

## Таксономическая и экологическая структура биоты базидиальных макромицетов полярных пустынь Северного полушария

А. Г. ШИРЯЕВ<sup>1</sup>, И. В. ЗМИТРОВИЧ<sup>2</sup>, О. Н. ЕЖОВ<sup>3,4</sup>

<sup>1</sup> *Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144, Екатеринбург, ул. 8 марта, 202  
E-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com*

<sup>2</sup> *Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН  
197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, 2*

<sup>3</sup> *Федеральный исследовательский центр комплексного изучения Арктики  
им. академика Н. П. Лаверова РАН  
163000, Архангельск, наб. Северной Двины, 23*

<sup>4</sup> *Национальный парк Русская Арктика  
163000, Архангельск, просп. Советских Космонавтов, 57*

Статья поступила 18.02.2018

Принята к печати 03.04.2018

### АННОТАЦИЯ

Подведен итог более чем вековой истории изучения таксономической и экологической структуры биоты базидиальных макромицетов полярных пустынь – наиболее северной природной зоны Северного полушария. В настоящий момент из этого региона известно 77 видов грибов-макромицетов, среди которых 40 видов – агарикоидные грибы, 30 – афиллофороидные и семь видов гастеромицетов. Наибольшее число видов известно для архипелагов Земля Франца Иосифа и Северная Земля. Все выявленные виды агарикоидных и 86 % видового состава гастероидных грибов – аборигенные представители экстремально высоких широт, собраны в естественных условиях, тогда как 80 % афиллофоровых грибов – заносные. Все чужеродные виды способны существовать в регионе исключительно рядом с человеком, колонизируя субстраты антропогенного происхождения, и исчезая с исчерпанием ресурса. Несмотря на существование микобиоты на пределе глобального теплового градиента, здесь формируется специфический видовой комплекс грибов-макромицетов, не встречающийся нигде в мире. Наиболее адаптированными к подобным экстремальным условиям оказываются симбиотрофные виды (базидиолишайники и микоризообразователи). Установлены общие черты организации микобиоты изученного региона и Антарктиды. Обсуждается возможность появления в регионе новых видов в связи с интенсификацией хозяйственной деятельности человека и глобальных климатических изменений.

**Ключевые слова:** Арктика, адаптация, биогеография, разнообразие, экология грибов, экстремальный климат, Basidiomycota.

Изменения, происходящие в результате глобального потепления климата и промышленного освоения районов Арктики, сказываются в первую очередь на почвенном покрове, важным компонентом которого являются грибы. Состав и реакция различных таксономических и экологических групп растений и животных Арктики на подобные изменения изучены достаточно хорошо, однако грибам уделяется незаслуженно мало внимания, при том, что ценотическая роль данной группы организмов в высокоширотных биомах высока [Dahlberg et al., 2013]. Грибные организмы – основной компонент блока регенерации наземных экосистем Арктики. Они, вместе с лишайниками и мохообразными, определяют продуктивность тундрового и особенно полярно-пустынного биома.

Базидиальные макромицеты (Basidiomycota, Agaricomycetes) – одна из крупнейших групп грибов, объединяющая такие важные в экологическом плане группы, как агарикоидные, афиллофороидные и гастероидные грибы. Они распространены на всех материках от полярных ледников и высокогорий до тропических пустынь и экваториальных дождевых лесов и входят в состав всех трех основных функциональных блоков биосферы, участвуя в почвообразовании и восходящем потоке основных биогеоценозов. Это определяет их роль как значимых индикаторов климатических, антропогенных и инвазионных процессов высокоширотной биоты. Эти грибы – давний объект исследования в тундровых экосистемах, тогда как в полярных пустынях, расположенных на краю глобального температурного градиента, они изучены фрагментарно. Макромицеты в полярных пустынях развиваются в наиболее благоприятных условиях морских террас на полигональных почвах с приуроченными к ним группировками водорослей, мхов и лишайников, где растут полярный мак, крупки, камнеломки, создающие при отмирании определенный запас мортмассы; при хорошем дренаже и прогревании встречается полярная ива, облигатно зависимая в своем развитии от грибного симбионта.

История изучения базидиальных макромицетов Арктики северного полушария отражена в ряде работ [Каратыгин и др., 1999;

Knudsen, 2003; Dahlberg et al., 2013], где подчеркивается бедность их видового состава, по сравнению с более южными регионами. Исследования агарикоидных грибов полярных пустынь (в границах [Александрова, 1983]) в пределах Канадского арктического архипелага продолжаются уже столетие [Dearness, 1923; Redhead, 1989]. В последние годы исследования агарикоидных базидиомицетов на этих территориях не проводились. Микобиоту тундр Гренландии исследуют больше века, однако о грибах полярных пустынь п-ова Земля Пири данных крайне мало [Borgen et al., 2006]. Объединенный список видов известен для архипелага Шпицберген [Gulden, Torkelsen, 1996]. На архипелаге Земля Франца-Иосифа изучение грибов проводится более 50 лет [Ежов и др., 2012, 2014, 2016; Змитрович, Ежов, 2015]. На островах Северная Земля агарикоидные грибы собирала Э. Л. Нездойминой [1982, 2002]. На Новой Земле, п-ове Челюскин и островах Де-Лонга агарикоидные грибы не известны.

По афиллофороидным грибам полярных пустынь информация также крайне ограничена. В Гренландии они известны из различных тундровых районов, но на Земле Пири выявлен только один вид – *Multiclavula vernalis* [Borgen et al., 2006]. На архипелаге Шпицберген обширные микологические исследования проводили в тундрах о-ва Западный Шпицберген [Gulden, Torkelsen, 1996; Kosonen, Huhtinen, 2008; Mattsson et al., 2010; Shiryayev, Mukhin, 2010], тогда как для полярных пустынь на Северо-Восточной Земле данные отсутствуют. До начала XXI в. в полярных пустынях Российской Арктики афиллофороидные грибы не упоминались [Каратыгин и др., 1999], но за последние два десятилетия проведены экспедиции во всех частях региона. Опубликованы результаты сбора их на архипелаге Земля Франца-Иосифа [Ежов и др., 2012, 2016]. Имеется серия публикаций по составу клавариоидных грибов, собранных на Новой Земле [Shiryayev, 2006; Ширяев, 2013], Северной Земле и п-ове Челюскин [Ширяев, 2011]. Для Канадского арктического архипелага и островов Де-Лонга информация отсутствовала.

Данные по третьей группе – гастероидным базидиомицетам – опубликованы для

зоны полярных пустынь Гренландии [Lange, 1987, 1990]. Для других регионов данные отсутствуют. В целом можно констатировать, что сведения об изучаемых группах грибов этой природной зоны крайне скудны. Подробная история изучения базидиальных макромицетов в российских регионах представлена в недавних работах авторов [Змитрович, Ежов, 2015; Ширяев, 2015].

В XX в. рост хозяйственной деятельности в Арктике привел к появлению большого числа населенных пунктов, для жизнедеятельности которых требуются значительные объемы сырьевых ресурсов, в частности лесоматериалов. Вместе с ними на крайний север проникают и афиллофороидные грибы, функционально адаптированные к развитию в древесном субстрате (пороидные и кортициоидные). Подобные антропогенные миграции грибов и их возможные экологические последствия для северных экосистем до сих пор не получили должного отражения в микологических исследованиях. В последние два десятилетия существенно возросло число публикаций по изучению заносных видов афиллофороидных грибов в Арктике [Gulden, Torkelsen, 1996; Kotiranta, Mukhin, 2000; Kosonen, Huhtinen, 2008; Mattsson et al., 2010; и др.], однако попытки установить виды, существующие естественно, пока немногочисленны [Ширяев, Михалева, 2013].

Эта работа является продолжением экологических и биогеографических исследований биоты агарикоидных [Ежов и др., 2012, 2014, 2016; Змитрович, Ежов, 2015] и афиллофороидных грибов [Ширяев, 2013, 2014, 2015] полярных пустынь северного полушария.

