

*На правах рукописи*



**Калинина  
Людмила Борисовна**

**АГАРИКОИДНЫЕ ГРИБЫ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА  
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ (ЛЕНИНГРАДСКАЯ, НОВГОРОДСКАЯ И  
ПСКОВСКАЯ ОБЛАСТИ)**

03.02.12 – «Микология»

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург — 2021

Работа выполнена в Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук.

Научный руководитель           Кандидат биологических наук  
**Морозова Ольга Викторовна**

Официальные оппоненты:   **Иванов Александр Иванович**  
Доктор биологических наук, профессор,  
Федеральное государственное бюджетное  
образовательное учреждение высшего образования  
«Пензенский государственный аграрный  
университет»,  
профессор

**Руоколайнен Анна Владимировна**  
Кандидат биологических наук,  
Институт леса — обособленное подразделение  
Федерального государственного бюджетного  
учреждения науки Федерального  
исследовательского центра "Карельский научный  
центр Российской академии наук",  
старший научный сотрудник

Ведущая организация           Федеральное государственное бюджетное  
образовательное учреждение высшего образования  
«Московский государственный университет имени  
М.В.Ломоносова»

Защита диссертации состоится «14» апреля 2021 г. в 14.00 часов на заседании диссертационного совета Д 002.211.01 при Федеральном государственном бюджетном учреждении науки Ботаническом институте им. В.Л. Комарова Российской академии наук по адресу: 197376, г. Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова, д. 2. Тел. (812) 372-54-06, факс (812) 372-54-43.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте Федерального государственного бюджетного учреждения науки Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук, [dissovet.d00221101@binran.ru](mailto:dissovet.d00221101@binran.ru).

Автореферат разослан «\_\_» \_\_\_\_\_ 2021 г.

Учёный секретарь  
диссертационного совета  
кандидат биологических наук

 Сизоненко Ольга Юрьевна

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы исследования.** Инвентаризация биологического разнообразия — краеугольный камень всех дальнейших исследований, посвященных изучению природных процессов и закономерностей. Агарикоидные базидиомицеты (известные как «шляпочные грибы») выполняют важнейшие функции в лесных экосистемах, участвуя в круговороте биогенных элементов.

Широколиственные леса на Северо-Западе европейской части России, фрагментарные и крайне небольшие по площади, представляют собой значительную ценность в силу того, что они обогащают не только видовой состав флоры региона, но и с большой долей вероятности фауна и микобиота этих лесов также внесут существенный вклад в общее биоразнообразие региона.

Изучение биоты агарикоидных базидиомицетов, произрастающих в широколиственных лесах Северо-Запада европейской части России, находящихся вне оптимальных условий, позволит установить закономерности распространения агарикоидных грибов; выявление среди них редких видов может дать веские основания для осуществления природоохранной деятельности, для поддержания и расширения существующей сети особо охраняемых природных территорий.

**Степень разработанности.** Ленинградская, Новгородская и Псковская области хорошо изучены в микологическом плане, но специальные исследования биоты агарикоидных базидиомицетов широколиственных лесов ранее не проводились. На момент начала исследований в этих биотопах Ленинградской, Новгородской и Псковской областей было отмечено 89, 75 и 61 вид соответственно, для всего Северо-Запада европейской части России это число составило 193.

Принимая во внимание, что в зональных сообществах число выявленных агарикоидных базидиомицетов существенно выше, мы провели целенаправленные исследования сохранившихся небольших участков широколиственных лесов, применяя методы и подходы, традиционно используемые при работе с агарикоидными базидиомицетами.

**Цели и задачи исследования.** Цель настоящей работы — исследование биоты агарикоидных базидиомицетов широколиственных лесов Северо-Запада европейской части России. Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав агарикоидных базидиомицетов широколиственных лесов Северо-Запада европейской части России.
2. Провести анализ таксономической и трофической структуры выявленной микобиоты.
3. Выяснить закономерности распределения агарикоидных базидиомицетов по различным типам широколиственных лесов на исследуемой территории.
4. Определить положение выявленной микобиоты в ряду микобиот, расположенных в широтном градиенте, выявить ее специфические черты, сравнить с зональными широколиственными лесами.
5. Выявить редкие и нуждающиеся в охране виды.

### **Научная новизна.**

1. Впервые проведено планомерное исследование биоты агарикоидных базидиомицетов широколиственных лесов Северо-Запада европейской части России, выявлено 438 видов, из которых 6 оказались новыми для России, 56 — новыми для всех трех областей, 50, 65 и 37 для Ленинградской, Новгородской и Псковской областей соответственно.

2. Изучен видовой состав агарикоидных грибов в ряде региональных существующих и проектируемых ООПТ, ранее не охваченных такими исследованиями.

3. Проведен анализ видового богатства, таксономической и трофической структуры выявленной микобиоты.

4. Обобщены, унифицированы и систематизированы все литературные данные, содержащие сведения о распространении агарикоидных базидиомицетов на территории Ленинградской, Новгородской и Псковской областей.

5. Проведен сравнительный анализ видового состава и таксономической структуры биоты агарикоидных базидиомицетов широколиственных лесов Северо-Запада европейской части России с биотами этой группы ряда заповедников, расположенных в широтном градиенте.

**Теоретическая и практическая значимость работы.** Полученные в ходе работы новые сведения о распространении агарикоидных базидиомицетов вносят вклад в знания о географии данной группы грибов в целом и способствуют более глубокому пониманию закономерностей, обуславливающих их распространение.

Материалы, собранные в процессе исследования, использовались для составления Красной Книги Ленинградской области, а также для составления всероссийского чек-листа агарикоидных грибов и могут быть полезны для составления аннотированных списков, учебных пособий и монографий.

Виды, находящиеся под охраной на международном уровне и найденные на территориях проектируемых и существующих ООПТ, могут послужить дополнительным основанием для дальнейшей природоохранной деятельности.

В результате исследований Микологический гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) был пополнен коллекционным материалом, который доступен для дальнейшего научного изучения.

**Методология и методы исследования.** Работа основана на классической методологии сравнительной флористики от идентификации отдельных видов и оценки их места в составе микобиоты до анализа полученного массива данных как целого. В связи с серьезными изменениями в систематике и таксономии исследуемой группы грибов, в работе в ряде критических случаев применялся также современный молекулярно-генетический подход, основанный на филогенетическом критерии вида. В ходе проведения работы были использованы следующие методы и подходы: методы сбора материала для проведения исследования; сравнительно-морфологические методы идентификации образцов, основанные на анализе совокупности макро- и микроскопических признаков; молекулярно-генетические методы идентификации образцов, основанные на амплификации и секвенировании фрагментов маркерных генов;

статистические методы, применяемые в сравнительной флористике (расчёт коэффициентов Жаккара, Сёренсена, Шимкевича — Симпсона, модифицированного индекса Сёренсена; расчёт матриц ассоциации с использованием коэффициентов Сёренсена и коэффициента процентного расстояния; иерархический агломеративный кластерный анализ).

#### **Положения, выносимые на защиту.**

1. Основу биоты агарикоидных базидиомицетов исследованных широколиственных лесов составляют виды с широкой экологической амплитудой, часто встречающиеся в лесной зоне европейской части России.

2. Специфичными видами агарикоидных базидиомицетов исследованных широколиственных лесов являются виды, ассоциированные с широколиственными породами деревьев в качестве микоризообразователей, ксилотрофов, сапротрофов на коре и опаде широколиственных деревьев, а также гумусовых сапротрофов, приуроченных к богатым почвам. Наличие этих видов обуславливает особенности таксономической и эколого-трофической структуры, показывающие большее сходство с биотами агарикоидных базидиомицетов зональных широколиственных лесов, чем с таежными.

3. Соотношение числа сапротрофных и симбиотрофных видов в исследованных биотопах зависит от состава древостоя и особенностей рельефа.

4. Широколиственные леса на Северо-Западе европейской части России являются уязвимыми местообитаниями. Виды, специализированные к этим типам местообитаний, должны рассматриваться как редкие и подлежать охране.

**Степень достоверности и апробация результатов.** Достоверность полученных результатов определяется выбором проверенных методов для решения поставленных задач, депонированными гербарными образцами и публикациями в рецензируемых журналах. Результаты исследования докладывались на заседаниях Лаборатории систематики и географии грибов БИН РАН, а также на трёх конференциях: на Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов-2017» (Москва, 2017), на IV (XII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге (БИН РАН, 2018), на Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 150-летию со дня рождения В. Л. Комарова (БИН РАН, 2019).

**Личный вклад автора.** Автор лично участвовала в планировании и выполнении исследования, написании текста диссертации и работ по теме исследования, представляла результаты на тематических конференциях. Ею проведен анализ статей по теме диссертации, сбор материала, осуществлено морфологическое изучение образцов, получены нуклеотидные последовательности одного участка ДНК для некоторых образцов, выполнен анализ таксономической и трофической структуры выявленной микобиоты, определено положение изучаемой микобиоты в широтном ряду, проведено обобщение результатов и сделаны выводы.

**Публикация результатов исследования.** По теме диссертации опубликовано 16 работ, из них 5 статей (5 статей в изданиях, рекомендованных ВАК РФ, в том числе 2

включены в базу данных Web of Science), 6 тезисов и материалов конференций, 5 очерков в Красных книгах Ленинградской области и Санкт-Петербурга.

**Структура и объем диссертации.** Диссертация состоит из введения, шести глав, заключения, выводов, списка литературы, содержащего 242 источника (из них 135 на иностранных языках), списка иллюстративного материала и приложений. Работа изложена на 215 страницах (включая приложение), проиллюстрирована 13 рисунками, содержит 13 таблиц. В работу включено два приложения, которые содержат дополнительные таблицы к главам.

## СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

### **Глава 1. История изучения агарикоидных грибов Северо-Запада европейской части России.**

До середины XX века история изучения агарикоидных грибов Ленинградской области является таковой и для всего Северо-Запада европейской части России. В 2001 г. в диссертационном исследовании О.В. Морозовой были обобщены все имевшиеся на тот момент сведения об агарикоидных грибах Ленинградской области в пределах подзоны южной тайги (Морозова, 2001). В последующие годы были опубликованы сведения о грибах архипелага Березовые острова (Морозова, 2007), Нижне-Свирского заповедника (Макромицеты ..., 2015), а также об уязвимых видах агарикоидных грибов Ленинградской области в составе статьи, в которой приводятся сведения об объектах растительного мира, нуждающихся в охране (Гельтман и др., 2018).

