) 86649.

**Typhula trifolii* Rostr. – Ia, S, 2: Норильск, мусорка возле теплиц, на листьях *Trifolium montanum* L. (B), 07.08.2024 SVER(F) 86683; Дудинка, газон возле администрации Таймырского района, на листьях *Trifolium pratense* L. (B), 03.08.2024 SVER(F) 86650.

^A**Xenasma tulasnelloideum* (Höhn. & Litsch.) Donk – Ia, S, 1: Норильск, газон на Московском проспекте, на основании саженца *Acer negundo* (A), 06.08.2024 SVER(F) 86608.

**Xenasmatella alnicola* (Bourdot & Galzin) K. H. Larss. & Ryvarden – Ia, S, 1: Дудинка, теплица, на основании мертвого ствола *Vitis vinifera* (A), 03.08.2024 SVER(F) 86609.

**Xylodon detriticus* (Bourdot) K. H. Larss., Viner & Spirin – Ib, S, 2: Снежногорск, на подстилке под *Populus tremula* (C), 05.09.2022 SVER(F) 86575.

Oomycota

Peronospora chenopodii Schltdl. – Ia, P, 1: окрестности Дудинки, на листьях *Chenopodium album* (B), 20.07.1912 [Лавров, 1926, цит. по: Карагыгин и др., 1999].

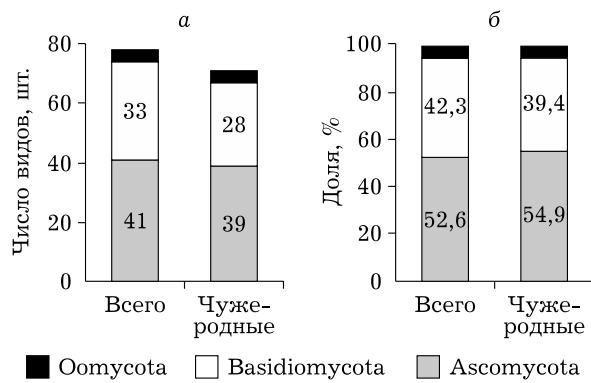


Рис. 3. Число видов (а) и доля (б) трех отделов грибов в общем списке и чужеродной группы

Phytophthora infestans (Mont.) de Bary – Ic, Р, 5: Норильск, на листьях и плодах *Solanum tuberosum* (A) [Отчет..., 1992]; Валек, садовые участки, на листьях *S. tuberosum* и *S. lycopersicum* (A), 27.08.2024 SVER(F) 86576.

**Plasmopara viticola* (Berk. & M. A. Curtis) Berl. & De Toni – Ia, Р, 1: Дудинка, теплица, на листьях *Vitis vinifera* (A), 03.08.2024 SVER(F) 86555.

Pseudoperonospora cubensis (Berk. & M. A. Curtis) Rostovzev – Ic, Р, 3: Норильск,

теплица, на листьях *Cucumis sativus* (A), 08.1975 [Отчет..., 1992].

За 120 лет, с 1910-х по 2020-е годы, в Норильске и соседних населенных пунктах на чужеродных растениях собрано 78 видов грибов: семь местных (8,9 % от общего числа видов) и 71 чужеродный вид (91,1 %). В аннотированном списке 41 вид (52,6 % от общего числа) относится к отделу Ascomycota, 33 вида – к Basidiomycota (42,3 %) и четыре вида – к Oomycota (5,1 %) (рис. 3). Если учитывать только чужеродные виды, то отдел Ascomycota включает 39 видов (54,9 %), Basidiomycota – 28 (39,4 %), а Oomycota – четыре вида (5,6 %).

В 2024 г. на чужеродных растениях собрано 73 вида грибов, 69 из которых впервые собраны на чужеродных растениях (рис. 4). Из них 59 видов – новые для Таймыра, а 32 впервые выявлены в российской Арктике. Виды, включенные в Красную книгу Красноярского края [2022], отсутствуют. В противоположность этому найдены пять видов (*Blumeria graminis*, *Lachnellula willkommii**, *Phytophthora infestans*, *Plasmopara viticola*, *Pseudoperonospora cubensis*) из списка 100 наиболее опасных

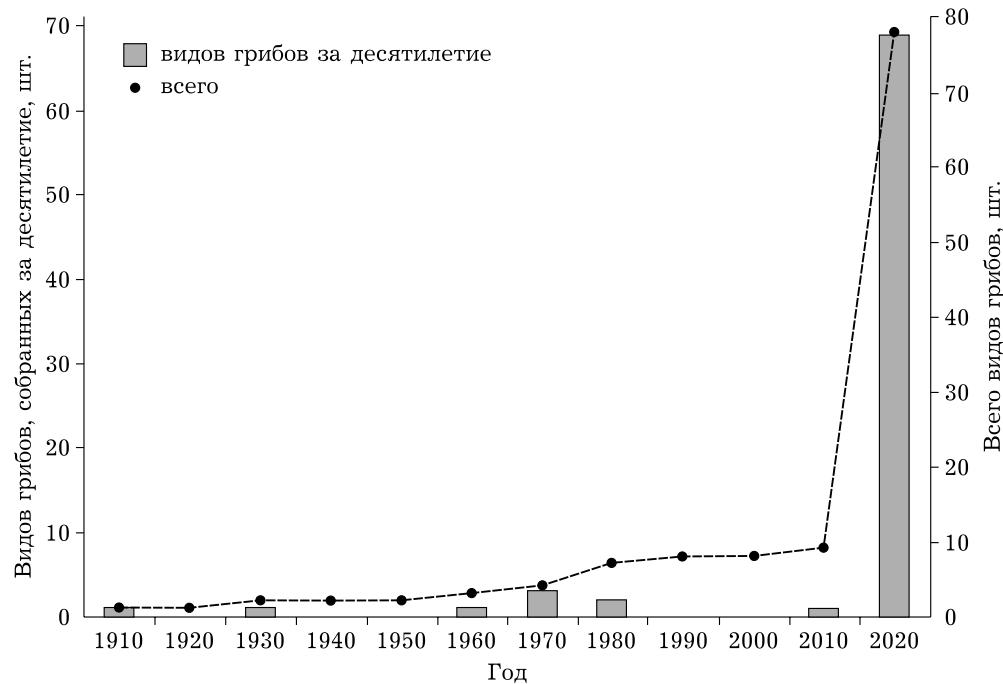


Рис. 4. Число видов чужеродных грибов, собранных в каждое десятилетие, и кривая накопления числа видов, выявленных в Таймырском районе Красноярского края с 1910-х по 2020-е годы

* *Lachnellula willkommii* – это местный вид, развивающийся на лиственницах. Не включен в статью.

грибов-патогенов планеты [Schertler et al., 2024].

Из девяти видов, собранных с 1910-х по 2010-е годы, лишь шесть отмечено в 2024 г., следовательно, коэффициент сходства низкий ($I_{CS} = 0,11$). Среднее сходство между восемью десятилетиями (в которые собирали грибы) также низкое – 0,14 (min-max 0–0,29).

Разнообразие чужеродной фракции грибов, включающей 71 вид и 127 образцов ($D_{Mn} = 6,3$), почти в 2 раза выше по сравнению с аборигенной, включающей 7 видов и 15 образцов ($D_{Mn} = 3,8$). Этот вывод также подтверждает Индекс Шеннона ($H' = 3,02$ vs. 1,96), который достоверно выше для чужеродной фракции ($t = 3,6$; $p < 0,001$).

Численность пяти наиболее массовых видов грибов (> 4 образцов) составляет 22,5 % от общего числа образцов (142), тогда как 46 видов представлены лишь одним образцом. Среди массовых один вид местный (*Blumeria graminis*: 4 образца), а четыре – чужеродные (*Basidiiodendron cinereum*, *Erysiphe baemulari*, *Golovinomyces artemisiae*, *Phytophthora infestans*: 29 образцов).

На Таймыре для двух модельных групп грибов вычислена доля чужеродных видов. В настоящий момент известно 290 видов афиллофоровых грибов, из которых 12,4 % – это чужеродные виды (табл. 1). Для жизненных форм афиллофоровых грибов – пороидные и кортициоидные – доля чужеродных видов составляет 8,4 и 12,8 % соответственно. Доля

чужеродных афиллофоровых, формирующих базидиомы на древесине, составляет 9,6 %, на подстилке – 7,3 %, а на почве – 5,4 %.