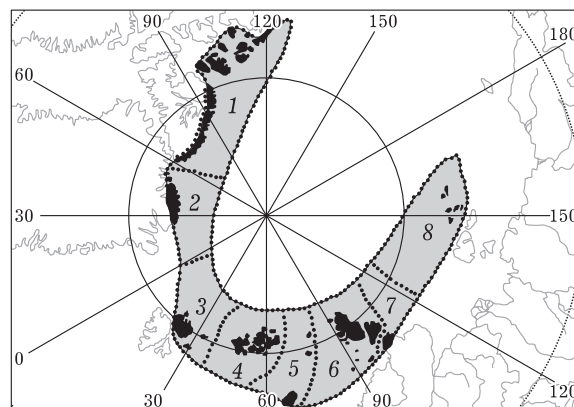
Цели данной работы – аккумулировать всю возможную информацию о находках агарикоидных, афиллофороидных и гастероидных грибов в зоне полярных пустынь Северного полушария в настоящий момент и установить видовой состав грибов в отдельных долготных регионах; выявить группу аборигенных видов, отделив их от адвентивных; установить для естественного компонента микобиоты особенности географической и экологической структуры; определить, имеется ли сходство между микобиотами полярных пустынь Арктики и Антарктики; спрогнозировать, какие виды и функциональные груп-

пы потенциально еще могут быть найдены в этой природной зоне.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В данном исследовании границы природных зон в Арктике приведены согласно районированию В. Д. Александровой [1983]. Стоит отметить, что в этой работе южная граница зоны полярных пустынь находится севернее по сравнению с распространенной в Европе картой САУМ Team [2003]. Распространение трех крупнейших групп базидиальных макромицетов (агарикоидные, афиллофороидные и гастероидные) изучено в пределах восьми регионов, расположенных в непосредственной близости к северному полюсу: 1) крайне северные территории Канадского арктического архипелага; 2) в Гренландии – Земля Пири и соседние территории (севернее 82° с. ш.); 3) на архипелаге Шпицберген – Северо-Восточная Земля; 4) весь архипелаг Земля Франца Иосифа; 5) северная оконечность Северного острова Новой Земли; 6) о-ва Северная Земля; 7) п-ов Челюскин на п-ове Таймыр; 8) в пределах Новосибирских островов – наиболее северная их часть – о-ва Де-Лонга (см. рисунок).

Авторами работы сделан обзор всей доступной литературы и гербарных образцов грибов, а также проведены экспедиции в различные высокоширотные регионы. Целенаправленные исследования агарикоидных грибов проводились в 2010–2016 гг. на архипелаге Земля Франца Иосифа. Сбор афиллофороидных и гастероидных грибов проведен на



Восемь долготных регионов зоны полярных пустынь Северного полушария

архипелагах Шпицберген, Земля Франца Иосифа, Новая Земля, Северная Земля, п-ове Челюскин и Новосибирских островах. Собранные материалы хранятся в микологических коллекциях Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER), Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) и Федеральном исследовательском центре комплексного изучения Арктики им. Н. П. Лаверова (AR). Для Гренландии, кроме опубликованного материала, проанализированы образцы гастероидных грибов, депонированные в микологическом отделе университета Копенгагена (С). Названия видов грибов даны согласно базе данных (<http://www.indexfungorum.org>).

#### РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В настоящий момент в полярных пустынях Северного полушария выявлено 77 видов базидиальных макромицетов, включая 40 видов агарикоидных грибов, 30 видов афиллофороидных грибов и семь видов гастеромицетов (табл. 1). В данной работе впервые для зоны полярных пустынь приводятся 14 видов грибов: шесть видов афиллофороидных грибов: *Cerreana unicolor* выявлен на п-ове Челюскин, *Dacrymyces stillatus* – на Земле Франца Иосифа, п-ове Челюскин и о-вах Де-Лонга, *Ditiotia radicata* – на Северной Земле, *Eichleriella deglubens* – на Шпицбергене и п-ове Челюскин, *Tubulicrinis calothrix* – на Шпицбергене и п-ове Челюскин, *Tulasnella violea* – на Шпицбергене, Новой Земле, Северной Земле, п-ове Челюскин и о-вах Де-Лонга), шесть видов агарикоидных: *Hebeloma monticola* собран на Земле Пири в Гренландии (82°16' с. ш., 07.VIII.1947, собр. К. Holmen, опр. J. Vesterholt / Гербарный образец в музее университета Копенгагена № КН 47.076) (личн. сообщ. Х. Кнудсена), *Cortinarius decipiens*, *C. obtusus*, *C. polaris*, *Deconica montana*, *Galerina subclavata* – на Земле Франца Иосифа. Собраны два новых вида гастероидных грибов, из которых *Lycoperdon* sp. выявлен в Гренландии (хранится в микологическом отделе университета Копенгагена, базидиомы найдены на Земле Хансена (82°95' с. ш., 41°67' з. д., 05.08.1991 собр. С. Вау) и, вероятно, представляет вид *L. frigidum* Demoulin,

или *L. niveum* Kreisel (личн. сообщ. Х. Кнудсена), а *Crucibulum laeve* – собран на п-ове Челюскин.

Среди грибов, ранее уже выявленных в изучаемой природной зоне, имеется ряд новых видов для отдельных секторальных регионов. Так, для архипелага Гренландии впервые указываются *Hebeloma monticola*, *Inocybe dulcamara* s.l., *Lycoperdon* sp.; для Шпицбергена – *Multiclavula corynoides*, *M. vernalis*, *Peniophorella praetermissa*, *Tomentella atramentaria*, *Typhula crassipes*; для Новой Земли – *Arrhenia lobata* и *Bovista tomentosa*; для Северной Земли – *Multiclavula vernalis*; для п-ова Челюскин – *Coniophora puteana*, *Crucibulum laeve*, *Typhula crassipes*; для Новосибирских островов (о-ва Де-Лонга) – *Amylocorticium molle*, *Antrodia serialis*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Hyphoderma setigerum*, *Multiclavula corynoides*, *Tubulicrinis sororius*, *Typhula crassipes*. Для островов Де-Лонга данные по макромицетам приводятся впервые.

Наибольшее число видов известно для архипелага Земля Франца Иосифа (40) и Северная Земля (33), от 19 до девяти выявлено на Новой Земле, п-ове Челюскин, в Гренландии, Шпицбергене, на о-вах Де-Лонга, тогда как для Канадского архипелага пока известно всего два вида (см. табл. 1).

Три группы грибов в работе рассматриваются отдельно ввиду существенных различий их экологии и пространственного освоения территории полярных пустынь: агарикоидные и гастероидные грибы формируют плодовые тела преимущественно на почве, а афиллофороидные – на заносной древесине и различных растительных остатках. Это позволяет среди грибов полярных пустынь выделить две группы: виды, собранные только в естественных условиях, и заносные (чужеродные, антропогенные).

**Таксономическая структура аборигенной микобиоты.** Таксономическое богатство биоты агарикоидных базидиомицетов полярных пустынь крайне низкое. Все 40 видов собраны в нативных условиях полярных пустынь, заносные таксоны не выявлены. Доля грибов от общего видового разнообразия этой сборной группы (14 000 видов) [Kirk et al., 2008] в изученных экосистемах составляет около 0,2 %. Даже при сравнении с тундровой зо-

Распространение базидиальных макромицетов в восьми регионах зоны полярных пустынь Северного полушария

Вид	Регион								Всего	Информация о находке вида
	Канадский архипелаг	Гренландия	Шпицберген	Земля Франца Иосифа	Новая Земля	Северная Земля	Таймыр	Новосибирские острова		
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Агарикоидные грибы										
<i>Arthelia auriscalpium</i> (Fr.) Fr.		+		+					2	[Borgen et al., 2006; Змитрович, Ежов, 2015]
<i>A. lobata</i> (Pers.) Kühner & Lamoure ex Redhead		+		+	+	+			4	[Borgen et al., 2006; Змитрович, Ежов, 2015]
<i>A. obatra</i> (J. Favre) Redhead, Lutzoni, Moncalvo & Vilgalys				+		+			2	[Змитрович, Ежов, 2015]
<i>A. retiruga</i> (Bull.) Redhead			+						1	[Gulden, Torkelsen, 1996; Змитрович, Ежов, 2015]
<i>A. rickenii</i> (Hora) Watling				+					1	[Змитрович, Ежов, 2015]
<i>A. spathulata</i> (Fr.) Redhead			+	+					1	[Змитрович, Ежов, 2015]
<i>Clitocybe dryadicola</i> (J. Favre) Harmaja			+	+					1	[Ежов и др., 2016]
<i>C. festiva</i> J. Favre			+	+					1	[Змитрович, Ежов, 2015]
<i>Coprinopsis martinii</i> (P. D. Orton) Redhead, Vilgalys et Moncalvo						+			1	[Ежов и др., 2016]
<i>Cortinarius alpinus</i> Boud.				+		+			1	[Змитрович, Ежов, 2015]
<i>C. decipiens</i> (Pers.) Fr.				+					1	AR 2819
<i>C. obtusus</i> (Fr.) Fr.				+					1	AR 2882
<i>C. oreobius</i> J. Favre				+		+			1	[Змитрович, Ежов, 2015]
<i>C. polaris</i> Høil.				+		+			1	AR 1732, 2428, 2818
<i>C. subtorvus</i> Lamoure				+		+			1	[Змитрович, Ежов, 2015]
<i>Cystoderma arcticum</i> Harmaja				+		+			1	[Змитрович, Ежов, 2015]
<i>Deconica coprophila</i> (Bull.) P. Karst.				+		+			1	[Змитрович, Ежов, 2015]
<i>D. montana</i> (Pers.) P. Kumm.				+					1	[Ежов и др., 2016]
<i>Galerina arctica</i> (Singer) Nezdöjím.		+		+		+			1	AR 2816
<i>G. embolus</i> (Fr.) P. D. Orton				+		+			3	[Borgen et al., 2006; Змитрович, Ежов, 2015]
<i>G. mniophila</i> (Lasch) Kühner				+		+			1	[Змитрович, Ежов, 2015]
				+		+			1	[Змитрович, Ежов, 2015]



1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
	<i>*Cerreia unicolor</i> (Bull.) Murrill						+		1	SVER(F) 33417
	<i>*Coniophora puteana</i> (Schumach.) P. Karst.				+	+		+	3	[Ширяев, 2015]; SVER(F) 31969
	<i>*Dacrymyces stillatus</i> Nees: Fr.			+			+	+	3	SVER(F) 31845
	<i>*Dacryobolus sudans</i> (Alb. & Schwein.) Fr.				+		+	+	2	SVER(F) 33286
	<i>*Ditiola radiata</i> (Alb. & Schwein.: Fr.) Fr.					+			1	SVER(F) 31841
	<i>*Eichleriella deglubens</i> (Berk. & Broome) D. A. Reid			+			+		2	SVER(F) 31852
	<i>*Funalia trogii</i> (Berk. in Trog) Bondartsev et Singer			+					1	[Ежов и др., 2012]
	<i>*Gloeophyllum septiarium</i> (Wulfen) P. Karst.				+			+	2	[Ширяев, 2015]; SVER(F) 32388
	<i>*Hyphoderma setigerum</i> (Fr.) Donk				+	+		+	3	[Ширяев, 2015]; SVER(F) 32786
	<i>*Hyphodontia alutacea</i> (Fr.) J. Erikss.				+				1	[Ширяев, 2015]
	<i>Multiclavula corynoides</i> (Peck) R. H. Petersen		+		+	+	+	+	6	[Ширяев, 2011, 2014, 2015]; SVER(F) 56304
	<i>M. vernalis</i> (Schwein.) R. H. Petersen	+	+	+	+	+	+	+	6	[Ширяев, 2011, 2014, 2015]; SVER(F) 56301
	<i>*Peniophora incarnata</i> (Pers.) P. Karst.						+		1	[Ширяев, 2015]
	<i>*P. pithya</i> (Pers.) J. Erikss.			+		+			2	[Ширяев, 2015]
	<i>*Peniophorella praetermissa</i> (P. Karst.) K. H. Larsen		+	+	+	+	+		5	[Ширяев, 2015]
	<i>*Stereum sanguinolentum</i> (Alb. & Schwein.) Fr.				+	+			2	[Ширяев, 2015]
	<i>*Tomentella atramentaria</i> Rostr.		+	+		+			3	[Ширяев, 2015]
	<i>*T. badia</i> (Link) Stalpers				+		+		2	[Ширяев, 2015]
	<i>*Trametes ochracea</i> (Pers.) Gilb. & Ryvarden			+		+			2	[Ежов и др., 2012; Ширяев, 2015]
	<i>*Tubulicrinis calothrix</i> (Pat.) Donk		+		+		+	+	2	SVER(F) 32389
	<i>*T. sororius</i> (Bourdot & Galzin) Oberw.								2	[Ширяев, 2015]; SVER(F) 32382
	<i>Typhula caricina</i> P. Karst.		+	+	+	+			1	[Ширяев, 2015]
	<i>T. crassipes</i> Fackel				+	+	+	+	6	[Ширяев, 2011, 2013]; SVER(F) 56324
	<i>T. culmigena</i> (Mont. & Fr.) Berthier		+	+	+	+	+	+	3	[Ширяев, 2011, 2013]
	<i>T. lutescens</i> Boud.		+	+	+	+	+	+	4	[Ширяев, 2011, 2013]





уменьшается в 75 раз (шесть против 447 видов), а на Шпицбергене (четыре против 126 видов) – в 32 раза.

Упрощение таксономической структуры биоты агарикоидных базидиомицетов зоны полярных пустынь связано как с пессимальными абиотическими условиями, так и со слабой нишевой дифференциацией примитивных перигляциальных экосистем. Здесь четко выражены группы ацидофильных психротолерантных сапротрофных таксонов, приспособившихся к развитию в моховой дернине (*Clitocybe*, *Galerina*, *Lepista*), эфемерных сапротрофов, колонизирующих ветошь трав и эвтрофные (нередко зоогенные) микросайты (*Coprinopsis*, *Cystoderma*), бриофильных биотрофов (*Arrhenia*), симбиотрофов, ассоциированных с *Salix polaris* (*Hebeloma*, *Naucoria*, *Inocybe*) и грибов, образующих симбиотические ассоциации с аэрофитными водорослями и протонемами бриофитов.

Следующие виды выявлены в максимальном числе регионов (см. табл. 1): *Arrhenia lobata* (четыре региона), *Lichenomphalia alpina* (четыре региона), *Galerina arctica* (три региона), а обильными по числу находок являются *Clitocybe dryadicola*, *Cortinarius polaris* и *Hebeloma gigaspermum* [Ежов и др., 2012; Змитрович, Ежов, 2015]. Можно предположить, что число широко распространенных и активных видов в данной природной зоне существенно выше, а нехватка данных – это только следствие небольшого внимания микологов к этому региону.

Афиллофороидные грибы редко встречаются в полярных пустынях по сравнению с тундровыми и особенно лесными экосистемами. В изучаемой зоне выявлены 30 видов афиллофороидных (см. табл. 1): больше всего на Новой Земле и п-ове Челюскин (по 16 видов), на Северной Земле – 15, на архипелаге Земля Франца-Иосифа – 13, и несколько меньше на о-вах Де-Лонга (девять) и северо-восточном острове Шпицбергена (восемь). Наименьшее число в настоящий момент известно для Земли Пири (один вид), а из Канадского архипелага данные отсутствуют. Несомненно, больше всего видов известно для регионов, где дольше работали микологи.

В естественных условиях на почве, среди мхов и лишайников, а также на отмерших

остатках цветковых растений выявлено шесть видов (см. табл. 1), т. е. только пятая часть видового состава. В 4 раза больше видов (24) собрано на привозном субстрате (дровах, строительных материалах, старых заброшенных строениях и т. п.). Таким образом, в естественных условиях на северном пределе существования жизни образовывать плодовые тела способны всего шесть видов исследуемой группы грибов (табл. 2). При этом по мере оптимизации условий число видов увеличивается, например, на уральской долготной трансекте в гипоарктических тундрах выявлено 60 видов, а в южной тайге – 745. Изучение этой проблемы на примере локалитетов, расположенных вдоль широтного температурного градиента на уральской трансекте, позволило установить схожую тенденцию: в локалитетах, расположенных на Новой Земле, в среднем выявлено по два вида, тогда как в подтаежных районах Южного Урала количество видов возрастает до 78 [Ширяев, 2018].

Стоит отметить, что аборигенные виды афиллофоровых грибов характеризуются исключительно клавариоидной жизненной формой, тогда как заносные – представители кортициоидной и пороидной жизненных форм. Несомненно, деревообитающие грибы – это адвентивный элемент, занесенный в высокие широты вместе с лесоматериалами: от лесной зоны, где эти грибы растут, до полярных пустынь – многие сотни и тысячи километров. Таким образом, виды, собранные исключительно на привозном, заносном субстрате, относим к группе адвентивных, тогда как виды, представляющие естественный элемент полярнопустынной микобиоты (образующие базидиомы на почве и высших растениях), считаем аборигенными.

Среди афиллофороидных грибов в экстремальных условиях полярных пустынь всего два рода клавариоидных грибов способны формировать плодовые тела в нативных условиях (см. табл. 1): базидиолишайниковый род *Multiclarvula* объединяет два вида (*M. corynoides*, *M. vernalis*), а род *Typhula* включает четыре вида (*T. caricina*, *T. crassipes*, *T. culmigena*, *T. lutescens*) и отличается присутствием в онтогенезе склероциальных покоящихся стадий, позволяющих переживать небла-

Распределение аборигенных и заносных видов базидиальных макромицетов в восьми регионах зоны полярных пустынь Северного полушария

Группа грибов	Регион															
	1 (n = 2)		2 (n = 13)		3 (n = 11)		4 (n = 40)		5 (n = 19)		6 (n = 33)		7 (n = 16)		8 (n = 9)	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
Агарикоидные	2	0	6	0	3	0	27	0	1	0	18	0	0	0	0	0
Афиллофороидные	0	0	1	0	3	5	4	9	5	11	5	10	5	11	2	7
Гастероидные	0	0	6	0	0	0	0	0	1	1	0	0	0	0	0	0
Всего	2	0	13	0	6	5	31	9	7	12	23	10	5	11	2	7

Примечание. 1 – Канадский арктический архипелаг; 2 – Гренландия; 3 – Шпицберген; 4 – Земля Франца Иосифа; 5 – Новая Земля; 6 – Северная Земля; 7 – полуостров Таймыр; 8 – Новосибирские острова, в скобках указано общее число видов грибов в регионе; А – аборигенные виды, Б – заносные виды.

