

ТРОФИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА АГАРИКОИДНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ЗАПОВЕДНИКА «ВИШЕРСКИЙ» ПЕРМСКОГО КРАЯ

Исследование проводилось в заповеднике «Вишерский» Пермского края. При анализе эколого-трофических групп выяснено, что ведущее положение занимают микоризообразователи (54%). Довольно многочисленны группы сапротрофов на древесине (22%) и на подстилке (23%). Соотношение групп типично для бореальных микобиот.

Ключевые слова: агарикоидные базидиомицеты, эколого-трофические группы, заповедник «Вишерский».

В лесных экосистемах биологическое равновесие обусловлено жизнедеятельностью множества организмов, в том числе агарикоидными базидиомицетами, являющимися в основном микоризообразователями и деструкторами растительного опада и опада. Соотношение эколого-трофических групп грибов отражает протекание процессов круговорота веществ и энергии в ценозах, то есть может выступать в качестве биологического индикатора состояния окружающей среды. Поскольку лесные экосистемы подвержены глобальным антропогенным изменениям, необходимо детальное проведение исследований на заповедных территориях, которые могли бы служить в качестве эталонов.

Одной из особо охраняемых территорий Пермского края является государственный природный заповедник «Вишерский». Учитывая, что данный район был крайне слабо изучен в микологическом отношении, мы поставили цель – исследовать видовой состав агарикоидных базидиомицетов на территории заповедника «Вишерский» и установить соотношение эколого-трофических групп грибов.

Место и методика исследований

Заповедник «Вишерский» площадью 241,2 тыс. га расположен на крайнем северо-востоке Пермского края, в верховьях реки Вишеры (60°45' с.ш. и 58°04' – 59°02' в.д., по координатам крайних точек). Образован в 1991 году. Его территория охватывает верхнюю часть бассейна реки Вишеры – крупнейшей водной системы Верхнекамья и отличается неоднородным характером растительности и геологического строения. По ботанико-географическому районированию Пермской области и Вишерского Урала территория заповедника относится к району северотаежных лесов и редколесий [7].

Ввиду большого разнообразия местообитаний, удаленности и труднодоступности ряда участков предпочтение при проведении полевых

работ было отдано маршрутному методу. Сбор материала проводился по общепринятой методике с 2003 года. Идентификация грибов осуществлялась с использованием современных определителей по разным группам грибов. В работе принята система грибов, изложенная Дж. Эйнсвортом и Х. Бисби [10]. Критерии выделения экологических групп грибов до сих пор вызывают дискуссии и вносят путаницу в терминологию экологии грибов [1]. Нами принята классификация, предложенная А.Е. Коваленко [3], с некоторыми дополнениями и изменениями других авторов [2, 4]. Определение принадлежности грибов к трофической группе осуществлялось путем собственных полевых наблюдений, а также использованием данных литературы.

Результаты исследований

В результате регулярных исследований, начатых в 2003 году [5, 8, 11], было выявлено 340 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных базидиомицетов, относящихся к 5 порядкам, 20 семействам и 65 родам. Для территории заповедника впервые отмечено 320 видов, а для территории Пермского края – 53 вида грибов.

По трофической приуроченности агарикоидные базидиомицеты заповедника «Вишерский» входят в состав двух групп: биотрофов и сапротрофов. К биотрофам относятся факультативные паразитические грибы и микоризообразователи. Сапротрофы в зависимости от определенного субстрата распределены по следующим группам: ксилотрофы, сапротрофы на подстилке и опаде, гумусовые сапротрофы, карботрофы, копротрофы, микотрофы, бриотрофы. В целом нами выявлено 10 эколого-трофических групп грибов (рисунок). Если вид встречался на нескольких субстратах, то есть являлся лабильным в трофическом отношении, то он учитывался в разных группах как факультативный представитель.

