

ISSN 0568-5435

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

ACADEMIA SCIENTIARUM ROSSICA
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

**НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ
НИЗШИХ РАСТЕНИЙ**

ТОМ 43

NOVITATES SYSTEMATICAE
PLANTARUM NON VASCULARIUM

TOMUS XLIII



Товарищество научных изданий КМК
Санкт-Петербург — Москва ❖ 2009

КЛАВАРИОИДНЫЕ ГРИБЫ ТУНДРОВОЙ И
ЛЕСОТУНДРОВОЙ ЗОН КОЛЬСКОГО ПОЛУОСТРОВА
(МУРМАНСКАЯ ОБЛАСТЬ)

CLAVARIOID FUNGI OF THE TUNDRA
AND FOREST-TUNDRA ZONES OF KOLA PENINSULA
(MURMANSK REGION)

Институт экологии растений и животных УрО РАН
Лаборатория фитомониторинга и охраны растительного мира
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, д. 202
26081978@mail.ru

Пятьдесят шесть видов клавариоидных грибов из 14 родов отмечены в высокоширотных районах Кольского полуострова, из них 55 выявлены в лесотундре и 30 — в южных тундрах. Два вида (*Mucronella flava* и *Ramaria testaceoflava*) впервые отмечены в лесотундровой зоне России. Наибольшее видовое богатство отмечено для рода *Typhula* (19 видов), а три крупнейших рода *Typhula*, *Ramaria* и *Clavaria* включают в сумме 53.6% всех выявленных видов. Коэффициент видовой насыщенности рода в лесотундре равен 4.0, а в южных тундрах — 3.7. Уровень видового богатства, разнообразия (индекс Шеннона) и доминирования (индекс Симпсона) сходны с таковыми для других высокоширотных регионов Европы, однако несколько отличаются от аналогичных показателей для Полярного Урала и Ямала. Наиболее обильными видами являются сапротрофы, развивающиеся на травянистом опаде — *Typhula variabilis*, *T. lutescens* и *T. sclerotioides*. По сравнению с аналогичными комплексами Полярного Урала и Ямала на Кольском полуострове значительна роль гумусовых сапротрофов (*Clavulina cinerea*, *Clavaria argillacea*, *C. falcata*). Ксилотрофные виды отмечены лишь в лесотундре.

Ключевые слова: Евразия, клавариоидные грибы, Кольский полуостров, лесотундра, субарктика, тундра.

Fifty six species of clavarioid fungi from 14 genera are noted in the high-latitude areas of Kola Peninsula, among them 55 species being noted in forest-tundra and 30 in southern tundra. Two species (*Mucronella flava* and *Ramaria testaceoflava*) are recorded in the Russian forest-tundra zone for the first time. Like in all high-altitude areas of Eurasia, the greatest species richness is distinguished for the genus *Typhula* (19 species), and 3 largest genera *Typhula*, *Ramaria* and *Clavaria* make in total 53.6% of all revealed taxa. The species/genus ratio in forest-tundra is 4.0, and in southern tundra 3.7. The levels of species richness, diversity (Shannon's index) and domination (Simpson's index) are similar to those for other European high-latitude areas, however somewhat differ from similar parameters for Polar Urals and Yamal Peninsula. Saprotrophic species on grass litter *Typhula variabilis*, *T. lutescens* and *T. sclerotioides* are the most abundant. In comparison with other high-latitude complexes, the role of

soil-inhabiting saprotrophs (*Clavulina cinerea*, *Clavaria argillacea*, *C. falcata*) is significant on Kola Peninsula. Wood-decaying species are noted only in forest-tundra.

Keywords: clavarioid fungi, forest-tundra, Eurasia, Kola Peninsula, Subarctic, tundra.

Высокоширотный комплекс клавариоидных грибов российской Арктики изучен слабо (Каратыгин и др., 1999; Shiryayev, 2006), в том числе и в Мурманской области, где по опубликованным данным известно 11 видов клавариоидных грибов (Karsten, 1882; Пармасто, 1965; Шубин, Крутов, 1979; Коткова, 2007; Shiryayev, Kotiranta, 2007). Однако подавляющая часть выявленных ранее грибов этой группы собрана в таежных районах области, и лишь четыре из них были встречены в тундровой и лесотундровой зонах (Shiryayev, Kotiranta, 2007).

Согласно зональному районированию Арктики (Камелин, 2004), крайний север Кольского полуострова, полностью лежащего за Полярным кругом, относится к подзоне южных гипоарктических тундр и лесотундровой зоне. Особенности климата этой территории обусловлены влиянием теплого течения Гольфстрим, благодаря которому даже в суровые зимы юго-западная часть прилежащего Баренцева моря не замерзает, поэтому вопрос отнесения этой территории к арктическим районам до настоящего времени является дискуссионным (Чиненко, 2008).

Климат северной части Кольского п-ова отличается высокой влажностью, частой облачностью, густыми туманами и оттепелями зимой. Среднегодовая температура воздуха в южных тундрах колеблется в районе -2°C , с наиболее низкой температурой в феврале (от -5 до -9°C), а наиболее высокой — в июле (9°C). Безморозный период продолжается 100–120 дней. Средняя годовая влажность воздуха колеблется в пределах 76–80%, а годовое количество осадков — от 500 до 700 мм, преимущественно выпадающих в теплое время года — в июне и августе. В лесотундре среднегодовая температура составляет около -2.5°C с наиболее низкой температурой в январе (от -8 до -11°C), и с наиболее высокой — в июле (11°C). Полярная зима продолжается 5–6 месяцев, но она относительно теплая по сравнению с зимой в других областях, расположенных в тех же широтах.

Южные тундры занимают не более 20% площади Мурманской обл., огибая Кольский п-ов с северо-запада на юго-восток полосой в 20–30 км шириной. Здесь преобладает кустарниковая тундра (*Betula nana*, *Salix lapponicum*, *S. glauca* и др.) лишайникового и мохового

типа. Ближе к морю среди кустарников встречается много *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea* и др. Большие пространства на дренированных участках заняты шикшевой тундрой (*Empetrum nigrum*) где встречаются *Chamaepericlymenum suecicum*, *Arctostaphylos alpina*, *Calluna vulgaris*, *Loiseleuria procumbens*, *Dryas punctata*, *Salix herbaceus*, *Saussurea alpina*, *Chamaenerion angustifolium*. Фрагменты высокотравья представлены *Filipendula ulmaria*, *Heracleum* sp., *Anthriscus sylvestris*, *Valeriana officinalis*. Кроме того, много сфагновых болот и ручьев, по окраинам которых многочисленны заросли ивняка. Лесотундра образует полосу до 100 км шириной. Почти везде она представлена березовым редколесьем, иногда с елью (*Picea abies*) или сосной (*Pinus sylvestris*), преимущественно лишайникового типа. Широко представлено разнотравье: *Carex* spp., *Deschamsia flexuosa*, *Equisetum pratense*, *Tofieldia palustris*, *Silene acaulis*, *Rumex* sp., *Stellaria* sp., *Athyrium* sp. — и высокотравье: *Filipendula ulmaria*, *Heracleum* sp., *Anthriscus sylvestris*. Интразональная растительность в основном представлена ивняками, иногда перемежающимися рябовыми зарослями сосны на торфяных болотах. Для горных массивов Хибин характерны субальпийские тундры на вершинах.

Полевые работы проводились в сентябре 1998 г. в четырех основных точках (рис. 1), две из которых расположены в зоне южных кустарничковых тундр: 1 — в окрестности пос. Лиинахамари (69°39' с. ш., 31°23' в. д.) и 2 — в окрестности пос. Полярный (69°11' с. ш., 33°29' в. д.), а две — в лесотундре: 3 — в окрестности оз. Сантаярви (69°30' с. ш., 31°20' в. д.) и 4 — в окрестности оз. Ньял (69°08' с. ш., 32°15' в. д.). В сходные сроки было обследовано максимально полное число потенциальных типов субстратов (местообитаний) для каждого природно-зонального комплекса. Под образцом (единицей учета) понимается группа (колония, скопление) плодовых тел вида, отстоящая от другой аналогичной группы этого вида не менее чем на 15 м. Обнаружение базидиом вида в группе рассматривается как одна единица учета независимо от количества базидиом и размера группы. Для оценки обилия рассчитан показатель встречаемости (Новожилов, 2005):

$$P_i = n_i / N,$$

где где n_i — число регистраций (единиц учета) каждого вида, N — общее число единиц учета всех видов в анализируемом наборе данных.

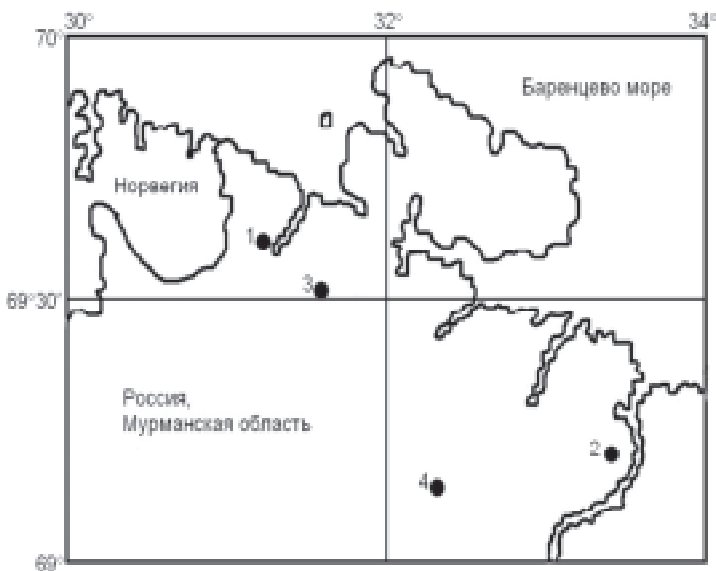


Рис. 1. Район исследования и пункты сбора материала в южных тундрах и лесотундре Кольского полуострова.

1 — окр. пос. Лиинахамари; 2 — окр. пос. Полярный, 3 — окр. оз. Сантаряви, 4 — окр. оз. Ньял.

Видовое разнообразие вычислено с помощью индекса Шеннона:

$$H' = -\sum P_i \log P_i,$$

где P_i — встречаемость i -го вида (Magguran, 2004). При сравнении разнообразия подсчитан критерий Стьюдента (t). Для вычисления доминирования использован индекс Симпсона:

$$D = \sum P_i^2.$$

Для сравнения видового состава различных сообществ использован коэффициент Сёрнсена — Чекановского:

$$C_s = 2C / (A+B),$$

где A — общее количество видов в первом сообществе, B — общее количество видов во втором сообществе, C — количество видов, общих для сравниваемых сообществ.

Дендрограмма построена с использованием программы Statistica 6.0, где использован метод кластеризации Варда, а в качестве меры различий выступает коэффициент Сёрнсена — Чекановского.

**Видовое разнообразие и богатство биоты клавариоидных грибов
лесотундр и южных тундр Кольского полуострова**

	Лесотундра	Южные тундры
Число образцов	291	149
Число видов	55	30
Число родов	13	8
В/Р	4.0	3.7
H'	3.88	3.34
D	0.021	0.039

Примечание. В/Р — коэффициент видовой насыщенности рода; H' — индекс разнообразия Шеннона; D — индекс доминирования Симпсона.

В результате исследований выявлено 440 образцов (единиц учета), включающих 243 полевых образца и 197 записей в полевой дневник, в том числе в лесотундре — 291 единица учета, в южных тундрах — 149 (табл. 1). Собранный материал хранится в коллекции автора, находящейся в микологическом гербарии Института экологии растений и животных УрО РАН в Екатеринбурге (SVER).

Названия клавариоидных грибов и сокращения фамилий авторов даны в соответствии с базой данных Index Fungorum (<http://www.indexfungorum.org/Names/Names.asp>) (на 15.04.2009), виды расположены в алфавитном порядке. Новые для Мурманской обл. виды отмечены звездочкой (*).

Для каждого вида приводятся: название, синонимы, природная зона, где он выявлен, с указанием количества единиц учета (ЮТ — южные тундры, ЛТ — лесотундра), номера мест сбора (в скобках), субстрат, номер образца(ов) в коллекции автора (AGS).

***Artomyces pyxidatus** (Pers.) Jülich [= *Clavicornia pyxidata* (Fr.) Doty] — ЛТ 5 (3, 4): на валежных стволах ели, а также на сосновых бревнах на древесном складе в г. Мурманске (AGS 7602).

***Clavaria argillacea** Pers. : Fr. — ЮТ 3 (2), ЛТ 5 (3, 4): на почве (AGS 7656).

***C. argillacea** var. **sphagnicola** Corner — ЮТ 1 (1), ЛТ 3 (3, 4): среди мхов (AGS 7716).

***C. falcata** Pers. : Fr. (= *C. acuta* Sowerby, *C. asterospora* Pat.) — ЮТ 4 (1, 2), ЛТ 6 (3, 4): на почве, среди камней, а также на отмерших травянистых растениях и листьях (AGS 7567).

C. fragilis Holmsk. : Fr. — ЛТ 3 (3, 4): среди высокотравья на почве (AGS 7728).

***C. fumosa** Pers. : Fr. — ЛТ 2 (3): среди криволеся на почве (AGS 7624).

C. purpurea O. F. Müll. : Fr — ЛТ 2 (3, 4): среди криволеся на почве (AGS 7688).

Clavariadelphus ligula (Schaeff. : Fr.) Donk — ЛТ 2 (4): среди криволеся на отмершей хвое (AGS 7702).

***C. sachalinensis** (S. Imai) Corner — ЛТ 3 (3): среди криволеся на отмершей хвое (AGS 7675).

***Clavicornia taxophila** Doty — ЛТ 1 (3): на отмерших растительных остатках и веточках ивы (AGS 7693).

Clavulina cinerea (Fr.) J. Schröt. — ЮТ 5 (1, 2), ЛТ 9 (3, 4): на почве, часто в поселках (AGS 7584).

C. coralloides (L.) J. Schröt. — ЮТ 3 (1), ЛТ 5 (3, 4): на почве и отмерших растительных остатках (AGS 7614).

***C. rugosa** (Bull. : Fr.) J. Schröt. — ЮТ 1 (1), ЛТ 2 (3, 4): на почве и отмерших растительных остатках (AGS 7637).

***Clavulinopsis cf. arctica** Kobayasi — ЮТ 2 (1): на почве (AGS 7709).

***C. corniculata** (Fr.) Corner — ЛТ 3 (3, 4): среди криволеся на почве (AGS 7643).

***C. helvola** (Fr.) Corner — ЛТ 4 (3, 4): среди криволеся на почве (AGS 7630).

***C. laeticolor** (Berk. et M. A. Kurtis) R. H. Petersen — ЛТ 1 (3): среди криволеся и высокотравья на почве (AGS 7561).

***C. luteoalba** (Rea) Corner — ЛТ 4 (3, 4): среди криволеся и высокотравья на отмершей хвое и на почве (AGS 7801).

***C. luteo-ochracea** (Cavara) Corner — ЛТ 1 (4): среди высокотравья на почве (AGS 7744).

***Lentaria byssiseda** (Pers. : Fr.) Corner — ЛТ 2 (3): на отмерших ветках березы (AGS 7673).

***L. dendroidea** (Fr.) J. H. Petersen — ЛТ 1 (3): среди криволеся на отмершей хвое (AGS 7566).

***Macrotyphula fistulosa** (Holmsk.) R. H. Petersen — ЛТ 6 (3, 4): на отмерших веточках березы (AGS 7785).

***M. fistulosa** var. **contorta** (Holmsk.) Nannf. et L. Holm [= *Macrotyphula contorta* (Holmsk.) Rauschert] — ЛТ 2 (3): на отмерших веточках березы и стволе ивы (AGS 7681).

***M. juncea** (Alb. et Schwein.) Berthier — ЮТ 4 (1, 2), ЛТ 7 (3): на лиственной и травянистой подстилке (AGS 7578).

***Mucronella bresadolae** (Quél.) Corner — ЛТ 1 (3): на валежном стволе ели, покрытом мхом (AGS 7725).

***M. calva** (Alb. et Schwein.) Fr. — ЛТ 3 (3, 4): на валежных стволах ели и березы (AGS 7794).

- ***M. flava** Corner — ЛТ 2 (4): на валежном стволе сосны (AGS 7662).
- ***Multiclavula corynoides** (Peck) R. H. Petersen — ЮТ 4 (1, 2), ЛТ 4 (3, 4): на почве (AGS 7591).
- ***M. vernalis** (Schwein.) Corner — ЮТ 2 (1), ЛТ 5 (3, 4): на почве (AGS 7733).
- ***Pterula gracilis** (Desm. et Berk.) Corner — ЮТ 4 (1, 2), ЛТ 6 (3, 4): на отмерших листьях и травах (AGS 7804).
- ***Ramaria abietina** (Pers. : Fr.) Quél. — ЮТ 1 (2), ЛТ 2 (3): среди криволеся на хвойном опаде и в ивняке (AGS 7626).
- ***R. corrugata** (P. Karst.) Schild — ЛТ 2 (3): среди криволеся на отмершей хвое (AGS 7562).
- ***R. eumorpha** (P. Karst.) Corner (= *Clavaria invalii* Cotton et Wakef.) — ЛТ 3 (3): на хвойном и листовном опаде (AGS 7719).
- ***R. stricta** (Fr.) Quél. — ЮТ 1 (1), ЛТ 2 (4): на сосновом валеже и пило-материалах (AGS 7767).
- ***R. suecica** (Fr.) Donk — ЛТ 2 (3): среди криволеся на еловом опаде (AGS 7727).
- ***R. testaceoflava** (Bres.) Corner — ЛТ 1 (3): среди криволеся на почве (AGS 7649).
- ***Ramariopsis kunzei** (Fr.) Corner — ЛТ 3 (3, 4): среди криволеся и высокотравья на почве (AGS 7779).
- ***R. subarctica** Pilát — ЮТ 2 (1), ЛТ 3 (4): на почве среди мхов (AGS 7745).
- ***R. subtilis** (Pers.) R. H. Petersen (= *Clavaria dichotoma* Gobey, *C. macropus* Pers., *C. subtilis* Pers.) — ЛТ 2 (3, 4): среди криволеся и высокотравья на почве (AGS 7583).
- Typhula capitata** (Pat.) Berthier — ЮТ 3 (1, 2), ЛТ 4 (3, 4): на отмерших злаках и ситников (AGS 7601).
- ***T. caricina** P. Karst. — ЮТ 4 (1, 2), ЛТ 6 (3, 4): на отмерших осоках (AGS 7698).
- ***T. chamaemori** L. et K. Holm — ЮТ 5 (1, 2), ЛТ 4 (3, 4): на отмерших листьях морошки (AGS 7759).
- ***T. crassipes** Fuckel — ЮТ 4 (1, 2), ЛТ 7 (3, 4): на отмерших травах, а также листьях березы и ольхи (AGS 7633).
- T. culmigena** (Mont. et Fr.) Berthier — ЮТ 2 (1), ЛТ 5 (3, 4): на отмерших травах (AGS 7572).
- ***T. erythropus** (Pers. : Fr.) Fr. — ЮТ 3 (2), ЛТ 7 (3, 4): на отмерших листьях березы (AGS 7680).
- ***T. graminum** P. Karst. — ЮТ 1 (2), ЛТ 3 (3, 4): на отмерших злаках (AGS 7790).
- ***T. incarnata** Lasch ex Fr. — ЮТ 2 (1), ЛТ 2 (3): на живых злаках (AGS 7674).
- ***T. ishikariensis** S. Imai — ЮТ 1 (2), ЛТ 2 (4): на живых злаках (AGS 7581).

***T. lutescens** Boud. — ЮТ 6 (1, 2), ЛТ 10 (3, 4): на отмерших листьях, травах, хвощах, а также среди мхов (AGS 7651).

***T. micans** (Pers. : Fr.) Berthier (= *T. anceps* P. Karst.) — ЮТ 2 (1), ЛТ 4 (3, 4): на отмерших травах (AGS 7737).

***T. phacorrhiza** (Reichard : Fr.) Fr. — ЮТ 3 (2), ЛТ 7 (3, 4): на отмерших листьях и травах, а также среди мхов (AGS 7803).

***T. sclerotioides** (Pers.) Fr. — ЮТ 11 (1, 2), ЛТ 23 (3, 4): на отмерших травах и среди мхов (AGS 7706).

***T. setipes** (Grev.) Berthier [= *Clavaria gyrans* Batsch, *C. pusilla* Pers., *Pistillaria diaphana* (Schumach.) Fr., *P. maculicola* Peck, *P. ovata* (Pers.) Fr., *Typhula grevillei* Fr., *T. pragensis* Pilát] — ЮТ 14 (1, 2), ЛТ 22 (3, 4): на отмерших листьях березы, ольхи и ивы (AGS 7612).

T. spatulata (Peck) Berthier — ЛТ 2 (3): на отмерших веточках ивы и березы (AGS 7660).

***T. todei** Fr. [= *T. athyrii* Remsberg] — ЮТ 2 (1), ЛТ 2 (4): на отмерших вайях *Athyrium* (AGS 7746).

T. trifolii Rostrup — ЮТ 3 [2, 3]: среди искусственных посадок люпина (AGS 7780).

T. uncialis (Grev.) Berthier — ЮТ 8 (1), ЛТ 19 (3, 4): на отмершем крупнотравье (AGS 7587).

***T. variabilis** Riess — ЮТ 12 (1, 2), ЛТ 19 (3, 4): на отмерших травах, листьях, хвощах и среди мхов (AGS 7619).

В ходе исследования высокоширотных районов Мурманской области выявлено 56 видов из 14 родов клавариоидных грибов. Два вида (*Mucronella flava* и *Ramaria testaceoflava*) впервые отмечены для лесотундровой зоны России. Наибольшее видовое богатство отмечено для рода *Typhula* (19 видов), а остальные включают не более шести видов. Три крупнейших рода: *Typhula*, *Ramaria* и *Clavaria* — в сумме включают 53.6% всех выявленных видов, что несколько ниже по сравнению с подобным показателем для высокоширотных комплексов Полярного Урала и Ямала (рис. 2). Коэффициент видовой насыщенности рода (табл. 1) в лесотундре равен 4.0, а в южной тундре 3.7, т. е. несколько выше по сравнению с Полярным Уралом и Ямалом (рис. 2). Выявленные показатели сходны с аналогичными для европейских высокоширотных регионов (Финмарк, Норвегия, о. Колгуев и север Большеземельской тундры — Ширяев, неопубл.), однако несколько отличаются от комплексов азиатской Арктики (Ширяев, 2006, 2008а). Южнее — в таежной и широколиственной зоне — значение этого коэффициента заметно выше и составляет 4.3–7.0.

Показатели видового разнообразия (индекс Шеннона H') и доминирования (индекс Симпсона D) выявленного комплекса свидетель-

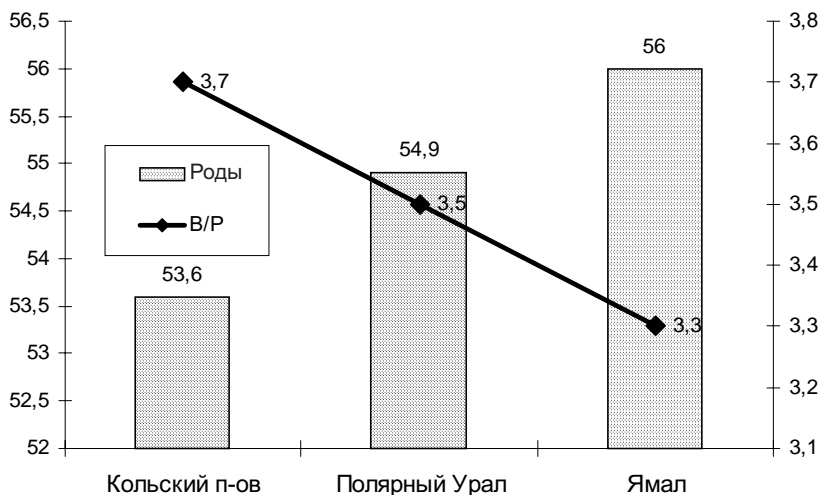


Рис. 2. Динамика доли трех ведущих родов (роды *Typhula*, *Ramaria* и *Clavaria*) и коэффициента видовой насыщенности рода (В/Р) в долготном ряду (с запада на восток) южнотундровых комплексов клавариоидных грибов Кольского полуострова, Полярного Урала и Ямала.

ствуют о его сходстве с другими европейскими высокоширотными комплексами ($P < 0.005$), однако от азиатских регионов полученные данные несколько отличны (для южной тундры: $P < 0.01$ (рис. 3); для лесотундры $P < 0.05$).

В южной тундре Мурманской области наиболее обильными являются подстилочные сапротрофы, развивающиеся на отмершем крупнотравье и листьях кустарничков (СПЛ): *Typhula variabilis*, *T. lutescens*, *T. sclerotioides*, *T. caricina*, *T. chamaemori*, *T. setipes*, *Pterula gracilis*. Отличительной чертой (по сравнению с более восточными районами Арктики) является заметное участие гумусовых сапротрофов: *Clavulina cinerea*, *Clavaria argillacea*, *C. falcata*. Десять наиболее обильных видов (18.2% всех видов) составляют 64% всех собранных образцов. 48% видов являются редкими. В лесотундре наиболее обильны те же самые виды, что и в южной тундре (лишь уменьшается роль *Typhula chamaemori* и возрастает *T. uncialis*), и их доля составляет 61% исследованных образцов.

Все выявленные виды являются широко распространенными или даже космополитными, голарктическими или евро-азиатскими, что

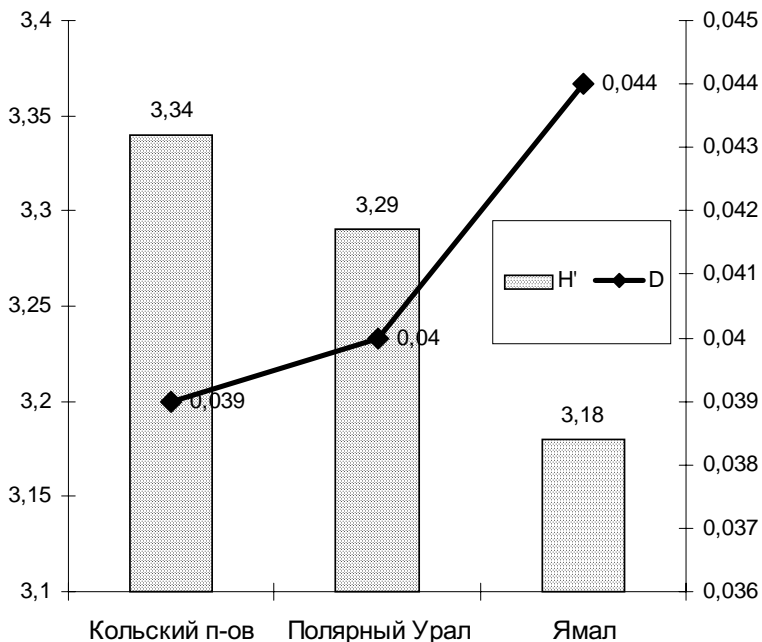


Рис. 3. Динамика индекса Шеннона (H') и Симпсона (D) в долготном ряду (с запада на восток) южнотундровых комплексов клавиариоидных грибов Кольского полуострова, Полярного Урала и Ямала.

дает высокий уровень сходства ($C_s = 0.83 \pm 0.1$) с комплексами гипоарктических районов Евразии (рис. 4). Практически все собранные в южной тундре виды встречаются также и в лесотундре, только один — *Clavulinopsis* cf. *artica* — является специфичным, и его можно считать циркум-гипоарктическим, так как он также встречен в зональных кустарничковых тундрах Полярного Урала (Ширияев, 2006) и Аляски (Kobayasi, 1967). Остальные виды с ценооптимумом в зональных тундрах (*Multiclavula corynoides*, *Ramariopsis subarctica*, *Typhula chataemori*) не могут называться гипоарктическими ввиду произрастания их и в горных тундрах (наиболее южные находки известны из высокогорных районов Альп, Карпат, Балкан, Кавказа, Урала, Алтая и Гималаев). Находки таких видов в северо- и средне-таежных районах крайне малочисленны. В целом, экологические преферендумы трех перечисленных видов подходят под описание орга-

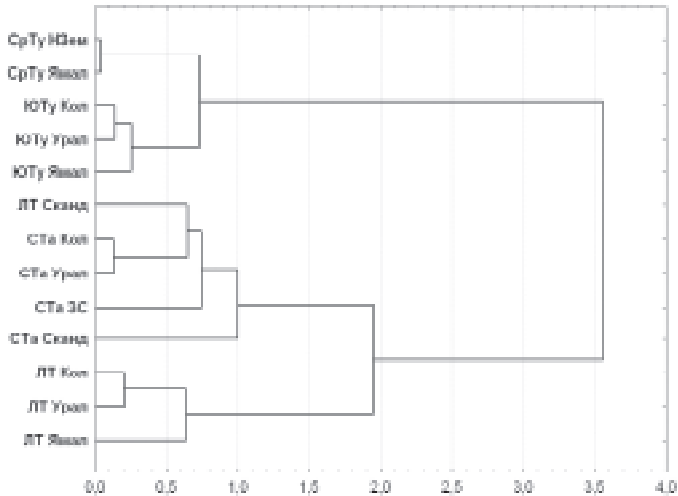


Рис. 4. Сходство видового состава комплексов клавариоидных грибов арктических и северотаежных районов.

СрТу НЗем — средняя тундра Новой Земли (Ширияев, 2006; Shiryayev, 2006); СрТу Ямал — средняя тундра Ямала (Ширияев, 2008); ЮТу Кол — южная тундра Кольского п-ова (данное исследование); ЮТу Урал — южная тундра Урала (Ширияев, 2006; Shiryayev, 2006); ЮТу Ямал — южная тундра Ямала (Ширияев, 2008); ЛТ Сканд — лесотундра Скандинавии (Kotiranta et al., 2009); ЛТ Кол — лесотундра Кольского п-ова (данное исследование); ЛТ Урал — лесотундра Урала (Ширияев, 2006; Shiryayev, 2006); ЛТ Ямал — лесотундра Ямала (Ширияев, 2008); СТа Сканд — северная тайга Скандинавии (Kotiranta et al., 2009); СТа Кол — северная тайга Кольского п-ова (Kotiranta et al., 2009); СТа Урал — северная тайга Урала (Ширияев, 2006; Shiryayev, 2006); СТа ЗС — северная тайга Западной Сибири (Ширияев, 2006, 2008).

низмов аркто-альпийского распространения. Таким образом, для тундрового и лесотундрового комплекса клавариоидных грибов Мурманской области характерно сильно выраженное доминирование бореальных видов (92.8%) и, наоборот, пониженное участие арктических и аркто-альпийских видов. Аналогичные показатели отмечены и для агарикоидных грибов (Нездоймино, 1997).