гоприятные погодные условия. Подобный спектр родов и видов не встречается в других природных зонах планеты. Таким образом, базидиолишайниковая и склероциальная жизненные стратегии оказались наиболее эффективны при освоении афиллофоровыми грибами полярных пустынь с их жесткими криотермическими условиями [Shiryayev, 2006; Shiryayev, Mukhin, 2010; Ширяев, Михалева, 2013].

Наибольшее число аборигенных видов собрано на Новой Земле, Северной Земле и п-ове Челюскин, где исследования проводились наиболее продолжительное время. Здесь выявлено по пять видов клавариоидных (см. табл. 2). В наибольшем числе регионов (в шести) выявлены следующие виды: *Multiclavula corynoides*, *M. vernalis*, *Typhula crassipes* (см. табл. 1).

Таким образом, в настоящее время в составе аборигенной биоты афиллофороидных грибов полярных пустынь выявлены представители только клавариоидной морфогруппы. Южнее, в микобиоте тундр, к ней добавляются единичные виды кортициоидных грибов. В гипоарктических тундрах на стволах карликовых березок и ивах формируют плодовые тела пороидные и телефороидные грибы. С продвижением в лесную зону снижается доля клавариоидной морфогруппы, но повышается доля пороидной, и, особенно, кортициоидной, крупнейшей в таежных и неморальных лесах [Shiryayev, 2007; Shiryayev, Mukhin, 2010].

Из семи видов гастромицетов в естественных условиях выявлены шесть, представляющие три рода: *Calvatia* объединяет четыре вида, а два рода (*Bovista*, *Lycoperdon*) – одно-видовые. Только один вид (*Crucibulum laeve*) собран в антропогенных условиях – на разлагающихся древесно-растительных остатках в заброшенном поселке на Новой Земле.

Возникает вопрос: почему так много аборигенных гастромицетов известно в Гренландии, а в евразийском секторе они отсутствуют? С другой стороны, немало агарикоидных и афиллофороидных грибов выявлено в евразийском секторе, но крайне мало в Гренландии. Вероятно, новые исследования позволят выявить те же виды во всех регионах зоны, или дадут повод утверж-

дать о долготных различиях в формировании разнообразия микобиоты полярных пустынь.

**Географический анализ аборигенной микобиоты.** Важной особенностью хориономического профиля биоты агарикоидных грибов зоны полярных пустынь является преобладание видов с арктическим и арктоальпийским распространением (суммарная доля которых достигает 65 %) над арктобореальными и плюризонными видами (в сумме составляющими 35 %). Для сравнения, во всех изученных районах лесного пояса Северного полушария доля мультизональных видов составляет либо превышает половину всего видового разнообразия. К видам с сугубо арктическим распространением относятся *Cortinarius polaris*, *Cystoderma arcticum*, *Galerina arctica*, *G. pseudocerina*. В сравнении с близкородственными таксонами лесного пояса Северного полушария, они характеризуются “крепким” сложением – слегка укороченной и утолщенной ножкой и умеренно раскрывающейся в зрелом состоянии шляпкой. Арктоальпийские виды приурочены, помимо арктических ландшафтов, к высотным аналогам тундр и полярных пустынь, а некоторые из них (*Galerina pseudomycenopsis*, *Lichenomphalia alpina* и др.) связаны через серию соответствующих горных местообитаний с Антарктидой [Pegler et al., 1981; Redhead, 1989]. Строгое отсутствие арктоальпийских видов грибов в равнинных лесах лесной зоны на фоне непрерывной зональной протяженности их ареалов свидетельствует о ведущей роли механизмов экологической изоляции в их экотипической и таксономической дифференциации. Арктобореальные виды, имеющие ценогенетические связи с умеренным поясом, проникли в специфические местообитания полярных пустынь или в микоризной ассоциации (*Naucoria salicis*), или в качестве сапротрофных *r*-стратегов (*Coprinopsis martinii*), способных к быстрой колонизации богатых легко иммобилизуемым детритом микроместообитаний зоогенных микросайтов.

Большинство агарикоидных грибов полярных пустынь имеет циркумполярные ареалы (42 %). На виды с биполярным распространением приходится порядка 10 %. Доля ев-

ропейских (*Cortinarius polaris*, *Naucoria salicis*, ряд видов рода *Arrhenia*) составляет 25 %, панголарктических – 16 %. Характер общего распространения выявленных в различных частях полярных пустынь видов и преобладание среди них таксонов с циркумполярным распространением позволяют спрогнозировать видовой состав малоисследованных территорий Канадской провинции.

Все виды клавариоидных грибов в полярных пустынях широко распространенные – голарктические, космополитные и мультизональные. Среди них нет “истинных” арктических видов, ареал которых ограничивался бы тундровой зоной [Shiryayev, 2006; Ширяев, 2014], где имеется ряд арктоальпийских видов, известных в зональных и горных тундрах, а также заходящих в лесную зону, но в Арктике они встречаются преимущественно в гипоарктических тундрах и не продвигаются севернее (*Clavaria sphagnicola*, *Ramariopsis subarctica*, *Typhula chaetomori* и др.).

Все аборигенные виды гастероидных грибов представляют арктический и арктоальпийский элементы, тогда как чужеродный *Crucibulum leave* – убиквист – встречается в различных районах планеты. Судить о широте распространения этой группы в полярных пустынях пока рано, так как пять из шести аборигенных видов выявлены только в одном регионе (Гренландии).

В сумме перечень макромицетов естественных местообитаний насчитывает 52 вида, из которых две трети (35) собрано только в одном регионе. Исходя из доминирующих сегодня и обоснованных представлений о преобладании в Арктике видов с широкими ареалами, подобный результат свидетельствует о фрагментарном выявлении видового состава микобиоты в различных высокоширотных регионах.

**Трофическая структура аборигенной микобиоты.** Среди агарикоидных грибов зоны полярных пустынь сапротрофы численно преобладают над симбиотрофами и биотрофами (см. табл. 1), что свойственно и микобиотам лесного пояса, однако в полярных пустынях на фоне преобладания сапротрофов (42 %) в сравнении с лесными микобиотами, значительно выше доля биотрофов (16 %). Речь идет о

специфической группе агарикоидных грибов, приспособившихся к паразитированию на побегах мхов (род *Arrhenia*). В лесных микобиотах доля биотрофов редко превышает 3 %. В суровых условиях тундр и особенно полярных пустынь этот процент повышается, причем вместе с ним повышается роль симбиотических ассоциаций: суммарная доля симбиотрофов здесь составляет 42 %, что в среднем выше, чем в лесных микобиотах.

Эктомикоризообразователи (32,3 %) здесь связаны с *Salix polaris*. Таковы *Cortinarius polaris*, *Hebeloma gigaspermum*, *H. marginatum*, *H. renyi*, *Inocybe dulcamara*, *Naucoria salicis*. Для *Inocybe dulcamara* указывалась возможность микоризного симбиоза также с *Dryas octopetala* [Ohenoja et al., 1998], что, хотя и редко, может наблюдаться и в условиях полярных пустынь.

Исключительно важную функцию в “хронически пионерных” сообществах полярных пустынь на полигональных субстратах выполняют агарикоидные грибы, входящие в симбиотические отношения с почвенными водорослями и протонемами мхов, создавая своеобразную “строму”, регулирующую поверхностную влагообеспеченность водорослевых матов и оптимизирующую извлечение из коллоидных систем почвогрунтов ключевых элементов минерального питания. Речь идет о видах рода *Lichenomphalia*. *L. alpina* развивается на бедных почвах; при экстенсивном нарастании биомассы автотрофного симбионта у оснований плодовых тел этого вида образуется темно-зеленый зернистый таллом, известный лихенологам как *Botrydina vulgaris*. Вид *Lichenomphalia umbellifera* часто встречается в пионерных моховых сообществах и таллом типа *Botrydina* образует значительно реже. Для *Lichenomphalia umbellifera* описаны различные хемотипы, дифференциация которых сохраняется и в холодном поясе планеты [Høiland, 1987].