Первые научные данные, опубликованные для агарикоидных грибов Новгородской области — это работа Русакова (1968), содержащая сведения об урожайности 11 хозяйственно-важных видов грибов в Демянском районе. Следующая информация появилась уже в самом конце XX века (Коваленко, Морозова, 1999б). Систематическое изучение разнообразия агарикоидных грибов началось в 2003–2005 гг. при проведении инвентаризационных работ в Валдайском национальном парке и его окрестностях (Коваленко и др., 2005). В дальнейшем были изучены и другие районы области (Мальшева и др., 2006, 2007; Арсланов, 2012, 2014; Морозова, 2012; Морозова и др., 2014; Баклан, 2015).

Впервые научные сведения об агарикоидных грибах Псковской области были опубликованы в конце XX века (Иванов, 1998; Коваленко, Морозова, 1999). Впоследствии исследования были сосредоточены преимущественно в Себежском национальном парке (Попов, 2001; Коваленко и др., 2003; Колмаков, Попов, 2005). Значительная часть данных об агарикоидных грибах Псковской области обобщена в диссертационной работе П.Ю. Колмакова (Колмаков, 2005). В 2013 г. была опубликована монография «Микобиота Белорусско-Валдайского поозерья» (Попов и др., 2013), в которой приводится существенное количество новых данных, в частности, сборы Е.С. Попова из Локнянского района. Также имеются сведения о биоте агарикоидных грибов Изборско-Мальской долины (Морозова и др., 2015).

На момент начала работы для Ленинградской, Новгородской и Псковской областей было известно 1119, 454 и 532 видов; суммарно число видов для всех трёх областей составило 1267. Для широколиственных лесов из литературных источников известно 89, 75 и 61 видов, для всех трёх регионов суммарное количество составило 193.

На картограмме (Рисунок 1) показано распределение опубликованных сведений по административным районам, а также основные точки сбора материала.

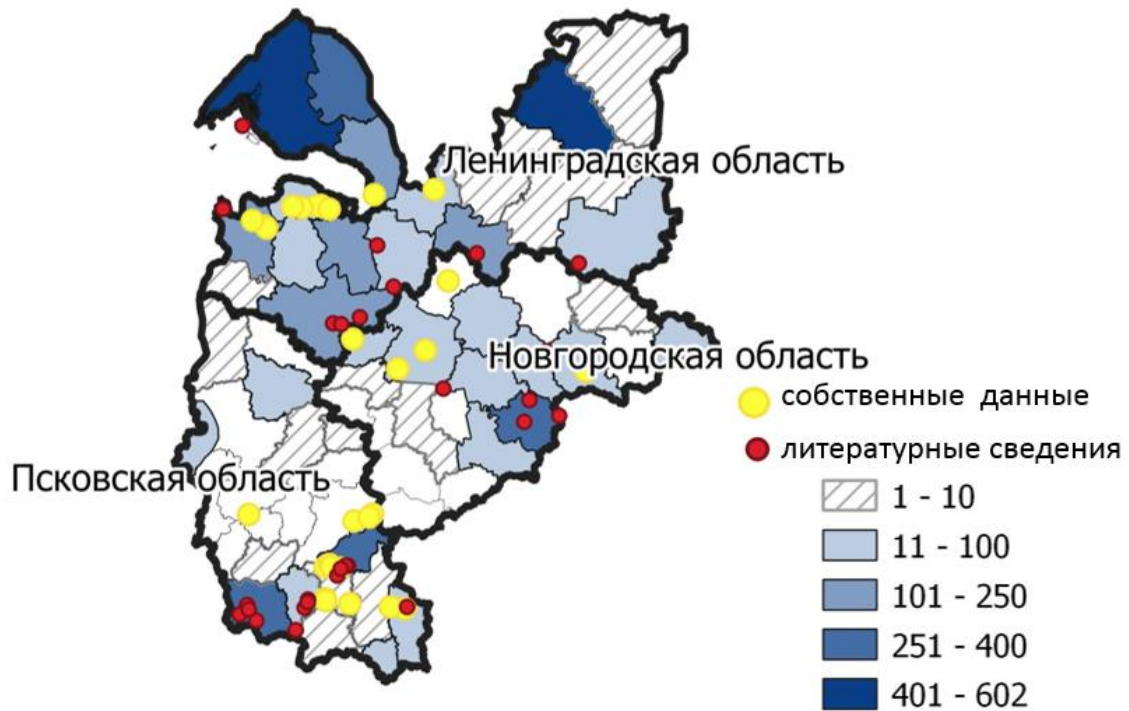


Рисунок 1 — Состояние изученности биоты агарикоидных базидиомицетов Северо-Запада европейской части России и основные точки сбора материала

## Глава 2. Материалы и методы.

### 2.1 Характеристика природных условий исследованных территорий.

Территория Северо-Запада европейской части России (Ленинградская, Новгородская и Псковская области, а также Санкт-Петербург) расположена между  $57^\circ$  и  $62^\circ$  северной широты и  $28^\circ$  и  $35^\circ$  восточной долготы. Максимальная протяженность с севера на юг 1250 км, с востока на запад 1000 км, площадь составляет примерно 195 тысяч км<sup>2</sup>. Территория Санкт-Петербурга не была включена в настоящее исследование.

Основная площадь исследуемой территории занимает северо-западную часть Русской (Восточно-Европейской) плиты. Наибольшее влияние на современный рельеф изучаемой территории оказал комплекс следующих процессов: оледенение, образование поздне- и послеледниковые водоемов, и последовавшее за отступлением ледника гляциоизостатическое поднятие территории.

В целом климат Северо-Запада европейской части России можно охарактеризовать как умеренно-континентальный, избыточно влажный, с чертами морского в северо-

западной части. Среднегодовые температуры варьируют от  $4,1^{\circ}$ – $4,6^{\circ}$ С на западе до  $2,4^{\circ}$ – $2,6^{\circ}$ С на востоке и севере. Зимы мягкие, с оттепелями. Лето умеренно тёплое, продолжительность его колеблется от 120 до 140 дней. Весна и осень, как правило, затяжные.

Гидрографическая сеть исследуемой территории развита хорошо. К наиболее крупным рекам региона относятся Нева, Волхов, Мста, Великая, Ловать, Луга и Свирь. Самые крупные озера (Ладожское, Чудское, Псковское, Ильмень, Онежское) расположены в тектонических впадинах и являются «наследниками» крупных ледниковых водоемов.

На Северо-Западе европейской части России преобладают подзолистые почвы, особенно на плоских хорошо дренированных междуречьях, в низинах формируются болотные и торфянистые почвы. По мере продвижения на юг появляются дерново-подзолистые почвы, на звонцовых глинах образуются поддубицы, своеобразные почвы, характерные для региона (Почвы ..., 1995).

Флора Северо-Запада европейской части России характеризуется относительной молодостью, так как начало её истории совпадает с Валдайским позднеледниковьем 13000–10000 л. н. (Цвелев, 2000). Характерные для этого периода быстрые смены стадий оледенения и межстадиалов, для которых был характерен более теплый и влажный климат обусловили смену тундровых и ивовых сообществ на лесную растительность (березово-сосновые, сосновые и еловые леса), и обратный процесс — замену лесной растительности тундровой.

В настоящее время широколиственные леса приурочены к неплакорным местообитаниям (поймы рек, берега крупных водоемов, понижения рельефа, склоны холмов и др.) вследствие более теплых микроклиматических условий. Согласно доминанто-флористическому подходу (Василевич, 1995) широколиственные леса Северо-Запада европейской части России подразделяются на дубовые, ясеневые, липовые, кленовые и ильмовые (Василевич, Бибикова, 2001, 2002).

Мы подразделяем все естественные широколиственные леса исследуемой территории на три большие группы. К первой группе относятся леса с доминированием дуба — дубняки на водоразделах и дубняки в долинах рек. Ко второй группе относятся леса с доминированием вяза, клена, ясеня — кленовики с ясенем на склонах и ильмовники в речных долинах и по берегам крупных озер (Василевич, Бибикова, 2002). Третья группа (леса с участием широколиственных пород) объединяет собой вторичные мелколиственные леса, в древостое которых присутствуют, но не доминируют широколиственные породы деревьев, а также леса с их активным возобновлением под пологом других лиственных пород. Мы посчитали уместным выделить также четвертую дополнительную группу, к которой отнесли заброшенные парки, отличающиеся своеобразной структурой растительности (полидоминантный состав древостоя).

## **2.2. Изученный материал и методы его исследования.**

Материал исследования — образцы агарикоидных грибов: собственные сборы, критически изученные гербарные образцы, хранящиеся в ЛЕ, сборы из личных коллекций



О.В. Морозовой, А.А. Кияшко, а также литературные источники и полевые записи автора. Полевые исследования проводились в период с 2016 по 2020 гг. классическим маршрутным методом (некоторые данные относятся также к 2014–2015 гг.).

Определение видовой принадлежности проведено в Лаборатории систематики и географии грибов БИН РАН с применением светового микроскопа Axio Lab. A1 и стереомикроскопа. В ряде случаев исследования проводились с применением исследовательского микроскопа Zeiss AxioImager A1 с дифференциальным интерференционным контрастом в Центре коллективного пользования научным оборудованием «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» при БИН РАН. Использовался стандартный набор реактивов: 5% раствор щелочи (KOH), 1% раствор красителя Конго красный в 10% растворе аммиака (NH<sub>4</sub>OH), реактив Мельцера применялся для определения амилоидности или декстриноидности оболочки спор.

Для выделения ДНК использовался набор NucleoSpin Plant II (MACHEREY-NAGEL, Германия) согласно протоколу производителя. В ряде случаев проводилась прямая ПЦР с применением набора Phire Plant Direct PCR Kit (Thermo Fisher Scientific, США). Некодирующий участок ITS был амплифицирован с использованием праймеров ITS1f и ITS4B (Gardes, Bruns, 1993). Очищенные продукты были отсековированы на ABI model 3130, 3500 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, США). Для работы с хроматограммами и получения последовательностей использовалась программа MEGAX (Kumar et al., 2018). Поиск BLAST в NCBI GenBank проводился как средствами самого ресурса, так и с помощью встроенного сервиса в MEGAX.