Микоризные грибы. В заповеднике «Вишерский» к этой группе принадлежит 183 вида

(53,8% от общего числа идентифицированных видов), образующих эктотрофную микоризу с древесными растениями (см. рис.). Ведущими семействами в группе являются: *Russulaceae* (65 видов, 36% от общего числа микоризных видов), *Cortinariaceae* (59 видов, 32%), *Boletaceae* (17 видов, 9%), *Amanitaceae* (15 видов, 8%). В некоторых семействах, например *Russulaceae*, *Amanitaceae*, *Boletaceae*, все представители являются микоризообразователями. Меньше всего симбиотрофов в семействах *Xerocomaceae* и *Paxillaceae* (по одному виду), *Gomphidiaceae* и *Strobilomycetaceae* (по 2 вида). В остальных семействах содержится от 3 до 10 видов. А в некоторых, например в *Pluteaceae*, виды-микоризообразователи являются факультативными.

Известно, широта специализации к древесным растениям у разных видов микоризных агарикоидных базидиомицетов различна. Большинство микоризных грибов (83 вида, или 45,4% от числа симбиотрофов), обнаруженных на территории заповедника, вступают в симбиоз только с хвойными породами деревьев. Это объясняется широким распространением и обилием хвойных деревьев во флоре исследуемой территории. Кроме того, хвойные деревья являются высокомикотрофными.

Так, только с хвойными породами образуют микоризу некоторые представители рода *Amanita* (например, *A. franchetii*, *A. magnivolvata*). Наиболее узкоспециализированными являются микоризообразователи сосны сибирской (кедра) и лиственницы сибирской. Только в кедровниках были обнаружены плодовые тела *Suillus plorans*. То же самое можно сказать о чистых лиственничных лесах или лесах, смешанных с лиственницей сибирской, где встречались грибы рода *Boletinus*: *B. asiaticus*, *B. cavipes* и *Suillus clintonianus*.

На исследуемой территории видовой состав лиственных деревьев ограничен и представлен такими мелколиственными породами, как береза пушистая и извилистая, осина обыкновенная. С лиственными деревьями вступает в симбиоз значительно меньшее количество грибов. Всего 28 видов способно к микоризообразованию у лиственных пород, что составляет 15,3%. Так, только с лиственными деревьями образуют микоризу *Cortinarius castaneus* и *C. pholideus*.

Среди лиственных пород больше всего микоризообразователей отмечено у березы (18 видов, или 9,8% от общего числа симбиотрофов). Это в основном представители семейств *Russulaceae* (например, *Russula acrifolia*, *R. gracillima*, *R. betularum* и др.) и *Cortinariaceae*

(*Cortinarius argentatus*, *C. armillatus*, *C. betuletorum* и др.). Только два вида являются облигатными микоризообразователями осины. Это *Inocybe cincinnata* var. *major* и *Leccinum aurantiacum*.

Значительная часть видов являются грибами с широким кругом растений-хозяев, способными образовывать микоризу как с хвойными, так и с лиственными древесными растениями. На территории заповедника 63 вида (34,4%) микоризных грибов не специализированы в отношении древесной породы. В общей сложности наибольшее количество видов связано с сосной обыкновенной, с которой в симбиоз способны вступать 83 вида грибов. С елью могут образовывать микоризу 78 видов агарикоидных базидиомицетов, а с березой – 73 вида.

Сапротрофы – грибы, живущие за счет органического вещества отмерших остатков, – составляют около 55% от общего количества собранных видов. К сапротрофам относится 8 эколого-трофических групп грибов.

Подстилочные сапротрофы – наиболее распространенная группа из всех сапротрофных грибов. К ним причислено 80 видов, что составляет 23,5% от общего числа грибов, выявленных в заповеднике (см. рис.). Мицелий этих грибов сосредоточен в лесной подстилке. В эту группу входят прежде всего представители семейств *Tricholomataceae* (47 видов) и *Agaricaceae* (13 видов). На территории заповедника из сем. *Tricholomataceae* наиболее распространены виды родов *Clitocybe* (*C. candicans*, *C. diatreta* и др.), *Mycena* (*M. adonis*, *M. filipes*, *M. metata* и др.), *Collybia* (*C. butyracea*, *C. exsculpta*, *C. fuscopurpurea*). В сем. *Agaricaceae* подстилочными сапротрофами являются виды рода *Cystoderma*.

