

УДК 582.284(571.16)

© А. Г. Ширяев, Н. Н. Агафонова

**РАЗНООБРАЗИЕ И РАСПРОСТРАНЕНИЕ КЛАВАРИОИДНЫХ
ГРИБОВ В ТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ ТОМСКОЙ ОБЛАСТИ**SHIRYAEV A. G., AGAPHONOVA N. N. DIVERISTY AND DISTRIBUTION
OF CLAVARIOID FUNGI IN BOREAL FORESTS OF TOMSK REGION

Среди природно-зональных комплексов клавариоидных грибов России таежный комплекс является наиболее изученным (Shiryayev, 2007; Ширяев, 2009). Основные исследования проведены в горно-таежных районах Урала, Алтая и Дальнего Востока. Обширные территории Западно-Сибирской равнины с ее крупнейшими массивами бореальных лесов выпали из внимания большинства исследователей. Среди регионов равнины Томская обл. является удобным полигоном для выявления общего биоразнообразия, а также особенностей распределения грибов в Западной Сибири, что связано с неоднородностью климатических, почвенных и лесорастительных условий, представляющих непрерывный широтно-зональный ряд от средней тайги до лесостепи (Евсеева, 2001). Этот регион также характеризуется продолжительной историей микологических исследований (Лавров, 1938).

Данные о клавариоидных грибах Западно-Сибирской равнины немногочисленны, причем для Томской обл. они особенно скудны. Упоминания об исследуемой группе грибных организмов имеются в работах Н. Н. Лаврова (1938, 1951), Э. Х. Пармасто (1965), А. М. Жукова (1973, 1980), а также в статьях Л. С. Миловидовой и соавторов (1973, 1980а, 1980б), Н. В. Перовой, А. И. Горбуновой (2001), А. П. Кошелевой, Н. Л. Кутафевой (2004), Н. Н. Агафоновой и соавторов (2007). Всего в этих работах для области упоминается 19 видов клавариоидных грибов.

Томская обл. расположена в юго-восточной части Западно-Сибирской равнины, ее площадь составляет 316 тыс. км². Климат континентальный, средняя годовая температура воздуха составляет -3.5° на севере и -0.3° C на юге области (Евсеева, 2001). Абсолютная минимальная температура равна -55° C, максимальная — 39.6° C при продолжительности безморозного периода 115 суток. Средняя многолетняя продолжительность вегетационного периода на севере (Александровский район) составляет 159, а на крайнем юге области — 183 суток. По количеству атмосферных осадков большая часть территории области относится к зоне достаточного увлажнения и варьирует от 358 мм на юго-западе до 571 мм на западе области. Наибольшее количество осадков приходится на теплый период года — июль и август. Широко распространена вечная мерзлота, встречающаяся по всей северной и центральной части области (Евсеева, 2001).

В ботанико-географическом отношении Томская обл. располагается в тайге, а ее крайний юг входит в лесостепную зону (рис. 1). Территория области равнинная, поэтому между природными зонами резкой границы нет. Северная часть представлена средней тайгой, для которой характерны болотные, торфяно-подзолистые почвы с доминированием *Pinus sibirica*, *P. sylvestris* и *Picea obovata* и вторичные мелколиственные леса, представленные березами и осинкой (*Betula pendula*, *B. pubescens*, *Populus*

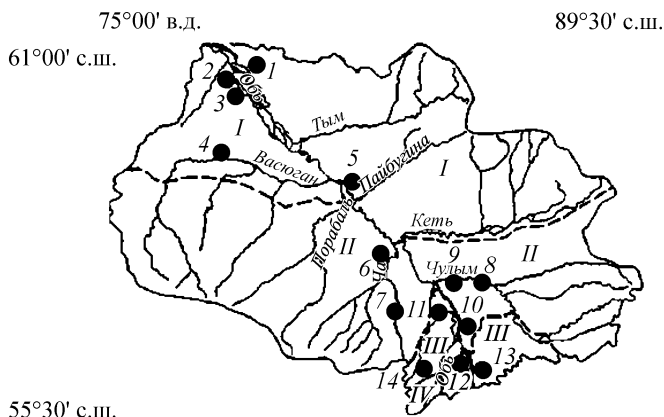


Рис. 1. Места сбора клавариоидных грибов и природное районирование Томской обл. (по: Евсева, 2001).

Римскими цифрами отмечены растительные природно-зональные комплексы Томской обл.: I — средняя тайга (СТ), II — южная тайга (ЮТ), III — подтайга (ПТ), IV — лесостепь (ЛС). Арабскими цифрами отмечены места работ. СТ: 1 — Александровский район, окр. пос. Стрежевой (60°44' с. ш. и 77°41' в. д.); 2 — Александровский район, окр. пос. Медведево (60°36' с. ш. и 77°20' в. д.); 3 — Александровский район, окр. пос. Александрово (60°23' с. ш. и 77°53' в. д.); 4 — Каргаковский район, окр. пос. Новый Тевриз (59°07' с. ш. и 77°31' в. д.); 5 — Парабельский район, 7 км восточнее пос. Нарым (58°56' с. ш. и 81°42' в. д.). ЮТ: 6 — Чаинский район, 3 км юго-западнее пос. Новогорное (58°13' с. ш. и 82°35' в. д.); 7 — Бачкарский район, окр. дер. Рождественка (57°51' с. ш. и 82°37' в. д.); 8 — Молчановский район, окр. пос. Батурино (57°42' с. ш. и 85°08' в. д.); 9 — Молчановский район, окр. дер. Черкесово (57°49' с. ш. и 84°11' в. д.); 10 — Томский район, 2,5 км восточнее пос. Самушь (56°45' с. ш. и 84°44' в. д.). ПТ: 11 — Кривошеинский район, окр. пос. Кривошеино (57°18' с. ш. и 83°54' в. д.); 12 — Томский район, окр. пос. Тимирязевский (56°27' с. ш. и 84°51' в. д.); 13 — окр. г. Томска (56°24' с. ш. и 84°59' в. д.); 14 — Шегарский район, окр. дер. Сафроновка (56°20' с. ш. и 83°54' в. д.).

tremula). Велика роль болот. В южнотаежных лесах, распространенных практически по всему югу области, повсеместно встречается *Abies sibirica*, образуя смешанные леса с кедром, елью и сосной. Под пологом растут *Sorbus sibirica*, *Padus racemosa*, *Viburnum opulus*, *Lonicera* sp., *Rosa* spp., *Spirea* spp. По древним ложбинам стока, на песчаных почвах, доминируют сосновые боры. На крайнем юге области встречаются подтаежные леса (подзона характерна только для Западной Сибири и не встречается западнее Урала и в Восточной Сибири) на серых лесных дерново-глеевых почвах. Основу растительности составляют мелколиственные (березовые и осиновые) леса, в смеси с интразональной растительностью, представленной *Salix* spp., *Populus tremula*, *P. nigra*, *Padus racemosa*, *Alnus incana*. Болота крайне редки. Небольшой участок на крайнем юге области занят лесостепью на серых лесных почвах и выщелоченных черноземах. Здесь березовые и осиновые колки чередуются с остепненными лугами (Евсева, 2001).

Полевые работы проводили в течение пяти лет А. Г. Ширяев (2004—2005 г.) и Н. Н. Агафонова (2004—2008 гг.) во всех природно-зональных комплексах Томской обл. Полученные материалы обобщены в табл. 1. В схожие сроки было просмотрено максимально полное количество потенциальных типов субстратов (местообитаний) для каждого природно-зонального комплекса. Под образцом (единицей учета) i -го вида принята группа (колония, скопление) плодовых тел i -го вида, отстоящая от другой аналогичной группы не менее чем на 15 м. Обнаружение базидиом i -го вида в группе рассматривается как одна единица учета независимо от количества базидиом и размера группы. Для оценки обилия i -го вида рассчитан показатель встречаемости, как отношение числа единиц учета i -го вида к общему числу единиц учета (Новожилов, 2005). Также за единицу учета принято упоминание i -го вида в литературе, если указывается относительно точное местонахождение — район или окрестности населенного пункта и субстрат.

Видовое разнообразие вычислено с помощью индекса Шеннона: $H' = -\sum P_i \log P_i$, где P_i относительное обилие i -го вида, равное n_i/N , n_i — число регистраций (единиц учета) каждого вида, N — общее число единиц учета всех видов в анализируемом

<i>C. laeticolor</i> (Berk. et M. A. Curtis) R. H. Petersen	1	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	1	—	—
<i>C. luteocalba</i> (Rea) Corner	1	1	—	—	2	—	—	—	—	2	—	—	—	—
<i>C. umbrinella</i> (Sacc.) Corner [= <i>Clavaria cinereoides</i> G. F. Atk.]	1	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—
<i>Lentaria afflata</i> (Lagger) Corner	w	—	—	1	—	—	—	—	2	—	—	—	—	1
* <i>L. byssiseta</i> Corner	w	2	1	1	2	1	1	—	1	2	—	2	—	—
<i>L. dendroidea</i> (O. R. Fr.) J. H. Petersen	1	—	—	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>L. subcaulescens</i> (Rebent.) Rauschert	w	—	—	1	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
<i>Macropyphula fistulosa</i> (Holmsk.) R. H. Petersen	1	1	1	1	1	—	—	—	2	—	—	1	—	—
<i>M. juncea</i> (Alb. et Schwein.) Berthier	1	1	2	1	1	1	—	—	2	2	3	1	2	2
<i>Mucronella bresadolae</i> (Quél.) Corner	w	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
* <i>Mucronella calva</i> (Alb. et Schwein.) Fr.	w	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. flava</i> Corner	w	—	—	—	2	—	—	—	—	—	1	—	—	—
<i>Multiclavula corynoides</i> (Peck) R. H. Petersen	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. mucida</i> (Pers.) R. H. Petersen	w	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>M. vernalis</i> (Schwein.) R. H. Petersen	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Pterula gracilis</i> (Desm. et Berk.) Corner	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>P. subulata</i> Fr. [= <i>P. multifida</i> (Chevall.) Fr.]	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
* <i>Ramaria abietina</i> (Pers.) Quél.	1	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—
* <i>R. apiculata</i> (Fr.) Donk	w	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>R. botrytis</i> (Pers.) Ricken	my	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>R. corrugata</i> (P. Karst.) Schild	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
* <i>R. eumorpha</i> (P. Karst.) Corner [= <i>Clavaria in-valii</i> Cotton et Wakef.]	1	1	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>R. fennica</i> (P. Karst.) Ricken	my	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
* <i>R. flaccida</i> (Fr.) Bourdot	1	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>R. flavicingula</i> R. H. Petersen	my	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
* <i>R. flavobrunnescens</i> (G. F. Atk.) Corner	my	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
* <i>R. formosa</i> (Pers.) Quél.	my	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
* <i>R. gracilis</i> (Pers.) Quél.	1	1	—	—	2	—	—	—	—	—	—	—	—	—

Таблица 1 (продолжение)

Вид	Субстрат	Средняя тайга						Южная тайга						Подтайга		
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
<i>Ramaria pallida</i> (Schaeff.) Ricken	my	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>R. patulosa</i> (S. Lundell) Schild	my	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>R. rubella</i> (Schaeff.) R. H. Petersen	w	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>R. spinulosa</i> (Pers.) Quéf.	my	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
* <i>R. stricta</i> (Pers.) Quéf.	w	1	1	1	1	2	2	1	2	1	1	1	2	1	1	1
<i>R. subdecurvens</i> (Coker) Corner [= ? <i>R. altaica</i> Schwarzman et Filimonova]	s	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>R. suecica</i> (Fr.) Donk	l	1	1	1	2	1	1	2	2	1	1	1	1	—	—	—
<i>R. testaceoflava</i> (Bres.) Corner	my	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	3	—	—	—
<i>Ramariopsis biformis</i> (G. F. Atk.) R. H. Petersen	l	—	—	1	—	1	—	2	—	—	—	1	—	—	—	2
<i>R. crocea</i> (Pers.) Corner	s, l	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	2
<i>R. kunzei</i> (Fr.) Corner	l	1	1	—	—	—	1	1	—	—	—	—	1	—	—	—
* <i>R. pulchella</i> (Boud.) Corner	s, l	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1
<i>R. subtilis</i> (Pers.) R. H. Petersen [= <i>Clavaria di-</i> <i>chotoma</i> Gobey, <i>C. macropus</i> Pers., <i>C. subti-</i> <i>lis</i> Pers.]	l	—	—	1	1	—	—	2	2	—	—	—	1	—	—	1
<i>R. tenuiramosa</i> Corner	l	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—
<i>R. vestitipes</i> (Peck) Corner	l	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
* <i>Sparassis crispa</i> (Wulfen) Fr.	wp	—	—	—	1	—	—	—	—	—	5	—	—	—	—	—
<i>Typhula abietina</i> (Fuekel) Corner	l	—	1	—	—	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. capitata</i> (Pat.) Berthier	l	1	—	—	1	1	2	1	—	—	—	—	1	—	—	—
<i>T. caricina</i> P. Karst.	l	1	—	2	—	2	—	3	1	2	—	—	—	—	—	1
<i>T. chamaemori</i> L. Holm et K. Holm	l	—	2	—	1	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>T. crassipes</i> Fuekel [= <i>T. corallina</i> Quéf.]	l	2	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	—	—	—
<i>T. culmigena</i> (Mont. et Fr.) Berthier	l	—	1	2	1	2	2	1	2	2	2	1	2	1	2	2
<i>T. erythropus</i> (Pers.) Fr.	l	2	1	3	2	3	3	4	4	5	3	4	7	3	3	3

<i>T. graminum</i> P. Karst.	1	1	2	1	1	2	—	—	—	—	2	1	1	—	—
<i>T. hyalina</i> (Quél.) Berthier	1	1	—	1	—	—	2	—	—	2	—	2	—	—	—
<i>T. incarnata</i> Lasch	l, gp	—	—	2	—	—	—	1	—	—	—	—	1	—	—
<i>T. ishikariensis</i> S. Imai	gp	—	—	—	—	—	—	—	—	—	1	—	—	—	—
<i>T. lutescens</i> Boud.	1	3	2	1	4	3	2	1	3	2	2	2	—	1	1
<i>T. micans</i> (Pers.) Berthier [= <i>T. anceps</i> P. Karst.]	1	1	—	—	2	1	1	—	1	2	1	4	3	4	4
<i>T. olivascens</i> Berthier	1	—	—	—	—	—	—	—	—	2	—	—	1	—	1
<i>T. phacorhiza</i> (Reichardt) Fr.	l, gp	2	2	4	3	2	2	3	2	2	3	2	2	2	3
<i>T. quisquiliaris</i> (Fr.) Henn.	1	1	—	1	1	2	—	2	2	2	1	2	2	1	—
<i>T. scleroitoides</i> (Pers.) Fr.	1	4	3	3	5	3	3	2	3	2	3	2	2	2	2
<i>Typhula setipes</i> (Grev.) Berthier [= <i>Clavaria gy-</i> <i>rans</i> Batsch, <i>C. pusilla</i> Pers., <i>Pistillaria dia-</i> <i>phana</i> (Schumach.) Fr., <i>P. maculicola</i> Peck, <i>P. ovata</i> (Pers.) Fr., <i>Typhula grevillei</i> Fr., <i>T. pragensis</i> Pilát]	1	2	4	3	4	2	3	3	3	4	1	2	3	3	1
<i>T. spathulata</i> (Peck) Berthier	1	—	—	1	—	—	—	—	—	—	2	—	1	—	—
<i>T. struphiopteridis</i> Corner	1	—	—	—	—	—	—	—	1	2	—	—	—	1	—
<i>T. todei</i> Fr. [= <i>T. athyrii</i> Remsberg]	1	1	—	1	—	1	—	1	—	2	2	1	1	—	—
* <i>T. trifolii</i> Rostr.	l, gp	2	—	—	—	—	—	3	—	2	1	2	1	—	—
<i>T. unctalis</i> (Grev.) Berthier	1	3	3	4	5	3	4	4	5	3	4	4	3	2	3
<i>T. variabilis</i> Riess	1	3	5	3	2	4	3	4	2	4	3	4	4	6	4

Примечание. Места проведения работы (названия локалитетов и природные зоны) соответствуют указанным на рис. 1. Виды, известные для области по литературным данным, отмечены звездочкой. Для каждого места работы указано количество собранных образцов (учетных единиц). Тип субстрата, на котором обнаружены плодовые тела согласно А. Г. Ширяеву (2006): l — на подстилке, s — на почве, w — на отмершей древесине, m — на мхах, gp — на травах, wr — на деревьях, mu — микоризообразователи.

наборе данных (Magurran, 2004). Для вычисления доминирования использован индекс Симпсона: $D = \sum P_i^2$. Для сравнения видового состава различных сообществ использован коэффициент Сёренсена—Чекановского: $C_s = 2C/(A+B)$, где A — общее количество видов в первом сообществе, B — общее количество видов во втором сообществе, C — количество общих видов для сравниваемых сообществ. Специфичность выявленных природно-зональных комплексов оценивали с помощью коэффициента специфичности: $C_c = n_1/N / n_2/N$, где n_1 — количество специфических видов для комплекса, n_2 — количество видов в комплексе, N — общее количество видов во всех комплексах. Дендрограмма построена по программе Statistica 6.0, где использован метод кластеризации Варда, а в качестве меры различий выступает коэффициент Пирсона. Оценка обилия видов (см. ранее) проводилась согласно следующим критериям (Новожил, 2005): R — редкий (< 0.5 % от всех находок), O — случайный (> 0.5—1.5 %), C — обычный (> 1.5—3 %), A — обильный (> 3 % от всех находок).

В результате проведенных исследований собрано 570 образцов (единиц учета), включающих 268 полевых образцов, 243 записи в полевом дневнике и 59 литературных заметок. В общем для средней тайги имеются 200 ед. учета, для южной тайги — 236 и для подтайги — 133 (табл. 2). Собранный материал хранится в Микологическом гербарии Института экологии растений и животных УрО РАН в Екатеринбурге (SVER) и коллекционном фонде «Mycota» при музейном комплексе Томского государственного университета.

Кортициоидные грибы родов *Ramaricium*, *Kavinia*, *Clavulicium* и кантареллоидный — *Gomphus*, а также гетеробазидиальные — *Tremelloendropsis* (*Aphelaria*), *Calocera* и *Eocronartium* не рассматриваются в данной работе. В аннотированном списке (табл. 1) таксономия, номенклатура и сокращения фамилий авторов таксонов клавариоидных грибов приведены в соответствии с базой данных Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org>).