В ходе анализа применялись стандартные методики, использующиеся в сравнительной флористике и экологии (Шмидт, 1984; Legendre, Legendre, 2012). Для попарного сравнения видового богатства использовались коэффициенты сходства Жаккара, Сёренсена, Шимкевича – Симпсона, модифицированный коэффициент Сёренсена. Матрицы ассоциации на основании коэффициента несходства Сёренсена и коэффициента процентного расстояния были рассчитаны в интегрированной среде разработки RStudio (R: A Language ..., 2020) с помощью функции `beta.div ()` пакета `adespatial` (Dray et al., 2020), `vegdist ()` пакета `vegan` (Oksanen et al., 2019). Кластеризация проводилась с помощью функции `hclust ()` встроенного пакета `stats`. Дендрограммы были построены с использованием графического пакета `ggplot2` (Wickham, 2016). Столбчатые диаграммы создавались средствами Google Sheets. Картограммы созданы в QGIS (2020).

### **Глава 3. Аннотированный список видов агарикоидных грибов широколиственных лесов европейской части Северо-Запада европейской части России.**

Конспект обобщает всю имеющуюся на данный момент информацию об агарикоидных грибах широколиственных лесов Северо-Запада европейской части России: собственные сборы и полевые записи, сделанные автором в 2014–2020 гг., критически изученные образцы, хранящиеся в гербарии LE, литературные данные, а также сборы О.В. Морозовой и А.А. Кияшко. В конспект включены виды, находки

которых подтверждены как минимум одним гербарным образцом, за исключением широко распространенных видов, находки которых не вызывают сомнения. Для каждого отмеченного таксона приводится аннотация, в которую включены название, опубликованные синонимы, трофическая группа, период плодоношения, встречаемость, сведения о распространении и экологии, процитированы гербарные образцы.

#### Глава 4. Анализ биоты агарикоидных базидиомицетов широколиственных лесов Северо-Запада европейской части России.

##### 4.1 Анализ таксономической структуры.

Видовое богатство выявленной микобиоты составило 438 видов из 109 родов, 39 семейств и 5 порядков (Таблица 1). Шесть видов (*Bolbitius callistus*, *Entoloma bryorum*, *E. serpens*, *Mycena albidolilacea*, *M. tenuispinosa*, *M. xantholeuca*,) были впервые найдены на территории России.

Таблица 1 — Таксономическая структура биоты агарикоидных базидиомицетов широколиственных лесов Северо-Запада европейской части России

Agaricales (22/91/367)	
Agaricaceae (8/15)	<i>Agaricus</i> (3), <i>Chlorophyllum</i> (1), <i>Coprinus</i> (1), <i>Cystolepiota</i> (2), <i>Lepiota</i> (5), <i>Macrolepiota</i> (1), <i>Melanophyllum</i> (1)
Amanitaceae (2/12)	<i>Amanita</i> (11), <i>Limacella</i> (1)
Bolbitiaceae (3/11)	<i>Bolbitius</i> (3), <i>Conocybe</i> (3), <i>Pholiotina</i> (5)
Cortinariaceae (1/25)	<i>Cortinarius</i> (25)
Crepidotaceae (3/41)	<i>Crepidotus</i> (7), <i>Inocybe</i> (31), <i>Simocybe</i> (3)
Cyphellaceae (2/2)	<i>Baeospora</i> (1), <i>Cheimonophyllum</i> (1)
Entolomataceae (2/25)	<i>Clitopilus</i> (1), <i>Entoloma</i> (24)
Hydnangiaceae (1/4)	<i>Laccaria</i> (4)
Hygrophoraceae (4/14)	<i>Ampulloclitocybe</i> (1), <i>Arrhenia</i> (1), <i>Hygrocybe</i> (6), <i>Hygrophorus</i> (6)
Hymenogastraceae (4/19)	<i>Galerina</i> (8), <i>Hebeloma</i> (4), <i>Naucoria</i> (6), <i>Phaeocollybia</i> (1)
Lyophyllaceae (5/8)	<i>Asterophora</i> (1), <i>Calocybe</i> (1), <i>Hypsizygus</i> (1), <i>Lyophyllum</i> (3), <i>Rugosomyces</i> (2)
Marasmiaceae (8/24)	<i>Crinipellis</i> (1), <i>Gymnopus</i> (9), <i>Hydropus</i> (1), <i>Marasmiellus</i> (2), <i>Marasmius</i> (6), <i>Megacollybia</i> (1), <i>Mycetinis</i> (2), <i>Rhodocollybia</i> (2)
Mycenaceae (5/45)	<i>Mycena</i> (40), <i>Panellus</i> (2), <i>Roridomyces</i> (1), <i>Sarcomyxa</i> (1), <i>Xeromphalina</i> (1)
Physalacriaceae (4/5)	<i>Armillaria</i> (2), <i>Flammulina</i> (1), <i>Hymenopellis</i> (1), <i>Rhodotus</i> (1)
Pleurotaceae (2/6)	<i>Hohenbuehelia</i> (2), <i>Pleurotus</i> (4)
Pluteaceae (2/21)	<i>Pluteus</i> (20), <i>Volvariella</i> (1)
Psathyrellaceae (5/22)	<i>Coprinellus</i> (6), <i>Coprinopsis</i> (3), <i>Lacrymaria</i> (2), <i>Parasola</i> (2), <i>Psathyrella</i> (9)
Pseudoclitocybaceae (1/1)	<i>Pseudoclitocybe</i> (1)
Pterulaceae (1/1)	<i>Phyllotopsis</i> (1)

## Продолжение таблицы 1

Strophariaceae (13/29)	<i>Agrocybe</i> (4), <i>Flammula</i> (1), <i>Gymnopilus</i> (2), <i>Hemipholiota</i> (1), <i>Hemistropharia</i> (1), <i>Hypholoma</i> (4), <i>Kuehneromyces</i> (2), <i>Leratiomyces</i> (1), <i>Meottomyces</i> (1), <i>Panaeolus</i> (2), <i>Pholiota</i> (6), <i>Psilocybe</i> (1), <i>Stropharia</i> (3)
Tricholomataceae (12/29)	<i>Clitocybe</i> (7), <i>Collybia</i> (2), <i>Delicatula</i> (1), <i>Dermoloma</i> (1), <i>Gamundia</i> (1), <i>Infundibulicybe</i> (2), <i>Lepista</i> (3), <i>Leucopaxillus</i> (1), <i>Mycenella</i> (1), <i>Resupinatus</i> (1), <i>Tricholoma</i> (7), <i>Tricholomopsis</i> (2)
Tubariaceae (3/8)	<i>Flammulaster</i> (4), <i>Phaeomarasmius</i> (1), <i>Tubaria</i> (3)
Boletales (5/13/27)	
Boletaceae (8/20)	<i>Boletus</i> (2), <i>Chalciporus</i> (1), <i>Imleria</i> (1), <i>Leccinum</i> (8), <i>Neoboletus</i> (1), <i>Suillellus</i> (1), <i>Xerocomellus</i> (5), <i>Xerocomus</i> (1)
Gyroporaceae (1/2)	<i>Gyroporus</i> (2)
Hygrophoropsidaceae (1/2)	<i>Hygrophoropsis</i> (2)
Paxillaceae (2/2)	<i>Gyrodon</i> (1), <i>Paxillus</i> (1)
Hymenochaetales (1/2/3)	
Rickenellaceae (2/3)	<i>Cantharellopsis</i> (1), <i>Rickenella</i> (2)
Russulales (2/4/43)	
Auriscalpiaceae (1/1)	<i>Lentinellus</i> (1)
Russulaceae (3/42)	<i>Lactarius</i> (16), <i>Lactifluus</i> (5), <i>Russula</i> (21)
Polyporales(1/1/2)	
Polyporaceae (1/2)	<i>Lentinus</i> (2)

Подавляющее большинство семейств, родов и видов выявленной микобиоты относятся к порядку Agaricales (367 видов, 83%), затем следуют Russulales (43 вида, 9,6%) и Boletales (27 видов, 6,3%). Оставшиеся доли процента принадлежат порядкам Hymenochaetales (3 вида, 0,7%) и Polyporales (2 вида, 0,4%). Наибольшим числом видов представлено семейство Мусенасеае (45 видов, 10,3%), второе место делят Среpidотасеае и Russulaceae – 41 и 42 вида (9,4%). Далее следует Tricholomataceae с 30 видами (6,7%). В последующих 12 семействах количество видов колеблется от 28 до 11. Первые по численности видов 16 семейств объединяют 398 видов, что составляет 89,2% от общего видового богатства. К оставшимся 15 семействам относятся 48 видов (10,8%). В родовом спектре лидируют *Mycena* (40 видов) и *Inocybe* (31 вида), за ними следуют *Cortinarius* (25), *Entoloma* (24), *Russula* (21), *Pluteus* (20), *Lactarius* (16) и *Amanita* (11). Остальные 103 рода представлены менее чем 10 видами, причем в 48 из них выявлено по единственному виду.

Для выявления положения исследованной микобиоты в широтном ряду были выбраны заповедники Кивач, Нижне-Свирский, Волжско-Камский, Приокско-Тerrasный, Окский, Галичья Гора и Жигулевский, расположенные в Европейской части России (Рисунок 2). Агарикоидные грибы этих охраняемых территорий изучены довольно полно, что позволяет проводить сравнение видового состава и таксономической структуры их микобиот с изучаемой микобиотой.