Кроме подстилочных сапротрофов многие авторы выделяют специфическую группу гри-

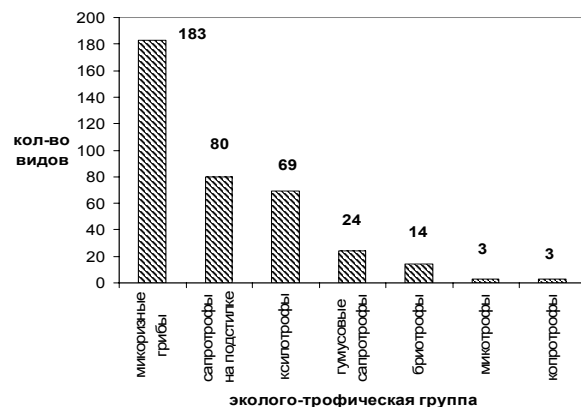


Рисунок. Эколого-трофические группы агарикоидных базидиомицетов заповедника «Вишерский».

бов – сапротрофы на опаде. Мицелий этих грибов находится в верхнем слое подстилки, состоящем из растительных остатков, сохранивших свою структуру, то есть кроме опавших листьев в нем присутствуют отдельные трудно разлагаемые элементы опада (мелкие веточки, шишки, хвоя и т.д.). В микобиоте заповедника нами выявлено 6 видов, относящихся к этой группе. Это в основном виды родов *Marasmius*, *Mycena*. Среди представителей сапротрофов на опаде также наблюдается приуроченность к определенному типу субстрата. Так на хвойном опаде были найдены *Baeospora myosura*, *Micromphale perforans*, *Marasmius androsaceus*, *M. rotula*. На листовном опаде встречается один вид – *Mycena longiseta*.

Гумусовые сапротрофы – грибы, мицелий которых развивается в нижнем слое подстилки и гумусо-аккумулятивном горизонте почвы. В эту группу нами было отнесено 24 вида (7% от общего числа видов). Большая их часть входит в состав семейств *Coprinaceae* (6 видов), *Strophariaceae* и *Agaricaceae* (по 5 видов). Многие гумусовые сапротрофы обитают на открытых местах, на плодородной почве. В основном это такие виды, как *Agaricus campestris*, *Macrolepiota procera*, *Conocybe tenera*, *Coprinus comatus* и др. Другие же виды могут встречаться как на открытых местах, так и в лесах. Исключительно в лесных сообществах отмечены следующие виды: *Cystolepiota seminuda*, *Melanoleuca strictipes* и др. Многие виды (48%) являются факультативными гумусовыми сапротрофами. Большая их часть приурочена к лесам и способна питаться за счет других субстратов: подстилки (*Cystoderma amianthinum*, *Clitocybe catinus*, *C. brumalis*), древесины (*Coprinus atramentarius*, *Stropharia aeruginosa*, *Hygrophoropsis aurantiaca*). Состав и количество гумусовых сапротрофов могут служить в качестве характеристики антропогенного влияния на окружающую среду. На урбанизированных территориях значительно возрастает их доля в сравнении с другими эколого-трофическими группами.

Ксилотрофы являются обширной трофической группой сапротрофного блока. Они обладают в сообществах наибольшей стабильностью видового состава, так как мицелий этих грибов в меньшей степени подвержен колебаниям температуры и влажности среды [1]. Представители данной группы отличаются достаточно высоким таксономическим разнообразием. Большинство представителей принадлежат к семействам *Tricholomataceae*, *Strophariaceae* и *Cortinariaceae*. Доля дереворазрушающих гри-

бов-сапротрофов составляет 17,8%. По литературным данным [9], среди ксилотрофов наблюдается приуроченность к определенным древесным породам. Это объясняется наличием разного ферментативного состава у грибов, а также их отношением к некоторым веществам (смола у хвойных, дубильные вещества у лиственных), содержащимся в древесине. У большинства видов нами не отмечено строгой приуроченности ксилотрофов к определенной древесной породе. Однако некоторые виды поселяются преимущественно на древесине хвойных: *Pluteus atromarginatus*, *Hypholoma capnoides*, *Mycena laevigata*, *M. stipata*. Другие виды предпочтительнее поселяются на древесине лиственных древесных растений: *Hypholoma lateritium*, *Kuehneromyces mutabilis*, *Pholiota alnicola*, *Pleurotus pulmonarius* и др. