

## Мониторинг структуры и продуктивности биоты агарикоидных базидиомицетов в еловых лесах подзоны южной тайги Пермского края

В. С. БОТАЛОВ<sup>1</sup>, Л. Г. ПЕРЕВЕДЕНЦЕВА<sup>2</sup>, А. С. ШИШИГИН<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Пермский государственный аграрно-технологический университет  
им. акад. Д. Н. Прянишникова  
614000, Пермь, ул. Петропавловская, 23  
E-mail: vitalywc@yandex.ru

<sup>2</sup>Пермский государственный национальный исследовательский университет  
614990, Пермь, ул. Букирева, 15  
E-mail: perevperm@mail.ru

Статья поступила 01.12.2019

После доработки 29.12.2019

Принята к печати 20.02.2020

### АННОТАЦИЯ

Подведены итоги 40-летнего мониторинга биоты агарикоидных базидиомицетов в еловых лесах (ельник приручьевой, ельник кисличный) подзоны южной тайги Пермского края. К настоящему времени в еловых лесах обнаружено 336 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных базидиомицетов, относящихся к 73 родам и 16 семействам. Преобладают виды семейств Tricholomataceae, Cortinariaceae и Russulaceae, что характерно для бореальной зоны Евразии. Наибольшее число видов содержится в родах: *Cortinarius* (43 вида), *Mycena* (39), *Russula* (25) и *Lactarius* (13), что типично для подзоны южной тайги. Отмечено, что видовой состав агарикоидных базидиомицетов с течением времени меняется в большей степени (коэффициенты Жаккара ( $J \times 100$ ): ельник приручьевой,  $J = 44-50$ ; ельник кисличный,  $J = 43-47$ ), чем видовой состав высших сосудистых растений,  $J = 69-88$ . Между видовым составом грибов еловых лесов обнаруживается много общих черт ( $J = 49$ ). За все время наблюдений в еловых лесах установлено 16 видов-доминантов по числу базидиом и 19–21 – по биомассе базидиом. Проведен анализ эколого-трофической структуры исследуемых биогеоценозов. Выявлено, что преобладают микоризообразователи. Изучена связь между разнообразием и продуктивностью агарикоидных грибов с основными климатическими показателями (май–сентябрь). Установлено, что повышение средней месячной температуры воздуха в августе приводит к сокращению числа базидиом ксилотрофов в ельнике кисличном ( $r_s = -0,7$ ) и биомассы базидиом подстилочных сапротрофов в ельнике приручьевом ( $r_s = -0,7$ ). Обильные осадки в августе способствуют сокращению числа базидиом подстилочных сапротрофов в ельнике приручьевом ( $r_s = -0,7$ ).

**Ключевые слова:** агарикоидные базидиомицеты, еловые леса, мониторинг, Пермский край, экология грибов.

Агарикоидные базидиомицеты как гетеротрофный компонент обеспечивают состояние стабильности сообществ, вступая в конкурентные отношения с высшими сосудистыми растениями. Большой интерес представляют исследования агарикоидных грибов в климак-

сных сообществах, имеющих довольно постоянный видовой состав высших растений, в частности, древесных пород. В центральной части Пермского края климаксными экосистемами, характеризующимися структурной и функциональной устойчивостью, являются еловые леса [Овеснов, 2000].

Сведения о видовом составе агарикоидных грибов в еловых лесах имеются в работах многих исследователей [Степанова, 1975; Dahlberg et al., 1997; Переведенцева, 1999; Морозова, 2001; Фомина, 2001; Светашева, 2004; Roberts et al., 2004; O'Hanlon et al., 2013; Tahvanainen et al., 2016; и др.], однако данные по многолетним наблюдениям в указанных сообществах немногочисленны [Горленко и др., 1989; Столярская, 1998; Переведенцева, 1999; Сидорова и др., 2011]. В связи с этим мы проанализировали результаты исследований, проведенных в еловых лесах с 1975 по 2012 г. в окрестностях ООПТ "Верхняя Кважва" (Пермский край).

Целью данной работы является изучение многолетней динамики структуры и продуктивности биоты агарикоидных базидиомицетов в ельнике приручевом и ельнике кисличном. Для достижения цели поставлены следующие задачи: 1) выявить видовой состав агарикоидных базидиомицетов исследуемых ценозов; 2) провести таксономический анализ биоты агарикоидных грибов еловых лесов; 3) проанализировать эколого-трофическую структуру агарикоидных базидиомицетов; 4) определить доминирующие виды грибов по числу и биомассе базидиом; 5) выявить зависимость "плодоношения" агарикоидных грибов от количества осадков и температуры воздуха.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследуемая территория расположена на востоке Восточно-Европейской равнины в Пермском крае в подзоне южной тайги (ООПТ "Верхняя Кважва"; 58°38' с. ш., 56°38' в. д.). В лесных биогеоценозах, не подверженных антропогенному воздействию, с 1975 г. проводится изучение агарикоидных базидиомицетов стационарным методом, позволяющим количественно оценить и выявить структуру грибного компонента, что необходимо для понимания состояния и развития природных экосистем. Пробные площади размером

50 × 20 м были заложены в приручевом и кисличном ельниках Л. Г. Переведенцевой [1999]. Геоботаническое описание выполнено согласно В. Н. Сукачеву и Е. Н. Зону [1961]. Учет видовой разнообразия, числа и биомассы плодовых тел грибов осуществлялся в августе один раз в декаду. В сентябре изучался только видовой состав грибов. Первая серия наблюдений проведена в 1975–1977 гг., вторая – в 1994–1996 гг., третья – в 2010–2012 гг.

Степень сходства биогеоценозов по видовому составу грибов и высших сосудистых растений вычислялась при помощи коэффициента Жаккара [Грейг-Смит, 1967; Леонтьев, 2008]:

$$J = \frac{c}{a + b - c} \times 100, \quad (1)$$

где  $J$  – коэффициент Жаккара;  $c$  – число общих видов в двух сравниваемых биоценозах;  $a$ ,  $b$  – число видов грибов в каждом из ценозов.

Доминирующие виды грибов устанавливались по числу базидиом и по их воздушно-сухой биомассе. Для выявления доминантов по биомассе и числу базидиом использовался индекс доминирования Д [Vochus, Babos, 1960]

$$D = \frac{a}{b} \times 100 \%, \quad (2)$$

где  $a$  – число базидиом (или биомасса) грибов данного вида;  $b$  – число базидиом (или биомасса), собранных на всей учетной площади. К доминантам относили лишь те виды грибов, которые имеют индекс доминирования, равный 5 или более, что составляет 5 % или более от общего числа плодовых тел или их суммарной биомассы за каждый период наблюдений.

В качестве меры разнообразия сравниваемых микобиот еловых лесов использовался индекс Шеннона, описывающий два ее основных аспекта – богатство и сложность [Леонтьев, 2008]:

$$H = -\sum p_i \lg p_i, \quad (3)$$

где  $H$  – индекс Шеннона;  $p_i$  – относительное обилие каждого вида.

Состав эколого-трофических групп грибов в изучаемых ценозах определялся по шкале, предложенной А. Е. Коваленко [1980], с дополнениями некоторых авторов [Столярская, 1998; Морозова, 2001]. Список видов грибов составлен по системе, принятой М. Мозером [Moser, 1983], с некоторыми дополнениями

[Переведенцева, 1999]. В скобках указаны синонимы видов грибов, соответствующие современной классификации [Mycobank Databases]. В работе использовались микроскопы ZEISS Axio Imager A2 и Olympus BX 51.

Влияние климатических показателей на биоту агарикоидных грибов изучалось с помощью корреляционного анализа. В качестве характеристик микобиоты взяты число и биомасса базидиом агарикоидных грибов за август, а также число видов за август–сентябрь. В качестве климатических показателей использованы данные метеостанции г. Добрянки [Метеорологический ежемесячник..., 1975–1977, 1994–1996; Погода и климат..., 2012]: средняя месячная температура воздуха (°C) и сумма осадков (мм) по месяцам с мая по сентябрь; сумма осадков (мм) по декадам августа; средняя температура воздуха (°C) по декадам августа. Корреляционный анализ проводили с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена ( $r_s$ ). При  $p$ -уровне не более 0,05 результат считался статистически значимым [Трухачева, 2013]. Математическая обработка осуществлялась при помощи программ StatSoft Statistica 10 и Microsoft Office Excel 2016.

**Эколого-ценотическая характеристика исследуемых биогеоценозов.** Ельник приручьевой расположен в долине лесной речки Кважва, это коренное сообщество, возраст которого составляет 120–135 лет. Состав древостоя 9Е 1П + Б. Сомкнутость крон 0,5. Подрост образован *Picea obovata* Ledeb и *Abies sibirica* Ledeb. Подлесок состоит из *Ribes nigrum* L., *Ribes spicatum* Robson, *Lonicera xylosteum* L. и *Sorbus aucuparia* L. Проективное покрытие кустарничково-травяного яруса составляет 80–90 %, где преобладают *Oxalis acetosella* L., *Dryopteris carthusiana* Vill. и *Stellaria nemorum* L. Моховой покров представлен зелеными мхами, растущими около стволов и на стволах деревьев. В лесу много валежника. Почва пойменная, аллювиально-слоистая, легкосуглинистая. В видовом составе высших сосудистых растений по периодам наблюдений значительных изменений не происходило:  $J_{I-II} = 88$ ,  $J_{II-III} = 69$ ,  $J_{I-III} = 69$  (римскими цифрами обозначены периоды исследований).

Ельник кисличный расположен на равнинной местности, возраст коренного сообщества около 135 лет. Состав древостоя 5Е2П2Лп1Б.

Сомкнутость крон 0,6. Подрост представлен *Picea obovata*, *Abies sibirica*, *Tilia cordata* Mill. и *Betula pendula* Roth. Подлесок сформирован *Sorbus aucuparia*, *Lonicera xylosteum* и *Padus avium* Mill. Проективное покрытие кустарничково-травяного яруса составляет 70–80 %, где доминируют *Oxalis acetosella*, *Dryopteris carthusiana* и *Gymnocarpium dryopteris* L. Зеленые мхи растут в основном около стволов деревьев, на стволах встречаются лишайники. В лесу много валежника. Сравнивая видовой состав растений по периодам наблюдений, отметим, что он изменялся незначительно:  $J_{I-II} = 79$ ,  $J_{II-III} = 73$ ,  $J_{I-III} = 75$ .

## РЕЗУЛЬТАТЫ

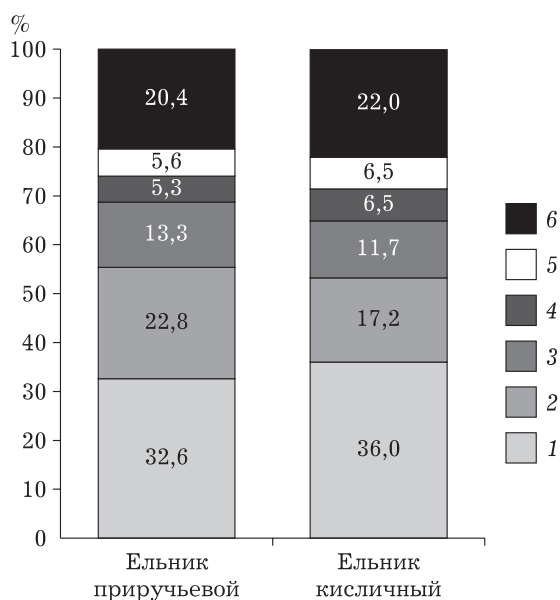
**Таксономическая структура агарикоидных базидиомицетов.** В результате стационарных наблюдений в ельниках за все время исследований (1975–1977, 1994–1996, 2010–2012 гг.) выявлено 336 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных базидиомицетов, относящихся к 73 родам и 16 семействам (таблица).

Ведущими по числу видов (в сумме за все периоды исследований) в еловых лесах оказались семейства Tricholomataceae, Cortinariaceae, Russulaceae, Strophariaceae и Agaricaceae, к которым относилось от 78,0 (ельник кисличный) до 79,6 % (ельник приручьевой) всех выявленных видов грибов в ценозе (рис. 1). Наиболее крупными по числу видов агарикоидных грибов в ельниках являются роды *Cortinarius* (43 вида), *Mycena* (39), *Russula* (25) и *Lactarius* (13).

Принимая во внимание, что видовое разнообразие грибов оценивается только по наличию или отсутствию базидиом, а скрытое разнообразие не поддается учету, все обнаруженные виды грибов в еловых лесах включались в общий список. В результате прослеживается увеличение скрытого видового разнообразия агарикоидных базидиомицетов по годам наблюдений ( $R^2 \approx 0,91-0,97$ ) (рис. 2). Минимальное число видов в ельнике приручьевом выявлено в 2010 г. (61 вид; 21,4 % от общего числа видов грибов в ельнике приручьевом), максимальное – в 2012 г. (149 видов; 52,3 %). В ельнике кисличном наименьшее число видов зафиксировано в 2010 г. (24 вида; 11,2 % от общего числа видов грибов в ельнике).

**Таксономический состав агарикоидных базидиомицетов исследуемых еловых лесов за все время наблюдений (1975–1977, 1994–1996, 2010–2012 гг.)**

Семейство (число родов/видов)	Род (общее число видов)	В том числе видов	
		Ельник кисличный	Ельник приручьевой
Agaricaceae (4/18)	<i>Agaricus</i> (4), <i>Cystoderma</i> (6), <i>Cystolepiota</i> (1), <i>Lepiota</i> (7)	14	16
Amanitaceae (2/10)	<i>Amanita</i> (9), <i>Limacella</i> (1)	7	10
Bolbitiaceae (3/6)	<i>Agrocybe</i> (1), <i>Conocybe</i> (3), <i>Pholiotina</i> (2)	1	6
Boletaceae (6/12)	<i>Boletus</i> (1), <i>Chalciporus</i> (1), <i>Leccinum</i> (4), <i>Suillus</i> (2), <i>Tylopilus</i> (1), <i>Xerocomus</i> (3)	9	9
Coprinaceae (3/9)	<i>Coprinus</i> (3), <i>Panaeolus</i> (1), <i>Psathyrella</i> (5)	5	6
Cortinariaceae (7/76)	<i>Cortinarius</i> (43), <i>Galerina</i> (11), <i>Gymnopilus</i> (1), <i>Hebeloma</i> (6), <i>Inocybe</i> (13), <i>Phaeogalera</i> (1), <i>Rozites</i> (1)	37	65
Crepidotaceae (2/5)	<i>Crepidotus</i> (4), <i>Simocybe</i> (1)	4	3
Entolomataceae (3/11)	<i>Clitopilus</i> (1), <i>Entoloma</i> (9), <i>Rhodocybe</i> (1)	7	9
Gomphidiaceae (1/1)	<i>Chroogomphus</i> (1)	–	1
Hygrophoraceae (1/2)	<i>Hygrophorus</i> (2)	–	2
Paxillaceae (2/2)	<i>Hygrophoropsis</i> (1), <i>Paxillus</i> (1)	2	2
Pluteaceae (1/12)	<i>Pluteus</i> (12)	8	8
Polyporaceae (2/4)	<i>Pleurotus</i> (2), <i>Polyporus</i> (2)	4	2
Russulaceae (2/38)	<i>Lactarius</i> (13), <i>Russula</i> (25)	25	38
Strophariaceae (7/21)	<i>Hypholoma</i> (4), <i>Kuehneromyces</i> (2), <i>Phaeomarasmius</i> (1), <i>Pholiota</i> (7), <i>Psilocybe</i> (1), <i>Stropharia</i> (5), <i>Tubaria</i> (1)	14	15
Tricholomataceae (27/109)	<i>Armillaria</i> (1), <i>Asterophora</i> (1), <i>Baeospora</i> (1), <i>Cantharellula</i> (1), <i>Clitocybe</i> (12), <i>Collybia</i> (11), <i>Flammulina</i> (1), <i>Gerronema</i> (1), <i>Hemimycena</i> (2), <i>Laccaria</i> (3), <i>Lepista</i> (3), <i>Lyophyllum</i> (1), <i>Macrocystidia</i> (1), <i>Marasmius</i> (9), <i>Melanoleuca</i> (3), <i>Micromphale</i> (1), <i>Mycena</i> (39), <i>Omphalina</i> (1), <i>Oudemansiella</i> (1), <i>Panellus</i> (1), <i>Rickenella</i> (2), <i>Ripartites</i> (1), <i>Strobilurus</i> (1), <i>Tephrocycbe</i> (2), <i>Tricholoma</i> (4), <i>Tricholomopsis</i> (2), <i>Xeromphalina</i> (3)	77	93
<b>16</b>	<b>73 (336)</b>	<b>214</b>	<b>285</b>



ке кисличном), наибольшее – в 1976 г. (105 видов; 49,1 %).

Из 285 видов агарикоидных базидиомицетов, выявленных в ельнике приручьевом за все три периода, только 11 были постоянными и встречались ежегодно, т. е. 9 раз. Наибольшее число видов выявляли только один раз – в какой-либо один год наблюдений (74 вида). В ельнике кисличном из 214 видов за все три периода только 5 встречались каждый сезон наблюдений, т. е. в течение девяти лет: *Mycena pura* (Pers.) P. Kumm., *Mycena sanguinolenta* (Alb. & Schwein.) P. Kumm.,

*Рис. 1.* Соотношение ведущих семейств агарикоидных базидиомицетов в исследуемых ценозах за все время наблюдений (в процентах от числа видов за 1975–2012 гг.): 1 – *Tricholomataceae*, 2 – *Cortinariaceae*, 3 – *Russulaceae*, 4 – *Strophariaceae*, 5 – *Agaricaceae*, 6 – остальные семейства

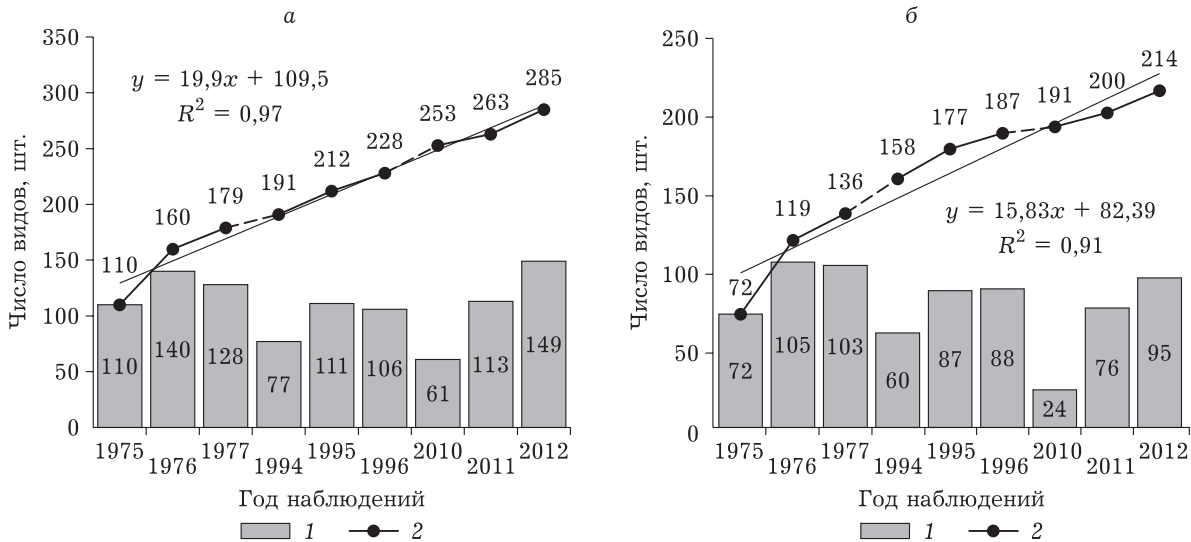


Рис. 2. Изменение видового разнообразия агарикоидных базидиомицетов в еловых лесах по годам наблюдений: а – ельник приручьевого, б – ельник кисличный: 1 – число видов за год наблюдений; 2 – накопление общего выявленного разнообразия (аппроксимация линейной функцией)

*Laccaria laccata* (Scop.) Cooke., *Lactarius theiogalus* (Bull.) Gray и *Micromphale perforans* (Hoffm.) Gray (= *Paragytnopus perforans* (Hoffm.) J. S. Oliveira) (рис. 3).

Проводя сравнение видового состава агарикоидных грибов еловых лесов по периодам наблюдений, установлено, что число видов грибов в ельнике приручьевого по периодам существенно различается. Так, в I период выявлено 179 видов (62,8 % от общего числа видов в ельнике приручьевом), из которых 38 отмечены только в этот сезон наблюдений. Во II период число видов сократилось до 164 (58,6 %), а в III – увеличилось до 197 (69,1 %). Новыми для ельника приручьевого во II период наблюдений оказались 49 видов грибов (из них 30 зафиксированы только в это время), в III период – 57, из числа которых 5 оказались новыми для Пермского края: *Cortinarius atropusillus* J. Favre, (Bull.) Fr., *C. torvus* (Fr.) Fr., *Conocybe dumetorum* (Velen.) Svrcek, *Mycena aurantiomarginata* (Fr.) Quél., *Phaeogalera medullosa* (Bres.) M. M. Moser. (= *Psilocybe medullosa* (Bres.) Borov.).