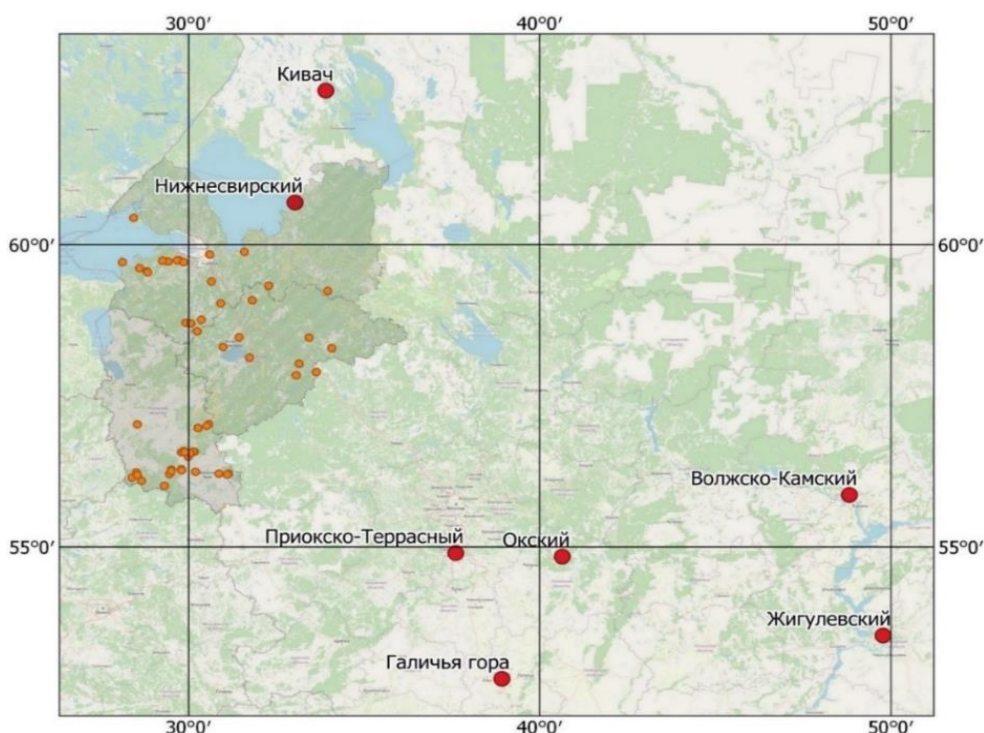


Рисунок 2 — Обследованная территория (заштрихована) и заповедники, биоты агарикоидных базидиомицетов которых были выбраны для сравнения.

Дендрограммы сходства таксономических структур микобиот (Рисунок 3) демонстрируют одинаковую топологию: заповедники Кивач и Нижне-Свирский формируют отдельный кластер, а микобиота широколиственных лесов Северо-Запада европейской части России кластеризуется с таковой заповедников, расположенных не выше 55° с.ш.

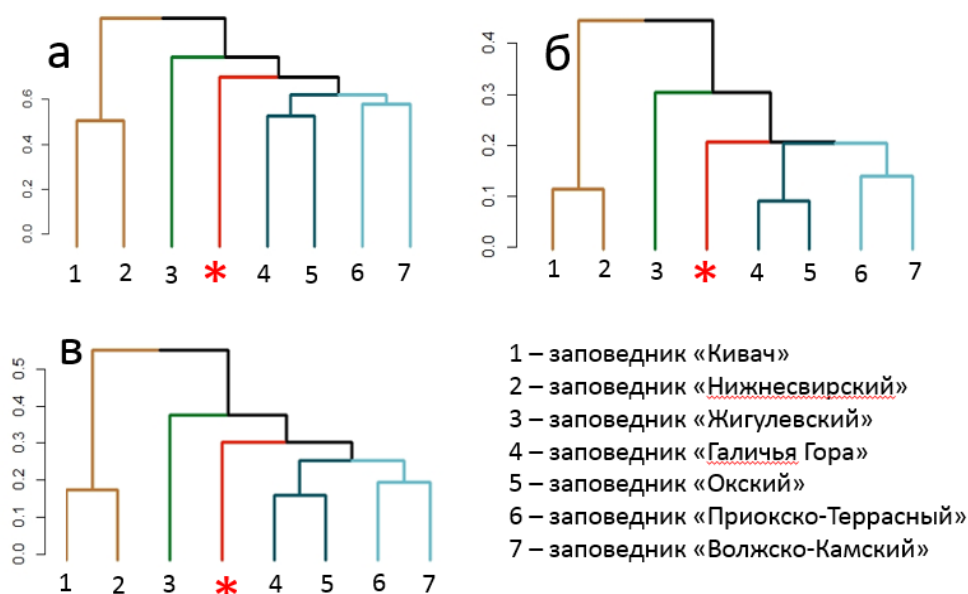


Рисунок 3 — Дендрограммы сходства таксономической структуры (а — на уровне семейства, б — на уровне рода) и видового состава (в) биоты агарикоидных базидиомицетов в широтном ряду.

Примечание. Звездочкой обозначена исследуемая микобиота.

Структура семейственного и родового спектров изучаемой микобиоты имеет большее сходство с таковой заповедников, расположенных южнее территории исследования (Рисунок 4). Семейственный и родовой спектры изучаемой микобиоты носят дробный характер: число лидирующих семейств и родов составляет 7–8 без явного преобладания какого-либо из них. Кроме дробности головной группы семейственного и родового спектров, при движении с севера на юг наблюдаются следующие тенденции: резкое снижение доли семейства *Cortinariaceae* и рода *Cortinarius*, постепенное снижение доли семейства *Russulaceae* за счёт уменьшения количества видов рода *Lactarius*, постепенное возрастание доли семейства *Mycenaceae* и рода *Mycena* и семейства *Crepidotaceae* за счёт рода *Inocybe*.

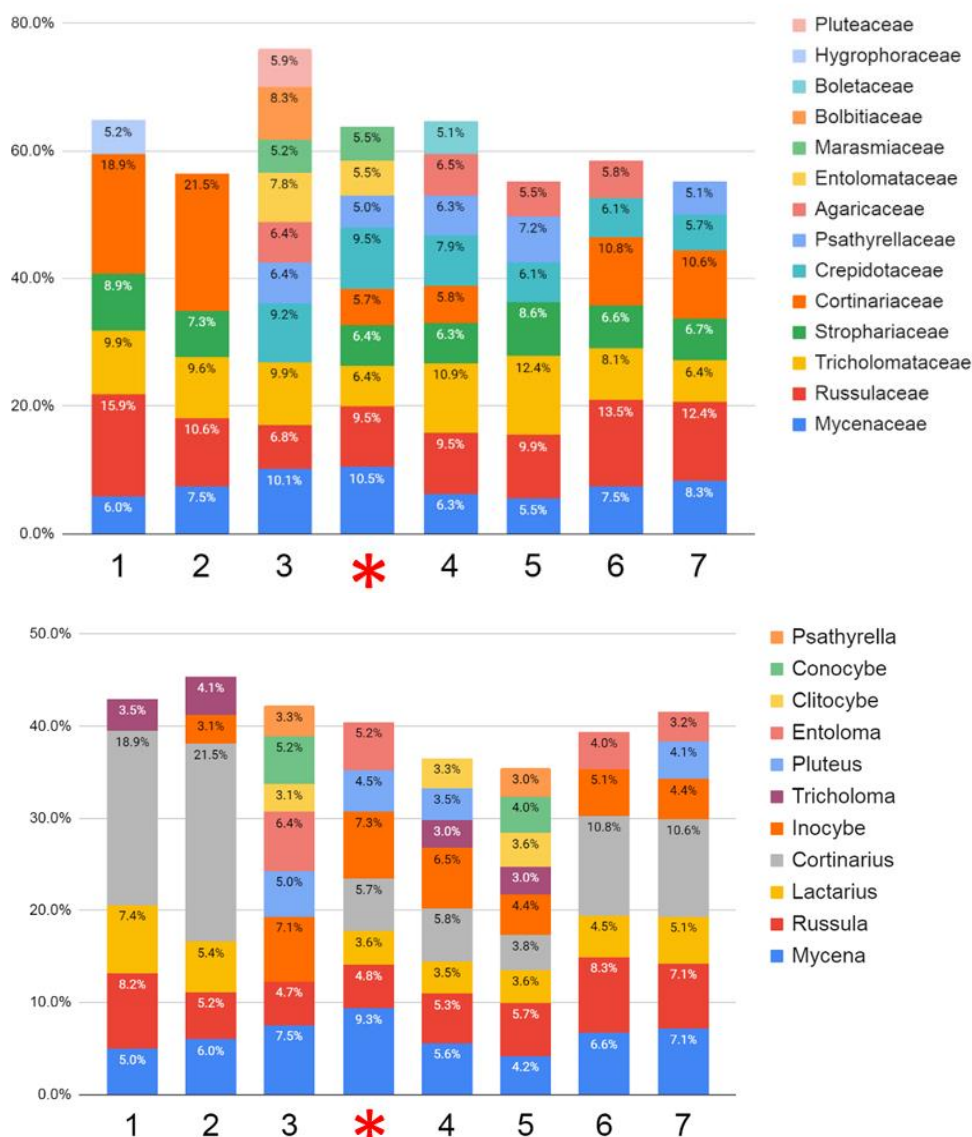


Рисунок 4 — Диаграмма головной части таксономической структуры биоты агарикоидных базидиомицетов в широтном градиенте на уровне семейства (вверху) и рода (внизу).

1 – заповедник «Кивач», 2 – заповедник «Нижне-Свирский», 3 – заповедник «Жигулевский», 4 – заповедник «Галичья Гора», 5 – заповедник «Окский», 6 – заповедник «Приокско-Тerrasный», 7 – заповедник «Волжско-Камский». Звездочкой отмечена изучаемая микобиота.

#### 4.2. Анализ выявленного видового состава.

В таблице 2 приведены значения коэффициентов сходства (индекс Жаккара, индекс Сёренсена) и квазисходства (индекс Шимкевича-Симпсона и модифицированный коэффициент Сёренсена), рассчитанные для видового состава агарикоидных грибов анализируемых территорий.

Таблица 2 — Значения коэффициентов Жаккара, Сёренсена, Шимкевича и модифицированного коэффициента Сёренсена в широтном ряду

	Волжско-Камский	Приокско-Тerrasный	Окский	Галичья гора	Жигулевский	Нижне-Свирский	Кивач
Число видов в заповеднике	435	602	525	430	424	386	403
Число общих видов	214	247	213	196	170	148	147
Жаккар	0.20	0.19	0.18	0.18	0.16	0.15	0.15
Сёренсен	0.33	0.32	0.31	0.31	0.28	0.26	0.26
Шимкевич	0.49	0.56	0.48	0.46	0.4	0.38	0.36
модиф. Сёренсен	0.33	0.36	0.33	0.31	0.29	0.28	0.27

Согласно мерам сходства, наиболее близкой микобиотой к изученной является микобиота Волжско-Камского заповедника, на втором месте — Приокско-Тerrasного; в случае использования мер квазисходства они меняются местами. Далее следуют микобиоты Окского заповедника, заповедника Галичья Гора и Жигулевского заповедника. Пара заповедников Нижне-Свирский — Кивач оказывается самой непохожей на исследованную территорию.