Для второй модельной группы – мучнисторосянные грибы, в данном исследовании учитываются 19 чужеродных видов. Ранее в регионе было известно 12 аборигенных видов [Каратыгин и др., 1999], а нами собран еще один – *Phyllactinia betulae* (DC.) Fuss (Будимиров, личн. данные). Таким образом, в настоящий момент на Таймыре 59,4 % от общего списка группы составляют чужеродные виды. На древесных растениях чужеродными являются 71,4 % видов мучнисторосянных грибов, а на травянистых – 56 %.

При изучении микробиоты населенных пунктов Дудинка, Норильск (центр), Талнах, Снежногорск корреляция между числом видов грибов с возрастом и площадью населенных пунктов, а также числом жителей отсутствует ($p > 0,01$). Для модельной группы – афиллофоровые грибы, в хорошо исследованных городах российской Арктики (Мурманск, Воркута, Лабытнанги, Салехард, Дудинка, Норильск (центр)) корреляция отсутствует между числом видов грибов с возрастом и площадью города, но установлена с числом жителей ($r_{SP} = 0,832$; $p = 0,039$).

Среди чужеродной фракции преобладают патогены – 50 видов, что составляет 68,5 % от видового богатства фракции, далее следуют сапротрофы (20 видов/27,4 %) и микоризообразующие (3 вида/4,1 %). Для абориген-

Таблица 1
Видовое богатство аборигенной и чужеродной микробиоты Таймырского района и Свердловской области

Группа грибов	Таймырский район		Свердловская область
	Аборигенные виды, шт.	Чужеродные виды, шт. (доля, %)	
Афиллофоровые:			
пороидные	254	36 (12,4)	96 (11,3)
кортициоидные	76	7 (8,4)	22 (7,7)
на древесине	156	23 (12,8)	52 (13,8)
на почве	234	25 (9,6)	71 (9,0)
на подстилке	35	2 (5,4)	12 (10,2)
на травянистых	39	3 (7,3)	8 (5,7)
Мучнисторосянные:			
на древесных	13	19(59,4)	33 (38,4)
на травянистых	2	5 (71,4)	25 (53,5)
на почве	11	14 (56,0)	8 (19,5)

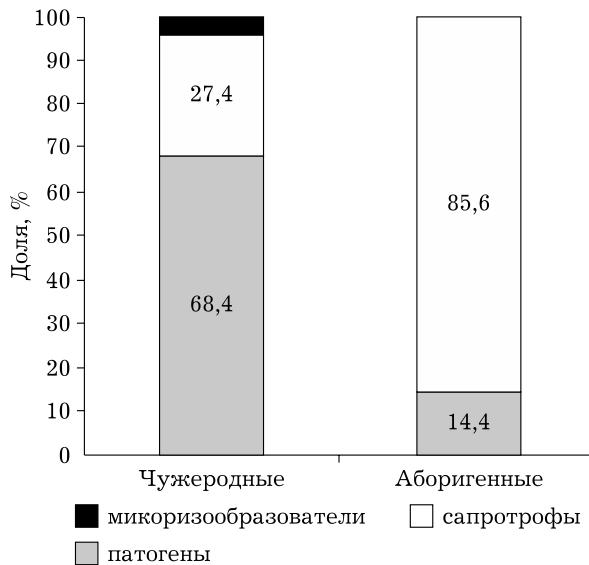


Рис. 5. Соотношение (%) трофических групп среди чужеродных и аборигенных видов грибов, развивающихся на чужеродных растениях Таймыра

ной фракции характерна обратная ситуация: здесь totally преобладают сапротрофы (6 видов/85,6 %), имеется лишь один вид фитопатогенов, а микоризообразователи отсутствуют (рис. 5).

Среди чужеродной фракции наибольшее богатство выявлено для патогенов: в группе Ia (случайные) – 31 вид, что составляет 64 % от видового богатства группы, в группе Ib – 14 видов (83,3 %), а в Ic – 6 видов (100 %) (рис. 6). Среди аборигенной фракции максимальное богатство установлено для сапротрофов в группе IIb (антропотолеранты, 4 вида), далее для антропофобов (Ia, 2 вида) и меньше всего для антропофилов (1). Среди трех групп аборигенной фракции преобладают сапротрофы (50–100 %).

Грибы собраны на 57 видах чужеродных растений: 18 видах древесных и 39 видах травянистых растений. На древесных растениях выявлено 50 видов грибов, а на травянистых – 38. На 46 видах растений (80,7 %) выявлено по 1–2 вида грибов (рис. 7), по три вида на *Cucumis sativus*, *Hydrangea arboreascens*, *Lonicera xylosteum*, *Pinus sibirica*, *Rosa rugosa* и *Vitis vinifera*, четыре на *Rubus idaeus*, пять на *Acer negundo* и *Prunus padus*. Самый богатый микрокомплекс ассоциирован с *Populus tremula* (7). Лишь на одном виде травянистых растений выявлено три вида грибов (*Cucumis sativus*), тогда как на всех остальных – не более

двух. В целом видовое богатство микрокомплексов, ассоциированных с древесными растениями, в 2,5 раза богаче связанных с травянистыми (2,91 vs. 1,23), их 95 % доверительные интервалы не пересекаются (рис. 8). Микрокомплексы древесных растений достоверно богаче травянистых: KW-H (1;57) = 27,19; $p = 0,00001$.

По отношению к таймырской природе к группе инвазионных относим шесть видов грибов (Ic): *Cercospora beticola*, *Erysiphe ehrenbergii*, *E. syringae-japonicae*, *Golovinomyces bolayi*, *Phytophthora infestans*, *Pseudoperonospora cubensis* (рис. 9). Из них 83,3 % выявлены на экзотических растениях (группа A), 16,7 % – на сибирских (группа B), но не обнаружены на растениях группы C. Натурализовавшиеся виды вместе с инвазионными объединяют 28 вида, что составляет 33,7 % чужеродной фракции. Грибы самой богатой синантропной группы – Ia (случайные) – примерно в равных пропорциях заселяют экзотические и сибирские субстраты, и лишь единично – северные. Максимальную долю грибов (83–100 %) на экзотических растениях включают группы IIc (антропофилы) и Ic (инвазионные), а меньше всего (27–30 %) – натурализовавшиеся и антропотолеранты (группы Ib и IIb). Больше всего натурализовавшихся видов грибов развивается на сибирских видах растений (Ib, 54,5 %). Схожий параметр выявлен и для антропотолерантных грибов (IIb, 50 %).

Больше всего чужеродных грибов собрано на растениях в теплицах (24 вида), далее следует группа растений, используемая в городском озеленении (20 видов), а на сорняках – 16 видов (табл. 2). Максимальное число образцов собрано на сорных растениях (43) и растениях теплиц (32). Минимальное видовое богатство и число образцов собрано с растений, используемых в садовом озеленении (13 и 14 соответственно). Индексы разнообразия Менхиника и Шеннона, а также число специфичных видов грибов максимальны для растений в теплицах, далее следует группа растений, используемых в городском, а также в садовом озеленении.

Наиболее инвазионная группа – сельскохозяйственные растения, преимущественно выращиваемые в садовых товариществах: *Cercospora beticola* – развивается на све-

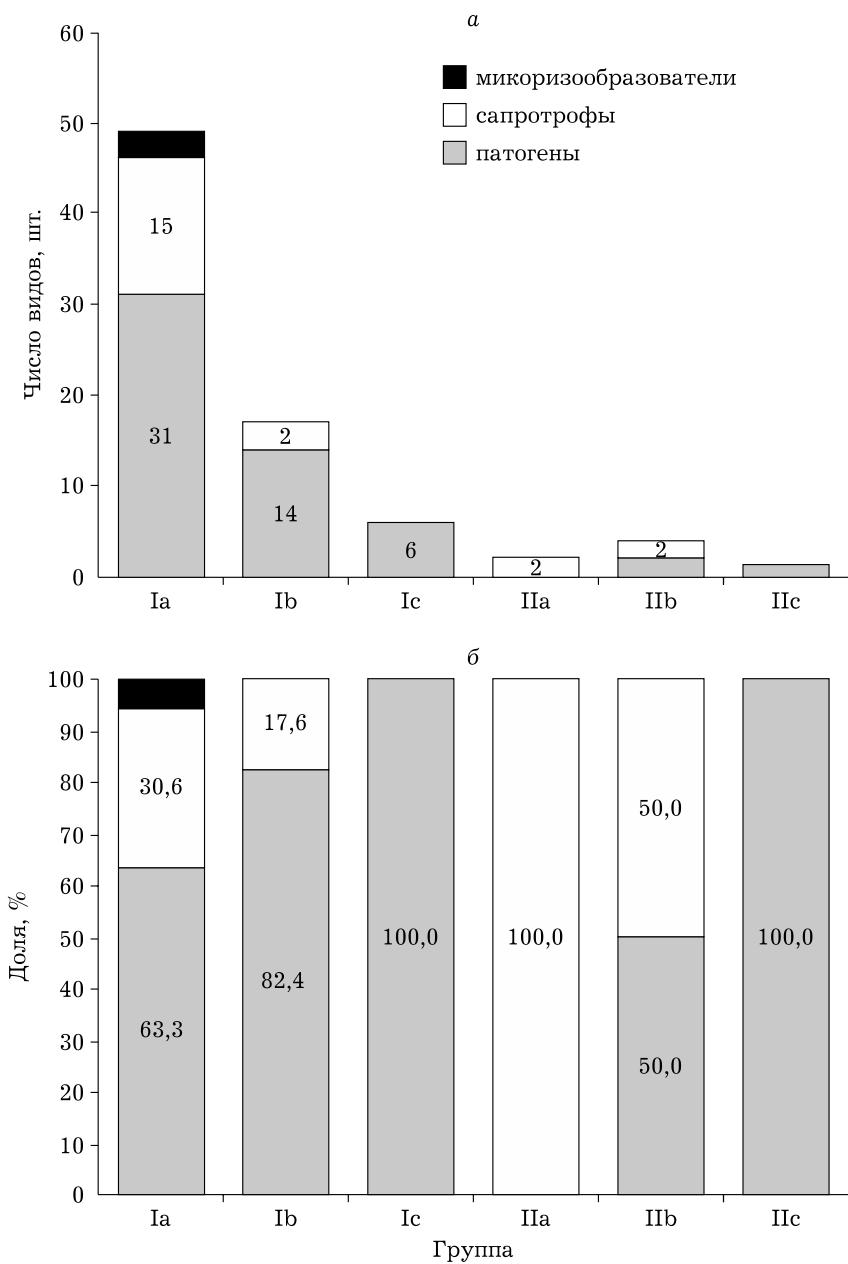


Рис. 6. Видовое богатство (а) и доля (б) трофических групп, формирующих шесть синантропных групп грибов Норильска

кле, *Pseudoperonospora cubensis* – на огурцах, а *Phytophthora infestans* – на картофеле и томатах (3 вида, составляющие 21,4 % от группы сельскохозяйственных растений). Также три инвазионных вида грибов выявлено в городском озеленении (*Erysiphe ehrenbergii*, *E. syringae-japonicae* и *Golovinomyces bolayi*; 15 %). Лишь один вид (*P. cubensis*) ассоциирован с тепличными растениями, а в садовом озеленении и на сор-

ных растениях инвазионные виды грибов не выявлены.

Виды грибов, развивающихся на сорняках и сельскохозяйственных растениях, формируют единый кластер, тогда как другой кластер образован двумя группами – мико-комплексами, сформированными на растениях, используемых в городском и садовом озеленении, а также выявленными в теплицах и на деревянных конструкциях (рис. 10).

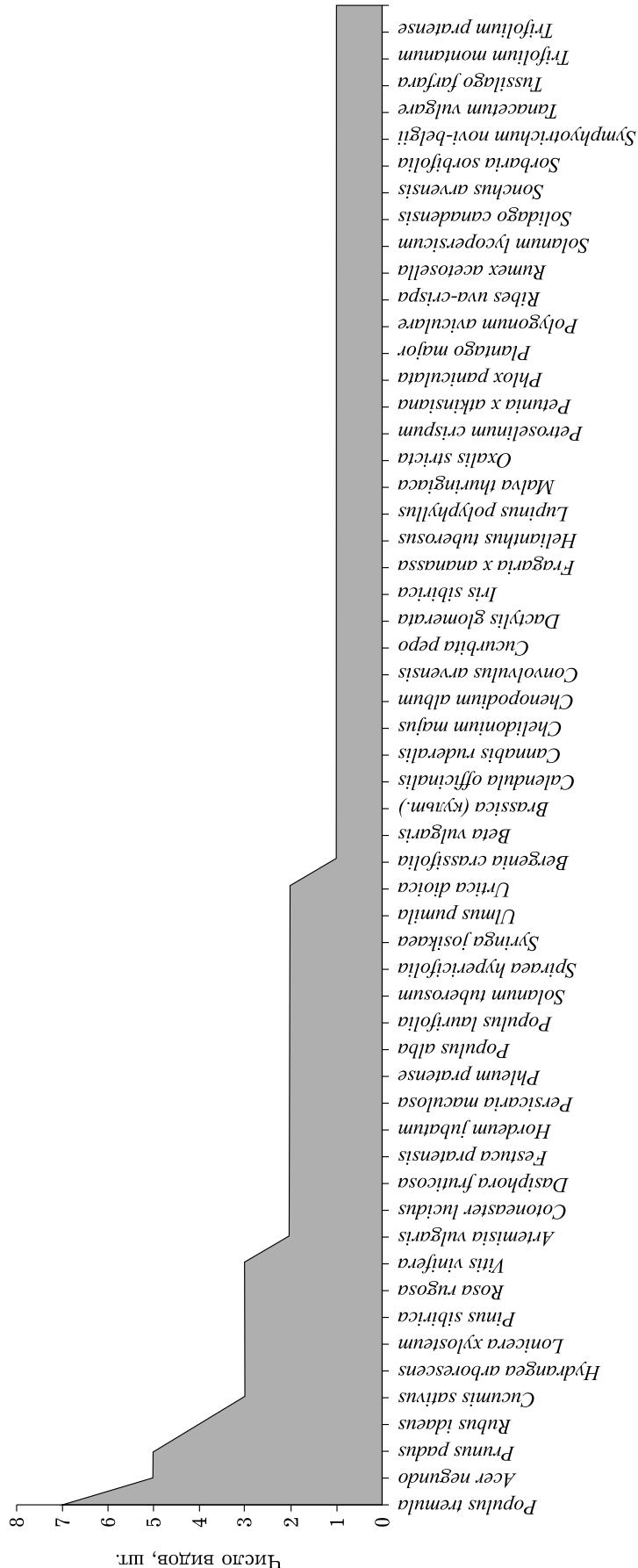


Рис. 7. Число видов грибов на 57 видах чужеродных растений Таймыра

Рис. 8. Среднее число видов грибов (и 95 % доверительный интервал), собранных на чужеродных древесных и травянистых растениях Таймыра

Естественные темнохвойные леса на оз. Лама [Shiryaev et al., 2025], расположеннном в 100 км от Норильска, формируют отдельный кластер, наименее схожий с синантропными группами растений.

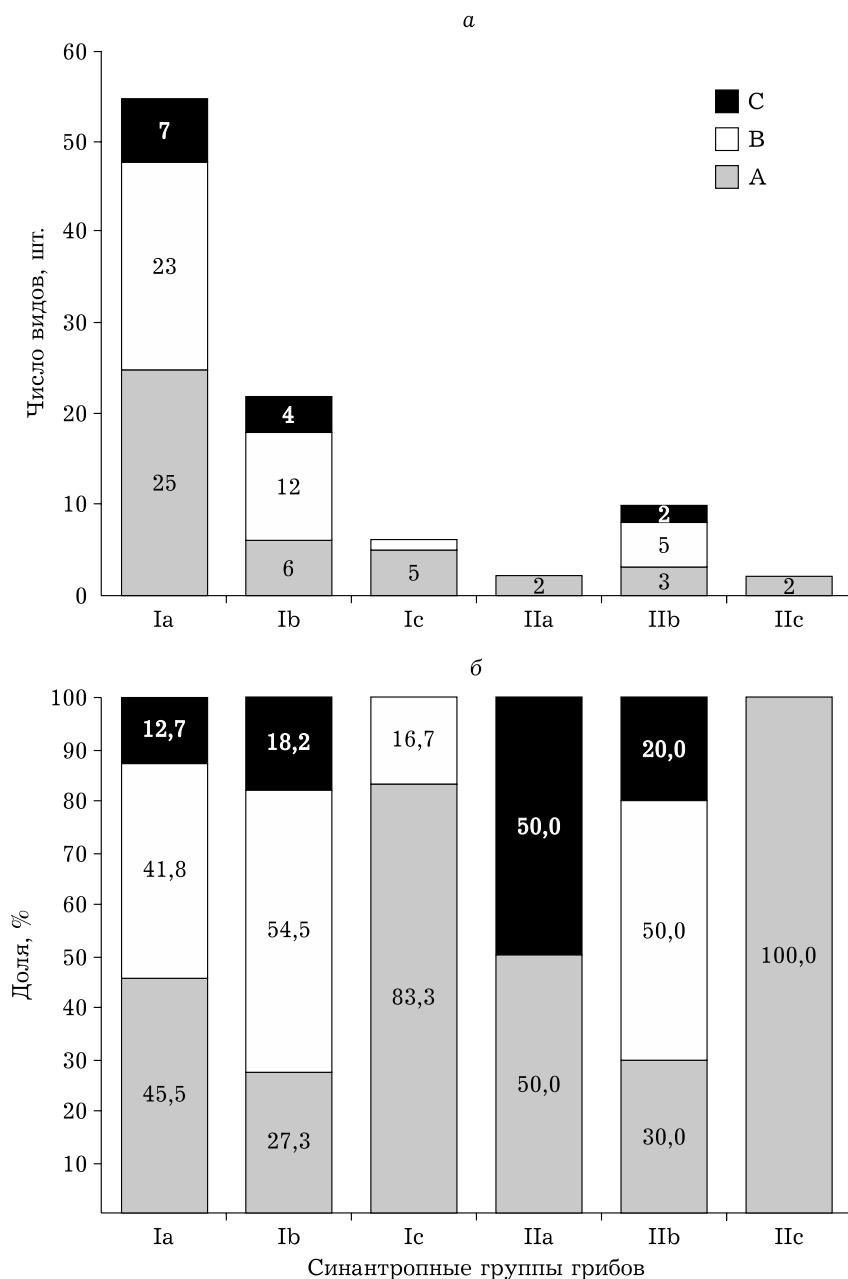
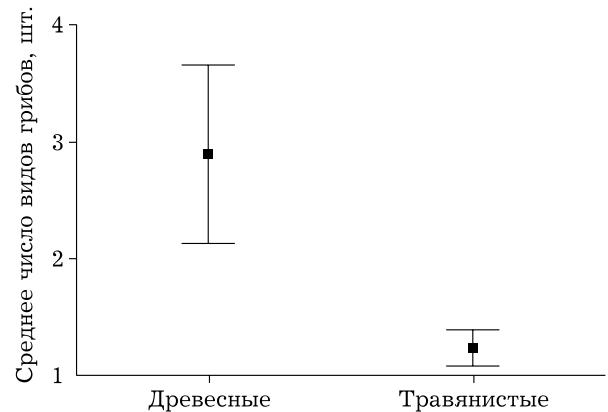


Рис. 9. Видовое богатство (а) и соотношение (б) шести синантропных групп грибов, развивающихся на чужеродных растениях Таймыра

Т а б л и ц а 2
Видовое богатство грибов, развивающихся на пяти группах синантропных растений

Группа растений	Число видов, шт.	Число образцов, шт.	Индекс Менхиника	Индекс Шеннона	Уникальных видов, шт.
Растения в теплицах	24	32	4,3	3,11	18
Городское озеленение	20	28	3,8	2,88	16
Сорняки	16	43	2,5	1,92	11
Сельскохозяйственные растения	14	24	3,0	2,15	10
Садовое озеленение	13	14	3,6	2,56	10

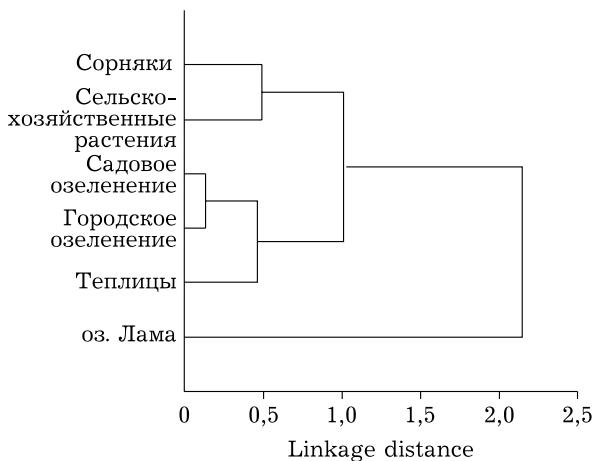


Рис. 10. Сходство микрокомплексов, развивающихся на пяти группах растительных субстратов в городе Норильске. Данные сопоставляются со ставровозрастным северотаежным лесным массивом на оз. Лама

ОБСУЖДЕНИЕ

С 1912 по 2024 г. в Таймырском районе Красноярского края на чужеродных растениях выявлено 78 видов грибов. В настоящий момент – это самый крупный региональный список чужеродных видов грибов в российской Арктике. Так, в соседнем Ямало-Ненецком автономном округе (ЯНАО) известно 30 видов [Отчет..., 1992; Карагыгин и др., 1999; Shiryaev, 2006; Ширяев и др., 2020; Тихановский, 2021], а в Мурманской области – 33 вида [Шаврова, 1989; Карагыгин и др., 1999; Иванов, Милина, 2003; Исаева, Химич, 2011; Литвинова, Рак, 2017; Khimich et al., 2020; Химич, 2022]. Выявленные различия связаны с разным уровнем исследованности регионов.

В трех регионах можно сопоставить данные лишь для одной, хорошо изученной группы грибов – афиллофоровые: на Таймыре вы-

явлено 26 видов этой группы, 14 – в ЯНАО, и 10 – в Мурманской области. Время исследования микробиоты в каждом регионе составляет не менее века. Вероятным объяснением факта меньшего числа чужеродных видов грибов в Мурманской области является то, что на Таймыре черемуха и осина – это чужеродные субстраты, а в Мурманской области –aborигенные. Поэтому и специфичные грибы, ассоциированные с этими деревьями, для Таймыра – чужеродные, а для Мурманской области – местные. Сходство между микрокомплексами трех регионов среднее ($I_{CS} = 0,58 \pm 0,11$). В результате рост скорости интродукции растений может привести к гомогенизации северной биоты афиллофоровых грибов.

Для микроскопических микрокомплексов сходство ниже, так как все чужеродные виды на севере ассоциированы с интродуцированными растениями. Поэтому спектр и видовое богатство микробиоты зависят от перечня “экзотических” растений, ввезенных для озеленения и садоводства, сорняков, распространявшихся в связи с завозом сена, и т. д. В различные регионы Арктики завозится произвольный набор растений, что не способствует гомогенизации видового состава синантропной микробиоты.

Большая часть чужеродных видов грибов (69,2 %) – это широко распространенные в сибирских лесах таксоны, благодаря чужеродным растениям-хозяевам получившие возможность расширить ареал на север, тогда как 30,8 % видов являются экзотическими, включая 7,7 % инвазионных для всей территории Арктики и Сибири. В целом, у ряда видов грибов первичные ареалы расположены в Америке (*Erysiphe russellii*, *Golovinomyces asterum* var. *asterum*, *G. asterum* var. *solidaginis*, *G. latisporus*, *Phytophthora infestans*

и др.), в Восточной Азии и Европе (*Athelia rolfssii*, *Cercospora hydrangeae*, *Erysiphe ehrenbergii*, *E. macleayae*, *E. syringae-japonicae*, *Mutinus ravenelii*, *Peniophora limitata*, *Plasmopara viticola*, *Septoria petroselini*, *Serpula lacrymans*, *Rhizoctonia solani* и др.) [Voglmayr et al., 2023].

К началу исследования в 2024 г. в регионе было известно 11,5 % видов грибов от актуального списка. Возможно, резкий рост числа собранных грибов на Таймыре объясняется целенаправленным исследованием в 2024 г. Тем не менее, учитывая, что чужеродные грибы выявлены только на чужеродных растениях, а также, что резкий рост числа чужеродных растений в Норильске отмечается с 2010 г., нами установлена сильная и положительная корреляция ($R^2 = 0,96$) между этими параметрами. При этом в 1960-е годы чужеродную микобиоту на Таймыре изучали четыре исследователя, один – в 1970-е, один – в 1980-е, трое – в 1990-е, двое – в 2000-е, двое – в 2010-е, двое – в 2020-е. Таким образом, корреляция между числом исследователей и выявленных видов грибов в каждое десятилетие отсутствует ($r_{SP} = 0,63$; $p = 0,13$). Стоит отметить, что в ЯНАО (Приуральский р-н) резкое увеличение числа чужеродных грибов зафиксировано начиная со второй половины 2010 г., хотя данный регион можно характеризовать как один из самых исследованных в Арктике [Shiryaev, 2006, 2017, 2018; Shiryaev et al., 2019; Ширяев и др., 2020].

На Таймыре 12,4 % видов афиллофоровых грибов являются чужеродными (см. табл. 1). Стоит отметить, что в хорошо исследованной Свердловской области доля чужеродной фракции схожа – 11,3 % [Shiryaev et al., 2010, 2024]. В целом, с севера на юг Таймыра выявлен тренд снижения этого параметра: в арктических пустынях – 28 %, в тундрах – 16 %, в лесотундре – 13 %, тогда как в северной тайге лишь 10 %. Для двух жизненных форм – пороидные и кортициоидные грибы – доля чужеродных видов на Таймыре составляет 8,4 и 12,8 %, тогда как в Свердловской области 7,7 и 13,8 % соответственно. На Таймыре на древесине доля чужеродных видов – 9,6 %, на подстилке – 7,3 %, а на почве – 5,4 %. Для макроскопических грибов пока проблематично делать выводы о широтной или долготной динамике доли чужеродной фракции. В противоположность нашим результатам, для чу-

жеродной флоры установлены минимальные параметры в сибирских секторах и рост в направлении Фенноскандии, а также рост доли чужеродных видов со снижением широты [Морозова, Тишков, 2021].

На Таймыре 59,4 % видов мучнисторосяных грибов являются чужеродными. В Свердловской области доля чужеродных видов ниже – 38 % [Будимиров, 2023; Будимиров, Ширяев, 2024]. На древесных растениях Таймыра чужеродными является 71,4 % видов мучнисторосяных грибов, а на травянистых – 56 %, тогда как в Свердловской области эти параметры ниже – 53,5 и 19,5 % соответственно. Данные результаты выглядят неожиданными, учитывая господствующую парадигму о небольшом числе (и доле) чужеродных видов в Арктике [Морозова, Тишков, 2021]. Вероятным объяснением таких высоких параметров на Таймыре является быстрое увеличение числа интродуцированных растений в Норильске. Многие из интродуцентов выращиваются в регионе уже не первый год, и на них формируется специфичная микобиота ассоциированных с конкретными растениями. При этом число аборигенных растений-хозяев на севере низкое. Следовательно, число чужеродных растений-хозяев превосходит число местных. Данный фактор обуславливает неожиданно высокое разнообразие чужеродных грибов в Таймырском районе.

За более чем вековой период исследований установлена быстрая динамика видового состава чужеродных грибов ($I_{cs} = 0,15$). Первые результаты свидетельствуют о высокой изменчивости списков чужеродных грибов, как и растений. На Таймыре 81 % видов грибов найдены не более двух раз, после чего исчезают с исчерпанием ресурса. Поэтому многие виды, собранные в 1960–1980 гг., сейчас не обнаруживаем. Следовательно, микобиота, формирующаяся на чужеродных растениях (субстратах) в Арктике/Субарктике, представлена во многом случайными видами. Натурализовалась лишь треть видов. Как и в других высокоширотных регионах, на Таймыре натурализовавшимися можно назвать патогены некоторых растений, используемых в садоводстве: *Athelia rolfssii*, *Phytophthora infestans*, *Rhizoctonia fusispora*, *R. solani*, *Schizophyllum commune*, *Typhula ishikariensis*, *Xylodon detriticus*. Например, из числа чужеродных

афиллофоровых грибов на Таймыре натурализовались 28,2 % видов (7 из 26 видов), что схоже с ЯНАО (30,7 %) и Мурманской областью (25,3 %).

Значение местной и чужеродной флоры. Результат, установленный на Таймыре, подтверждает ранее полученный вывод, что в арктических регионах 95–100 % видов чужеродных грибов развиваются на чужеродных растениях (субстратах) [Ширяев и др., 2020]. Это в очередной раз свидетельствует, что с целью более полного выявления чужеродных грибов необходимо полноценно исследовать все разнообразие чужеродных растений северных регионов.

Скорость потепления и роста хозяйственной деятельности позволяет предположить, что число чужеродных растений на Таймыре может быть больше по сравнению с известными 54 видами [Поспелова, Поспелов, 2023]. Например, в соседнем ЯНАО этот параметр составляет не менее 224 видов [Письмаркина и др., 2022]. В ходе нашего исследования выявлено 57 видов чужеродных растений, из которых некоторые впервые указываются для Таймыра: *Acer negundo*, *Cannabis ruderalis*, *Rubus idaeus* и др. Грибы собраны на восьми видах чужеродных растений, включенных в “Черную книгу флоры Сибири” [2016]: *Acer negundo*, *Fragaria × ananassa*, *Helianthus tuberosus*, *Hordeum jubatum*, *Lupinus polyphyllus*, *Senecio vulgaris*, *Solidago canadensis*, *Ulmus pumila*, а также на трех (*Rosa rugosa*, *Sorbaria sorbifolia*, *Symphytum novi-belgii*), рекомендованных к включению в переиздание книги.

Находки новых чужеродных видов – это важный результат, учитывая, что итоги изучения многолетней динамики естественного растительного покрова тундры и лесотундры Таймыра свидетельствуют об отсутствии достоверных изменений видового богатства сосудистых растений [Поспелова, Поспелов, 2016; Матвеева, 2017; Matveyeva et al., 2024].

Появление и увеличение числа чужеродных видов грибов – это маркер природно-климатических преобразований Арктики. Грибы, по крайней мере макроскопические, как правило, не развиваются на интродуцированных или сорных растениях в первый же год. Им нужно время, в течение которого растение увеличит фитомассу или даже натурализует-

ся. Почти все выявленные нами грибы собраны на растениях, развивающихся в условиях Норильска не менее трех лет. Чем старше популяция растения, тем больше видов грибов на нем может развиться. Чем старше деревянное строение, тем больше дереворазрушителей на нем будет выявлено. Трехлетний период, как средний период, необходимый для первого появления нового вида чужеродного гриба на интродуцированном растении, ранее также был выявлен для ЯНАО [Ширяев и др., 2020].

В северных регионах на североамериканских растениях развиваются североамериканские виды микроскопических грибов, на восточноазиатских и европейских растениях – соответствующие коэволюционно ассоциированные с ними микроскопические грибы ($r_{SP} = 0,78–0,93$; $p < 0,01$). В таежных, широколиственных и степных регионах сильная положительная связь ослабевает ($p \leq 0,05$). Возможно, это связано не только с более комфортными природно-климатическими факторами, но и продолжительным временем, прошедшим с интродукции растений. Стоит отметить, что подобная тенденция не выявлена для макроскопических грибов [Ширяев и др., 2020]. Как свидетельствуют результаты данного исследования, на экзотических растениях, особенно древесных, велика доля местных или таежных сибирских видов.

Ботанические данные свидетельствуют, что в XX–XXI вв. на Таймыре наблюдается быстрая динамика видов чужеродных растений [Поспелова, Поспелов, 2023]. Многие виды растений, “случайно” занесенных на север, исчезают в течение 1–4 лет, а с ними исчезают и ассоциированные с ними грибы. Минимальные коэффициенты сходства между отдельными десятилетиями и двумя основными периодами исследований микробиоты в регионе подтверждают этот вывод. Вероятно, что с потеплением климата и ростом хозяйственной деятельности вероятность выживания чужеродных растений на севере увеличится.

Для отдельных групп синантропных растений (сорняки, используемые в городском и садовом озеленении, и др.) лишь единичные виды грибов являются общими. Нет ни одного вида, который был бы встречен во всех шести изученных группах синантропных растений. В озеленении и теплицах на древесных

растениях развиваются местные и чужеродные виды грибов, но на травянистых в садах и теплицах – только чужеродные.

В последние 20 лет происходит массовый неконтролируемый фитосанитарными службами завоз частными лицами древесных и травянистых растений в садовые товарищества Таймыра, чем, вероятно, объясняется максимальное число и доля инвазионных грибов, найденных на сельскохозяйственных растениях. Также здесь выявлено самое большое число натурализовавшихся видов. Схожая тенденция отмечена в ЯНАО и ряде лесных регионов страны [Булгаков, 2024; Shiryaev et al., 2024]. В северных городах схожая проблема свойственна и растениям, используемым в городском озеленении. В Норильск поставляют различные древесные растения в кадках с закрытой корневой системой, где может быть скрыто большое количество чужеродных видов грибов. Это один из основных путей проникновения на север не только микро-, но и макроскопических инвазионных грибов. Массовый завоз на север, в течение века, древесных строительных материалов с юга Красноярского края также способствует проникновению на Таймыр инвазионных, а также большого числа видов грибов, которые уже натурализовались в регионе. Для сравнения, в населенных пунктах арктической Якутии не встречены инвазионные виды грибов, что во многом объясняется практически полным отсутствием завоза чужеродных видов растений, а на деревянных конструкциях собраны только местные виды грибов [Kotiranta, Mukhin, 2000; Ширяев, Михалева, 2013].

Пути заноса чужеродных грибов. Несмотря на расположение Норильска далеко на севере, вдали от железных и автомобильных дорог, которые традиционно рассматриваются в качестве векторов инвазий [Черная книга..., 2016; Tomoshevich, 2019; Морозова, Тишков, 2021; Tomoshevich et al., 2023], транспортная обеспеченность региона достаточно высокая. Норильск – это крупнейший арктический промышленный узел России с более чем вековой историей хозяйственного освоения. Важнейшая транспортная артерия региона – река Енисей, по которой кораблями и баржами грузы доставляются с юга Сибири. В Красноярске проходит Транссибирская железная дорога, по которой товары и строительные ма-

териалы передвигаются вдоль всей Евразии, и широкий спектр товаров по Енисею в дальнейшем доставляется на север. Другой важный транспортный коридор – Северный морской путь, по которому грузы доставляются из Мурманска и Архангельска. Третий путь – авиасообщение с многочисленными городами страны, расположенными в лесных регионах, а также степных и субтропических.

С 1920–1930-х годов проводился завоз сена, кормов и почвы для совхозов, что привело к проникновению на север многих чужеродных растений и грибов. В оранжереи привозили растения с землей из Красноярска, Новосибирска и Алма-Аты, следовательно, также существует высокая вероятность завоза чужеродных грибов. Возможно, так был завезен *Mutinus ravenelii* в 1980-е годы. В настоящее время местные жители и предприниматели самостоятельно заказывают семена и саженцы для озеленения и садовых участков, что способствует появлению новых “южных” растений – субстратов для развития чужеродной микобиоты. Между населенными пунктами юга Красноярского края, где чужеродные грибы развиваются на различных растительных субстратах, до Таймыра простираются обширные территории малонаселенной тайги. Здесь местное население использует минимальный набор чужеродных растений, преимущественно травянистых. Поэтому маловероятна возможность распространения на Таймыр большинства видов чужеродных грибов (развивающихся на тепличных растениях, сорняках, используемых в озеленении) на север вдоль русла Енисея через небольшие поселки.

Одним из объяснений проникновения на север чужеродных видов растений и грибов может служить следующий пример. В центре Норильска на газоне в комле почвы, в котором развивается *Pinus sibirica*, найдено трехлетнее растение *Acer negundo*. Кадка с кедром была привезена баржей из Красноярска в 2020 г. Одну зиму кадка находилась в отапливаемой теплице, и в 2021 г. кедр с почвой был высажен в открытый грунт. Следовательно, кедр и клен пережили уже три зимы в открытом грунте. Стоит отметить, что в этой же теплице, владельцы которой заказывали растения из Красноярска, в кадках с *Prunus padus* и *Populus laurifolia* в настоящее время также выявлены несколько *A. negundo*.

Их семена попали в почву в Красноярске, где в питомнике выращивали соответствующие древесные растения на продажу, и далее баржей они были доставлены на север.

Мы не имеем свидетельств, что чужеродные грибы были занесены на Таймыр благодаря туризму. Также грибы не выявлены на растениях, расселяющихся из культуры. В работе [Поспелова, Поспелов, 2023] среди расселяющихся растений указываются *Elymus trachycaulus* (Link) Gould et Shinners, *Festuca pratensis*, *Dactylis glomerata* L., *Iris setosa* Pall. ex Link. На *F. pratensis* нами собраны грибы, но исключительно в пределах городских газонов, где эти злаки целенаправленно высажены в качестве газонных смесей. На ирисе мы также нашли гриб, но это был *I. sibirica*, специально купленный, привезенный и высаженный на садовом участке, где произрастает шесть лет.

Вероятность выживания чужеродных грибов. Антропогенная микробиота Норильска – это хрупкая, несформировавшаяся структура, которая очень быстро, в течение одного-трех лет, может поменять видовой состав на 60–70 %. При отсутствии поддержки со стороны человека не более 20–30 % видов норильской антропогенной микробиоты сможет продержаться 10 лет или более: это грибы, ассоциированные с натурализовавшимися растениями (*Chenopodium album*, *Populus tremula*, *Tanacetum vulgare* и др.). Например, фитофтороз картофеля и септориоз петрушек известен с 1980-х годов. Работники совхоза отправляли зараженные образцы растений на идентификацию во Всесоюзный институт растениеводства [Отчет..., 1992]. Но многие виды грибов, найденные в теплицах, вероятно, не имеют шансов натурализоваться. Это относится к грибам, специализирующимся в развитии на винограде, гортензии и т. п. экзотических субстратах, которые не имеют близких родственников в северной флоре.

С потеплением и увеличением числа видов местной флоры некоторые виды грибов будут переходить из статуса чужеродных в местные, а местные антропофобные – в антропотолерантные, из случайных – в натурализовавшиеся, а последние – в инвазионные. Это уже наблюдается в лесной зоне страны [Ширяев и др., 2020; Булгаков, 2024], а также в Мурманской области, в которой климат мяг-

че, а спектр местной флоры шире по сравнению с сибирскими регионами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Представлены первые результаты изучения видового богатства микробиоты чужеродных растений на Таймыре. Анализ информации позволил проследить историю выявления видового состава микробиоты, влияние динамики числа интродуцированных видов растений на различные аспекты формирования и возможное будущее чужеродных грибов в Арктике. Показано, что занос и распространение чужеродных видов локальны и по большей части связаны с поселениями и промышленными центрами. Главные векторы заноса чужеродных видов – это передвижение транспорта, людей и сопутствующих объектов при хозяйственном и аграрном освоении территорий. Вдоль широтно-зонального градиента российской Арктики установлена отрицательная корреляция между долей чужеродных грибов и растений, что, несомненно, требует дальнейших исследований этого вопроса. Также еще предстоит исследовать данные по влиянию потепления климата на инвазии чужеродных видов растений и ассоциированных с ними грибов. Происходит быстрый оборот видового состава чужеродных грибов, что отражает экстремальность высокоширотных природно-климатических условий, однако треть чужеродных видов грибов уже натурализовались, а некоторые перешли в статус инвазионных.

Благодарности

Авторы благодарят Т. С. Булгакова за помощь в определении некоторых образцов. Благодарим Х. Котиранта за предоставленную информацию о материалах, собранных в Норильске и окрестностях. Крайне признательны М. Е. Попову, И. М. Попову, Н. Б. Хромченко и И. О. Пестеревой за помощь в работе и сборе материала.

Вклад авторов

Ширяев А. Г. – идея, методология, сбор материала, обработка материала, анализ данных, написание рукописи, рецензирование и редактирование рукописи; Будимиров А. С. – сбор данных, обработка материала, написание рукописи, рецензирование и редактирование; Ширяева О. С. – обработка материала написание рукописи, рецензирование и редактирование.

Финансирование

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (проект № 24-24-00271).

Соблюдение этических стандартов

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Будимиров А. С. Мучнисторосяные грибы (*Erysiphaceae, Helotiales*) Среднего Урала: прошлое и настоящее аборигенных и чужеродных видов // Материалы Всерос. конф. молодых ученых "Экология: факты, гипотезы, модели". Екатеринбург: Альфа Принт, 2023. С. 49–51.
- Будимиров А. С., Ширяев А. Г. Инвазионные виды мучнисторосяных грибов на малонарушенных территориях Среднего Урала // Фитосанитария. Карантин растений. 2024. № S4-2 (20). С. 18.
- Булгаков Т. С. Антропогенные факторы и фитопатологические угрозы для древесных растений на юге России // Сб. материалов XVIII Междунар. науч.-практ. экон. конф. "Мозаичность и системность в биосфере". Белгород, 2024. С. 32–35.
- Государственное предприятие Таймырского (Долгано-Ненецкого) автономного округа "Совхоз Норильский" // Норильский городской архив. Портал архивов Красноярского края. URL: <https://krasmun.krasarh.ru/archives/noril/stocks/300047394> (дата обращения: 07.12.2024).
- Иванов С. М., Милина Л. И. Основные вредители и болезни растений, их фитосанитарная профилактика в условиях Мурманской области. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН, 2003, 76 с.
- Исаева Л. Г., Химич Ю. Р. Каталог афиллофороидных грибов Мурманской области. Апатиты: КНЦ РАН, 2011. 68 с.
- Каратыгин И. В., Нездойминого Э. Л., Новожилов Ю. К., Журбенко М. П. Грибы российской Арктики. СПб.: Изд-во Санкт-Петербург. гос. хим.-фарм. академии, 1999. 212 с.
- Карис Х., Пылдмаа П. Материалы к флоре грибов полуострова Таймыр. II. Мучнисто-росяные грибы // *Folia Cryptogamica Estonica*. 1974. Fasc. 4. С. 25–32.
- Красная книга Красноярского края: Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений и грибов. Т. 2 / гл. ред. Н. В. Степанов; 3-е изд. Красноярск: СФУ, 2022. 762 с.
- Лавров Н. Н. Материалы к микофлоре низовьев реки Енисея и островов Енисейского залива // Изв. Том. гос. ун-та. 1926. Т. 76 (2). С. 158–177.
- Литвинова С. В., Рак Н. С. Основные виды возбудителей болезней и вредителей интродуцированных древесно-кустарниковых растений сем. Rosaceae в дендрарии Полярно-альпийского ботанического сада // Материалы Междунар. науч. конф. "Роль ботанических садов и дендрариев в сохранении, изучении и устойчивом использовании разнообразия растительного мира". Минск: Медисонт, 2017. С. 397–400.
- Матвеева Н. В. Изменения во флоре сосудистых растений в окрестностях пос. Диксон (Западный Таймыр) с 1980 по 2012 г. // Ботан. журн. 2017. Т. 102 (6). С. 812–846.
- Морозова О. В., Тишков А. А. Чужеродные виды растений Российской Арктики: пространственное разнообразие, коридоры и локальные инвазии // Рос. журн. биол. инвазий. 2021. Т. 14, № 3 С. 50–62.
- Мухин В. А., Ушакова Н. В. Синантропные виды трутовых грибов Среднего Урала // Материалы VI Междунар. конф. "Проблемы лесной фитопатологии и микологии". М.; Петрозаводск, 2005. С. 230–233.
- Открытое акционерное общество "Норильский горно-металлургический комбинат имени А. П. Завенягина" // Норильский городской архив. Портал архивов Красноярского края. URL: <https://krasmun.krasarh.ru/archives/noril/stocks/300047394> (дата обращения: 08.12.2024).
- Отчет "О перспективах увеличения урожайности сельскохозяйственных растений севера" / Н. Ф. Китова и др. Якутск, 1992. 37 с.
- Письмаркина Е. В., Бялт В. В., Хитун О. В., Егоров А. А., Шербаков А. В., Морозова Л. М. Чужеродная флора Ямalo-Ненецкого автономного округа: аннотированный список видов // Вестн. Оренбург. гос. пед. ун-та. 2022. № 4 (44). С. 77–122.
- Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Флора сосудистых растений Таймыра и сопредельных территорий. Ч. 1. Аннотированный список флоры и ее общий анализ. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2007. 457 с.
- Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Изменения во флоре окрестностей с. Хатанга, Таймырский заповедник, за длительный период // Заповедная наука [Nature Conservation Research]. 2016. Т. 1 (2). С. 65–84.
- Поспелова Е. Б., Поспелов И. Н. Чужеродные виды сосудистых растений Таймыра // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии. 2023. Т. 22 (2). С. 268–271.
- Постановление главы города Норильск от 4 декабря 2015 г. № 591 Об утверждении муниципальной программы "Благоустройство территории" на 2016–2018 годы.
- Пылдмаа П., Райтвир А. Г. Материалы к флоре грибов лесотундры Енисейско-Хатангского водораздела. I. Дискомицеты // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока. 1972. С. 122–125.
- Севастьянов Д. В., Исаченко Т. Е., Гук Е. Н. Норильский регион: от природной специфики к практике освоения // Вестн. СПбГУ. 2014. Сер. 7 (3). С. 82–94.
- Справочно-информационный портал "Погода и климат", 1934–2024, URL: <http://pogodaiklimat.ru/> (дата обращения: 09.12.2024).
- Тихановский А. Н. Картофель на Ямале. Новосибирск: Академиздат, 2021. 160 с.
- Филатова С. Н., Сергеева О. К. Древесно-кустарниковые виды сосудистых растений в урбанизированной зоне // Культура. Наука. Производство. 2021. № 7. С. 28–32.
- Химич Ю. Р. История изучения и современное состояние биоты афиллофоровых грибов Кандалакшского заповедника // Тез. докл. науч.-практ. конф. "90 лет научных исследований в Кандалакшском заповеднике: история и перспективы". Апатиты, 2022. С. 100–101.

- Черная Книга флоры Сибири / науч. ред. Ю. К. Виноградова. Новосибирск: Акад. изд-во "Гео", 2016. 440 с.
- Шаврова Л. А. Паразитные грибы интродуцированных растений в условиях Кольского полуострова. Л.: Нauка. Ленингр. отд-ние, 1989. 150 с.
- Ширяев А. Г. Изменения микобиоты Урало-Сибирского региона в условиях глобального потепления и антропогенного воздействия // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтования. 2009. № 9. С. 37–47.
- Ширяев А. Г. Пространственная структура биоты клаварионидных грибов тундровой зоны полуострова Таймыр // Новости систематики низших растений. 2011. Т. 45. С. 133–145.
- Ширяев А. Г., Михалева Л. Г. Афиллофоровые грибы (Basidiomycetes) тундр и лесотундр дельты реки Лена и Новосибирских островов (Арктическая Якутия) // Новости систематики низших растений. 2013. Т. 47. С. 155–166.
- Ширяев А. Г., Химич Ю. Р., Косолапов Д. А. и др. Изменение структуры растительного покрова и микобиоты в связи с потеплением климата в полярных широтах // Сб. материалов Междунар. конф. "Глобальные проблемы Арктики и Антарктики". Архангельск: ФИЦ КИА УрО РАН, 2020. С. 624–629.
- Шиятов С. Г. Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург: УрО РАН, 2009. 215 с.
- Эртц С. Строительство Норильского комбината с 1935 по 1938 г.: становление крупного объекта экономической системы ГУЛАГа // Экономическая история. Ежегодник. 2003. М., 2004. С. 140–176.
- Юрцев Б. А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения. XIX. М.; Л.: Наука, 1966. 95 с.
- Янченко З. А., Филатова С. Н. Особенности формирования флор антропогенно-трансформированных территорий окрестностей г. Норильска // Культура. Наука. Производство. 2021. № 7. С. 35–41.
- Dahlberg A., Bültmann H. Fungi. Chapter 10 // Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity / Ed. H. Meltofte. CAFF, Akureyri, 2013. P. 355–371.
- Diez J. M., James T. Y., McMunn M., Ibáñez I. Predicting species-specific responses of fungi to climatic variation using historical records // Global Change Biol. 2013. Vol. 19. P. 3145–3154.
- IndexFungorum Online. CABI, Kew, 2024. URL: <https://www.indexfungorum.org/> (дата обращения: 03.12.2024).
- Kauserud H., Stige L. C., Vik J. O., Stenseth N. Mushroom fruiting and climate change // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2008. Vol. 105. P. 3811–3814.
- Khimich Yu. R., Shiryaev A. G., Volobuev S. V. Some noteworthy findings of aphyllophoroid fungi in the North of Eastern Fennoscandia (Murmansk region, Russia) // Botanica. 2020. Vol. 26 (1). P. 49–60.
- Kotiranta H., Mukhin V. A. Aphyllophorales (Basidiomycetes) of Tiksi, Republic of Sakha (Yakutia), Northeast Siberia // Karstenia. 2000. Vol. 40. P. 65–69.
- Lind J. Studies on the geographical distribution of arctic circumpolar micromicetes // Det Kgl. Danske Videns. Selsk. Biol. Medd. 1934. Bd. 11 (2). S. 1–152.
- Matveyeva N. V., Zanokha L. L., Yanchenko Z. A. Vegetation of the Tareya (Western Taymyr): forty years later // Environmental Dynamics and Global Climate Change. 2024. Vol. 15 (3). P. 133–188.
- Plants of the World Online. Kew, 2024. URL: <https://powo.science.kew.org/> (дата обращения: 11.12.2024).
- Pyšek P., Manceur A. M., Alba C., McGregor K. F., Pergl J., Štajerová K., Chytrý M., Danihelka J., Kartesz J., Klimešová J., Lučanová M., Moravcová L., Nishino M., Sádlo J., Suda J., Tichý L., Kühn I. Naturalization of central European plants in North America: species traits, habitats, propagule pressure, residence time // Ecology. 2015. Vol. 96, N 3. P. 762–774.
- Rantanen M., Karpechko A. Y., Lipponen A., Nordling K., Hyvärinen O., Ruosteenoja K., Vihma T., Laaksonen A. The Arctic has warmed nearly four times faster than the globe since 1979 // Communications Earth & Environment. 2022. Vol. 3, Art. 168.
- Richardson D. M., Pyšek P., Rejmanek M., Barbour M. G., Panetta F. D., West C. J. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions // Diversity and Distribution. 2000. Vol. 6. P. 93–107.
- Schertler A., Lenzner B., Dullinger S., Bufford J. L., Ghelardini L., Santini A., Capinha C., Monteiro M., Reino L., Wingfield M. J., Seebens H., Thines M., Dawson W., van Kleunen M., Kreft H., Pergl J., Rytlek P., Weigelt P., Winter M., Essl F. Biogeography and global flows of 100 major alien fungal and fungus-like oomycete pathogens // J. Biogeography. 2024. Vol. 51 (4). P. 599–617.
- Shiryaev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. III. Arctic zone // Mycol. and Phytopathol. 2006. Vol. 40 (4). P. 294–307.
- Shiryaev A. G. Longitudinal changes of clavarioid fungi (Basidiomycota) diversity in the tundra zone of Eurasia // Mycology. 2017. Vol. 8 (3). P. 135–146.
- Shiryaev A. G. Spatial diversity of clavarioid mycota (Basidiomycota) at the forest-tundra ecotone // Mycoscience. 2018. Vol. 59 (4). P. 310–318.
- Shiryaev A. G. Additions to the species list of aphyllophoroid fungi in Taymyrsky Dolgano-Nenetsky District (Arctic Siberia, Krasnoyarsk Krai, Russia) // Mycol. and Phytopathol. 2024. Vol. 58 (6). P. 491–495.
- Shiryaev A. G., Bulgakov T. S., Shiryaeva O. S., Kiseleva O. A., Zmitrovich I. V. Additions to species list of fungi associated with alien and native woody plants in Sverdlovsk region (Russia, Middle Ural) // Mycol. and Phytopathol. 2024. Vol. 58 (4). P. 294–302.
- Shiryaev A. G., Grigoriev A. A., Zmitrovich I. V. et al. Rapid response of tree stands and wood-inhabiting fungi to climate warming on the Putorana Plateau (Arctic Siberia) // Forests. 2025. Vol. 16 (12). Art. 672.
- 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: Goschitskiy Publ., 2010. 304 p.
- Shiryaev A. G., Moiseev P. A., Devi N. M., Peintner U., Devi N., Kukarkikh V., V., Elsakov V. V. Arctic greening caused by warming contributes to compositional changes of mycobiota at the Polar Urals // Forests. 2019. Vol. 10 (12). Art. 1112.
- Shiryaev A. G., Mukhin V. A. Clavarioid-type fungi from Svalbard: their spatial distribution in the European High Arctic // North American Fungi. 2010. Vol. 5 (5). P. 67–84.

- Shiryaev A. G., Zmitrovich I. V., Ezhov O. N. Taxonomic and ecological structure of basidiomycetes biota in the polar deserts of the Northern Hemisphere // Contemporary Problems of Ecology. 2018. Vol. 11, N 5. P. 526–544.
- Tomoshevich M. A. Interrelations between alien and native foliar fungal pathogens and woody plants in Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2019. Vol. 12, N 6. P. 642–657.
- Tomoshevich M. A., Belomesyatseva D., Banaev E. V., Vorob'eva I. G., Shabashova T. Comparative analysis of foliar diseases of some native and non-native tree species in Belarus and Siberia // Contemporary Problems of Ecology. 2023. Vol. 16, N 2. P. 217–229
- Voglmayr H., Schertler A., Essl F., Krisai-Greilhuber I. Alien and cryptogenic fungi and oomycetes in Austria: an annotated check-list (2nd edition) // Biol. Invasions. 2023. Vol. 25. P. 27–38.
- Walker D., Epstein H. E., Reynolds M. K., Kuss P., Koppecky M. A., Frost G. V., Daniels F. J. A., Leiberman M. O., Moskalenko N. G., Matyshak G. V., Khitun O. V., Khomutov A. V., Forbes B. C., Bhatt U. S., Kade A. N., Vonlanthen C. M., Tichý L. Environment, vegetation and greenness (NDVI) along the North America and Eurasia Arctic transects // Environ. Res. Lett. 2012. Vol. 7. Art. 015504.
- Wasowicz P., Sennikov A. N., Westergaard K. B., Spellman K., Carlson M., Gillespie L. J., Saarela J. M., Seefeldt S. S., Bennett B., Bay C., Ickert-Bond S., Väre H. Non-native vascular flora of the Arctic: Taxonomic richness, distribution and pathways // Ambio. 2020. Vol. 49. P. 693–703.

Mycobiota of alien plants in Siberian Arctic: a case study in Norilsk city

A. G. SHIRYAEV, A. S. BUDIMIROV, O. S. SHIRYAEVA

*Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences
202, 8 March st., Ekaterinburg, 620144, Russia
E-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com*

Rapid climate warming in the Arctic contributes to an increase in the number of fungal species. However, the long-term dynamics of alien mycobiota, especially in Siberia, has been studied fragmentarily. In one of the largest industrial centers of the Arctic – Norilsk city and nearby settlements located in Taimyr (Dolgano-Nenets) district of the Krasnoyarsk Territory, 78 species of fungi and pseudofungi (Ascomycota, Basidiomycota, Oomycota) were collected on alien plants over a hundred-year period. Of these, 59 species are new to district, 32 of which are noted for the Russian Arctic for the first time. Fungi are associated with 57 species of alien woody and herbaceous plants, eight of which are included in the Black Book of Siberian Flora. 50 species of fungi were found on woody plants and 38 on herbaceous plants. The richest mycocomplexes are associated with *Populus tremula* (seven species of fungi), *Acer negundo* and *Prunus padus* (five species each). Most of the alien fungi species (69.2 %) are taxa widespread in Siberian forests, which, thanks to alien host plants, were able to expand their range to the north, while 7.7 % are invasive for the entire territory of the Arctic and Siberia. The primary ranges of 24 fungi species are located in America, East Asia and Europe. All alien fungal species were brought to district unintentionally. The main vectors of dispersal are the development of transport infrastructure and the movement of transport, people and related goods during economic development of territories. The first results indicate the absence of a correlation between the number of aphyllophoroid fungi species with the age and area of cities, but a reliable relationship has been established with the number of residents. A detailed study of other territories will allow the development of a Black List of the Russian Arctic mycobiota.

Key wards: Taimyr, fungi, global warming, flora, biodiversity, alien species, invasion vector, forest-tundra, *Acer negundo*.