Все аборигенные виды гастеромицетов – сапротрофы на почве, хотя южнее, в лесной зоне, возрастает доля видов на отмершей древесине и травянистых растениях.

Среди афиллофороидных грибов в нативных условиях полярной пустыни не выявлены плодовые тела типично “лесных” групп: пороидных (трутовых) и кортициоидных гри-

бов – традиционных разрушителей древесины в лесных сообществах. Среди аборигенной фракции клавариоидных грибов в полярных пустынях развиваются представители двух трофических групп. Симбиотрофы, формирующие симбиоз с водорослями рода *Coccomyxa*, включают два вида – *Multiclavula corynoides* и *M. vernalis*, растущие на почве как базидиолишайники. Сапротрофный образ жизни характерен для 2/3 видов афиллофоровых грибов полярной пустыни (четыре вида) – *Typhula caricina*, *T. crassipes*, *T. culmigena*, *T. lutescens*, образующих базидиомы на отмерших частях травянистых растений и немногочисленных кустарничков – карликовых ив и диад. Один из возможных путей поддержания жизнеспособности в подобных экстремальных условиях для данной трофической группы – наличие в онтогенезе склероциальных структур, служащих для переживания неблагоприятного для плодоношения периода.

Таким образом, для зоны полярных пустынь установлен специфичный набор трофических групп аборигенной фракции, ограниченный симбиотическими напочвенными базидиолишайниками и склероциальными сапротрофами на травах и листьях. Подобные набор видов и пропорции функциональных групп не известны больше нигде на планете, что, несомненно, определяет специфику микобиоты полярных пустынь. Южнее, в тундрах, с появлением большего набора доступных субстратов и увеличением богатства почвы плодовые тела формируют различные микоризообразующие виды и гумусовые сапротрофы. На отмерших листьях березки и ив развивается большее число видов подстилочных сапротрофов, появляются ксилосапротрофы.

**Разнообразие чужеродных видов грибов.** Проблема адвентивных видов в микобиоте Арктики широко обсуждается [Kotiranta, Mukhin, 2000; Arentz et al., 2011; Ширяев, Михалева, 2013; Held, Blanchette, 2017], но информации об их присутствии в полярных пустынях крайне мало [Ширяев, 2015; Blanchette et al., 2016]. Как свидетельствуют результаты данного исследования в изучаемой природной зоне, все виды агарикоидных и 86 % гастероидных грибов являются аборигенными.

ригенными, тогда как 80 % видов афиллофороидных грибов – чужеродные (см. табл. 2).

На полярно-пустынных островах, расположенных в сотнях и тысячах километров от материка, плодовые тела афиллофоровых грибов на топляке пока не выявлены. Однако в материковой части Арктики немало видов дереворазрушающих грибов собрано на пла́внике, который транспортировался по рекам в пресной воде, или недолгое время пребывал в морской воде, где соленость существенно ниже по сравнению с открытым океаном [Kotiranta, Mukhin, 2000]. Вероятно, нахождение древесины долгие месяцы и годы в соленой морской воде не способствует сохранению жизнеспособного активного мицелия грибов внутри древесины [Kosonen, Huhtinen, 2008; Shiryaev, Mukhin, 2010; Ширяев, 2015]. Хотя имеются примеры, свидетельствующие, что некоторые виды грибов могут пережить плавание в океанических водах, но они не формируют плодовые тела, а обнаружены только с помощью генетического исследования древесины [Blanchette et al., 2016].

Среди афиллофороидных грибов 24 вида выявлено на привозном субстрате, среди которых 18 видов из 15 родов представляют кортициоидные грибы (*Peniophora*, *Tomentella*, *Tubulicrinis* и др.), тогда как пороидные грибы представлены шестью видами из пяти родов (*Antrodia*, *Cerrena*, *Funalia*, *Gloeophyllum*, *Trametes*).

Исследования в тундровой зоне Шпицбергена [Kosonen, Huhtinen, 2008] и бухты Тикси [Kotiranta, Mukhin, 2000; Ширяев, Михалева, 2013] показывают, что в адвентивной микобиоте кортициоидные грибы по числу видов преобладают над пороидными в 2,5–4 раза. В данном исследовании для полярных пустынь в целом подобное отношение составляет 3,0 (см. табл. 1). В масштабе отдельных регионов данный параметр существенно варьирует: от 4,0 (12 видов кортициоидных/три вида пороидных) на Северной Земле до 2,0 (6/3) на Земле Франца-Иосифа. Установленные результаты позволяют предположить, что изученность видового состава и его распределение по морфологическим группам данной природной зоны находится на близком уровне с аналогичными тундровыми ми-

кобиотами, однако отдельные долготные регионы требуют дополнительных исследований.

В представленном исследовании в наибольшем числе регионов выявлены следующие адвентивные виды: *Tulasnella violea* (пять регионов), *Peniophorella praetermissa* (пять регионов), *Amylocorticiellum molle* (= *Hypochniciellum molle*) (пять регионов), *Antrodia serialis* (четыре региона). Две трети всех заносных видов в полярных пустынях (16 видов) собраны только 1–2 раза: *Coniophora puteana*, *Funalia trogii*, *Gloeophyllum sepiarium*, *Peniophora incarnata*, *P. pithya*, *Tomentella atramentaria*, *T. badia*, *Trametes ochracea*, *Veluticeps abietina*. Все эти грибы имеют однолетние плодовые тела, хотя в лесной зоне образуют многолетние базидиомы (*Antrodia*, *Funalia*, *Gloeophyllum*, *Trametes*). У адвентивных видов ареалы широкие – космополитные и мультизональные, и специфических арктических видов среди них нет.

#### **О сходстве с микобиотой Антарктиды.**

Территории Антарктического полуострова и близлежащих островов относятся к зоне полярных пустынь. В естественных условиях Антарктического полуострова на почве собран вид *Multiclavula vernalis* [Ширяев, 2014], также выявленный и в полярных пустынях Северного полушария (см. табл. 1). На отмерших растительных остатках в Антарктиде найден вид *Typhula subvariabilis* [Yajima et al., 2017], также известный в европейской Арктике [Shiryaev, 2017]. Таким образом, несмотря на то, что в нативных условиях Антарктики выявлено всего два вида афиллофоровых грибов, оба они характеризуются клавариоидной биоморфой и представляют те же два рода (*Multiclavula*, *Typhula*) и жизненные стратегии (базидиолишайниковая, склероциальная), что и в полярных пустынях Арктики. Другие аборигенные виды афиллофоровых в нативных условиях Антарктиды пока не выявлены.

В тундрах Южных Шетландских островов с более разнообразным набором субстратов клавариоидных видов больше [Pegler et al., 1981], и здесь выявлены типичные “лесные” виды – *Typhula capitata*, *T. hyalina* [Smith, 1994], широко распространенные в тундрах и тайге Северного полушария [Shiryaev, Mukhin, 2010; Ширяев, 2013, 2014].

Среди чужеродных заносных видов на привозной листовенной древесине в Антарктиде и Арктике собран пороидный гриб *Cerrena unicolor* [Arenz et al., 2011] (см. табл. 1). В Антарктиде обнаружены и другие заносные дереворазрушающие кортициоидные и пороидные грибы (*Bjerkandera adusta*, *Chondrostereum purpureum*, *Cylindrobasidium evolvens*, *Peniophora cinerea*, *Trametes hirsuta*, *T. versicolor*, *Schizopora paradoxa*, *Stereum hirsutum*, *Thanatephorus* spp.) широко известные в Арктике [Pegler et al., 1981; Smith, 1994; Osyczka et al., 2012].

Так же как и в Антарктиде, в полярных пустынях Арктики среди наиболее часто выявляемых на заносной древесине отмечают *Amylocorticiellum molle* и *Tulasnella violea* [Held, Blanchett, 2017] (см. табл. 1). Приводятся примеры кортициоидных и агарикоидных видов на завозной древесине указывая, что в нативных актуальных климатических условиях подобные виды не встречаются и их адаптация к условиям Антарктики невозможна.

Ряд арктоальпийских агарикоидных видов, приуроченных к полярным пустыням Антарктиды, характерен и для соответствующей зоны Арктики: *Arrhenia auriscalpium*, *A. lobata*, *Coprinopsis martinii*, *Galerina pseudomycenopsis*, *G. pumila*, *G. vittiformis* [Bridge et al., 2010]. Однако встречается в Антарктиде и ряд видов, не свойственных Арктике, как антарктического или американского генеза (*Arrhenia antarctica* (Singer) Redhead & Lutzoni, *A. salina* (Høil.) Bon & Courtec., *Galerina antarctica* Singer, *G. austrocalyptata* A. H. Sm. & Singer, *G. longinqua* A. H. Sm. & Singer, *G. macquriensis* A. H. Sm. & Singer, *G. perrara* Singer), так и космополитов, нахождение которых в Арктике не зафиксировано предположительно вследствие все еще фрагментарной изученности территории (*Agaricus arvensis* Schaeff., *A. campestris* Schwein., *Agrocybe praecox* Pers., *Cystoderma amianthinum* (Scop.) Fayod, *Coprinopsis atramentaria* (Bull.) Redhead, Vilgalys & Moncalvo], *Galerina hypnorum* (Schröd.) Kühn., *Tubaria furfuracea* (Pers.) Gillet, *Naucoria glebarum* (Berk.) Sacc.).

**Какие виды грибов могут быть выявлены в аборигенных условиях полярных пустынь?** Для грибов, облигатно ассоциирован-

ных с определенными элементами сообществ (например, бриофильных биотрофов и микоризообразователей), возможна прогностическая оценка их присутствия в связи с наличием подходящих экотопов. Можно предполагать, что число видов рода *Arrhenia* при детальном изучении моховых сообществ (интразональных в условиях полярных пустынь) может увеличиться до 19 – того показателя, который известен для Гренландии. Видовое разнообразие родов *Hebeloma* и *Inocybe* имеет возможность увеличения приблизительно на 10 видов в каждом роде за счет микоризообразователей с ивой, представленных в экосистемах тундры. Возможно и увеличение числа эфемерных сапротрофов, приуроченных к эвтрофным элементам растительных мозаик – до трех видов в роде *Cystoderma* и примерно такого же числа в роде *Coprinopsis*. Большого разнообразия в родах *Agaricus* и *Lepiota*, хорошо представленных в зоне тундр, в условиях полярных пустынь не обнаружено, поскольку для их развития здесь не накапливается достаточного запаса мортмассы. По этой же причине не следует ожидать большого числа новых видов из рода *Clitocybe*, связанных с развитием в моховой дернине, – возможно, найдется не более десятка видов [Змитрович, Ежов, 2015].

Таким образом, по предварительной оценке, и исходя из наличия ниш, занимаемых агарикоидными грибами в условиях максимальной нишевой дифференциации зоны оптимума (зона хвойно-широколиственных лесов), суммарный видовой состав агарикоидных базидиомицетов полярной пустыни вряд ли превысит 75 видов. По этой оценке, степень выявления этой группы на сегодняшний день составляет около 1/3.

По мере интенсификации исследования территорий разнообразных регионов полярных пустынь различия в их видовом составе, так и между собой будут нивелироваться. Этот вывод вытекает из характера ареалов, выявленных на данный момент видов, среди которых преобладают таксоны с циркумполярным (и биполярным) распространением.

Среди афиллофороидных грибов, вероятно, в современных нативных биоклиматиче-

ских условиях полярных пустынь только клавариоидные способны образовывать плодовые тела. Можно предположить, что в Баренцево-морском регионе, благодаря более мягкому климату и большому количеству осадков, возможно нахождение некоторых других видов клавариоидных грибов, в частности на отмерших листочках полярной ивы (*Salix polaris*). Это возможно в силу того, что некоторые виды рода *Typhula* (например, *T. setipes*) приурочены в своем развитии к данному субстрату и широко представлены в тундрах Арктики [Ширяев, 2013] или уже выявлены на листьях ив в сходных условиях, например, в непосредственной близости от ледников Западного Шпицбергена (*T. crassipes*, *T. lutescens*) [Shiryayev, Mukhin, 2010].

Можно отметить, что в некоторых антропогенно измененных местообитаниях тундровой зоны появляются заносные сосудистые растения и ассоциированные с ними грибы. В пос. Диксон (Таймыр) на отмерших частях *Artemisia tilesii* собраны базидиомы *Typhula micans* и *T. variabilis*. Стоит сказать и о том, что на Диксоне и на Новосибирских островах (о-в Котельный) на привозных бревнах хвойных пород и дровах встречены *Artomyces pyxidatus* и *Ramaria stricta*. Можно предположить, что распространение в Арктику некоторых видов клавариоидных грибов лимитируется отсутствием необходимого субстрата. Похожий вывод сделан и при анализе распространения других групп грибов в тундрах [Kotiranta, Mukhin, 2000; Borgen et al., 2006; Ширяев, Михалева, 2013]. При прогнозируемом потеплении климата подобные виды, возможно, смогут формировать базидиомы и в полярнопустынных условиях.

Однако вопрос о видах рода *Tomentella*, образующих микоризу с немногочисленными арктическими ивами и дриадами [Ryberg et al., 2009], остается открытым. В гипоарктических тундрах виды томентелловых иногда образуют плодовые тела на подстилке и опаде под упомянутыми растениями. В частности, в тундрах о-ва Котельный (Новосибирские острова) на отмерших частях *Salix polaris* и на почве под ним, а также на привозном древесном субстрате (разрушенном) в месте непосредственного контакта с особями полярной ивы формирует плодовые тела

*Tomentella atramentaria* [Ширяев, Михалева, 2013]. Пока остается неясным, занесен ли этот вид вместе с лесоматериалами или является постоянным естественным элементом тундр, формирующим плодовые тела только в короткий период оптимальных гидротермических условий. Сходная ситуация установлена и в данном исследовании (например, на Северной Земле; см. табл. 1). Вероятно, дальнейшие исследования позволят решить этот вопрос, и, возможно, виды рода *Tomentella*, приведенные в данной работе, будут отнесены к естественному элементу в полярных пустынях. В работах, изучающих Антарктиду, приводится пример нахождения убиквишта вида *Sistotrema brinkmannii* [Hao et al., 2010], что позволяет ожидать этот вид и в Арктике.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Для сообществ базидиальных макромицетов на полярном пределе жизни характерны структурная простота и экономность. Пессимальные гидротермические условия диктуют организмам необходимость тесной пространственной и функциональной ассоциации. Для сообществ перигляциальной зоны весьма характерно развитие микоризных и лишайникоподобных симбиозов. Отсутствие сколь угодно существенного запаса нередуцированной биомассы – характерная черта перигляциальных биомов. В сообществах полярных пустынь нет ничего “лишнего”, и численность организмов практически всех систематических групп жестко зарегулирована.

Для макромицетов существенно отсутствие в зоне полярных пустынь депо лигнина и других полифенольных композитов (ветровально-почвенные комплексы в лесной зоне и достаточно развитая моховая дернина во многих типах тундровых сообществ). Биоморфологическая структура растительного покрова полярной пустыни практически не оставляет возможностей грибам для освоения этой зоны и в качестве микоризных симбионтов. Эта ниша ограничивается полярными ивами и дриадами. Именно этими обстоятельствами во многом определяются особенности таксономического состава и трофической

структуры биоты базидиальных макромицетов полярных пустынь. Здесь отсутствуют таксоны, диверсификация которых связана с освоением древесной и подстилочной меганиш, а также микоризной специализации на “лесных” видах ценообразователей.

Можно перечислить следующие специфические черты таксономической и экологической структуры микобиоты зоны полярных пустынь.

1. Здесь формируется крайне бедный видовой состав базидиальных макромицетов по сравнению с южными биомами. В этой природной зоне, выявлено 77 видов грибов, что на три порядка меньше по сравнению с таежным биомом. Наибольшее число видов в настоящий момент известно для архипелагов Земля Франца Иосифа (40) и Северная Земля (33), от 19 до девяти видов выявлено на Северо-Восточной Земле Шпицбергена, Новой Земле, п-ове Челюскин, Земле Пири и о-вах Де-Лонга, тогда как в Канадском арктическом архипелаге собрано всего два вида. 14 видов впервые приводятся для зоны полярных пустынь. Впервые дается информация о находках макромицетов на о-вах Де-Лонга.

2. Видовой состав агарикоидных грибов полярных пустынь насчитывает 40 видов, и все они выявлены в естественных условиях. Из семи видов гастероидных грибов, 84 % собраны в естественных условиях, а среди 30 видов афиллофороидных только шесть можно отнести к естественному компоненту биоты (20 %), тогда как остальные виды собраны на заносном древесном субстрате.

3. В естественных условиях полярных пустынь среди агарикоидных грибов четко выражены группы: а) психротолерантных сапротрофных таксонов, приспособившихся к развитию в моховой дернине (*Clitocybe*, *Galerina*, *Lepista*); б) эфемерных сапротрофов, колонизирующих ветошь трав и эвтрофные (нередко зоогенные) микросайты (*Coprinopsis*, *Cystoderma*); в) бриофильных биотрофов (*Arrhenia*); г) симбиотрофов, ассоциированных с *Salix polaris* (*Hebeloma*, *Naucoria*, *Inocybe*); д) грибов, образующих симбиотические ассоциации с аэрофитными водорослями и протонемами бриофитов. Группа афиллофороидных грибов здесь представлена исключительно

но клавариоидной морфологической морфогруппой (роды *Multiclavula* и *Typhula*). В целом для базидиальных макромицетов полярных пустынь, по сравнению с лесными экосистемами, характерно преобладание сапротрофных видов на отмерших частях цветковых растений, хотя доля симбиотрофов (микоризообразователи и базидиолишайники) также велика. Базидиолишайниковая и склероциальная жизненные стратегии, несомненно, способствуют освоению экстремальных условий полярных пустынь. Все аборигенные виды гастеромицетов – сапротрофы на почве, где преобладают виды рода *Calvatia*. Подобный набор видов и родов отражает специфику высокоширотной микобиоты, а установленному набору таксонов может быть придан статус зонального микологического эталона.

4. Хориономический профиль аборигенной биоты агарикоидных грибов имеет ярко выраженный арктоальпийский характер (более 74 % видов характеризуются арктическим или арктоальпийским распространением, ареалы около 42 % видов простираются циркумполярно), а на долю биполярных видов приходится 10 %. Это, по сути, – группировка “маргиналов”, в своем большинстве не представленная на равнинных пространствах умеренного и аридного поясов. Все аборигенные виды гастеромицетов – типичные арктоальпийцы. В противоположность этому, все виды клавариоидных грибов полярных пустынь широко распространенные – голарктические, космополитные и мультizonальные. Среди них нет истинных арктических видов, ареал которых ограничивался бы тундровой зоной. Типичные арктоальпийские виды здесь не выявлены, они распространены южнее, в зональных и горных тундрах.

5. Ряд арктоальпийских и биполярных видов Арктики, приуроченных к полярным пустыням, характерен и для соответствующей зоны Антарктиды. Однако в Антарктиде встречается также ряд видов, не свойственных Арктике, как антарктического или американского генеза (*Arrhenia antarctica*, *A. salina*, *Galerina antarctica*, *G. austrocalyptata* и др.), так и космополитов, нахождение которых в Арктике не зафиксировано предположительно вследствие все еще фрагментарной изу-



ченности территории (*Agaricus arvensis*, *A. campestris*, *Agrocybe praecox*, *Cystoderma amianthinum* и др.). Гастеромицеты в Антарктиде пока не выявлены. Для афиллофороидных грибов в естественных условиях данной территории выявлен тот же набор родов (*Multi-clavula* и *Typhula*), соответственно, также представленных только клавариоидной биоморфой и базидиолишайниковой и склероциальной жизненными стратегиями, что и в полярных пустынях Арктики. Другие аборигенные виды афиллофоровых в нативных условиях Арктики и Антарктики пока не выявлены. Вероятно, установленный микологический эталон для афиллофоровых грибов в полярных пустынях, актуален и для Антарктиды.

6. В Арктике не найдены агарикоидные грибы на заносном субстрате, тогда как среди чужеродной фракции этих грибов в Антарктиде на заносной древесине выявлен вид рода *Pholiota*. Вероятность нахождения представителей этого рода в Арктике велика. Среди афиллофороидных грибов на заносном субстрате выявлено 24 вида из 20 родов. В Антарктиде также известно порядка 20 видов из тех же родов (*Bjerkandera adusta*, *Chondrostereum purpureum*, *Cylindrobasidium evolvens*, *Peniophora cinerea*, *Trametes hirsuta*, *T. versicolor*, *Stereum hirsutum* и др.). Эти виды часто встречаются на хозяйственных постройках в тундровой зоне Арктики, но пока не выявлены в полярных пустынях. Набор родов и наиболее часто встречающиеся виды во многом совпадает с результатами, полученными в Антарктиде. В двух сравниваемых регионах, среди наиболее часто выявляемых на заносной древесине отмечают *Amylocorticiellum molle* и *Tulasnella violea*. В Антарктиде и Арктике собран космополитный пороидный гриб *Cerrena unicolor*. Среди морфологических групп в обоих регионах число видов кортициоидных грибов в 3–4 раза превосходит пороидные, что отличает высокоширотные микобиоты от лесных. Перечень чужеродных видов, выявленных в обоих регионах, полностью состоит из таксонов-убиквистов, что позволяет предположить стохастический характер формирования адвентивной микобиоты развивающейся на полярных пределах глобального температурного градиента.

Доминирует мнение, что высокоширотная микобиота характеризуется преобладанием видов с широкими ареалами. Однако в данной работе две трети аборигенных видов грибов выявлены только в одном регионе. Несомненно, подобный результат свидетельствует о фрагментарном выявлении видового состава микобиоты в настоящий момент, и требует проведения дополнительных исследований в различных регионах зоны полярных пустынь.

Выражаем глубокую признательность О. Г. Добровольскому (г. Норильск), А. Н. Шуман (г. Красноярск) и С. В. Маленьких (г. Екатеринбург), Х. Котиранта (г. Хельсинки), Э. Охеной (г. Оулу), Х. Кнудсену (г. Копенгаген) и М. Скьерли (г. Тромсе) за помощь в сборе материала и информацию о встречаемости некоторых видов. За помощь в организации исследований благодарим Р. В. Ершова и М. В. Гаврило. Исследование А. Г. Ширяева проведено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-05-00398). Работа И. В. Змитровича выполнена в рамках госзадания Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН “Биоразнообразие и пространственная структура сообществ грибов и миксомицетов в природных и антропогенных экосистемах”. Исследования О. Ежова проводились в рамках темы № 0409-2015-0141 “Структура и изменчивость популяций лесных сообществ на приарктических территориях Севера Русской равнины” (госрегистрация № ГР АААА-А18-118011690221-0).

#### ЛИТЕРАТУРА

- Александрова В. Д. Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 142 с.
- Ежов О. Н., Ершов Р. В., Змитрович И. В. О находках базидиомицетов в условиях арктической пустыни (Земля Франца-Иосифа) // Бюл. МОИП. Сер. биол. 2012. Т. 117, вып. 4. С. 81–83.
- Ежов О. Н., Гаврило М. В., Змитрович И. В. Грибы архипелага Земля Франца-Иосифа // Тр. Кольского НЦ. 2014. № 4 (23). С. 288–299.
- Ежов О. Н., Змитрович И. В., Ершов Р. В. Новые данные о макромицетах Земли Франца Иосифа // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2016. Т. 121, № 5. С. 64–71.
- Каратыгин И. В., Нездойминого Э. Г., Новожилов Ю. К., Журбенко М. П. Грибы Российской Арктики. СПб., 1999. 212 с.
- Змитрович И. В., Ежов О. Н. Агарикоидные грибы (Basidimycota, Agaricomycetes) // Растения и грибы полярных пустынь Северного полушария / отв. ред. Н. В. Матвеева. СПб.: МАРАФОН, 2015. С. 211–225.

- Нездоймино Э. Л. Грибы рода *Galerina* Earle из полярных пустынь и арктических тундр Советского Союза // Микол. и фитопатол. 1982. Т. 16, вып. 3. С. 208–211.
- Нездоймино Э. Л. Агарикоидные макромицеты архипелагов Земля Франца-Иосифа и Северная Земля // Там же. 2002. Т. 36, вып. 1. С. 35–42.
- Ширяев А. Г. Пространственная структура биоты клавариоидных грибов тундровой зоны Таймыра // Новости систематики низших растений. 2011. Т. 45. С. 133–145.
- Ширяев А. Г. Пространственная гетерогенность видового состава комплекса клавариоидных грибов евразийской Арктики // Сиб. экол. журн. 2013. № 4. С. 495–505 [Shiryayev 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, N 4. P. 381–389].
- Ширяев А. Г. Пространственная дифференциация биоты клавариоидных грибов России: эколого-географический аспект: дис. ... д-ра биол. наук. М., 2014. 304 с.
- Ширяев А. Г. Афиллофороидные грибы // Растения и грибы полярных пустынь северного полушария / отв. ред. Н. В. Матвеева. СПб.: МАРАФОН, 2015. С. 226–238.
- Ширяев А. Г. Изменение разнообразия клавариоидных грибов на модельной трансекте Евразии // Изв. РАН. Сер. геогр. 2018. Вып. 3. С. 57–71.
- Ширяев А. Г., Михалева Л. Г. Афиллофоровые грибы (Basidiomycota) тундр и лесотундр дельты реки Лены и Новосибирских островов (Арктическая Якутия) // Новости систематики низших растений. 2013. Т. 47. С. 155–166.
- Arenz B. E., Held B. W., Jurgens J. A., Blanchette R. A. Fungal colonization of exotic substrates in Antarctica // Fungal Diversity. 2011. Vol. 49. P. 13–22.
- Blanchette R. A., Held B. W., Hellmann L., Millman L., Buntgen U. Arctic driftwood reveals unexpectedly rich fungal diversity // Fungal Ecology. 2016. Vol. 23. P. 58–65.
- Borgen T., Elborne S. A., Knudsen H. A check-list of the Greenland Basidiomycetes // Medd. Grønland, Biosci. 2006. Vol. 56. P. 37–59.
- Bridge P., Spooner B., Roberts P. List of non-lichenized fungi from the Antarctic region. Version 2.3.3. January 2010. [http://www.antarctica.ac.uk/bas\\_research/data/access/fungi/Speciespublic2.html](http://www.antarctica.ac.uk/bas_research/data/access/fungi/Speciespublic2.html).
- CAVM Team. 2003. Circumpolar Arctic Vegetation Map. Scale 1 : 7.500.000. Conservation of Arctic flora and fauna (CAFF). Map N 1. U.S. Fish & Wildlife Service, Anchorage, Alaska.
- Dahlberg A., Bültmann H., Cripps K. L., Eyjólfsdóttir G. G., Gulden G., Kristinsson H., Zhurbenko M. Chapter 10. Fungi // Arctic Biodiversity Assessment. Status and trends in Arctic biodiversity. Conservation of Arctic flora and fauna / ed. H. Meltofte. Akureyri, 2013. P. 356–371.
- Dearness J. Report of the Canadian Arctic Expedition 1913–18. Vol. 4: Botany. Part C: Fungi. Ottawa, 1923. 24 p.
- Geml J., Timling I., Robinson C. H. et al. An arctic community of symbiotic fungi assembled by long-distance dispersers: Phylogenetic diversity of ectomycorrhizal basidiomycetes in Svalbard based on soil and sporocarp DNA // J. Biogeogr. 2011. Vol. 39. P. 74–88.
- Gulden G., Torkelsen A.-E. Fungi I. Basidiomycota: Agaricales, Gasteromycetales, Aphyllophorales, Exobasidiales, Dacrymycetales and Tremellales // A catalogue of Svalbard plant, fungi, algae and cyanobacteria. Norsk Polarinstittutt Skrifter / eds. A. Elvebakk, P. Prestrud. 1996. Vol. 198. P. 173–206.
- Hao Y., Sen-yu C., Blanchette R. A., Liu X.-Z. *Sistotrema brinkmannii*, a psychrotolerant fungus from Antarctic soil // Mycosystema. 2010. Vol. 29. P. 864–868.
- Held B. W., Blanchette R. A. Deception Island, Antarctica, harbors a diverse assemblage of wood decay fungi // Fungal Ecol. 2017. Vol. 121. P. 145–157.
- Høiland K. The basidiolichens of Norway and Svalbard // Graphis Scripta. 1987. Vol. 1. P. 81–90.
- Kirk P. M., Cannon P. F., Minter D. W., Stalpers J. A. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 10th ed. Wallingford: CABI, 2008. 746 p.
- Knudsen H. Fungal diversity // The biodiversity of Greenland – a country study. Pinngortitaleriffik, Grønlands Naturinstitut. 2003. N 55. P. 42–47.
- Kosonen T., Huhtinen S. Wood-rotting basidiomycetes of Svalbard (Norway) // Karstenia. 2008. Vol. 48 (1). P. 21–28.
- Kotiranta H., Mukhin V. A. Aphyllophorales (Basidiomycetes) of Tiksi, Republic of Sakha (Yakutia), North-east Siberia // Ibid. 2000. Vol. 49. P. 65–69.
- Lange M. Arctic gasteromycetes. The genus *Bovista* in Greenland and Svalbard: Arctic and alpine mycology 2 / eds. G. Laursen et al. // Envir. Res. Ser. Vol. 34. 1987. P. 261–271.
- Lange M. Arctic Gasteromycetes II. *Calvatia* in Greenland, Svalbard and Iceland // Nord. Journ. Bot. 1990. Vol. 9. P. 525–546.
- Mattsson J., Flyen A.-C., Nunez M. Wood-decaying fungi in protected buildings and structures on Svalbard // Agarica. 2010. Vol. 29. P. 5–14.
- Ohenoja E., Vauras J., Ohenoja M. The *Inocybe* species found in the Canadian Arctic and West Siberian subarctic, with ecological notes // Arctic and Alpine Mycology 5 / eds. V. A. Mukhin, H. Knudsen. Ekaterinburg, 1998. P. 106–121.
- Oszczyka P., Mleczko P., Karasinski D., Chlebicki A. Timber transported to Antarctica: A potential and undesirable carrier for alien fungi and insects // Biol. Invasions. 2012. Vol. 14. P. 15–20.
- Pegler D. N., Spooner B. M., Smith R. I. L. Higher fungi of Antarctica, the subantarctic zone and Falkland Islands // Kew Bull. 1981. Vol. 35. P. 499–562.
- Redhead S. A. A biogeographical overview of the Canadian mushroom flora // Canad. Journ. Bot. 1989. Vol. 67. P. 3003–3062.
- Ryberg M., Larsson E., Molau U. Ectomycorrhizal diversity on *Dryas octopetala* and *Salix reticulata* in an alpine cliff ecosystems // Arctic, Antarctic and Alpine Res. 2009. Vol. 41 (4). P. 506–514.
- Shiryayev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. III. The arctic zone // Микол. и фитопатол. 2006. Т. 40 (4). С. 294–306.

- Shiryaev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. II. The nemoral zone // *Karstenia*. 2007. Vol. 47 (1). P. 27–45.
- Shiryaev A. G. Longitudinal changes of clavarioid funga (Basidiomycota) diversity in the tundra zone of Eurasia // *Mycology*. 2017. Vol. 8 (3). P. 135–146.
- Shiryaev A. G., Mukhin V. A. Clavarioid-type fungi from Svalbard: Their spatial distribution in the European High Arctic // *North Amer. Fungi*. 2010. Vol. 5 (5). P. 67–84.
- Smith R. I. L. Species diversity and resource relationships of South Georgian fungi // *Antarctic Sci.* 1994. Vol. 6 (1). P. 45–52.
- Yajima Y., Tojo M., Chen B., Hoshino T. *Typhula* cf. *subvariabilis*, new snow mould in Antarctica // *Mycology*. 2017. Vol. 8 (3). P. 147–152.

## **Taxonomic and Ecological Structure of Basidial Macromycete Biota in Polar Deserts of the Northern Hemisphere**

A. G. SHIRYAEV<sup>1</sup>, I. V. ZMITROVICH<sup>2</sup>, O. N. EZHOV<sup>3,4</sup>

<sup>1</sup> *Institute of plant and animal ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences  
620144, Ekaterinburg, 8 March str., 202  
E-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com*

<sup>2</sup> *V. L. Komarov Botanical Garden of the Russian Academy of Sciences  
197376, Saint-Petersburg, Prof. Popov str., 2*

<sup>3</sup> *N. P. Laverov Federal Research Centre for Integrated Studies of the Arctic  
of the Russian Academy of Sciences  
163000, Arkhangelsk, naberezhnaya Severnoy Dviny str., 23*

<sup>4</sup> *Russian Arctic National Park  
163000, Arkhangelsk, ave. Sovetskikh Cosmonavtov, 57*

The results of more than a century history of study of taxonomic and ecological structure of basidial macromycete biota in polar deserts of the Northern Hemisphere are discussed. Nowadays, 77 species of macromycetes, among which 40 species are Agaricoid and 30 – Aphyllophoroid fungi, and 7 are Gasteromycetes, are known from this region. The greatest number of species is known for the Franz Josef Land archipelago and the Severanya Zemlya. All the identified species of Agaricoid and 86 % of Gasteroid fungi are aboriginal representatives of extremely high latitudes, collected under natural conditions, whereas 80 % of the Aphyllophoroid fungi are alien elements. All alien species are able to exist in the region exclusively in the human-modified habitats, colonizing anthropogenic woody and grass substrates, and disappear with the depletion of these resources. Despite the existence of mycobiota at the limit of the global thermal gradient, a concrete species complex of macromycetes that does not occur anywhere in the world is formed here. The most adaptable to such extreme conditions are symbiotrophic species (basioliichens and mycorrhiza-forming). The general features of the organization with the Antarctica mycobiota are established. The possibility of new species appearance in the region is discussed in connection with the intensification of human economic activity and global climate change.

**Key words:** Arctic, adaptation, biogeography, diversity, fungal ecology, extreme climate, Basidiomycota.