Практически все выявленные клавариоидные грибы ведут сапротрофный образ жизни, образуя плодовые тела на отмершей древесине, подстилке, травах или почве, и лишь три вида являются паразитами, один из которых — *Typhula incarnata* — развивается как на

Таблица 2

**Трофическая структура биоты клавариоидных грибов лесотундр
и южных тундр Кольского полуострова**

	Лесотундра	Южные тундры
САПРОТРОФНЫЕ	53/52	28/27
на древесине	7/6	1/1
хвойных	5/3	—
лиственных	4/2	—
на подстилке	32/22	26/18
хвойных (СПХ)	8/5	1/1
лиственных (СПЛ)	13/4	10/4
травянистой (СПТ)	17/9	15/11
среди мхов (СМ)	4/0	3/1
гумусовые (СГ)	17/14	8/7
ПАРАЗИТИЧЕСКИЕ	3/2	3/2
МИКОРИЗНЫЕ	1/1	—

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

живых, так и на отмерших злаках, а *T. ishikariensis* и *T. trifolii* являются облигатными паразитическими биотрофами (табл. 2). Лишь один вид, способный к образованию эктомикоризы (Agerer et al., 1996; Nouhra et al., 2005), — *R. flavobrunescens* — отмечен в лесотундре. Следует отметить, что в российской субарктике микоризообразующие клавариоидные грибы встречаются лишь в лесотундровой зоне, находящейся в районе влияния Гольфстрима, и ни разу не отмечены восточнее Полярного Урала. В горных или зональных тундрах они также не встречены.

В высокоширотных регионах подстилка является ведущим субстратом для клавариоидных грибов (для 86.7% видов в южной тундре и 58.2% — в лесотундре), при этом доминируют виды, образующие плодовые тела на отмерших травах (СПТ; табл. 2). Их доля в комплексе южной тундры значительно выше, чем в лесотундре (50% и 30.9% соответственно), и специфичность комплексов СПТ южной тундры выше, чем лесотундры ($C_s = 0.74$ и 0.52 соответственно). В тундровых комплексах для СПТ характерен несколько больший уровень эвритрофных видов (67.9%) по сравнению с лесотундровыми (62.3%). Это подтверждает тезис о преобладании в наиболее песси-

мальных условиях видов с широкой трофической пластичностью (Odum, 1971; Gulden, Torkelsen, 1996; Мухин, Котиранта, 2001). Эти виды способны существовать на многих видах травянистых растений, что, вероятно, помогает им выживать в условиях Арктики. Аналогичные данные получены для клавариоидных грибов в других районах Арктики (Ширяев, 2008а), а также для других групп афиллофороидных грибов (Gulden, Torkelsen, 1996; Мухин, Котиранта, 2001).

Второе место среди сапротрофов занимают гумусовые виды (СГ), причем их видовое богатство в лесотундре сходно с таковым у СПТ, а уровень специфичности даже выше ($C_s = 0.8$ против 0.52), но в южной тундре количество видов СГ в два раза меньше, чем СПТ, однако уровень специфичности достигает максимального значения (0.85). Таким образом, видовое богатство и разнообразие лесотундрового комплекса несколько выше по сравнению с аналогичным Полярного Урала и Ямала, а южнотундровый характеризуется сходными показателями (Shiryaev, 2006; Ширяев, 2008а).

Ксилотрофные виды в природных условиях встречены нами исключительно в лесотундре, так как только здесь произрастают низко- и кривоствольные леса, состоящие из лиственных и хвойных пород и имеющие валежную древесину. Отсутствие ксилотрофных клавариоидных грибов в тундрах подтверждается другими исследованиями как в российской (Мухин, 1993; Каратыгин и др., 1999; Ширяев, 2006, 2007, 2008а; Shiryaev, 2006), так и в европейской Арктике (Gulden, Torkelsen, 1996; Borgen et al., 2006; Kosonen, Huhtinen, 2008). На антропогенно измененных территориях в тундре встречены лишь *Artomyces pyxidatus* и *Ramaria stricta*, среди еловых и сосновых дров, а также на сосновых бревнах на древесном складе в г. Мурманске. Вероятно, сосновые субстраты с мицелием были привезены из таежной зоны, т. к. первый из вышеуказанных видов был встречен в близлежащей лесотундре исключительно на валеже ели. Также возможен вариант заселения субстрата посредством спор, распространяющихся по ветру, или насекомых (древесных жуков), которые переносят на себе споры грибов. Нередко факультативным ксилотрофом выступает *Clavulina cinerea*.

Ramaria stricta и *Artomyces pyxidatus* являются наиболее распространенными облигатными ксилотрофными клавариоидными грибами в евразийской лесотундре, причем последний нередко встречается на иве и лиственнице в лесотундрах Восточной Сибири (Верхоянск, Оймякон), для которых характерны самые низкие температуры в Се-

верном полушарии ($-68...-72$ °C), а в Верхоянске отмечена и самая большая разница между летними и зимними температурами: 106.7 °C (от -70 ° до $+36.7$ °C). Таким образом, можно предположить, что отсутствие *A. pyxidatus* в природных условиях тундр связано не с макроклиматическими условиями, а с отсутствием доступного субстрата, что подтверждается обнаружением этого вида в антропогенно измененных условиях (на строительных материалах, деревьях) в южной и средней тундре на островах Шпицберген, Колгуев и Новая Земля. Вероятно, подобное справедливо в отношении представителей рода *Micronella* (*M. calva*, *M. flava*), для которых лимитирующим фактором выступает наличие относительно крупных ветвей или стволов ив и берез, встречающихся в зональных и интразональных биотопах лесотундры (Knudsen et al., 1993; Borgen et al., 2006; Ширяев, 2006). Следует отметить, что они нередко обнаруживаются и в пойменных биотопах (распадках) в горных тундрах (Гренландия, Скандинавия, Хибины, Полярный Урал, Таймыр).

