

УДК 582.284.51(234.851)
doi: 10.17223/19988591/35/4

М.А. Паламарчук

Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, г. Сыктывкар, Россия

Таксономическая и трофическая структуры биоты агарикоидных базидиомицетов горных тундр Приполярного Урала

Работа выполнена при частичной финансовой поддержке проекта
фундаментальных научных исследований УрО РАН
№ 15-12-4-1, ГР 115082510014 «Разнообразие растительного мира
и почвенного покрова ландшафтов, перспективных для включения в состав
объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО “Девственные леса Коми”».

Выявлено видовое разнообразие агарикоидных базидиомицетов в горных тундрах Приполярного Урала. Установлено, что на сегодняшний день биота насчитывает 139 видов и внутривидовых таксонов, относящихся к 35 родам, 17 семействам и трем порядкам. Ведущими семействами являются Russulaceae, Strophariaceae, Inocybaceae, Cortinariaceae, Tricholomataceae, ведущими родами – Lactarius, Inocybe, Cortinarius, Galerina, Russula. Эколого-трофический анализ показал преобладание в горных тундрах микоризообразователей (50%), подстилочных сапротрофов (19%) и бриотрофов (15%). Наибольшее видовое разнообразие агарикоидных базидиомицетов отмечено в нижней части горно-тундрового пояса. С высотой происходит постепенное обеднение видового состава, но в то же время появляются арктоальпийские виды, предпочитающие кустарничковые и дриадовые тундры.

Ключевые слова: микобиота; агарикоидные базидиомицеты; горно-тундровый пояс; горно-лесной пояс; аркто-альпийские виды; Урал.

Введение

Разнообразие агарикоидных базидиомицетов в горных тундрах на территории России исследованы до сих пор недостаточно. Специальных работ, посвященных этой тематике, очень мало. Сведения о грибах горных тундр Арктической зоны России обобщены в сводке «Грибы российской Арктики» [1]. Для горных тундр Хибинского горного массива отмечено 103 вида макромикетов, из которых 25 видов характерны для тундр, остальные встречаются и в нижележащих растительных поясах [2]. В работе И.А. Горбуновой [3] сообщается о 80 видах агарикоидных и гастероидных базидиомицетов, обнаруженных в дриадовых тундрах Алтае-Саянской горной области. Практически белым пятном остается микобиота горно-тундровых ландшафтов Урала. Имеются лишь небольшие сведения о разнообразии агариковых

грибов Полярного Урала. Для данной территории выявлено 79 видов [4]. Горные тундры Северного Урала также недостаточно обследованы в микологическом плане. Здесь выявлено всего 28 видов [5]. Сведения о разнообразии агарикоидных базидиомицетов Приполярного Урала до начала наших исследований полностью отсутствовали. В связи с этим микологические исследования высокогорного пояса Урала актуальны и представляют большой интерес.

Цель данной работы – выявление видового разнообразия и анализ биоты агарикоидных базидиомицетов горных тундр Приполярного Урала.

Материалы и методики исследования

Материалом для данной работы послужили образцы грибов, собранные в полевые сезоны 2009–2010 и 2012–2015 гг. в северной части западного макросклона Приполярного Урала, на территории национального парка «Югыд ва» (Республика Коми). Большая часть сборов выполнена в бассейне верхнего течения р. Кожим на хребтах: Обеиз, Западные Саледы, Малдынырд, Росомаха. Исследованиями охвачены все растительные сообщества и высотные пояса, представленные на данной территории.

Приполярный Урал – наиболее возвышенная и широкая часть древних Уральских гор, простирающаяся от истоков р. Хулга на севере ($65^{\circ} 40' \text{ с.ш.}$) до г. Тельпосиз на юге (64° с.ш.). Климат района исследований резко континентальный, с длительной суровой зимой и коротким прохладным летом. Активный вегетационный период составляет 40–50 дней. Среднегодовая температура воздуха варьирует от -3 до -7°C , количество осадков колеблется от 500 до 800 (1 000) мм, большая часть которых приходится на май–октябрь [6].

Рассматриваемая территория располагается в подзоне северной тайги. Согласно ботанико-географическому районированию относится к Урало-Западносибирской провинции Евразийской таежной области [7]. В горных ландшафтах изменение характера растительности происходит по высотному градиенту. На Приполярном Урале предложено выделять горно-лесной (до высот 450–500 м), подгольцовый (500–550 м), горно-тундровый (от 550 до 800–850 м) пояса и пояс холодных гольцовых пустынь (выше 850 м) [8].

Горно-лесной пояс начинается с еловых, из ели сибирской (*Picea obovata*), и березово-еловых лесов, с подъемом в горы они замещаются лиственничными лесами из лиственницы сибирской (*Larix sibirica*), а еще выше – лиственничными редколесьями. Лесная растительность горных долин и ложбин стока более разнообразна. Здесь формируются травянистые типы ельников с пихтой (*Abies sibirica*) и лиственничников, чередующиеся с участками горных лугов. В травостое таких сообществ присутствуют аконит (*Aconitum septentrionale*), чемерица (*Veratrum lobelianum*), из злаков – вейник пурпурный (*Calamagrostis purpureus*). Наличие сомкнутого яруса трав

подавляет развитие мохового покрова. На сухих склонах доминируют луговик извилистый (*Avenella flexuosa*), овсяница овечья (*Festuca ovina*).

Выше границы леса располагается полоса кустарников. Она состоит из нескольких видов ив – филиколистной (*Salix phylicifolia*), лапландской (*S. lapponum*), серой (*S. glauca*), карликовой березки (*Betula nana*), можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica*), ольхи кустарниковой (*Duschekia fruticosa*) [9].

Участки горных кустарничково-моховых и мохово-лишайниковых тундр появляются уже среди горно-лесных редколесий [10]. Их площади увеличиваются по мере нарастания высоты гор. Растительный покров кустарничково-моховых тундр включает багульник (*Ledum palustre*), голубику (*Vaccinium uliginosum*), чернику (*Vaccinium myrtillus*), бруснику (*Vaccinium vitis-idaea*), карликовые ивы (*Salix polaris*, *S. reticulata*), карликовую березку (*Betula nana*). Из трав наиболее обычны осока арктисибирская (*Carex arctisibirica*), овсяница овечья (*Festuca ovina*), луговик извилистый (*Avenella flexuosa*), виды ожик (*Luzula*), ситников (*Juncus*), морошка (*Rubus chamaemorus*). Моховой покров состоит из *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, видов *Polytrichum*, которые при нарастании влажности субстрата замещаются сфагновыми мхами (*Sphagnum*). В мохово-лишайниковых горных тундрах, кроме мхов, значительную ценотическую роль играют лишайники родов *Cladina*, *Cladonia*, *Cetraria*, *Alectoria*, *Peltigera*. На перевалах и плоских вершинах встречаются фрагменты осоково-моховых с *Carex arctisibirica* и дриадовых с дриадой восьмилепестной (*Dryas octopetala*) тундр, мелкотравные луговины [9].

В работе использовался наиболее распространенный в микологии маршрутный метод. Материал гербаризировали по стандартной методике [11, 12]. Идентификацию образцов осуществляли в отделе флоры и растительности Севера, Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Микроскопирование карпофоров проводили с использованием традиционных реактивов (КОН 5%, реактив Мельцера для определения амилоидной и декстриноидной реакции). Изученные образцы хранятся в гербарии Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SYKO).

Таксоны расположены по системе, принятой в 10-м издании «Словаря грибов Айнсворта и Бисби» [13], за исключением рода *Panaeolus*, который рассматривается в семействе Psathyrellaceae. Авторские знаки даны в соответствии с рекомендациями сводки «Авторы названий грибов» [14]. При анализе трофической структуры микобиоты использована шкала трофических групп, предложенная М.В. Столярской и А.Е. Коваленко [15], с небольшими дополнениями. Принадлежность видов к трофической группе указана в соответствии с литературными источниками и наблюдениями автора.

Результаты исследования и обсуждение

В горных тундрах Приполярного Урала выявлено 139 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных базидиомицетов, относящихся к 35 родам, 17 семействам и трем порядкам (табл. 1).

Т а б л и ц а 1 [Table 1]

**Распределение агарикоидных базидиомицетов горных тундр
Приполярного Урала по порядкам, семействам и родам**
[Distribution of agaricoid basidiomycetes of mountain tundras of the Subpolar Urals
within the orders, families and genera]

Порядок (число родов/видов) [Order (Number of genera/ species)]	Семейство (число родов/видов) [Family (Number of genera/species)]	Род (число видов) [Genus (number of species)]
Agaricales (29/103)	Agaricaceae (2/2)	<i>Cystoderma</i> (1), <i>Cystodermella</i> (1)
	Amanitaceae (1/3)	<i>Amanita</i> (3)
	Cortinariaceae (1/14)	<i>Cortinarius</i> (14)
	Entolomataceae (1/7)	<i>Entoloma</i> (7)
	Hydnangiaceae (1/3)	<i>Laccaria</i> (3)
	Hygrophoraceae (3/6)	<i>Ampulloclitocybe</i> (1), <i>Hygrocybe</i> (2), <i>Lichenomphalia</i> (3)
	Inocybaceae (1/15)	<i>Inocybe</i> (15)
	Lyophyllaceae (1/1)	<i>Tephrocybe</i> (1)
	Marasmiaceae (1/7)	<i>Gymnopus</i> (7)
	Mycenaceae (3/9)	<i>Mycena</i> (7), <i>Roridomyces</i> (1), <i>Xeromphalina</i> (1)
	Psathyrellaceae (2/2)	<i>Panaeolus</i> (1), <i>Psathyrella</i> (1)
	Strophariaceae (6/22)	<i>Agrocybe</i> (2), <i>Galerina</i> (13), <i>Hebeloma</i> (1), <i>Hypholoma</i> (3), <i>Phaeogalera</i> (1), <i>Psilocybe</i> (2)
	Tricholomataceae (6/12)	<i>Arrhenia</i> (4), <i>Cantharellula</i> (1), <i>Clitocybe</i> (2), <i>Infundibulicybe</i> (3), <i>Lepista</i> (1), <i>Omphaliaster</i> (1)
Boletales (4/8)	Boletaceae (2/6)	<i>Leccinum</i> (5), <i>Xerocomus</i> (1)
	Paxillaceae (1/1)	<i>Paxillus</i> (1)
	Suillaceae (1/1)	<i>Suillus</i> (1)
Russulales (2/28)	Russulaceae (2/28)	<i>Lactarius</i> (16), <i>Russula</i> (12)
3 порядка [3 orders]	17 семейств [17 families]	35 родов, 139 видов [35 genera, 139 species]

Ведущими семействами являются Russulaceae (20,1% от общего видового разнообразия), Strophariaceae (15,8%), Inocybaceae (10,8%), Cortinariaceae (10,1%), Tricholomataceae (8,6%), Mycenaceae (6,5%), Entolomataceae и Marasmiaceae (по 5%) (табл. 2), что характерно для всей лесной зоны Голарктики. На первые три семейства приходится 46,8%, тогда как в лесном поясе 36,6%, т.е. с высотой доля трех ведущих семейств в биоте увеличивается. Подобная закономерность отмечена и при продвижении с юга на север [5, 16, 17]. По сравнению с горно-лесным поясом Приполярного Урала в горных тундрах увеличивается роль семейства Inocybaceae, представленного одним

родом – *Inocybe* (см. табл. 2). Ведущее положение рода *Inocybe* в родовом спектре характерно и для равнинных тундр [18]. Снижается разнообразие семейства Tricholomataceae, большинство представителей которого предпочитают лесные местообитания (см. табл. 2).

Т а б л и ц а 2 [Table 2]

**Ведущие по числу видов семейства в биоте агарикоидных
базидиомицетов Приполярного Урала**
[Leading families in the biota of agaricoid basidiomycetes of the Subpolar Urals]

Семейство [Family]	Горные тундры [Mountain tundras]		Горные леса [Mountain forests]	
	Ранг [Rank]	Число видов [Number of species]	Ранг [Rank]	Число видов [Number of species]
Russulaceae	1	28	3	24
Strophariaceae	2	22	1	37
Inocybaceae	3	15	6	18
Cortinariaceae	4	14	5	20
Tricholomataceae	5	12	2	25
Mycenaceae	6	9	4	21
Entolomataceae	7–8	7	8–9	10
Marasmiaceae	7–8	7	8–9	10
Boletaceae	9–10	6	11–13	6
Hygrophoraceae	9–10	6	7	13

Ведущими родами по числу видов являются *Lactarius* (11,5% от общего числа видов), *Inocybe* (10,8%), *Cortinarius* (10,1%), *Galerina* (9,4%), *Russula* (8,6%), *Entoloma*, *Gymnopus*, *Mycena* (по 5%) (табл. 3). Эти роды включают 91 вид, или 65% всего видового состава. Остальные 27 родов имеют невысокое видовое богатство, причем 16 – являются одновидовыми (46% всех родов). В горных тундрах Приполярного Урала род *Lactarius* выходит на первое место, тогда как в горных лесах занимает второе–третье, а в микобиотах таежной зоны обычно не поднимается выше четвертого места. Лидирующая позиция рода *Lactarius* характерна для арктических и альпийских местообитаний [19, 20]. Помимо этого, заметно увеличивается роль и таких родов, как *Inocybe*, *Galerina* и *Russula*. Высокое видовое разнообразие родов *Inocybe* и *Galerina* типично для равнинных и горных тундр [18]. В то же время в горно-тундровом поясе значительно снижается разнообразие рода *Mycena*, тогда как в лесах его представители занимают лидирующие позиции (см. табл. 3) [5, 17].

В горных тундрах Приполярного Урала выявлено три вида, новых для территории России (*Cortinarius durus* P.D. Orton, *Inocybe argenteolutea* Vauras, *I. subhirsuta* Kühner). Часть видов, отмеченных в районе исследования, редко встречаются на территории России и представлены несколькими находками: *Lactarius brunneoviolaceus* M.P. Christ., *Hygrocybe cinerella* (Kühner) Arnolds, *Omphaliaster borealis* (M. Lange et Skifte) Lamoure, *Cortinarius minutalis* Lamour, *C. septentrionalis* Bendiksen, K. Bendiksen. et Brandrud, *Entoloma alpicola* (J. Favre) Noordel., *E. bipelle* Noordel. et T. Borgen.

Т а б л и ц а 3 [Table 3]

Ведущие по числу видов роды агарикоидных базидиомицетов Приполярного Урала
[Leading genera in the biota of agaricoid basidiomycetes of the Subpolar Urals]

Род [Genus]	Горные тундры [Mountain tundras]		Горные леса [Mountain forests]	
	Ранг [Rank]	Число видов [Number of species]	Ранг [Rank]	Число видов [Number of species]
<i>Lactarius</i>	1	16	2–3	18
<i>Inocybe</i>	2	15	4	12
<i>Cortinarius</i>	3	14	1	19
<i>Galerina</i>	4	13	6	9
<i>Russula</i>	5	12	9–11	6
<i>Entoloma</i>	6–8	7	5	10
<i>Gymnopus</i>	6–8	7	9–11	6
<i>Mycena</i>	6–8	7	2–3	18
<i>Leccinum</i>	9	5	15–20	4
<i>Arrhenia</i>	10	4	15–20	4

Субстрат – важнейший фактор в жизни шляпочных грибов, поскольку они как гетеротрофные организмы получают из него все необходимые питательные вещества. По типу и источнику питания выявленные агарикоидные базидиомицеты могут быть разделены на восемь групп: симбиотрофы (микоризообразователи), сапротрофы на опаде, на подстилке, на гумусе, на древесине (ксилотрофы), на мхах (бриотрофы), лишенизированные грибы, паразиты и копротрофы (рис. 1). При этом около 5% видов могут питаться за счет двух и более субстратов, такие виды включены одновременно в разные трофические группы.

Микоризообразователи лидируют почти во всех голарктических микобиотах, но особенно велика их роль в тундровой зоне равнины и гор, где они преобладают или занимают равные позиции с сапротрофами [4, 21]. Так, в субарктических тундрах на долю микоризообразователей приходится 50% [21], в горных тундрах Полярного Урала – 58% [4], Алтае-Саянской горной области – 56% [3]. В анализируемой микобиоте на их долю приходится 50% от общего видового разнообразия (73 вида). В горных лесах Приполярного Урала микоризообразователи составляют 40% (см. рис. 1). То есть с подъемом в горы доля микоризообразователей увеличивается. Подобная закономерность наблюдается и при движении с юга на север: доля участия микоризообразователей в сложении микобиоты растет. В тундровых сообществах они выполняют исключительно важную функцию. Симбиоз грибов с низкими кустарниками и кустарничками позволяет последним с помощью эктотрофной микоризы получать элементы минерального питания, почти отсутствующие в почвенном растворе и поглощающем комплексе тундровых почв [4]. Большинство представителей данной группы относится к семействам *Russulaceae* (28 видов), *Inocybaceae* (15), *Cortinariaceae* (14) и родам *Lactarius* (16), *Inocybe* (15), *Cortinarius* (14) и *Russula* (12).

Широта специализации у симбиотрофных грибов различна. Так, микоризообразователи с лиственными породами представлены в горных тундрах

Приполярного Урала 44 видами, не специализированы в отношении симбиотрофа 28 видов грибов. Особенностью микобиоты тундр является практически полное отсутствие видов, связанных симбиотическими отношениями с хвойными породами, так как они редко заходят в горные тундры, встречаются лишь одиночные угнетенные ели и лиственницы. Из микоризообразователей хвойных пород в горных тундрах Приполярного Урала отмечен только *Suillus clintonianus* (Peck) Kuntze, собранный под небольшой лиственницей.

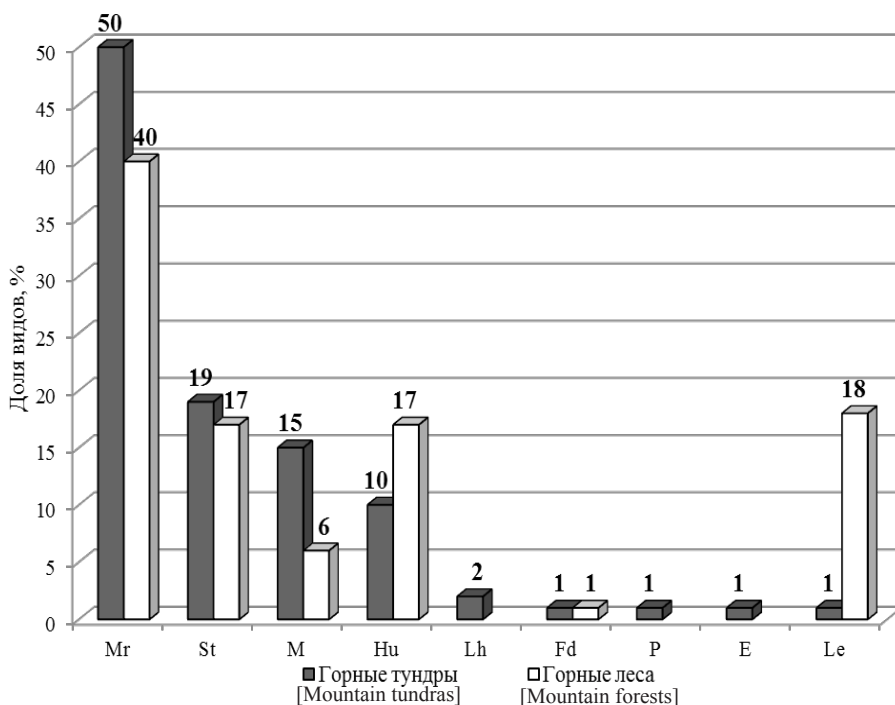


Рис. 1. Распределение агарикоидных базидиомицетов Приполярного Урала по трофическим группам: Mr – микоризообразователи, St – подстилочные сапротрофы, M – бриотрофы, Hu – гумусовые сапротрофы, Lh – лишенизированные симбиотрофы, Fd – сапротрофы на опаде, P – факультативные паразиты, E – копротрофы, Le – ксилотрофы. * – в случае принадлежности вида к двум

трофическим группам он учитывался при подсчетах дважды
 [Fig. 1. Distribution of agaricoid basidiomycetes of the Subpolar Urals within trophic groups. On the X axis - Trophic groups, on the Y axis - Proportion of species, %.

Mr - Mycorrhizal fungi, St - Saprotrophic on litter, M - Saprotrophic on bryophytes, Hu - Saprotrophic on humus, Lh - Lichenicolous fungi, Fd - Saprotrophic on leafs, P - Facultative parasites, E - Saprotrophic on dung, Le - Saprotrophic on wood.

*In case if a species belongs to two trophic groups it is double counted]

Большая часть микоризообразователей встречается только в нижней части тундрового пояса и характерна для кустарниковых тундр. В горные тундры эти виды заходят из лежащих ниже по склону лесов и редколесий.

Как правило, это бореальные виды с широкой экологической амплитудой, способные менять своих партнеров по симбиозу. Эта группа представлена 28 видами: *Cortinarius argentatus* (Pers.) Fr., *C. caperatus* (Pers.) Fr., *C. croceus* (Schaeff.) Gray, *Laccaria laccata* (Scop.) Cooke, *Inocybe lacera* (Fr.) P. Kumm., *I. napipes* J. E. Lange, *I. rimosa* (Bull.) P. Kumm., *Paxillus involutus* (Batsch) Fr., *Lactarius rufus* (Scop.) Fr., *Russula clavipes* Velen., *R. puellaris* Fr. и др. Кроме того, в кустарниковые тундры заходят и узкоспециализированные симбионты березы, способные в тундрах образовывать микоризу с карликовой березкой. Это такие виды, как *Leccinum scabrum* (Bull.) Gray, *L. variicolor* Watling, *L. versipelle* (Fr. et Hök) Snell, *Lactarius fuliginosus* (Fr.) Fr., *L. glyciosmus* (Fr.) Fr., *L. vietus* (Fr.) Fr., *Russula aeruginea* Lindblad, *R. claroflava* Grove и др.

Вторая группа микоризных грибов представлена гипоарктоальпийскими и арктоальпийскими видами, больше тяготеет к пятнистым кустарничково-мохово-лишайниковым и дриадовым тундрам, расположенным выше по склону. Эти грибы образуют микоризу с карликовой березкой, различными видами ив и дриадой: *Cortinarius alpinus* Boud., *C. durus*, *C. minutalis*, *C. polaris* Høil., *C. septentrionalis*, *Entoloma alpicola*, *Laccaria pumila* Fayod, *Inocybe acuta* Boud., *I. agardhii* (N. Lund) P.D. Orton, *I. dulcamara* (Alb. et Schwein.) P. Kumm., *I. giacomii* J. Favre, *I. salicis-herbaceae* Kühner, *I. subhirsuta*, *Lactarius brunneoviolaceus*, *L. dryadophilus* Kühner, *L. pseudouvidus* Kühner, *L. torminosulus* Knudsen et T. Borgen, *Leccinum rotundifoliae* (Singer) A.H. Sm., Thiers et Watling, *Russula pascua* (F.H. Møller et Jul. Schaff.) Kühner и др.

На долю грибов с сапротрофным типом питания приходится 50% от общего видового разнообразия. Среди них преобладают подстилочные сапротрофы. К ним относится 27 видов (19%). В горных лесах Приполярного Урала их доля немного меньше (17%) (см. рис. 1). В основном это широко распространенные бореальные виды, заходящие в горно-тундровый пояс из лесов и редколесий (*Cystoderma adnatifolia* (Peck) Harmaja, *Entoloma cetratum* (Fr.) M.M. Moser, *Ampulloclitocybe clavipes* (Pers.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys, *Gymnopus confluens* (Pers.) Antonín, Halling et Noordel., *G. dryophilus* (Bull.) Murrill, *Mycena filipes* (Bull.) P. Kumm., *M. galopus* (Pers.) P. Kumm., *M. pura* (Pers.) P. Kumm., *Cantharellula umbonata* (J.F. Gmel.) Singer, *Clitocybe gibba* (Pers.) P. Kumm. и др.). Только в тундровых местообитаниях из представителей этой группы отмечены *Gymnopus alpinus* (Vilgalys et O.K. Mill.) Antonín et Noordel., *Infundibulicybe dryadum* (Bon) Harmaja, *Omphaliaster borealis*.

К группе бриотрофов – грибов, участвующих в разложении отмерших частей зеленых и сфагновых мхов, относится 22 вида (15% от общего видового разнообразия). Доля их заметно увеличивается с подъемом в горы (см. рис. 1). Высокое видовое разнообразие бриотрофов характерно и для равнинных тундр. Практически все виды этой группы относятся к семейству *Strophariaceae* (16 видов) и роду *Galerina* (12). Типичными представителями данной группы являются *Tephrocycbe palustris* (Peck) Donk, *Galerina paludosa* (Fr.) Kühner, *G. pumila* (Pers.) M. Lange, *G. vittiformis* (Fr.) Singer, *Hypholoma*

elongatum (Pers.) Ricken, *H. polytrichi* (Fr.) Ricken, *Phaeogalera stagnina* (Fr.) Pegler et T.W.K. Young, *Arrhenia philonotis* (Lasch) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys, *A. sphagnicola* (Berk.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys и др. Эти виды обычны и для равнинных болот и заболоченных лесов. К арктоальпийцам из группы бриотрофов относятся только *Galerina arctica* (Singer) Nezdojm., *G. pseudomycenopsis* Pilat. и *G. pumila* var. *subalpina* A.H. Sm.

Гумусовые сапротрофы представлены 14 видами (10%), их разнообразие заметно снижается с высотой (см. рис. 1). Среди представителей данной группы отмечены такие виды, как *Entoloma conferendum* (Britzelm.) Noordel., *E. pallescens* (P. Karst.) Noordel., *Hygrocybe substrangulata* (Peck) P.D. Orton et Watling, *Agrocybe paludosa* (J.E. Lange) Kühner et Romagn. ex Bon, *A. prae-cox* (Pers.) Fayod и др. Гумусовые сапротрофы предпочитают луговинные тундры. Практически все эти виды встречаются и в лесном поясе. Только тундровые, альпийские местообитания предпочитают *Hygrocybe cinerella*, *Entoloma bipelle*, *Infundibulicybe lapponica* (Harmaja) Harmaja и *Lepista multififormis* (Romell) Gulden.

Остальные группы (ксилотрофы, лихенизированные грибы, паразиты, сапротрофы на опаде и копротрофы) представлены небольшим числом видов. Обычны и часто встречаются в тундрах представители группы лихенизированных грибов – *Lichenomphalia alpina* (Britzelm.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys, *L. hudsoniana* (H.S. Jenn.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys, *L. umbellifera* (L.) Redhead, Lutzoni, Moncalvo et Vilgalys. К паразитам относятся два вида, паразитирующие на мхах. *Psilocybe chionophila* Lamoure растет на мхах из рода *Polytrichum*, *Arrhenia lobata* (Pers.) Redhead – на мхах родов *Drepanocladum* и *Calliergon*. Сапротрофы на опаде представлены двумя видами – *Gymnopus androsaceus* (L.) J.L. Mata et R.H. Petersen и *G. terginus* (Fr.) Antonín et Noordel. Из группы дереворазрушающих грибов в тундрах отмечен только один вид – *Mycena rubromarginata* (Fr.) P. Kumm. Этот вид собран в нижней части горно-тундрового пояса на опавшей ветке рябины. Отсутствие дереворазрушающих грибов на тундровых кустарниках и кустарничках отмечали многие исследователи. По мнению Б.П. Василькова [22], это связано с недостаточной толщиной стволов этих видов и как следствие скудностью субстрата. Один вид *Panaeolus semiovatus* (Sowerby) S. Lundell et Nannf. собран в горной тундре на конском навозе и относится к группе копротрофов.

Распределены агарикоидные базидиомицеты по горно-тундровому поясу неравномерно. Так, наибольшее их разнообразие отмечено в его нижней части. Здесь встречаются типично бореальные виды, которые заходят сюда из горно-лесного пояса и горных редколесий. Из 139 видов, отмеченных в тундрах, 94 вида (68% от общего видового разнообразия) встречаются и в лесном поясе. С высотой происходит постепенное обеднение видового состава, но в то же время появляются арктоальпийские виды, предпочитающие кустарничковые и дриадовые тундры. Только в горно-тундровом поясе

Приполярного Урала выявлено 45 видов. К арктоальпийским видам, определяющим своеобразие и специфику горных тундр Приполярного Урала, относятся 35 видов (25% общего видового разнообразия горных тундр): *Amanita nivalis* Grey., *Cortinarius alpinus*, *C. durus*, *C. fennoscandicus* Bendiksen, K. Bendiksen et Brandrud, *C. minutalis*, *C. norvegicus* Høil., *C. polaris*, *C. septentrionalis*, *Entoloma alpicola*, *E. bipelle*, *Hygrocybe cinerella*, *Lichenomphalia alpina*, *L. hudsoniana*, *Inocybe argenteolutea*, *I. giacomii* J. Favre, *I. salicis-herbaceae*, *I. subhirsuta*, *Mycena epipterygia* var. *badiceps* M. Lange, *Galerina arctica*, *G. pseudomycenopsis*, *G. pumila* var. *subalpina*, *Psilocybe chionophila*, *Ar-rhenia lobata*, *Gymnopus alpinus*, *Infundibulicybe dryadum*, *I. lapponica*, *Lepista multiformis*, *Leccinum rotundifoliae*, *Lactarius brunneoviolaceus*, *L. dryadophilus*, *L. pseudouvidus*, *L. salicis-reticulatae* Kühner, *L. torminosulus*, *Russula nana* Killerm., *R. pascua*.

Заключение

В результате многолетних исследований в горных тундрах Приполярного Урала выявлено 139 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных базидиомицетов. В таксономическом спектре микобиоты горных тундр лидируют семейства *Russulaceae*, *Strophariaceae*, *Inocybaceae* и рода *Lactarius*, *Inocybe*, *Cortinarius*. По сравнению с горно-лесным поясом Приполярного Урала в горных тундрах увеличивается роль семейства *Inocybaceae*, родов *Lactarius*, *Inocybe*, *Galerina*, в то же время снижается разнообразие семейства *Tricholomataceae* и рода *Mycena*. В трофической структуре горных тундр увеличивается роль микоризообразователей и бриотрофов, а разнообразие ксилотрофов и гумусовых сапротрофов снижается. Наибольшее видовое разнообразие агариковых грибов отмечено в нижней части горно-тундрового пояса Приполярного Урала, с высотой происходит постепенное обеднение видового состава и появление арктоальпийских видов.

Полученные сведения вносят значительный вклад в познание разнообразия агарикоидных базидиомицетов горных тундр, сведения о которых на территории России до сих пор недостаточны и фрагментарны.

Литература

1. Каратыгин И.В., Нездойминого Э.Л., Новожилов Ю.К., Журбенко М.П. Грибы Российской Арктики. СПб. : Изд-во Санкт-Петербургской гос. хим-фарм. академии, 1999. 212 с.
2. Михайловский Л.В. Макромицеты ерниково-вересковой тундры в долинах озер Большого и Малого Вудъявров Хибинского горного массива // Микология и фитопатология. 1975. Т. 9, вып. 4. С. 293–298.
3. Горбунова И.А. Биота агарикоидных и гастероидных базидиомицетов дриадовых тундр Алтае-Саянской горной области (Южная Сибирь) // Сибирский экологический журнал. 2014. Т. 21, № 1. С. 53–60.
4. Нездойминого Э.Л. Базидиальные макромицеты в горных тундрах Полярного Урала // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 2. С. 26–29.

5. Паламарчук М.А. Агарикоидные базидиомицеты Печоро-Илычского заповедника (Северный Урал). Сыктывкар : Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2012. 152 с.
6. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М. : ДиК, Дрофа, 1997. 116 с.
7. Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР. Л. : Наука, 1980. С. 10–22.
8. Горчаковский П.Л. Растительный мир высокогорного Урала. М. : Наука, 1975. 282 с.
9. Мартыненко В.А., Дегтева С.В. Конспект флоры природного национального парка «Югыд-Ва» (Республика Коми). Екатеринбург : УрО РАН, 2003. 93 с.
10. Непомилуева Н.И., Лащенкова А.Н. Охрана флоры и растительности природного парка Коми АССР // Растительный мир охраняемых территорий. Рига : Зинанте, 1978. С. 43–46.
11. Бондарцев А.С., Зингер Р.А. Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного их изучения // Тр. Бот. ин-та. им. В.Л. Комарова АН СССР. Сер. 2. 1950. Вып. 6. С. 499–572.
12. Гербарное дело: справочное руководство. Рус. изд. / пер. с англ. Е.Ю. Еремеевой, Д.В. Гельтмана, И.В. Соколовой ; под ред. Д.В. Гельтмана. Кью : Королевский ботанический сад, 1995. 341 с.
13. Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 10th edition. Wallingford : CAB International, 2008. 771 p.
14. Kirk P.M., Ansell A.E. Authors of Fungal Names. Wallingford : CAB International, 1992. 95 p.
15. Столярская М.В., Коваленко А.Е. Грибы Нижнесвирского заповедника. Вып. 1: Макромицеты (преимущественно агарикоидные базидиомицеты): Аннотированные списки видов. СПб. : Ботанический институт им. В.Л. Комарова, 1996. 59 с.
16. Столярская М.В. Агарикоидные базидиомицеты Нижнесвирского заповедника : дис. ... канд. биол. наук. СПб. : Ботанический институт им. В.Л. Комарова, 1998. 200 с.
17. Морозова О.В. Таксономический и географический анализ агарикоидных базидиомицетов Ленинградской области // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36, вып. 5. С. 42–50.
18. Нездойминого Э.Л. Макромицеты дельты реки Лены // Микология и фитопатология. 2003. Т. 37, вып. 2. С. 22–26.
19. Geml J., Laursen G.A., Timling I., Mcfarland J.M., Booth M.G., Lennon N., Nusbaum C., Taylor D.L. Molecular phylogenetic biodiversity assessment of arctic and boreal Lactarius Pers. (Russulales; Basidiomycota) in Alaska, based on soil and sporocarp DNA // Molecular Ecology. 2009. № 18. P. 2213–2227.
20. Cripps C.L., Barge E. Notes on the genus Lactarius from the Rocky Mountain alpine zone in regard to Finnish arctic-alpine species // Karstenia. 2013. № 53(1). P. 29–37.
21. Нездойминого Э.Л. Шляпочные грибы российской Арктики // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31, вып. 3. С. 47–53.
22. Васильков Б.П. Ксилофильные грибы восточноевропейской и западносибирской лесотундры // Ботанический журнал. 1966. Т. 51, № 5. С. 660–669.

*Поступила в редакцию 26.02.2016 г.; повторно 25.05.2016 г.;
принята 15.06.2016 г.; опубликована 21.09.2016 г.*

Паламарчук Марина Анатольевна – канд. биол. наук, н.с. лаборатории геоботаники и сравнительной флористики, отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми научного центра УрО РАН (г. Сыктывкар, Россия).

E-mail: palamarchuk@ib.komisc.ru

Palamarchuk MA. Taxonomic and trophic structure of the biota of agaricoid basidiomycetes in mountain tundras of the Subpolar Urals. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya – Tomsk State University Journal of Biology*. 2016;3(35):60-73. doi: 10.17223/19988591/35/4. In Russian, English summary

Marina A. Palamarchuk

Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, Syktyvkar, Russian Federation

Taxonomic and trophic structure of the biota of agaricoid basidiomycetes in mountain tundras of the Subpolar Urals

The diversity of agaricoid basidiomycetes in mountain tundras of Russia is still underinvestigated. The aim of this work was to identify species diversity and analyze the biota of agaricoid Basidiomycetes in mountain tundras of the Nether-Polar Urals.

We collected the material for this article during 2009-2010 and 2012-2015 in the northern part of the western slope of the Subpolar Urals in the national park “Yugyd-Va” (the Komi Republic, Russia, 63°59'N, 59°13'E). The research covered all plant communities and altitudinal belts, presented in the given territory. The studied samples are stored in the Herbarium of the Institute of Biology, Komi Science Centre UB RAS (SYKO).

We identified 139 species and intraspecific taxa of the agaricoid basidiomycetes from 35 genera, 17 families and three orders. The leading families are *Russulaceae* (20.1%), *Strophariaceae* (15.8%), *Inocybaceae* (10.8%), *Cortinariaceae* (10.1%) and *Tricholomataceae* (8.6%). The leading genera are *Lactarius* (11.5%), *Inocybe* (10.8%), *Cortinarius* (10.1%), *Galerina* (9.4%) and *Russula* (8.6%). Comparing with the mountain-forest belt of the Subpolar Urals, in the mountain tundra, the diversity of family *Inocybaceae*, genera *Lactarius*, *Inocybe*, *Galerina* increases and the diversity of family *Tricholomataceae* and genus *Mycena* reduces. The trophic structure of the mycobiota of the mountain tundra of the Subpolar Urals is dominated by mycorrhizal fungi. The share of the mycorrhizal fungi increases from 40% to 50% with the altitude. The share of saprotrophic fungi is 50% of the total species diversity. The saprotrophic on litter dominated among them (27 species, 19%). The group of saprotrophic on bryophytes contains 22 species (15%). Their share markedly increases with the altitude. A high diversity of saprotrophic on bryophytes is typical of the plain tundra. The saprotrophic on humus includes 14 species (10%); their diversity reduces markedly with the altitude. The other groups of fungi (saprotrophic on wood, saprotrophic on leaf, lichenicolous fungi, parasites and saprotrophic on dung) are presented by a small number of species. Agaricoid basidiomycetes are distributed irregularly in the mountain-tundra belt. The greatest diversity is observed in the lower part of the belt. A gradual depletion of the species diversity is observed with the altitude increasing. At the same time, arctic-alpine species appear and prefer dwarf shrub and dryas tundras. Arctic-alpine species, determining the originality and specificity of the mountain tundra of the Subpolar Urals, include 35 species (25% of the total species diversity of the mountain tundra): *Amanita nivalis*, *Cortinarius alpinus*, *C. durus*, *C. fennoscandicus*, *C. minutalis*, *C. norvegicus*, *C. polaris*, *C. septentrionalis*, *Entoloma alpicola*, *E. bipelle*, *Hygrocybe cinerella*, *Lichenomphalia alpina*, *L. hudsoniana*, *Inocybe argenteolutea*, *I. giacomii*, *I. salicis-herbaceae*, *I. subhirsuta*, *Mycena epipterygia* var. *badiceps*, *Galerina arctica*, *G. pseudomycenopsis*, *G. pumila* var. *subalpina*, *Psilocybe chionophila*, *Arrhenia lobata*, *Gymnopus alpinus*, *Infundibulicybe dryadum*, *I. lapponica*, *Lepista multiformis*, *Leccinum rotundifoliae*, *Lactarius brunneoviolaceus*, *L. dryadophilus*, *L. pseudouvidus*, *L. salicis-reticulatae*, *L. torminosulus*, *Russula nana* and *R. pascua*.

Funding: This work was partially supported by the Project of Basic Scientific Research of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences (No 15-12-4-1, GR 115 082 510 014 “The diversity of flora and soil landscapes, promising for inclusion in the UNESCO World Heritage Site “Virgin Komi forests”).

The article contains 1 Figure, 3 Tables, 22 References.

Key words: mycobiota; agaricoid basidiomycetes; mountain-tundra belt; mountain-forest belt; arctic-alpine species; Ural.

References

1. Karatygin IV, Nezdoiminogo EL, Novozhilov YuK, Zhurbenko MP. Russian Arctic Fungi. St.-Petersburg: St. Petersburg gosudarstvennoy khimiko-farmatsevticheskoy akademii Publ.; 1999. 212 p. In Russian
2. Mikhaylovskiy LV. Makromitsety ernikovo-vereskovoy tundry v dolinakh ozer Bol'shogo i Malogo Vud'yavrov Khibinskogo gornogo massiva [Macromycetes of the dwarf birch-heather tundra in the valleys of Bolshoi and Maly Vudyavr lakes of the Khibiny Mountains]. *Mikologiya i Fitopatologiya – Mycology and Phytopathology*. 1975;9(4):293-298. In Russian
3. Gorbunova IA. Biota of agaricoid and gasteroid basidiomycetes of dryad tundras of the Altai-Sayan mountain area (Southern Siberia). *Contemporary Problems of Ecology*. 2014;7(1):39-44. doi: [10.1134/S1995425514010065](https://doi.org/10.1134/S1995425514010065)
4. Nezdoiminogo EL. Basidial macromycetes in mountain tundras of Polar Urals. *Mikologiya i Fitopatologiya – Mycology and Phytopathology*. 2001;35(2):26-29. In Russian
5. Palamarchuk MA. Agarikoidnye bazidiomitsety Pechoro-Ilychskogo zapovednika (Severnyy Ural) [Agaricoid basidiomycetes of the Pechoro-Ilychsky Nature Reserve (Northern Urals)]. Syktyvkar: Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Division RAS Publ.; 2012. 152 p. In Russian
6. Atlas Respubliki Komi po klimatu i gidrologii [Atlas of the Komi Republic on climate and hydrology]. Taskaev AI, editor. Moscow: DiK, Dropha Publ.; 1997. 116 p. In Russian
7. Isachenko TI, Lavrenko EM. Botaniko-geograficheskoe rayonirovanie [Botanical and geographical regionalization]. In: *Rastitel'nost' evropeyskoy chasti SSSR* [Vegetation of the European part of the USSR]. Gribova SA, Isachenko TI, Lavrenko EM, editors. Leningrad: Nauka Publ.; 1980. pp. 10-22. In Russian
8. Gorchakovskiy PL. Rastitel'nyy mir vysokogornogo Urala [Flora of the high-mountain Urals]. Moscow: Nauka Publ.; 1975. 282 p. In Russian
9. Martynenko VA, Degteva SV. Check list of vascular plants of the national park "Yugyd-Va" (the Komi Republic). Yekaterinburg: Ural Division RAS Publ.; 2003. 93 p. In Russian
10. Nepomilueva NI, Lashchenkova AN. Okhrana flory i rastitel'nosti prirodnogo parka Komi ASSR [Protection of flora and vegetation of the natural park of the Komi Republic]. Tabaka LV, editor. In: *Rastitel'nyy mir okhranyaemykh territoriy* [Vegetation of the protected areas]. Riga: Zinante Publ.; 1978. pp. 43-46. In Russian
11. Bondartsev AS, Zinger RA. Rukovodstvo po sboru vysshikh bazidial'nykh gribov dlya nauchnogo ikh izucheniya [A handbook on collection of higher basidial fungi for their scientific study]. *Trudy Botanicheskogo instituta imeni VL Komarova AN SSSR*. 1950;2(6):499-572. In Russian
12. *The Herbarium handbook*. Bridson D, Forman L, editor. Eremeeva EYu, Geltman DV, Sokolovskaya IV, translated from English; Geltman DV, editor. Kew: Royal Botanical Gardens; 1995. 341 p. In Russian
13. Kirk PM, Cannon PF, Minter DW, Stalpers JA. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 10th edition. Wallingford: CAB International; 2008. 771 p.

14. Kirk PM, Ansell AE. Authors of Fungal Names. Wallingford: CAB International; 1992. 95 p.
15. Stolyarskaya MV, Kovalenko AE. Fungi of Nizhnesvirsky Reserve. 1. Macromycetes (mainly agaricoid basidiomycetes). Check-list. St.-Petersburg: Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science Publ.; 1996. 59 p. In Russian
16. Stolyarskaya MV. *Agarikoidnye bazidiomitsety Nizhnesvirskego zapovednika* [Agaricoid basidiomycetes of the Nizhnesvirsky Reserve. CandSci. Dissertation, Biology]. St. Petersburg: Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Science; 1998. 200 p. In Russian
17. Morozova OV. Taxonomic and geographic analyses of the agaricoid basidiomycetes biota of the Leningrad Region. *Mikologiya I Fitopatologiya – Mycology and Phytopathology*. 2002;36(5):42-50. In Russian
18. Nezdoiminogo EL. Macromycetes of the Lena River delta. *Mikologiya I Fitopatologiya – Mycology and Phytopathology*. 2003;37(2):22-26. In Russian
19. Geml J, Laursen GA, Timling I, Mcfarland JM, Booth MG, Lennon N, Nusbaum C, Taylor DL. Molecular phylogenetic biodiversity assessment of arctic and boreal *Lactarius* Pers. (Russulales; Basidiomycota) in Alaska, based on soil and sporocarp DNA. *Molecular Ecology*. 2009;18(10):2213-2227. doi: [10.1111/j.1365-294X.2009.04192.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2009.04192.x)
20. Cripps CL, Barge E. Notes on the genus *Lactarius* from the Rocky Mountain alpine zone in regard to Finnish arctic-alpine species. *Karstenia*. 2013;53(1-2):29-37.
21. Nezdoiminogo EL. Mushrooms of the Russian Arctic. *Mikologiya I Fitopatologiya – Mycology and Phytopathology*. 1997;31(3):47-53. In Russian
22. Vasil'kov BP. Ksilofil'nye griby vostochnoevropeyskoy i zapadnosibirskoy lesotundry [The xylophilous fungi of the East-European and West-Siberian forest tundra]. *Botanicheskii zhurnal – Botanical Journal*. 1966;51(5):660-669. In Russian

*Received 26 February 2016; Revised 25 May 2016;
Accepted 15 June 2016; Published 21 September 2016*

Autor info:

Palamarchuk Marina A, Cand. Sci. (Biol.), Researcher, Laboratory of Geobotany and Comparative Floristics, Department of Flora and Vegetation of the North, Institute of Biology, Komi Science Centre, Ural Division of the Russian Academy of Sciences, 28 Kommunisticheskaya Str., Syktyvkar 167982, Russian Federation.

E-mail: palamarchuk@ib.komisc.ru