Число видов грибов в ельнике кисличном по периодам наблюдений оставалось практически стабильным – 135–137 видов. В I период обнаружено 136 видов (63,6 % от общего числа видов в данном ценозе), из которых 24 встречались только в этот сезон наблюдений. Во II период отмечено 137 видов грибов

(64,0 %), новых для ценоза – 51 вид, из которых 24 были только в это время. В III период выявлено 135 видов грибов (63,1 %), впервые появляются 27, два из которых – новые для Пермского края: *Cortinarius leucopus* (Bull.) Fr. и *C. tubulipes* J. Favre.

Вычислив коэффициенты сходства по видовому разнообразию агарикоидных грибов, мы установили, насколько интенсивно произошло изменение биоты агарикоидных базидиомицетов по периодам наблюдений. В сравнении с видовым составом растений, который

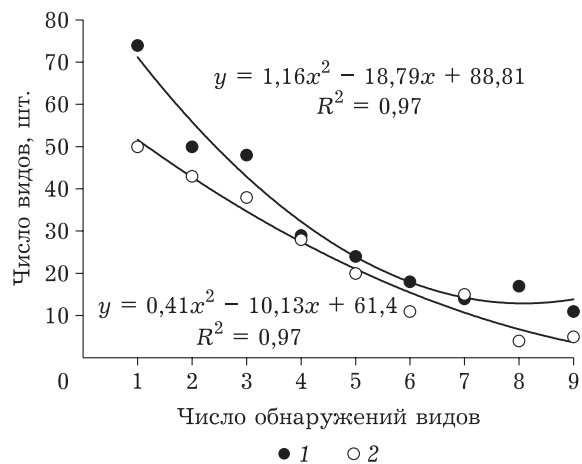


Рис. 3. Выявление видов агарикоидных базидиомицетов в еловых лесах за все время исследований (аппроксимация полиномиальной функцией): 1 – ельник приручьевого, 2 – ельник кисличный

за 1975–2012 гг. оставался относительно стабильным ( $J = 69-88$ ), биота агарикоидных грибов по периодам исследований подвергалась значительным изменениям. В ельнике приручевом коэффициенты Жаккара ( $J \times 100$ ) по видовому составу грибов между периодами составляют 44–50:  $J_{I-II} = 50$ ,  $J_{II-III} = 46$ ,  $J_{I-III} = 44$ , в ельнике кисличном – 43–47:  $J_{I-II} = 46$ ,  $J_{II-III} = 43$ ,  $J_{I-III} = 47$ . В целом, биота агарикоидных базидиомицетов исследуемых ценозов обнаруживает много общих черт ( $J = 49$ ). По видовому составу грибов значение индекса Шеннона для ельника приручевого составило 1,55 ( $H_I = 1,67$ ;  $H_{II} = 1,25$ ;  $H_{III} = 1,39$ ), для ельника кисличного – 1,30 ( $H_I = 1,12$ ;  $H_{II} = 1,13$ ;  $H_{III} = 1,52$ ). Следовательно, микобиота ельника приручевого более разнообразна и численность видов ее составляющих более выровнена.

**Эколого-трофические группы агарикоидных базидиомицетов еловых лесов.** Все обнаруженные виды грибов относятся к девяти эколого-трофическим группам: микоризообразователи (139 видов; 41,4 % от общего числа видов в еловых лесах), ксилотрофы (81 вид; 24,1 %), подстилочные сапротрофы (81 вид; 24,1 %), гумусовые сапротрофы (18 ви-

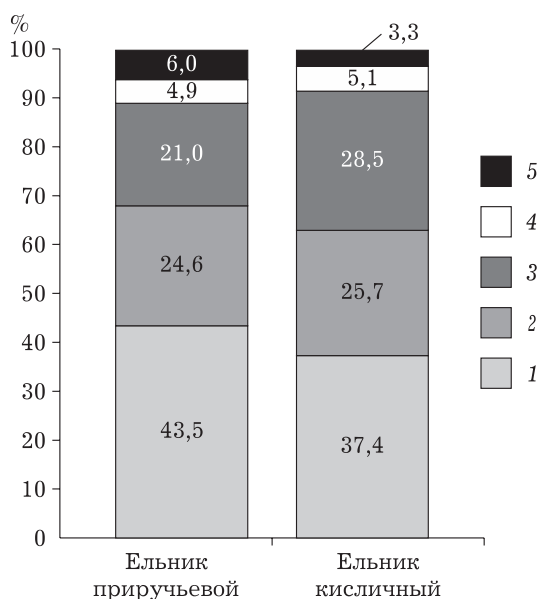


Рис. 4. Соотношение ведущих эколого-трофических групп грибов в исследуемых биогеоценозах за все время наблюдений (в процентах от числа видов за 1975–2012 гг.): 1 – микоризообразователи, 2 – подстилочные сапротрофы, 3 – ксилотрофы, 4 – гумусовые сапротрофы, 5 – прочие

дов; 5,4 %), бриотрофы (9 видов; 2,7 %), микотрофы (3 вида; 1,0 %), копротрофы (3 вида; 1,0 %), герботрофы (1 вид; 0,3 %) и карботрофы (1 вид; 0,3 %). Наиболее многочисленной группой в каждом исследуемом сообществе являются микоризообразователи (37,4–43,5 % от общего числа видов в ценозах) (рис. 4). Преимущественно это представители семейств Russulaceae и Cortinariaceae. По периодам наблюдений доля микоризообразователей в ельнике кисличном варьирует от 23,4 до 43,7 %. В ельнике приручевом доля данной группы грибов оставалась относительно стабильной – 39,0–46,3 %. Видовой состав микоризных грибов со временем изменялся (ельник приручевый:  $J_{I-II} = 52$ ,  $J_{II-III} = 46$ ,  $J_{I-III} = 47$ ; ельник кисличный:  $J_{I-II} = 39$ ,  $J_{II-III} = 32$ ,  $J_{I-III} = 46$ ). Индекс Шеннона по микоризным грибам в ельнике приручевом равен 1,27 ( $H_I = 1,56$ ;  $H_{II} = 0,96$ ;  $H_{III} = 1,17$ ), в ельнике кисличном – 0,92 ( $H_I = 0,79$ ;  $H_{II} = 0,77$ ;  $H_{III} = 1,35$ ).

Следующей многочисленной группой оказались подстилочные сапротрофы, составляющие 24,6–25,7 % от общего числа видов в разных еловых лесах. По периодам наблюдений их видовой состав и доля в составе микобиоты, в сравнении с другими группами, были наиболее стабильны (ельник приручевый:  $J_{I-II} = 56$ ,  $J_{II-III} = 46$ ,  $J_{I-III} = 44$ ; ельник кисличный:  $J_{I-II} = 56$ ,  $J_{II-III} = 58$ ,  $J_{I-III} = 62$ ). Индекс Шеннона по подстильным сапротрофам в ельнике приручевом составляет 0,94 ( $H_I = 0,95$ ;  $H_{II} = 0,78$ ;  $H_{III} = 0,75$ ), в ельнике кисличном – 0,83 ( $H_I = 0,34$ ;  $H_{II} = 0,53$ ;  $H_{III} = 0,72$ ).

Ксилотрофов отмечено 21,0–28,5 % в разных ельниках. Их видовой состав со временем изменяется (ельник приручевый:  $J_{I-II} = 45$ ,  $J_{II-III} = 43$ ,  $J_{I-III} = 43$ ; ельник кисличный:  $J_{I-II} = 50$ ,  $J_{II-III} = 43$ ,  $J_{I-III} = 37$ ). В ельнике кисличном отмечены более благоприятные условия для развития данной группы грибов ( $H_{I-III} = 1,23$ ; ельник приручевый:  $H_{I-III} = 1,13$ ). Из гумусовых сапротрофов в разных ценозах зафиксировано 11–14 видов. Остальные эколого-трофические группы грибов представлены 1–9 видами.

**Доминирующие виды агарикоидных базидиомицетов.** В еловых лесах суммарно за три периода наблюдений выявлено по 16 видов грибов, доминирующих по числу базидиом, и от 19 до 21, доминирующих по биомассе ба-

зидиом. При этом в ельнике приручевом число видов-доминантов за период наблюдений как по биомассе, так и по числу базидиом варьировало от 6 до 11. В ельнике кисличном доминантов по биомассе базидиом выявлено 5–12 видов, по числу базидиом – 8–12. В каждый из трех периодов исследований видами-доминантами по числу базидиом в ельнике приручевом являлись: *Marasmius androsaceus* (L.) Fr. (= *Gymnopus androsaceus* (L.) J. L. Mata & R. H. Petersen), *M. rotula* (Scop.) Fr., *Micromphale perforans* (= *Paragymnopus perforans*) и *Mycena pura*. В ельнике кисличном во все периоды по числу базидиом доминировали четыре вида – *Laccaria laccata*, *Marasmius androsaceus* (= *Gymnopus androsaceus*), *M. rotula* и *Micromphale perforans* (= *Paragymnopus perforans*). Общих доминантов по биомассе базидиом в еловых лесах для всех периодов наблюдений не выявлено. Доминантами по биомассе базидиом чаще всего были *Boletus edulis* Bull., *Collybia dryophila* (Bull.) P. Kumm (= *Gymnopus dryophilus* (Bull.) Murrill), *Tylopilus felleus* (Bull.) P. Karst., *Lactarius theiogalus*.

С течением времени видовой состав доминантов в еловых лесах существенно изменяется. Коэффициенты Жаккара, вычисленные для доминантов по числу базидиом разных периодов исследований, варьировали от 31 до 50 (ельник приручевой:  $J_{I-II} = 33$ ,  $J_{II-III} = 50$ ,  $J_{I-III} = 31$ ; ельник кисличный:  $J_{I-II} = 50$ ,  $J_{II-III} = 31$ ,  $J_{I-III} = 42$ ), по биомассе базидиом – от 0 до 17 (ельник приручевой:  $J_{I-II} = 6$ ,  $J_{II-III} = 9$ ,  $J_{I-III} = 13$ ; ельник кисличный:  $J_{I-II} = 17$ ,  $J_{II-III} = 0$ ,  $J_{I-III} = 13$ ). Виды-доминанты в ельниках относятся к трем эколого-трофическим группам: микоризообразователи, подстилочные сапротрофы и ксилотрофы. Большинство видов-доминантов как по числу, так и по биомассе базидиом является микоризообразователями.

**“Плодоношение” агарикоидных базидиомицетов.** За время исследований (1975–1977, 1994–1996, 2010–2012 гг.), по данным метеостанции г. Добрянки, отмечены повышенный (относительно нормы) фон температур воздуха и значительные колебания количества осадков. Самыми неблагоприятными для развития грибов оказались наиболее засушливые 1975 г. (количество осадков за июль–август ниже нормы на 26–31 мм, а среднемесяч-

ная температура воздуха – на 0,56–0,65 °С) и 2010 г. (количество осадков в июле ниже нормы на 64 мм, в августе все количество осадков выпало в третью декаду; среднемесячная температура воздуха в июле–августе выше нормы на 2,0–3,2 °С), а также 1994 г. как наиболее холодный и дождливый (количество осадков за июль–август выше нормы на 27–83 мм, а среднемесячная температура воздуха – на 1,0–2,6 °С).

Наибольшие “урожаи” грибов по числу базидиом выявлены в ельнике кисличном (94,2 тыс. шт./га), по биомассе базидиом – в ельнике приручевом (26,9 кг/га). По периодам наблюдений по биомассе базидиом зафиксированы максимальные показатели: I период (ельник кисличный – 12,0 кг/га); II период (ельник приручевой – 11,3 кг/га). Отмечено массовое развитие грибов с крупными плодовыми телами: *Boletus edulis*, *Lactarius theiogalus*, *Leccinum scabrum* (Bull.) Gray, *Russula ochroleuca* Pers. и др. Наименьшие показатели биомассы базидиом в ельниках отмечены в III период наблюдений (ельник приручевой – 5,7 кг/га; ельник кисличный – 4,6 кг/га). Максимальное число базидиом выявлено во II период исследований (ельник приручевой – 44,7 тыс. шт./га; ельник кисличный – 49,6 тыс. шт./га), минимальное – в III (ельник приручевой – 9,7 тыс. шт./га; ельник кисличный – 5,5 тыс. шт./га).

По годам наблюдений варьирование “урожаев” грибов также значительно, что связано с погодными условиями не только текущего года, но и предыдущих лет (рис. 5).

Резкое увеличение “урожайности” грибов по биомассе базидиом наблюдалось в 1977 г. (ельник приручевой – 4,9 кг/га; ельник кисличный – 8,5 кг/га) после засушливого 1975 г., что можно связывать с изменением жизненного состояния видов в благоприятных условиях, а также накоплением питательных веществ за время аномально сухого лета 1975 г. [Иванов, 2016].

Максимальные показатели “урожайности” грибов по числу базидиом выявлены в 1996 г. (ельник приручевой – 22,7 тыс. шт./га; ельник кисличный – 31,4 тыс. шт./га). Минимальные “урожаи” по обоим показателям отмечены в засушливый 2010 г. Отметим, что к 2012 г. также прослеживается увеличение “урожаев” грибов в обоих ценозах.

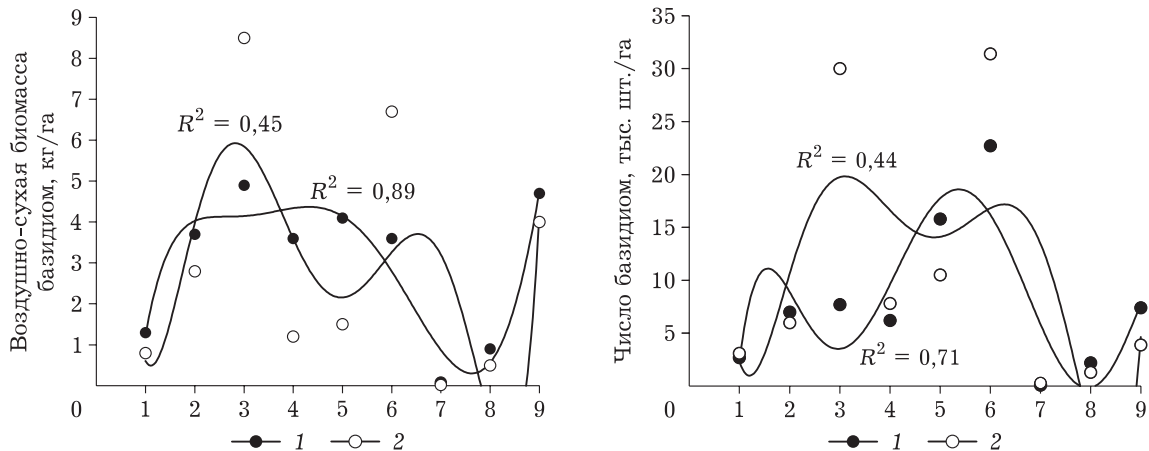


Рис. 5. Динамика “плодоношения” агарикоидных грибов в течение всего срока наблюдений (аппроксимация полиномиальной функцией): 1 – ельник приручевый, 2 – ельник кисличный

В изучаемых биогеоценозах по годам наблюдений выявлено немного статистически значимых корреляций характеристик микобиоты с погодными условиями текущего года. Отмечено положительное влияние обильных осадков в мае на общую биомассу базидиом грибов в ельнике приручевом в августе ( $r_s = 0,7$ ). Обильные осадки в августе способствуют сокращению числа видов подстилочных сапротрофов в ельнике приручевом ( $r_s = -0,7$ ) (рис. 6).

При увеличении средней месячной температуры воздуха в августе наблюдается сокращение числа базидиом ксилотрофов в ельнике кисличном ( $r_s = -0,7$ ) и суммарной биомассы базидиом подстилочных сапротрофов в ельнике приручевом ( $r_s = -0,7$ ). Однако с повышением средней месячной температуры воздуха

в июне прослеживается увеличение суммарной биомассы базидиом микоризных грибов в ельнике кисличном в августе ( $r_s = 0,7$ ) (см. рис. 6).

Отмечено влияние на микобиоту метеорологических показателей по декадам наблюдений. В ельнике приручевом с повышением количества осадков в I декаду августа наблюдается увеличение общего числа базидиом всех видов грибов ( $r_s = 0,5$ ) и числа базидиом микоризообразователей ( $r_s = 0,5$ ). Но при увеличении количества осадков в III декаду августа прослеживается сокращение суммарного числа базидиом всех видов грибов ( $r_s = -0,6$ ), числа базидиом микоризных грибов ( $r_s = -0,6$ ) и числа базидиом подстилочных сапротрофов ( $r_s = -0,5$ ).

В ельнике кисличном при повышении количества осадков в I декаду августа увеличива-

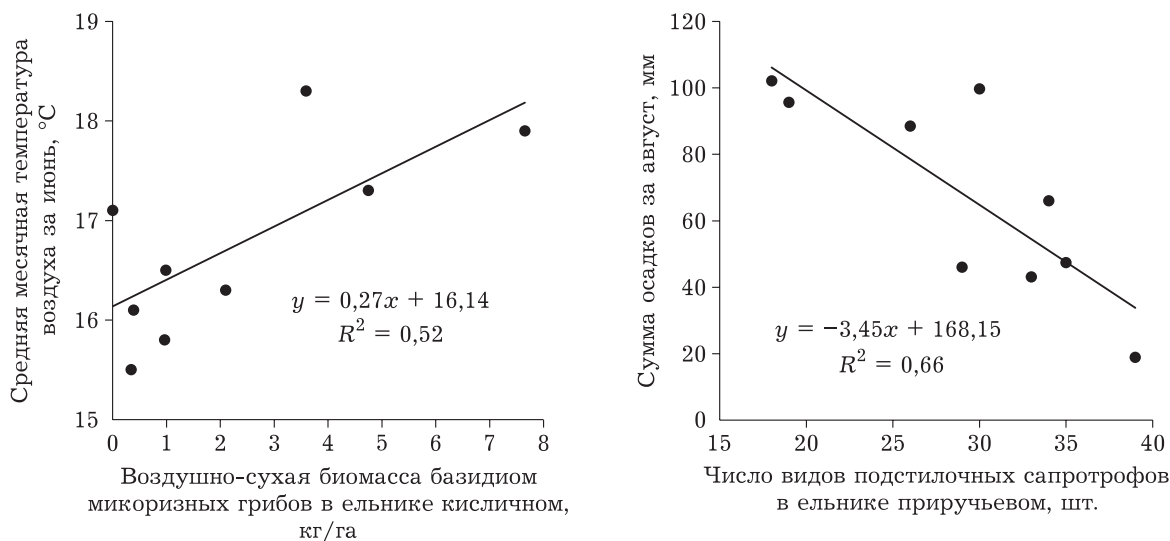


Рис. 6. Диаграммы рассеяния характеристик микобиоты и климатических показателей в еловых лесах



ется число базидиом микоризных грибов ( $r_s = 0,6$ ), общее число базидиом ( $r_s = 0,5$ ) и число базидиом ксилотрофов ( $r_s = 0,4$ ). Установлено, что избыточное количество осадков в III декаду августа может отрицательно влиять на число базидиом ксилотрофов ( $r_s = -0,5$ ) и их биомассу ( $r_s = -0,5$ ), биомассу базидиом микоризных грибов ( $r_s = -0,4$ ) и суммарную биомассу базидиом всех видов грибов ( $r_s = -0,4$ ).

#### ОБСУЖДЕНИЕ

Установленный спектр ведущих семейств агарикоидных базидиомицетов в еловых лесах, а также преобладание видов семейств Tricholomataceae, Cortinariaceae и Russulaceae характерно для всей бореальной зоны Евразии, что согласуется с литературными данными [Переведенцева, 1999; Морозова, 2001; Кириллова, 2007]. Показано доминирование в составе микобиоты родов *Cortinarius*, *Mycena*, *Russula* и *Lactarius* для лесных ценозов [Столярская, 1998; Кириллова, 2007; Паламарчук, 2015]. В сравнении с видовым составом высших сосудистых растений ( $J = 69-88$ ), биота агарикоидных грибов еловых лесов со временем подвергалась значительным изменениям: коэффициенты сходства по видовому составу грибов в ельнике приручьевого изменялись от 44 до 50, в ельнике кисличном – от 43 до 47. В микобиоте сравниваемых ельников прослеживается много общих черт ( $J = 49$ ). Биота агарикоидных грибов ельника приручьевого отличается несколько большим разнообразием, численность видов ее составляющих более выровнена и в целом существует в более благоприятных и разнообразных условиях (ельник приручьевого –  $H = 1,55$ ; ельник кисличный –  $H = 1,30$ ).

Появление базидиом агарикоидных грибов в климаксных сообществах не отличается стабильностью и в значительной степени определяется внешними либо внутренними факторами. Отмечено увеличение общего (скрытого) биоразнообразия агарикоидных грибов и сближение их видового состава с течением времени между исследуемыми биоценозами. Для ельника приручьевого выявлено не только наибольшее число видов грибов, но и максимальные колебания числа видов по периодам наблюдений (167–197 видов). В ельнике кис-

личном число видов существенно не изменялось (135–137 видов).

В каждом из изучаемых ценозов большинство видов грибов является микоризообразователями, что характерно для лесной зоны Голарктики [Столярская, 1998; Морозова, 2001]. В основном это микоризообразователи ели сибирской – высокомикотрофной древесной породы [Смит, Рид, 2012]. Виды данной эколого-трофической группы независимо от меняющихся условий составляли более трети от общего числа видов грибов в ценозах (37,4–43,5 %), их видовой состав со временем изменяется ( $J = 39-52$ ). Видовой состав и количественные показатели подстилочных сапротрофов зависят от характеристик подстилки, являющейся обязательным компонентом лесных сообществ. В еловых лесах подстилочных сапротрофов выявлено 24,6–25,7 % от общего числа видов в ценозе. Видовой состав данной группы грибов оставался наиболее стабильным ( $J = 44-62$ ). Для микоризообразователей и подстилочных сапротрофов более благоприятны условия ельника приручьевого ( $H = 0,94-1,27$ ).

Для ксилотрофов важнейший лимитирующий фактор – наличие субстрата. Особенностью их развития является потребность в значительном количестве влаги [Грибные сообщества..., 2018]. Виды данной группы грибов способствуют отпаду старых деревьев и осуществляют деструкцию отмершей древесины, обеспечивая круговорот биогенных элементов. Плодовые тела агарикоидных базидиомицетов появляются на завершающем этапе разложения древесины. Ксилотрофов в еловых лесах выявлено 21,0–28,5 %, их видовой состав со временем изменяется ( $J = 37-50$ ), а наиболее благоприятные условия отмечены в ельнике кисличном ( $H_{I-III} = 1,23$ ). Из гумусовых сапротрофов в еловых лесах выявлено 18 видов, что свидетельствует о слабом развитии гумусового горизонта почвы. Остальные эколого-трофические группы грибов составляют 3,3–6,0 % от общего числа видов в ценозе.

Доминирующие виды грибов имеют наибольшие показатели по числу и биомассе базидиом, поэтому данные характеристики микобиоты могут рассматриваться в качестве индикаторов экосистемной роли различных видов [Переведенцева, 1999]. Видовой состав доминантов в еловых лесах к III пери-

оду наблюдений существенно изменяется, в большей степени это касается доминантов по биомассе базидиом ( $J = 0-17$ ). Изменение видового состава доминантов зачастую связано с факторами среды. Кроме того, на массовое появление базидиом влияет наличие и достаточное количество питательных веществ, жизненное состояние видов, способность выдерживать внутри- и межвидовую конкуренцию [Переведенцева, 1999; Кириллова, 2007; Шубин, 2009; Иванов, 2016].

Большое значение при изучении агарикоидных грибов имеют данные об их “урожайности”, которые позволяют судить об объеме вторичной продукции биогеоценоза [Грибные сообщества..., 2018]. На “плодоношение” агарикоидных грибов оказывают влияние различные факторы. Чаще всего колебания обилия и разнообразия грибов обусловлены погодными условиями вегетационного периода [Переведенцева, 1999; Шубин, 2009; Иванов, 2016; Andrew et al., 2016]. Ежегодно выявляемые число видов и продуктивность грибов различаются по годам наблюдений. Наибольшая “урожайность” по общей биомассе базидиом наблюдалась в 1977 г., по числу базидиом – в 1996 г. Самым “низкоурожайным” был засушливый 2010 г.

При корреляционном анализе, в рамках исследования, в еловых лесах выявлено немного статистически значимых корреляций, что связано с наличием сильного эдификатора – ели сибирской. Микобиота под ее пологом развивается в условиях “выровненности” гидротермического режима, а также высокой влажности воздуха и почвы. Установлено, что обильные осадки в августе приводят к сокращению числа базидиом подстилочных сапротрофов в ельнике приручьевом ( $r_s = -0,7$ ). А с ростом средней месячной температуры воздуха в августе наблюдается сокращение числа базидиом ксилотрофов в ельнике кисличном ( $r_s = -0,7$ ) и биомассы базидиом подстилочных сапротрофов в ельнике приручьевом ( $r_s = -0,7$ ). Климатические показатели по декадам августа, т. е. во время учета базидиом, оказывали слабое влияние на микобиоту.

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В еловых лесах за все время исследований выявлено 336 видов и внутривидовых таксо-

нов агарикоидных базидиомицетов, относящихся к 73 родам и 16 семействам, из них 7 видов оказались новыми для Пермского края. Наибольшее число видов грибов за все время наблюдений отмечено в ельнике приручьевом. Во всех ценозах наиболее разнообразными по числу видов являются семейства Tricholomataceae, Cortinariaceae и Russulaceae, что характерно для бореальной зоны Евразии. Наиболее крупными в ельниках были роды *Cortinarius*, *Mycena*, *Russula*, *Lactarius*, что обычно для подзоны южной тайги. Биота агарикоидных базидиомицетов сравниваемых ельников, кисличного и приручьевого, имеет много общих черт ( $J = 49$ ), однако микобиота ельника приручьевого более разнообразна и отличается большей выровненностью численности видов ее составляющих ( $H = 1,55$ ).

Агарикоидные базидиомицеты ельников относятся к девяти эколого-трофическим группам, из которых наиболее многочисленны микоризообразователи. Видовой состав грибов во всех эколого-трофических группах со временем изменяется (наибольшие значения коэффициентов Жаккара между тремя периодами в каждом из ельников отмечены для подстилочных сапротрофов: 44–62). Наиболее благоприятными для микоризообразователей и подстилочных сапротрофов оказались условия ельника приручьевого ( $H = 0,94-1,27$ ), а для ксилотрофов – ельника кисличного ( $H = 1,13$ ).

В еловых лесах суммарно за три периода наблюдений установлено 16 видов грибов, доминирующих по числу базидиом, и 19–21 видов-доминантов – по биомассе базидиом. Состав видов-доминантов со временем существенно изменялся (по числу базидиом –  $J = 31-50$ ; по биомассе базидиом –  $J = 0-17$ ).

Ежегодно выявляемое число видов и продуктивность агарикоидных грибов различаются по годам наблюдений и в определенной степени зависят от изменения погодных условий как текущего года, так и предыдущих лет. Увеличение “урожайности” грибов по биомассе базидиом наблюдалось в 1977 г. (ельник приручьевой – 4,9 кг/га; ельник кисличный – 8,5 кг/га) после засушливого 1975 г. Максимальные показатели “урожайности” по числу базидиом выявлены в 1996 г. (ельник приручьевой – 22,7 тыс. шт./га; ельник кисличный – 31,4 тыс. шт./га), минимальные – в 2010 г.

Установлено сокращение числа базидиом ксилотрофов в ельнике кисличном и суммарной биомассы базидиом подстилочных сапротрофов в ельнике приручевом при увеличении средней месячной температуры воздуха в августе ( $r_s = -0,7$ ). Повышение же средней месячной температуры воздуха в июне, наоборот, благоприятствует массовому формированию базидиом микоризообразователями в ельнике кисличном ( $r_s = 0,7$ ). Обильные осадки в августе способствовали сокращению числа базидиом подстилочных сапротрофов в ельнике приручевом ( $r_s = -0,7$ ). Климатические показатели во время учета базидиом оказывают слабое влияние на микобиоту.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Горленко М. В., Сидорова И. И., Сидорова Г. И. Макромицеты Звенигородской биологической станции МГУ. М.: Изд-во Моск. ун-та, 1989. 84 с.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.
- Грибные сообщества лесных экосистем / под ред. В. Г. Стороженко, А. В. Руоколайнен, А. В. Кикеевой. М.; Петрозаводск, 2018. Т. 5. 163 с.
- Иванов А. И. Плодоношение агарикомицетов (Agaricomycetes) в природных сообществах Пензенской области в связи с циклами солнечной активности и погодными условиями // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50, вып. 4. С. 219–229.
- Кириллова О. С. Агарикоидные базидиомицеты национального парка “Русский север” (Вологодская область): автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2007. 24 с.
- Коваленко А. Е. Экологический обзор грибов из порядков *Polyporales* s. str., *Boletales*, *Agaricales* s. str., *Russulales* в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14, вып. 4. С. 300–314.
- Леонтьев Д. В. Флористический анализ в микологии. Харьков: ИП РанокНТ, 2008. 110 с.
- Метеорологический ежемесячник. Уральское УГМС, Свердловск, 1975–1977, 1994–1996. Вып. 9.
- Морозова О. В. Агарикоидные базидиомицеты подзоны южной тайги Ленинградской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2001. 27 с.
- Овеснов С. А. Ботанико-географическое районирование Пермской области // Вестн. Перм. ун-та. 2000. Вып. 2. Биология. С. 13–21.
- Паламарчук М. А. Агарикоидные базидиомицеты горно-лесного пояса Приполярного Урала // Биоразнообразие и экология грибов и грибоподобных организмов северной Евразии: материалы Всерос. конф. с международным участием (г. Екатеринбург, 20–24 апреля 2015 г.). Екатеринбург, 2015. С. 186–188.
- Переведенцева Л. Г. Биота и экология агарикоидных базидиомицетов Пермской области: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1999. 48 с.
- Погода и климат. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru> (дата обращения: 01.12.2012).
- Светашева Т. Ю. Агарикоидные базидиомицеты Тульской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 2004. 23 с.
- Сидорова И. И., Воронина Е. Ю., Александрова А. В. Многолетняя динамика видовой разнообразия агарикомицетов Московской области // Роль ботанических садов и охраняемых природных территорий в изучении и сохранении разнообразия растений и грибов: материалы Всерос. науч. конф. с международным участием (г. Ярославль, 13–16 октября 2011 г.). Ярославль, 2011. С. 152–161.
- Смит С. Э., Рид Д. Дж. Микоризный симбиоз. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2012. 776 с.
- Степанова О. А. Грибы на порубочных остатках в еловых лесах Ленинградской области // Микология и фитопатология. 1975. Т. 9, вып. 5. С. 15–20.
- Столярская М. В. Агарикоидные базидиомицеты Нижне-Свирского заповедника: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1998. 26 с.
- Сукачев В. Н., Зонн Е. В. Методические указания к изучению типов леса. 2-е изд. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
- Трухачева Н. В. Математическая статистика в медико-биологических исследованиях с применением пакета Statistica. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2012. 384 с.
- Фомина Е. А. Эктомикоризные грибы еловых лесов Карельского перешейка (Ленинградская область). Видовое разнообразие // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 1. С. 43–51.
- Шубин В. И. О плодоношении эктомикоризных грибов // Хвойные бореальной зоны. 2009. Т. 26. № 1. С. 29–32.
- Andrew C., Heegaard E., Halvorsen R., Martinez-Peña F., Egli S., Kirk P. M., Bässler C., Büntgen U., Aldea J., Høiland K., Boddy L., Kausarud H. Climate impacts on fungal community and trait dynamics // Fungal Ecol. 2016. Vol. 22. P. 17–25.
- Bochus G., Babos M. Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests. Contributions to our knowledge of their behavior in Hungary // Bot. Jahrb. System. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1960. B. 80, N 1. S. 1–100.
- Dahlberg A., Jonsson L., Nylund J. E. Species diversity and distribution of biomass above and below ground among ectomycorrhizal fungi in an old-growth Norway spruce forest in south Sweden // Can. J. Botany. 1997. Vol. 75, N 8. P. 1323–1335.
- Moser M. Die Rohrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales). Kleine Kryptogamenflora. Stuttgart; N. Y.: Fischer, 1983. Bd. 2b/2. 533 S.
- Mycobank Database. URL: <http://www.mycobank.org> (дата обращения: 02.11.2019).
- O’Hanlon R., Harrington T. J., Berch Sh. M., Outerbridge R. A. Comparisons of macrofungi in plantations of Sitka spruce (*Picea sitchensis*) in its native range (British Columbia, Canada) versus non-native range (Ireland and Britain) show similar richness but different species composition // Canadian Journal of Forest Research. 2013. Vol. 43. P. 450–458.
- Roberts Ch., Ceska O., Kroeger P., Kendrick B. Macrofungi from six habitats over five years in Clayoquot Sound, Vancouver Island // Can. J. Botany. 2004. Vol. 82. P. 1518–1538.
- Tahvanainen V., Miina J., Kurttila M., Salo K. Modelling the yields of marketed mushrooms in *Picea abies* stands in eastern Finland // Forest Ecol. and Management. 2016. Vol. 362. P. 79–88.

# Monitoring the structure and productivity of biota of agaricoid basidiomycetes in spruce forests of the subzone of the southern taiga of the Perm Region

V. S. BOTALOV<sup>1</sup>, L. G. PEREVEDENTSEVA<sup>2</sup>, A. S. SHISHIGIN<sup>2</sup>,

<sup>1</sup>Perm State Agricultural and Technological University named after Academician D. N. Pryanishnikov  
614000, Perm, Petropavlovskaya str., 23  
E-mail: vitalywc@yandex.ru

<sup>2</sup>Perm State University  
614990, Perm, Bukirev str., 15  
E-mail: perevperm@mail.ru

The results of 40-year monitoring of biota of agaricoid basidiomycetes in spruce forests (spruce spruce, acid spruce) in the subzone of the southern taiga of the Perm Territory are summed up. To date, 336 species and intraspecific taxa of agaricoid basidiomycetes belonging to 73 genera and 16 families have been found in spruce forests. The species of the families *Tricholomataceae*, *Cortinariaceae* and *Russulaceae* predominate, which is typical for the boreal zone of Eurasia. The largest number of species is found in the genera: *Cortinarius* (43 species), *Mycena* (39), *Russula* (25), and *Lactarius* (13), which is typical of the southern taiga subzone. It was noted that the species composition of agaricoid basidiomycetes changes with time to a greater extent (Jacquard's coefficients ( $J \times 100$ ): tame spruce forest,  $J = 44-50$ ; acidic spruce forest  $J = 43-47$ ) than the species composition of higher vascular plants ( $J = 69-88$ ). Many common features were revealed between the species composition of fungi of spruce forests ( $J = 49$ ). Over the entire period of observations in spruce forests, 16 species dominating in the number of basidiomas and 19-21 species dominating in the biomass of basidiomas were identified. As a result of the analysis of the ecological-trophic structure of the studied biogeocenoses, mycorrhiza forming agents predominate (37.4-43.5 %). The relationship between the diversity and productivity of agaricoid fungi with the main climatic indicators (May-September) was studied. It was found that an increase in the average monthly air temperature in August leads to a decrease in the number of xylotroph basidiomas in the spruce fir forest ( $r_s = -0.7$ ) and the basidiom litter saprotrophs biomass in the spruce fir forest ( $r_s = -0.7$ ). Heavy rainfall in August contributes to a reduction in the number of basidiomas of litter saprotrophs in the spruce fir forest ( $r_s = -0.7$ ).

**Key words:** agaricoid basidiomycetes, spruce forest, monitoring, Perm Region; fungal ecology.