Выявленный уровень видового богатства и разнообразия исследованного комплекса можно оценить в широтном и долготном аспекте. Очевидно, что в широтном отношении он представляет собой обедненный вариант таежных комплексов, что подтверждается резким изменением показателей видового богатства, доли ведущих родов, видовой насыщенности рода, видового разнообразия, доминирования, доли гумусовых, подстилочных и дереворазрушающих сапротрофов с юга на север. В долготном аспекте выявленный комплекс сходен с аналогичными европейскими высокоширотными комплексами: Финнмарка (Норвегия), острова Колгуев, Большеземельской тундры, — однако заметно отличается от комплексов, расположенных в азиатской Арктике (Полярный Урал, Ямал), т. е. в регионах с более суровыми и резко континентальными условиями (в удалении от смягчающего воздействия теплого Гольфстрима). Это в очередной раз может быть подтверждением тезиса о том, что микобиота получает большее развитие в районах с более благоприятными гидротермическими условиями и высоким разнообразием растительности, а по мере нарастания пессимальности условий происходит прогрессирующее упрощение ее таксономической структуры (Odum, 1971; Мухин, 1993; Ширяев, 2006). Таким образом, вектор упрощения структуры микобиоты в пределах Европы имеет северо-восточное направление. В масштабе же евразийской Арктики выявленные различия структуры микобиоты, вероятно, в будущем, могут послужить поводом к раз-

делению высокоширотного комплекса клавариоидных грибов Евразии на европейскую и сибирскую часть.

Литература

- Камелин Р. В. Флористическое районирование: Карта. М. 1 : 45 000 000 // Большая Российская энциклопедия. Т. «Россия». Природа. Ресурсы. Экология. М., 2004. С. 85. — Каратыгин И. В., Нездоймино Э. Л., Новожилов Ю. К., Журбенко М. П. Грибы Российской Арктики. СПб., 1999. 212 с. — Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, 1993. 232 с. — Мухин В. А., Котиранта Х. Биологическое разнообразие и структура арктических рудеральных сообществ ксилобионтных базидиальных грибов // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 2. С. 19–25. — Нездоймино Э. Л. Макромицеты тундр Кольского полуострова // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31, вып. 1. С. 28–30. — Новожилов Ю. К. Миксомицеты (класс Мухомусетес) России: таксономический состав, экология и география: Дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2005. 347 с. — Пармасто Э. Х. Определитель рогатиковых грибов сем. Clavariaceae СССР. М.; Л., 1965. 167 с. — Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы Урала: дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 190 с. — Ширяев А. Г. Редкие виды клавариоидных грибов Российской Арктики // Материалы междунар. конф. «Криогенные ресурсы полярных регионов» / Науч. совет по криологии Земли РАН. Пушино, 2007. Т. 1. С. 337–339. — Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы полуострова Ямал // Новости систематики низших растений. Т. 42. СПб., 2008. С. 130–141. — Шубин В. И., Крутов В. И. Грибы Карелии и Мурманской области (эколого-систематический анализ). Л., 1979. 107 с. — Чиненко С. В. Сравнение локальных флор Восточной части северного побережья Кольского полуострова с локальными флорами соседних регионов // Ботан. журн. 2008. Т. 93, № 1. С. 60–81. — Agerer R., Danielson R., Egli S., Ingleby K., Luoma D., Treu R. Description of ectomycorrhizae. Vol. 1. Schwäbisch Gmünd, 1996. 183 p. — Borgen T., Elborne S. A., Knudsen H. A check-list of the Greenland Basidiomycetes // Meddel. Grønl. Biosci. 2006. Vol. 56. P. 37–59. — Gulden G., Torkelsen A.-E. Fungi I. Basidiomycota: Agaricales, Gasteromycetales, Aphyllophorales, Exobasidiales, Dacrymycetales and Tremellales // A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria / Eds. A. Elvebakk, P. Prestrud. Part 3. Oslo, 1996. P. 173–206. (Norsk Polarinst. Skr. Vol. 198). — Karsten P. A. Enumeratio Fungorum et Myxomycetum in Lapponia orientali aestate 1861 lectorum // Not. Sällsk. F. Fl. Fenn. 1882. Vol. 8, N 5. P. 193–224. — Knudsen H., Hallenberg N., Mukhin V. A. A comparison of wood-inhabiting Basidiomycetes from three valleys in Greenland // Arctic and Alpine Mycology. Vol. 3. 1993. P. 133–145. (Bibl. Mycol. Vol. 150). — Kobayasi Y. Mycological studies of the Alaskan Arctic // Annual

Rep. Inst. Ferment. Res. Osaka. 1967. Vol. 3. P. 1–137. — Kosonen T., Huhtinen S. Wood-rotting basidiomycetes of Svalbard (Norway) // *Karstenia*. 2008. Vol. 48, N 1. P. 21–28. — Magguran A. E. Measuring biological diversity. Oxford, 2004. 218 p. — Nouhra E., Horton T., Cazares E., Castellano M. Morphological and molecular characterization of selected *Ramaria mycorrhiza* // *Mycorrhiza*. 2005. Vol. 15, N 1. P. 55–59. — Odum E. P. Fundamentals of ecology. 3rd ed. Philadelphia etc., 1971. 375 p. — Shiryayev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. III. Arctic zone // *Микология и фитопатология*. 2006. Т. 40, вып. 4. С. 294–306. — Shiryayev A. G., Kotiranta H. The genera *Typhula* and *Pistillaria* (Typhulaceae, Aphyllophorales) in Finland. A check-list of the species // *Karstenia*. 2007. Vol. 47, N 2. P. 49–54.