Общими для всех анализируемых микобиот оказались 36 видов, обычных и широко распространённых в Европейской части России (*Amanita cirina*, *A. vaginata*, *Crepidotus mollis*, *Flammulina velutipes*, *Galerina marginata*, *Hygrocybe conica*, *Inocybe rimosa*, *Kuehneromyces mutabilis*, *Laccaria laccata* и др.).

По результатам кластерного анализа видового состава микобиоты анализируемых территорий подразделяются на два кластера (Рисунок 3, в). Для первого кластера, объединяющего заповедники таежной зоны (Кивач и Нижне-Свирский) наиболее характерными видами оказались представители рода *Cortinarius* (*C. balteatus*, *C. camphoratus*, *C. biformis*, *C. decipiens*), а также виды, приуроченные к хвойному опадку (*Mycena aurantiomarginata*, *M. clavicularis*) и мхам (*Hypholoma polytrichi*). При этом для заповедников бореальной зоны и изученной микобиоты видов выявлено всего пять общих видов, широко распространенных и обычных в лесной зоне европейской части России (*Cortinarius rigidus*, *Lactarius deterrimus*, *Leccinum variicolor*, *Mycena galopus*, *M. rubromarginata*).

Наиболее интересен комплекс видов, выявленных только во втором кластере (Рисунок 3, в), объединившем изучаемую микобиоту и микобиоту заповедников, расположенных южнее территории исследования. Этот комплекс характерен для зональных широколиственных лесов: микоризообразователи с дубом (*Amanita phalloides*, *Suillellus luridus*), ксилотрофные виды, приуроченные к древесине широколиственных пород (*Mycena inclinata*, *Pluteus ephrebus*, *P. semibulbosus*, *P. thomsonii*), сапротрофы на опаде широколиственных пород (*Marasmius wynneae*, *Mycena stylobates*) и гумусовые сапротрофы, приуроченные к богатым почвам (*Cystolepiota seminuda*, *Hymenopellis radicata*, *Melanophyllum haematospermum*).

Таким образом, видовой состав агарикоидных базидиомицетов широколиственных лесов Северо-Запада европейской части России оказывается более сходным с таковым заповедников, расположенных в хвойно-широколиственной, широколиственной и лесостепной зонах, нежели с видовым составом бореальных лесов.

### 4.3. Анализ эколого-трофической структуры.

По таксономической структуре все местообитания подразделились на две группы: первая представлена мелколиственными лесами с участием широколиственных пород и дубняками на водоразделах, вторая объединила все остальные обследованные типы (Рисунок 5).

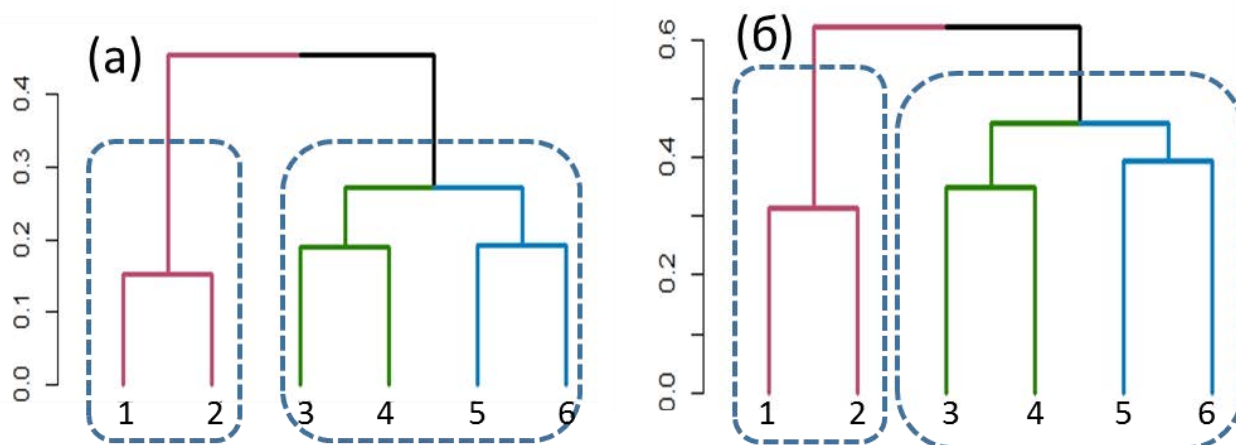


Рисунок 5 — Дендрограммы сходства таксономической структуры агарикоидных базидиомицетов по типам местообитаний: а — на уровне семейства, б — на уровне рода

1 — мелколиственные леса с участием широколиственных пород, 2 — дубняки на водоразделах, 3 — пойменные дубняки, 4 — заброшенные парки, 5 — пойменные ильмовники, 6 — кленовики.

Во всех изученных типах местообитаний в головной части семейственного спектра присутствуют Мусенасеае, Срепидотасеае и Марасмиасеае (Рисунок 6). Для первого кластера (Рисунок 5, а) характерна «дробность» головного спектра, небольшая доля участия семейства Cortinariaceae и существенный удельный вес Мусенасеае и Срепидотасеае. Эти особенности указывают на сходство микобиоты дубняков на водоразделах и вторичных лесов с участием широколиственных пород с таковой зональных широколиственных лесов.

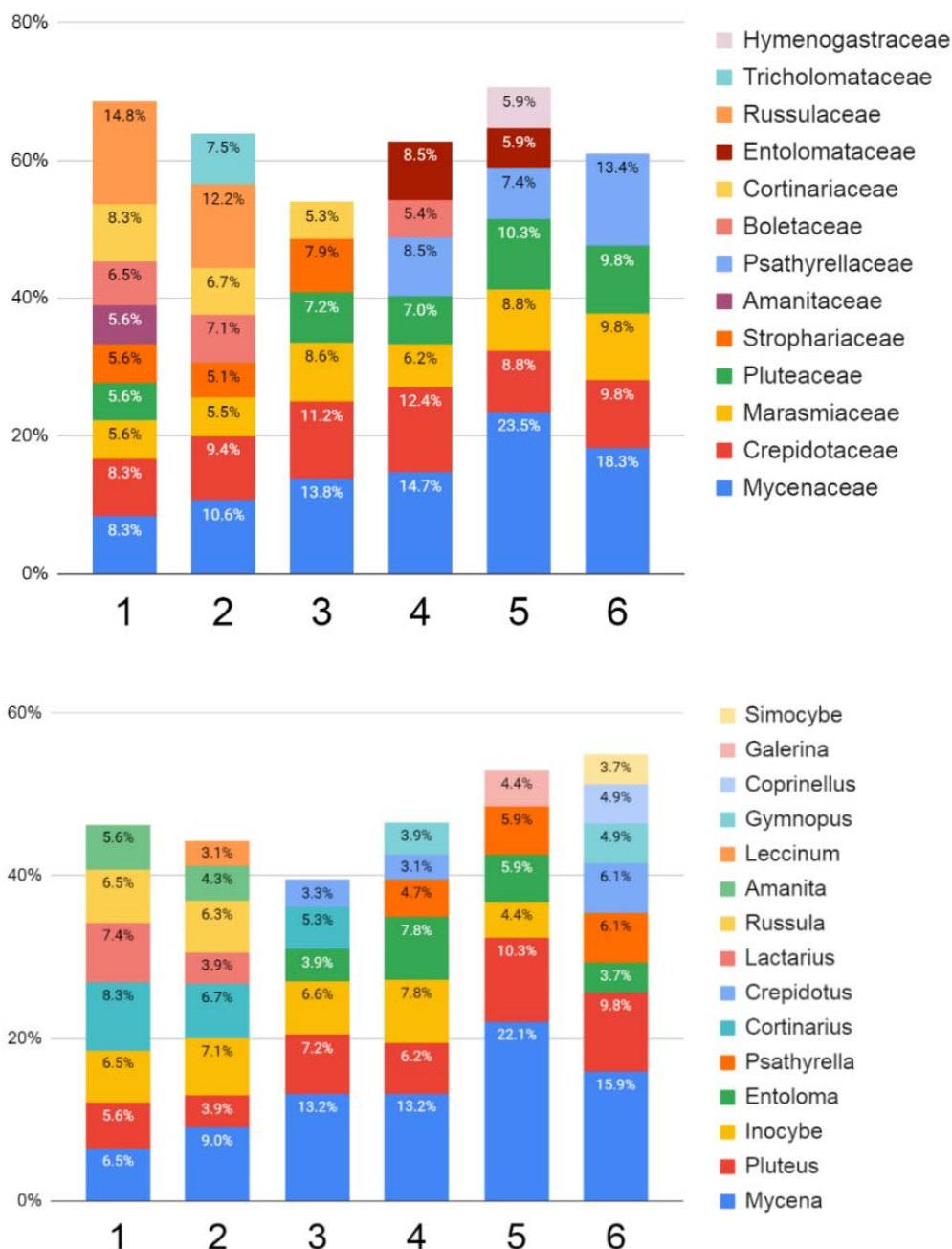


Рисунок 6 — Диаграммы головной части таксономической структуры биот агарикоидных базидиомицетов по типам местообитаний: сверху — на уровне семейства, внизу — на уровне рода.

1 – леса с участием широколиственных пород, 2 – дубняки на водоразделах, 3 – пойменные дубняки, 4 – заброшенные парки, 5 – кленовики, 6 – пойменные ильмовники

Для микобиот остальных местообитаний, объединившихся во втором кластере (Рисунок 5, б) головные части семейственного спектра содержат от 5 до 7 семейств (Рисунок 6), и их соотношения — лидирующая роль *Mycenaceae* во всех четырех местообитаниях, присутствие *Crepidotaceae*, *Pluteaceae*, *Marasmiaceae* и отсутствие *Russulaceae* в лидирующей части спектра указывают на специфические черты исследованной микобиоты и демонстрируют высокую степень сходства с зональными



широколиственными лесами. Возможно, отсутствие бореальных элементов (*Cortinariaceae*, *Russulaceae*) обусловлено отсутствием фитобионтов для этих микоризообразователей, и особенностями рельефа данных местообитаний (пойменные понижения, склоны), для которых характерны более мягкие микроклиматические условия.