Изучение 570 образцов клавариоидных грибов, относящихся к 91 виду базидиальных грибов, показало, что из 16 выявленных родов крупнейшими являются *Typhula* (24 вида) и *Ramaria* (19 видов); остальные включают не более девяти видов — *Clavaria* (9), *Ramariopsis* (7), *Clavulinopsis* (6), *Clavariadelphus* (4), *Clavulina* (4), *Lentaria* (4), *Mucronella* (3), *Multiclavula* (3), *Macrotyphula* (2), *Pterula* (2); по одному виду из четырех родов — *Artomyces*, *Ceratellopsis*, *Clavicornia* и *Sparassis*. Коэффициент видовой насыщенности рода составляет 5.7. Высокая доля представителей тифуловых грибов свидетельствует о доминировании бореальных черт, однако большое количество рамариевых грибов говорит о сильных позициях неморальной группы. Вероятно, можно констатировать, что выявленный комплекс клавариоидных грибов характерен для региона, занимающего промежуточную позицию между таежной и неморально-степной биотой, с преобладанием «северных» черт в средней тайге и «южных» в подтайге, при этом в южной тайге происходит закономерное смешивание характеристик. Таксономический спектр выявленного комплекса сходен с таковыми других бореальных регионов Евразии и может рассматриваться как полночленный на уровне родов (Ширяев, 2006).

Семь видов (*Clavariadelphus truncatus*, *Clavicornia taxophila*, *Clavulinopsis fusiformis*, *Ramaria fennica*, *R. flavicingula*, *Ramariopsis crocea*, *R. vestitipes*) впервые упоминаются для таежного комплекса Западно-Сибирской равнины, где на данный момент насчитывается 120 видов клавариоидных грибов. Большая часть выявленных видов являются широко распространенными — космополитными, голарктическими или евроазиатскими, что дает высокий уровень схожести ($C_s = 0.78 \pm 0.12$) с таежными комплексами других регионов Евразии (рис. 2). Восемь видов являются наиболее обильными (> 3 % от 570), что составляет 41 % от всех собранных образцов, но при этом они включают лишь 8.8 % видов выявленного комплекса; одновременно редкими (< 0.5 % от 570) являются около половины всех видов (45 %), которые включают лишь 10.5 % всех отмеченных образцов.

У большинства видов, встречающихся во всех трех природных зонах со схожим или малозначимо высоким обилием в той или другой зоне, не обнаружено замет-

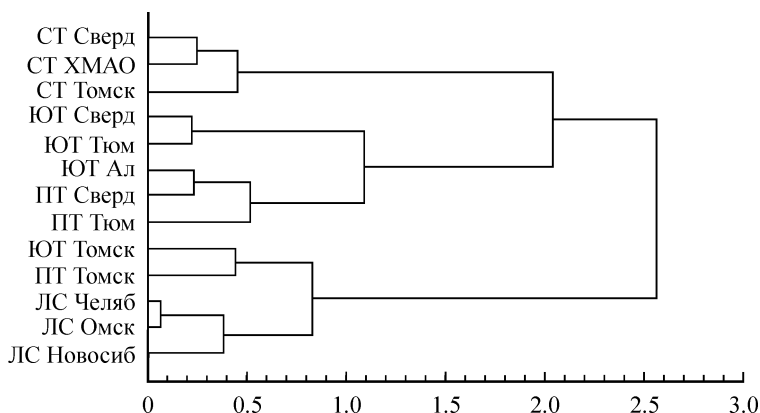


Рис. 2. Сходство видового состава комплексов клавариоидных грибов Урало-Сибирского региона.

СТ Сверд — средняя тайга Свердловской обл.; СТ ХМАО — средняя тайга Ханты-Мансийского АО; СТ Томск — средняя тайга Томской обл.; ЮГ Сверд — южная тайга Свердловской обл.; ЮГ Тюм — южная тайга Тюменской обл.; ЮГ Ал — южная тайга северо-западного склона Алтая; ПТ Сверд — подтайга Свердловской обл.; ПТ Тюм — подтайга Тюменской обл.; ЮГ Томск — южная тайга Томской обл.; ПТ Томск — подтайга Томской обл.; ЛС Челяб — лесостепь Челябинской обл.; ЛС Омск — лесостепь Омской обл.; ЛС Новосиб — лесостепь Новосибирской обл.

ной зональной динамики. В Западной Сибири, как и в других таежных регионах (Ширяев, 2004), к группе эврибионтов относятся *Clavaria argillacea*, *Clavulina cinerea*, *Clavulinopsis helvola*, *Lentaria byssiseda*, *Macrotyphula juncea*, *Typhula erythropus*, *T. setipes*, но некоторые проявляют выраженную приуроченность к южным (*Artomyces ruxidatus*, *Clavaria fragilis*, *Clavulina rugosa*, *Ramariopsis tenuiramosa*, *Typhula micans*) или к северным регионам (*Clavariadelphus sachalinensis*, *Pterula gracilis*, *Ramaria abietina*, *Typhula capitata*, *T. caricina*, *T. incarnata*, *T. lutescens*, *T. sclerotioides*). Все специфические виды для южной тайги представляют «южный» элемент среди выявленного бореального комплекса — *Clavaria rosea*, *Clavariadelphus truncatus*, *Clavulina amethystina*, *Clavulinopsis umbrinella*, *Ramaria flavicingula*, *R. testaceoflava* и др. Для подтайги такой вид лишь один — *Ramariopsis crocea*, но в сумме группа видов, отмеченных только в этих двух зонах (19) или с ценооптимумом в южной части региона, составляет треть всех видов. В противоположность видам, преобладающим в южной части, виды северного распространения, для которых южной границей является южная тайга или с ценооптимумом в средней тайге (*Clavaria sphagnicola*, *Clavicornona taxophila*, *Multiclavula corynoides*, *M. vernalis*), составляют 17 % от всего видового состава.

В природно-зональном ряду наиболее богатой является южная тайга, где отмечены 87 видов, что составляет 95.6 % от общего видового состава, а в районах с более пессимальными условиями этот показатель закономерно снижается, составляя в средней тайге 84.6 %, а в подтайге — 73.6 % (табл. 2). Для южной тайги характерен наивысший коэффициент специфичности, более чем в 3 раза превосходящий таковой для средней тайги и в 6 раз подтаежный. Для южнотаежного комплекса характерны максимальные показатели коэффициента видовой насыщенности рода и семейства, а также индекса разнообразия ($H = 3.9$) и минимальный индекс доминирования ($D = 0.019$). Это подтверждает тезис об оптимальных экологических условиях данной природной зоны (Евсеева, 2001), следствием чего является закономерное усложнение структуры комплекса клавариоидных грибов (Ширяев, 2006).

Более 87 % клавариоидных грибов региона встречается в лесных ценозах, среди которых 70 видов являются лесными. Несмотря на то что комплексы клавариоидных грибов хвойных и лиственных лесов имеют схожее видовое богатство (70 и 66 видов соответственно), они сильно различаются по составу образующих их таксонов. Эти различия выражаются в большом количестве специфических видов для каждого класса формаций — 20 видов для хвойных ($C_c = 0.29$; $V/P = 7.9$) и 14 видов для листвен-

Таблица 2

**Видовое богатство и разнообразие комплекса клавариоидных грибов
в таежных подзонах Томской обл.**

Категория оценки	Средняя тайга	Южная тайга	Подтайга	Томская обл.
Число образцов	200	236	133	570
Число видов	73	87	67	91
Число родов	15	16	15	16
V/P	4.9	5.5	4.5	5.7
C _c	0.04	0.13	0.02	—
H'	3.71	3.92	3.62	—
D	0.027	0.019	0.036	—

Примечание. V/P — коэффициент видовой насыщенности рода; V/C — коэффициент видовой насыщенности семейства; C_c — коэффициент специфичности; H' — индекс разнообразия Шеннона; D — индекс доминирования Симпсона.

ных лесов (C_c = 0.21; V/P = 6.1). Наибольшее количество видов клавариоидных грибов отмечено в доминирующих типах лесных формаций региона — сосновых и березово-осиновых лесах.

Практически все выявленные клавариоидные грибы ведут сапротрофный образ жизни (табл. 3), образуя плодовые тела на отмершей древесине, подстилке, травах или на почве. При этом наименьшая их доля отмечена в южной тайге (69 %), а в средней тайге и подтайге этот показатель возрастает до 84 и 88 % соответственно. Виды из рода *Ramaria* (*R. botrytis*, *R. fennica*, *R. flavicingula*, *R. flavobrunnescens*, *R. formosa*, *R. pallida* и др.), способные образовывать эктомикоризы, достигают максимальной представленности в южной тайге (14 %). Однако, по последним данным, микоризу образуют все клавариоидные грибы, встречающиеся на почве, отмершей древесине и подстилке, за исключением тифуловых грибов (*U. Kõljalg*, личное сообщение).

Таблица 3

**Трофическая структура комплекса клавариоидных грибов
в таежных подзонах Томской обл.**

Трофическая группа	Средняя тайга	Южная тайга	Подтайга
Сапротрофные	65/62	73/60	61/59
На древесине	11/7	12/8	11/6
хвойных	9/4	10/4	5/2
лиственных	7/1	8/1	9/2
На подстилке	48/37	55/37	51/38
хвойных	13/6	19/9	18/7
лиственных	17/7	25/8	21/8
травянистых	23/10	25/14	25/16
Среди мхов	11/1	15/0	4/0
Гумусовые	16/4	28/8	23/7
Паразитические	5/2	5/2	3/1
Микоризные	6/6	12/12	5/5

Примечание. В числителе — общее количество видов в трофической группе, в знаменателе — количество видов, специфичных для этой трофической группы.

Лишь два выявленных вида (*Sparassis crispa* и *Typhula ishikariensis*) являются облигатными паразитическими биотрофами.

Наибольшее количество сапротрофных клавариоидных грибов таежных сообществ, как и тундровых (Ширяев, 2008б, 2009), отмечено на подстилке, при этом преобладают виды, образующие плодовые тела на отмерших травах. Очевидно, что их доля (в целом/субстратспецифичных) схожа для всего лесного комплекса равнины ($0.3 \pm 0.03/0.15 \pm 0.03$), и лишь в подтаежных лесах, как и в безлесных районах, эти показатели начинают расти ($0.37/0.24$). Наивысшая доля специфичных видов на отмерших травах (табл. 3) характерна для средней тайги (2.3), а в южной тайге и подтайге этот показатель уменьшается (1.78 и 1.56 соответственно) благодаря сокращению доступного субстрата, а также экологическим особенностям видов, образующих эту группу. Группа видов на отмерших травах, как и близкая на отмерших листьях, — это преимущественно представители рода *Typhula* (на 90 и 80 % соответственно), характеризующегося наивысшими показателями богатства и разнообразия в таежной зоне (Ширяев, 2008а, 2008б). В Западной Сибири ценооптимум для группы подстилочных сапротрофов находится в южной тайге, однако внутри этой группы наблюдается очевидное разделение центров активности для группы видов, образующих плодовые тела на отмерших травах (ценооптимум в средней тайге), а для видов, образующих плодовые тела на отмерших листьях, — в южной тайге.

Второе место среди сапротрофов занимают напочвенные, гумусовые виды, подчиняющиеся зональным закономерностям гумусообразования, выражающегося в увеличении доли напочвенных видов (табл. 3) и уровня специфичности, от северных районов (средняя тайга) к южной тайге и подтайге ($0.25/0.29/0.31$ соответственно). Это согласуется с правилом, что с севера на юг содержание гумуса в почве увеличивается, а вместе с этим и количество видов напочвенных видов нарастает, достигая максимума в лесостепях, степях, степных поясах гор (Бурова, 1986), что хорошо подтверждается данными по распространению клавариоидных (Hansen, Knudsen, 1997; Ширяев, 2006) и агарикоидных грибов других регионов.

Способность к развитию на отмершей древесине проявляют 13 видов, из которых 9 являются облигатными ксилотрофами (69.2 %), а наибольшее их количество отмечено на основных лесообразующих породах — пихте, сосне, ели, березе и осине (табл. 3). Большая часть ксилотрофных клавариоидных грибов в Томской обл. отмечается в южнотаежных лесах (табл. 3). Половина из них являются политрофами, развиваясь как на хвойных, так и на лиственных породах. Максимальной степенью политрофности характеризуются *Artomyces pyxidatus* и *Ramaria stricta*, развивающиеся на древесине всех отмеченных пород примерно со схожим уровнем обилия. Однако у большинства политрофных видов обнаружена субстратная специализация, что проявляется в приуроченности к определенному кругу древесных растений в избирательности по отношению к отдельным видам пород хозяев в различных условиях (Мурашкинский, 1939; Мухин, 1993; Ширяев, 2006).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Агафонова Н. Н., Крючкова О. Е., Кутафьева Н. П., Гашкова С. И. Макромицеты Томской области (Западная Сибирь). 2. Афиллофоровые грибы // Новости систематики низших растений. 2007. Т. 41. С. 92—101.

Бурова Л. Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 222 с.

Евсеева Н. С. География Томской области: природные условия и ресурсы. Томск: Томск. ун-т, 2001. 222 с.

Жуков А. М. Новые для флоры Сибири грибы порядка Aphyllophorales // Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. Новосибирск, 1973. С. 109—116.

Жуков А. М. Дереворазрушающие грибы Приобья // Водоросли, грибы и лишайники лесостепной и лесной зон Сибири. М.: Наука, 1980. С. 144—183.

Кошелева А. П., Кутафьева Н. П. Биота макромицетов междуречья Оби и Томи (Томская область, Западная Сибирь) // *Новости систематики низших растений*. 2004. Т. 37. С. 106—115.

Лавров Н. Н. Флора грибов и слизевиков Сибири и смежных областей Европы, Азии и Америки // *Тр. БИН*. 1938. Т. 3, вып. 2. С. 1—167.

Лавров Н. Н. Флора грибов и слизевиков Сибири и смежных областей Европы, Азии и Америки / *Тр. Томск. ун-та. Сер. биол.* 1951. Вып. 4. 311 с.

Миловидова Л. С., Плац М. Ш., Толстова Н. Ю. Видовой состав базидиальных грибов томского Приобья // *Водоросли, грибы и лишайники юга Сибири*. М.: Наука, 1980а. С. 183—213.

Миловидова Л. С., Плац М. Ш., Толстова Н. Ю. Гомобазидиальные грибы томского Приобья // *Вопр. биологии*. Томск: Томск. ун-т, 1980б. С. 65—68.

Миловидова Л. С., Толстова Н. Ю., Шейкина С. И. О развитии грибов-макромицетов в некоторых районах Томской области летом 1972 года // *Сб. работ молодых ученых «Вопросы ботаники, зоологии и почвоведения»*. Вып. 1. Томск: Томск. ун-т, 1973. С. 43—47.

Мурашкинский К. Е. Горно-таежные трутовики // *Тр. Омского с.-х. ин-та*. 1939. Т. 17. С. 75—108.

Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 231 с.

Новожилов Ю. К. Миксомицеты (класс Mucormycetes) России: таксономический состав, экология и география: Дис. ... д-ра биол. наук: СПб., 2005. 48 с.

Пармасто Э. Х. Определитель рогатиковых грибов СССР (сем. Clavariaceae). М.; Л.: Наука, 1965. 167 с.

Перова Н. В., Горбунова И. А. Макромицеты юга Западной Сибири. Новосибирск: СО РАН, 2001. 158 с.

Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы Урала. I. Бореально-лесная зона // *Микология и фитопатология*. 2004. Т. 38, вып. 4. С. 59—72 (на англ.).

Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы Урала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 24 с.

Ширяев А. Г. Биоразнообразие и распространение грибов семейства Turphulaceae Jülich в России (предварительный результат) // *Матер. конф. «Высшие базидиальные грибы: индивидуумы, популяции, сообщества»* (Москва, МГУ, 3—6 февраля 2008 г.). М.: Восток—Запад, 2008а. С. 136—142.

Ширяев А. Г. Изменения микобиоты Урало-Сибирского региона в условиях глобального потепления и антропогенного воздействия // *Вест. экологии, лесоведения и ландшафтоведения*. 2008б. № 9. С. 67—83.

Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы бореальных лесов Урало-Сибирского региона: разнообразие, распространение, экологическая роль // *Матер. Всерос. науч.-практ. конф. «Макромицеты бореальной зоны»*. Красноярск, 2009 (в печати).

Hansen L., Knudsen H. (eds). *Nordic Macromycetes. Vol. 3: Heterobasidioid, aphylophoroid and gastromycetoid Basidiomycetes*. Copenhagen: Nordsvamp, 1997. 444 p.

Magurran A. E. *Measuring biological diversity*. Blackwell Publishing, 2004. 218 p.

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

Институт экологии растений и животных УрО РАН

Поступила 3 III 2009

Екатеринбург

26081978@mail.ru

Томский государственный университет

НИИ биологии и биофизики

Томск

Р Е З Ю М Е

В таежных лесах Томской обл. собран 91 вид клавариоидных грибов, включая семь новых видов для всей таежной зоны Западно-Сибирской равнины, где на данный момент известно 120 видов. Таксономическая структура выявленного комплекса схожа с таковыми для других таежных регионов Евразии. Восемь наиболее обильных видов включают 41 % всех собранных образцов, в противоположность чему более половины списка видов составляют редкие виды, включающие лишь 10.5 % собранных образцов. Более половины выявленных видов являются эврибионтами (выявлены во всех природных зонах равнины). Доминируют широко распространенные виды. Южнотаежный комплекс является наиболее богатым, в силу того что здесь отмечено 95.6 % видов, известных для региона. Выявлены наивысший уровень специфичности (в 3 раза выше, чем в средней тайге, и в 6 раз, чем в подтайге), максимальный коэффициент видовой насыщенности рода (5.5) и индекс разнообразия Шеннона (3.9), при минимальном уровне индекса доминирования Симпсона (0.019). Данные характеристики в очередной раз подтверждают тезис о том, что микобиота получает максимальное развитие в регионах с оптимальными гидротермическими условиями, которые в условиях Западно-Сибирской равнины характерны для южнотаежных лесов.

Ключевые слова: таежная зона, клавариоидные грибы, Западная Сибирь.

S U M M A R Y

Ninety-one species of clavarioid fungi (Basidiomycota) found in the boreal forests of the Tomsk district (SE of West-Siberian plain) including seven new species for the whole plain, where 120 species are known nowadays. Taxonomical spectrum of the revealed complex is similar to those of other boreal regions of Eurasia and can be considered as adequate on genera level. Eight species are abundant and they counting 41 % of whole collected specimens, as opposed about half of check-list are rare includes 10.5 % of whole specimens. More than half of species are euribionts (present in whole nature zones of the West Siberia, wide spread). As a rule, wide spread species are most abundant. Most rich zone is southern taiga, with 95.6 % species from total list, with highest level of specialization (in three times higher than middle taiga and six times than subtaiga), maximum species/genus ratio (5.5) and Shannon diversity index (3.9) as well as lowest Simpson dominance index (0.019). As a whole these characteristics fit well with thesis, that the most complicated structure of the clavarioid fungi's complex is in the nature zone with optimal hydrothermal conditions.

Key words: boreal zone, clavarioid fungi, taiga, West Siberia.