Головная часть родового спектра микобиот биотопов первого кластера характеризуется дробностью (7 и 8 родов), что типично и для микобиот зональных сообществ. Сравнительно высокие доли родов *Muscena* и *Inocybe* также сближают их с зональными широколиственными лесами. Существенное участие родов *Russula* и *Cortinarius* обусловлено видами-симбиотрофами, фитобионтами которых являются дуб, осина, береза. Для головных частей родовых спектров местообитаний, объединившихся во втором кластере, наиболее характерной чертой, сближающих их с зональными широколиственными лесами, является лидирующее положение рода *Muscena* вкупе со значительным удельным весом родов *Pluteus* и *Entoloma*.

Таким образом, семейственный и родовый спектры выявленной микобиоты носят дробный характер без ярко выраженных лидирующих семейств и родов. Наибольшим числом видов представлено семейство Мусенасеае (46 видов, 10,3%), второе место делят Стеридотасеае и Руссуласеае – по 42 вида (9,4%). Далее следует Трихоломатасеае с 30 видами (6,7%). В родовом спектре лидируют *Muscena* (40 видов, 9,3%) и *Inocybe* (31 вид, 7,3%).

Трофическая структура выявленной микобиоты (Таблица 3) представлена 12 трофическими группами, относящимися к трем основным типам питания (сапротрофному, симбиотрофному и паразитическому).

В трофической структуре преобладают виды с сапротрофным типом питания (62,1%, 280 видов), причем лидерство принадлежит ксилотрофам (27,9%, 126 видов), среди которых особое место занимают субстрат-специализированные виды: *Muscena inclinata*, *M. renati*, *Pluteus ephebeus* (древесина дуба, липы, вяза), *Rhodotus palmatus*, *Pluteus aurantiorugosus*, *Simocybe centunculus*, *Psathyrella sylvestris* (приурочены к древесине вяза).

Таблица 3 — Трофическая структура выявленной микобиоты

Тип питания	Симбиотрофы 168 видов, 37,2%		Сапротрофы 280 видов, 62,1%								Паразиты 3 вида, 0,7%	
	Mr	En	Le	Hu	Fd	St	Co	Mm	Ex	He	Pm	Pf
Количество видов	167	1	126	79	31	30	6	3	2	2	2	1
Удельное соотношение, %	37.0	0.2	27.9	17.5	6.9	6.7	1.6	0.7	0.4	0.4	0.4	0.2

Примечание. Некоторые виды учитывались в нескольких трофических группах.

Значительно участие гумусовых сапротрофов (17,5%, 79 видов), например *Cystolepiota adulterina*, *C. seminuda*, *Lepiota boudieri*, *Melanophyllum haematospermum*, *Entoloma araneosum*. Большой удельный вес этой трофической группы сближает выявленную микобиоту с таковыми зональных широколиственных лесов (Светашева, 2004; Малышева, Малышева, 2008). Среди сапротрофов на опаде (6,9%, 31 вид) стоит отметить виды, приуроченные к опад дуба (*Mycena smithiana*, *M. tenerrima*, *Mycetinis querceus*) и мелким отпавшим веточкам клена, липы, орешника (*Gymnopus foetidus*, *G. vernus*, *Mycena arcangeliana*). Немногочисленная группа сапротрофов на коре (1,6%, 6 видов) представлена видами рода *Mycena* (*Mycena alba*, *M. erubescens*, *M. hiemalis*, *M. mirata*, *M. olida*, *M. pseudocorticola*), ассоциированными с широколиственными деревьями и характерными для неморальной зоны (Морозова, 2001, Светашева, 2004). Второе место в трофическом спектре принадлежит симбиотрофам (37,2%, 168 видов), среди которых особое место занимают микоризообразователи с широколиственными деревьями: дубом (*Hygrophorus personii*, *Inocybe putilla*, *I. quietiodor*, *Boletus reticulatus*, *Neoboletus erythropus*, *Russula risigalina*, *R. grata*, *R. pseudointegra*, *Lactarius azonites*), липой (*Xerocomellus bublainus*), орешником (*Lactarius pyrogalus*), вязом (*Entoloma aprile*).

Прослеживается закономерность в соотношении количеств сапротрофных и симбиотрофных видов в зависимости от состава древостоя и особенностей рельефа: доля микоризообразователей выше в дубняках на водоразделах и в лесах с участием широколиственных пород, в остальных местообитаниях их доля существенно ниже (Рисунок 7). Это снижение обусловлено совокупностью факторов, из которых наиболее вероятными представляются как избыточное увлажнение почвы, так и способность клена, ясеня и вяза формировать арбускулярную микоризу (Soudzilovskaia et al., 2020), микобионтами которой являются представители отдела Glomeromycota.

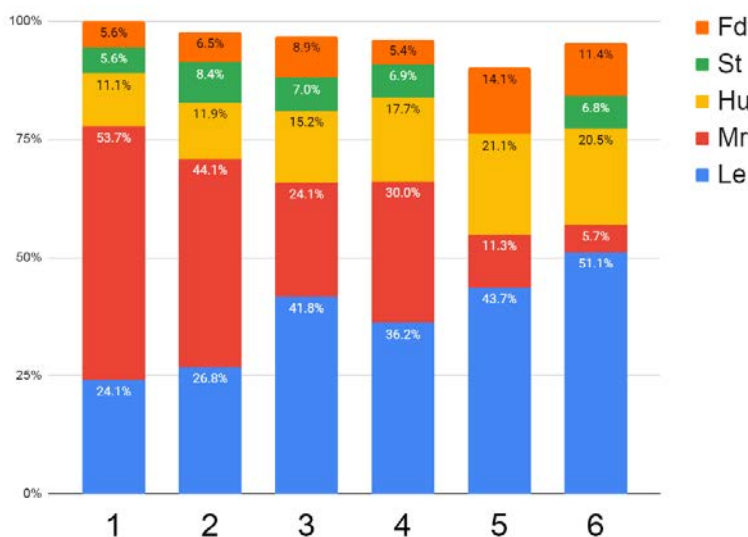


Рисунок 7 — Диаграмма трофической структуры выявленной микобиоты по типам местообитаний

1 – леса с участием широколиственных пород, 2 – дубняки на водоразделах, 3 – пойменные дубняки, 4 – заброшенные парки, 5 – кленовики, 6 – пойменные ильмовники

Анализ видового состава агарикоидных грибов показал, что наибольшее количество видов было отмечено в дубняках на водоразделах (255 видов), наименьшее — в кленовниках (Рисунок 8). По результатам кластерного анализа все изученные местообитания образовали две группы: одна из них объединяет пойменные дубняки, дубняки на водоразделах, и леса с участием широколиственных пород; в другой группе оказались кленовники, заброшенные парки и ильмовники (Рисунок 8).

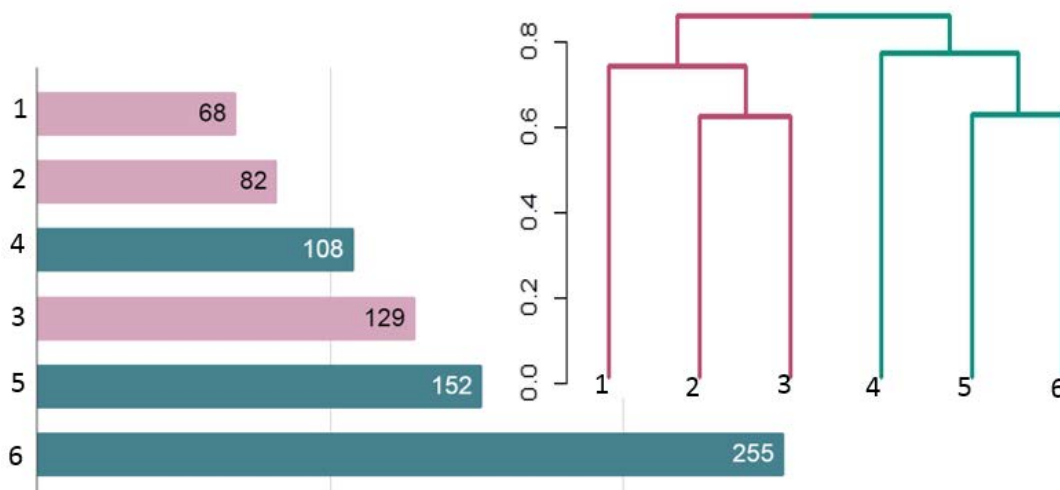


Рисунок 8 — Количество отмеченных видов агарикоидных грибов в каждом из типов местообитаний и дендрограмма сходства видового состава микобиоты различных типов местообитаний.

1 – кленовники, 2 – ильмовники, 3 – заброшенные парки, 4 – леса с участием широколиственных пород, 5 – пойменные дубняки, 6 – дубняки на водоразделах

Общими для всех типов местообитаний оказались всего пять широко распространенных видов-ксилотрофов, приуроченных к древесине лиственных пород (*Crepidotus mollis*, *Flammulina velutipes*, *Galerina marginata*, *Mycena haematopus*, *M. niveipes*).

Для кластера, объединившего оба типа дубняков и примкнувшие к ним вторичные мелколиственные леса, было выявлено 360 видов. Общими для них оказались 29 видов, широко распространенных в лесной зоне европейской части России и не отражающих своеобразие исследованной микобиоты.

Для дубняков на водоразделах и пойменных дубняков выявлено максимальное количество общих видов (84). Среди них заслуживают внимания виды, развивающиеся на опаде широколиственных пород (*Mycetinis querceus*, *Marasmius cohaerens*), ксилотрофы, приуроченные к древесине дуба и других широколиственных пород (*Mycena inclinata*, *M. renati*), к крупномерному валежу лиственных пород (*Baeospora myriadophylla*, *Arrhenia epichisium*). В обоих типах обследованных дубняков выявлены виды-микоризообразователи с широколиственными породами: *Russula grata* (образует микоризу с дубом) и *Lactarius pyrogalus* (образует микоризу с орешником).

Наиболее богатыми по видовому составу оказались водораздельные дубняки, в которых было отмечено 255 видов, при этом 104 вида не были больше зарегистрированы ни в одном из изученных типов местообитаний. Только в них был отмечен комплекс специализированных видов широколиственных лесов, образующих микоризу с дубом: *Hygrophorus persoonii*, *Boletus reticulatus*, *Neoboletus erythropus*, *Russula pseudointegra*, *R. risigalina*, *Lactarius quietus*, *L. azonites*, *Lactifluus vellereus*, *L. volemus*, и широко распространенных в зональных дубняках.

В пойменных дубняках выявлено 49 уникальных видов из 152, отличительным для этого местообитания оказался комплекс ксилотрофных видов, приуроченных к крупномерному валежу дуба и осины: *Entoloma tjallinogiorum*, *Gamundia striatula*, *Mycenella lasiosperma*.

В лесах с участием широколиственных пород выявлено 108 видов с преобладанием микоризообразователей. Уникальных видов выявлено 32, из них 19 — микоризообразователи с широким спектров фитобионтов. Для этих лесов отмечены виды, широко распространенные в осинниках и березняках Северо-Запада европейской части России (*Cortinarius alboviolaceus*, *Lactarius flexuosus*, *L. tabidus*, *L. trivialis*, *L. vietus*, *Russula ochroleuca*, *R. sanguinea*).

В группе, объединившей пойменные ильмовники, заброшенные парки и кленовики было выявлено 196 видов агарикоидных грибов, общими для всех трех типов местообитаний оказалось всего два вида: широко распространенный вид с широкой экологической амплитудой *Mycena metata* и *Pluteus aurantiorugosus*, в условиях Северо-Запада европейской части России приуроченный исключительно к валежной древесине вяза.

Для пойменных ильмовников и заброшенных парков общими оказались 44 вида, большинство из которых ксилотрофы, среди которых отмечены типичные виды широколиственных лесов: *Pluteus aurantiorugosus* и *Psathyrella sylvestris* приуроченные к древесине вяза. Среди гумусовых сапротрофов значительно участие видов, предпочитающих богатые почвы: *Cystolepiota seminuda*, *Entoloma araneosum*, *E. dysthaloides*, *Melanophyllum haematospermum*.

Для пойменных ильмовников выявлено 19 уникальных видов, среди которых наиболее интересен охраняемый вид *Rhodotus palmatus*, развивающийся на древесине вяза, а также *Gymnopus aquosus* и *Hohenbuehelia grisea*, отмеченные на небольших сухостойных стволиках ольхи черной.

В заброшенных парках зарегистрировано 30 видов, не встреченных в других биотопах. Только в них отмечен комплекс микоризообразователей с широколиственными породами деревьев, преимущественно с дубом, липой и представителями семейства Rosaceae (*Entoloma clypeatum* s.l., *E. bryorum*, *Inocybe tenebrosa*, *I. leptocystis*, *Russula pectinatoides*, *Xerocomellus bubalinus*). Из видов с сапротрофным типом питания только в парках были выявлены гумусовые сапротрофы *Lepista saeva* и *Volvariella murinella*, а также сапротрофы на коре живых деревьев *Mycena alba* и *M. mirata*.

В кленовиках–ясенниках на склонах видовое богатство наименьшее — выявлено всего 68 видов, среди которых преобладают виды с сапротрофным типом питания.

Уникальных видов отмечено 14, среди которых внимания заслуживают ксилотрофы, приуроченные к древесине широколиственных пород (*Mycena arcangeliana*, *M. xantholeuca*), а также гумусовый сапротроф *Hymenopellis radicata*.

Таким образом, водораздельные дубняки оказались наиболее сходными по видовому составу с зональными широколиственными лесами. Это сходство обусловлено присутствием комплекса видов, ассоциированных с дубом и широколиственными породами в качестве микоризообразователей, ксилотрофов и сапротрофов на их опаде. (*Hygrophorus personii*, *Boletus reticulatus*, *Lactarius azonites*, *Mycena inclinata*).

## **Глава 5. Молекулярно-генетический анализ для уточнения видовой принадлежности некоторых образцов**

Некоторые образцы, цитируемые в данной работе (собранные как в ходе собственных исследований, так и хранившиеся в гербарии), нуждались в уточнении видовой принадлежности.

В настоящее время различными научными коллективами активно проводится ревизия таксонов разного ранга методами полифазной таксономии. В связи с изменениями в таксономии и систематике агарикоидных грибов, происходящими в последние десятилетия, достоверное определение видовой принадлежности некоторых образцов оказалось возможным только с применением молекулярно-генетических методов. С использованием этих методов были идентифицированы следующие образцы: *Entoloma serpens* (LE 215289, опубликовано в (Морозова, Коваленко, 2000) как *E. caccabus* (Kühner) Noordel.). Вид, описанный в ходе ревизии подрода *Rhodopolia* (Kokkonen, 2015). По имеющимся сведениям, приурочен к лесам и паркам и ассоциирован с березой, осинкой и видами ив (Noordeloos и др., 2018b). *Entoloma bryorum* (LE F–332068, LE F–332069), подрод *Rhodopolia* (Kokkonen, 2015). Обитает во влажных местообитаниях и парках, часто под липой. Оба наших образца были отмечены среди старовозрастных лип в дер. Цевло. *Entoloma tjallinogiorum*, LE F 332061, подрод *Leptonia* (Morozova et al., 2014).

Эти методы были использованы также для подтверждения верности идентификации образцов, найденных вне зоны естественного современного распространения вида *Leccinellum pseudoscabrum* (LE 311852; Калинина, 2018).

Были отсеквенированы также последовательности ITS для двух видов, впервые отмеченных на территории России: *Mycena tenuispinosa* (LE 321750; Song et al., 2019), полученный нами сиквенс (МК478466.1) стал первым в GenBank; *Mycena xantholeuca* (LE 321752, LE 321751; Song et al., 2019), Учитывая высокую степень существующей неопределенности, мы приняли решение идентифицировать наши образцы как *M. xantholeuca* на основании четких морфологических признаков.

## **Глава 6. Редкие и охраняемые виды**

В настоящее время считается, что экосистемы с высоким уровнем биоразнообразия более устойчивы как к природным, так и к антропогенным изменениям (Lyons et al., 2005).

Показано, что редкие виды играют существенную роль в функционировании экосистем, обеспечивая большую часть функционального разнообразия (Mouillot et al., 2013; Leitão et al., 2016).

Применительно к макромицетам существует несколько подходов и классификаций их редкости (Сафонов, 2003; Малышева, Малышева, 2008). Для собственных данных мы относим к редким виды, представленные небольшим числом находок (до пяти) и отмеченные не более чем в пяти регионах России, включая собственные. К полученному списку редких видов нами были применены критерии МСОП согласно действующим руководствам (Заварзин, Мучник, 2005), и по итогу оценки было выявлено 17 из них (Таблица 4), рекомендованных ко включению в следующие издания региональных Красных книг.

Таблица 41 — Виды, рекомендованные к включению в следующие издания региональных Красных книг

	Ленинградская	Новгородская	Псковская
<i>Amanita phalloides</i>	VU B2a		
<i>Baeospora myriadophylla</i>	C2a(i)	C2a(i)	
<i>Boletus reticulatus</i>	VU B2a	VU B2a	VU B2a
<i>Coprinellus subpurpureus</i>	DD		DD
<i>Entoloma strigosissimum</i>		VU B2a	
<i>Gymnopus vernus</i>	DD		
<i>Gyrodon lividus</i>		VU B2a	
<i>Gyroporus castaneus</i>	VU B2a		
<i>Hemistropharia albocrenulata</i>			VU B2a
<i>Hohenbuehelia grisea</i>	DD		
<i>Hygrophoropsis rufa</i>	DD		
<i>Mycena leptophylla</i>	EN B2a		
<i>Mycena picta</i>	DD	DD	
<i>Mycena renati</i>		VU B2a	
<i>Pluteus aurantiorugosus</i>	VU B2a	VU B2a	
<i>Pluteus umbrosoides</i>	DD		

В ходе работ были выявлены два вида с международным охранным статусом. *Baeospora myriadophylla* охраняется на всемирном уровне (Krisai-Greilhuber, 2019) с категорией статуса редкости VU. Вид приурочен к крупномерному валежу, характерному для старовозрастных малонарушенных лесов. *Rhodotus palmatus* подлежит охране как на международном, так и на европейском уровнях (Iršénaitė et al., 2019). Приурочен к валежной древесине широколиственных деревьев (вяз, каштан, ясень и др.), в Ленинградской области найден исключительно на разрушенных вязах

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

При подготовке данного исследования были обобщены все имеющиеся сведения о разнообразии и распространении агарикоидных грибов на территории Северо-Запада европейской части России в пределах Ленинградской, Новгородской и Псковской областей. Проведен критический анализ литературных данных и ревизия имеющегося гербарного материала. Все сведения занесены в электронную базу данных. Предполагается пополнять ее новыми материалами и сделать эту базу доступной для широкого круга пользователей.

Были обследованы территории, ранее не посещавшиеся микологами. Нахождение редких видов грибов на этих территориях может свидетельствовать в пользу необходимости придания им охранного статуса или подтверждения существующего. Материалы, полученные в ходе работы, использовались для составления Красной книги Ленинградской области. Собранные коллекции дополнили Микологический гербарий Ботанического института им В.Л. Комарова РАН и доступны для дальнейшего научного изучения.

В результате проведенного сравнительного анализа видового состава, таксономической и трофической структуры выявленной микобиоты в широтном градиенте было показано, что исследуемая микобиота ближе к биотам агарикоидных грибов зональных широколиственных лесов, чем к бореальным. Выявлены специфические виды широколиственных лесов, обуславливающие своеобразие изученной микобиоты в целом и для каждого местообитания в отдельности. К перспективам исследования можно отнести решение вопросов, связанных с особенностями географического распространения и экологической приуроченностью специфических видов агарикоидных грибов интразональных сообществ, таких как пойменные вязовники и дубняки. Для этого необходимы исследования биоты агарикоидных грибов данных сообществ в других растительных зонах (хвойно-широколиственной, широколиственной, лесостепной).

Для ряда критических видов был проведен молекулярно–генетический анализ с целью подтверждения видовой принадлежности образцов. Использование молекулярно-генетических методов во флористических исследованиях представляется перспективным и в настоящее время необходимым в связи с его широким применением в таксономических исследованиях и продолжающимся активным пересмотром существующих концепций видов и систем грибов.

В ходе работ были выявлены новые местонахождения редких и охраняемых видов, а также даны рекомендации для новых последующих изданий региональных Красных книг. В связи с выходом в последние десятилетия дела охраны грибов на новый уровень чрезвычайно важна практика применения критериев МСОП к грибам, так как они часто оказываются неоднозначными и связаны с трудностями, обусловленными биологией грибов. Здесь необходима наработка опыта и аккумуляция максимального количества данных. Это также одно из направлений возможного продолжения настоящего исследования.

## ВЫВОДЫ

1. В результате проведенных исследований в широколиственных лесах Северо-Запада европейской части России выявлено 438 видов, 6 из которых оказались новыми для России, 56 — для всех трех областей, 50, 65 и 37 — для Ленинградской, Новгородской и Псковской областей соответственно.

2. Таксономическая структура (семейственный и родовой спектры) изученной биоты носит дробный характер без ярко выраженных лидирующих семейств и родов. Наибольшим числом видов представлены семейства *Mycenaceae*, *Strepitotaceae*, *Russulaceae*, *Tricholomataceae*. В родовом спектре лидируют *Mycena* и *Inocybe*.

3. Трофическая структура изученной микобиоты представлена 12 группами, среди которых преобладают виды с сапротрофным типом питания (280 видов, 62,1 %) со следующим распределением специализированных групп: ксилотрофы (126 видов, 27,9%), гумусовые сапротрофы (79 видов, 17,5%), сапротрофы на опаде (31 вид, 6,9%) и подстилке (30 видов, 6,7%), второе место занимают виды — симбиотрофы (168 видов, 37,5%). Преобладание видов с сапротрофным типом питания характерно также и для зональных широколиственных лесов.

4. Соотношение числа сапротрофных и симбиотрофных видов в рассмотренных биотопах зависит от состава древостоя и особенностей рельефа: доля микоризообразователей выше в дубняках на водоразделах и в лесах с участием широколиственных пород, в остальных местообитаниях их доля существенно ниже, что обусловлено специфическим режимом увлажнения почвы. Сравнение видовых составов агарикоидных базидиомицетов различных биотопов между собой показало, что наиболее сходными по трофической и таксономической структурам оказались дубняки на водоразделах и лиственные леса с участием широколиственных пород; по видовому составу — пары «пойменные дубняки — дубняки на водоразделах» и «пойменные ильмовники — заброшенные парки».

5. Сравнение видового состава и таксономической структуры биот агарикоидных грибов территорий, расположенных в широтном градиенте от 62° до 52° с. ш. показало, что исследованная микобиота ближе к микобиотам лесов, расположенных в хвойно-широколиственной, широколиственно-лесной зонах и зоне лесостепи, чем к микобиотам лесных сообществ таёжных территорий. В составе биоты агарикоидных базидиомицетов широколиственных лесов Северо-Запада европейской части России преобладают виды с широкой экологической амплитудой, распространенные на таежных участках исследованных областей. Число видов, ассоциированных с широколиственными породами деревьев в качестве микоризообразователей, ксилотрофов, сапротрофов на коре и опаде широколиственных деревьев, а также гумусовых сапротрофов, приуроченных к богатым почвам, относительно невелико, но именно они определяют своеобразие исследованной микобиоты и обуславливают особенности её таксономической и эколого-трофической структуры.

6. В результате проведенных исследований было выявлено 28 видов, охраняемых на территории исследованных регионов, в том числе два вида, имеющих международный



охранный статус (*Baeospora myriadophylla* и *Rhodotus palmatus*). Также отмечено 19 индикаторных и 20 редких видов (известных не более чем в пяти регионах России), 16 из которых рекомендованы ко включению в следующие издания региональных Красных книг.

## СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

### В изданиях, рекомендованных ВАК РФ

1. **Kalinina L.B.** Agaricoid fungi new to Novgorod Region, Russia // *Botanica*. — 2019. — V. 25 (1). — P. 89–96.
2. Song J., Liang J.F., Mehrabi-Koushki M., Krisai-Greilhuber I., Ali B., Bhatt V.K., Cerna Mendoza A., Chen B., Chen Z.X., Chu H.L., Corazon-Guivin M.A., Silva G.A.D., Kesel A.D., Dima B., Dovana F., Farokhinejad H., Ferisin G., Guerrero-Abad J.C., Guo T., Han L.H., Ilyas S. Justo A., Khalid A.N., Khodadadi-Pourarpanahi S., Li T.H., Liu C., Lorenzini M., Lu J.K., Mumtaz A.S., Oehl F., Pan X.Y., Papp V., Qian W., Razaq A., Semwal K.C., Tang L.Z., Tian X.L., Vallejos Tapullima A., Merwe N.A.V.D., Wang S.K., Wang C.Q., Yang R.H., Yu F., Zapparoli G., Zhang M., Antonin V., Aptroot A., Asian A., Banerjee A., Chatterjee S., Dirks A.C., Ebrahimi L., Fotouhifar K.B., Ghosta Y., **Kalinina L.B.**, Karahan D., Liu J., Maiti M.K., Mookherjee A., Nath P.S., Panja B., Saha J., Evfkova H., Voglmayr H., Kenan Y., Haelewaters D. *Fungal Systematics and Evolution: FUSE 5* // *Sydowia* — 2019. — V. 71. — P. 171–245.
3. **Kalinina L.B.**, Bolshakov S.Yu., Bulyonkova T.M. New records of basidiomycetes from the Pskov region in the Polistovskiy State Nature Reserve (Russia) // *Nature Conservation Research*. — 2020. — V. 5 (3). — P. 9–22.
4. Bolshakov S.Yu., **Kalinina L.B.**, Volobuev S.V., Rebriev Yu.A., Shiryayev A.G., Khimich Yu.R., Vlasenko V.A., Leostin A.V., Shakhova N.V., Vlasenko A.V., Dejidmaa T., Ezhov O.N., Zmitrovich I.V. New species for regional mycobiotas of Russia. 5. Report 2020 // *Микология и фитопатология*. — 2020. — Т. 54, Вып. 6. — С. 404–413.
5. **Калинина Л.Б.** Агарикоидные грибы (Basidiomycota) Ижорской возвышенности (Ленинградская область). I. Государственный природный заказник «Дубравы у деревни Велькота» // *Новости систематики низших растений*. — 2018. — Т. 52, Вып. 2. — С. 359–372.

### В сборниках трудов, материалов и тезисах конференций

6. **Калинина Л.Б.** 2017. Находки новых видов макромицетов в Ленинградской области. Материалы международного молодежного форума «Ломоносов-2017». [https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov\\_2017/data/10743/uid138301\\_report.pdf](https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2017/data/10743/uid138301_report.pdf)
7. **Калинина Л.Б.** Оценка пространственной изученности агарикоидных базидиомицетов Северо-Запада европейской части России // IV (XII) Международная ботаническая конференция молодых учёных в Санкт-Петербурге : материалы конференции (г. Санкт-Петербург, 22–28 апреля 2018). — СПб. : БИН РАН, 2018. — С. 210–211.
8. **Калинина Л.Б.** Агарикоидные грибы Новгородской области: история изучения и перспективные направления дальнейших исследований // 48-е Комаровские чтения. Инновации и традиции в современной ботанике. Всероссийская научная конференции с

международным участием, посвященная 150-летию со дня рождения В. Л. Комарова: тезисы докладов (г. Санкт-Петербург, 21–25 октября 2019). — СПб. : БИН РАН, 2019. — С. 44.

9. Bolshakov S.Yu., **Kalinina L.B.**, Voronina E.Yu., Palomozhnykh E.A., Potapov K.O., Filippova N.V., Shiryayeva O.S., Palamarchuk M.A. Agaricoid fungi diversity in Russia: experience and results of literature data compilation. // Information Technology in Biodiversity Research: Abstracts of III National Scientific Conference with international participation, dedicated to the 100th anniversary of the birth of Russian academician Pavel Gorchakovskii (Ekaterinburg, Russia, October 5–10, 2020). —Ekaterinburg: University for the Humanities, 2020. — P. 48–51.

10. Большаков С.Ю., Волобуев С.В., Воронина Е.Ю., Ежов О.Н., **Калинина Л.Б.**, Паламарчук М.А., Паломожных Е.А., Потапов К.О., Ширяева О.С. Биоразнообразие агарикомицетов Европейской России: результаты проекта по обобщению данных // 48-е Комаровские чтения. Инновации и традиции в современной ботанике. Всероссийская научная конференции с международным участием, посвященная 150-летию со дня рождения В. Л. Комарова: тезисы докладов (г. Санкт-Петербург, 21–25 октября 2019). — СПб. : БИН РАН, 2019. — С. 13.

11. **Калинина Л.Б.** Трофическая структура и особенности видового состава биоты агарикоидных базидиомицетов широколиственных лесов Северо-Запада европейской части России // Современная микология в России. Том 8. Материалы 4-го Международного микологического форума. — М.: Национальная академия микологии, 2020. — С. 186.

### Очерки в Красных книгах

12. Морозова О.В., **Калинина Л.Б.** Родот дланевидный — *Rhodotus palmatus* (Bull.) Maire // Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира / гл. ред. Д. В. Гельтман. — СПб. : Марафон, 2018. — С. 632–633.

13. **Калинина Л.Б.** Дубовик крапчатый (дубовик красноножковый) — *Voletus erythropus* Pers. // Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира / гл. ред. Д. В. Гельтман. — СПб. : Марафон, 2018. — С. 641–642.

14. **Калинина Л.Б.** Грабовик — *Leccinum pseudoscabrum* (Kallenb.) Šutara (*Leccinum carpini* (R. Schulz) M.M. Moser ex D.A. Reid) // Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира / гл. ред. Д. В. Гельтман. — СПб. : Марафон, 2018. — С. 632–633.

15. **Калинина Л.Б.** Болет укореняющийся — *Voletus radicans* Pers. / Красная книга Санкт-Петербурга / гл. ред. Д. В. Гельтман. — СПб. : Дитон, 2018. — С. 77.

16. **Калинина Л.Б.** Белый гриб дубовый — *Voletus reticulatus* Schaeff. // Красная книга Ленинградской области: Объекты растительного мира / гл. ред. Д. В. Гельтман. — СПб. : Марафон, 2018. — С. 78.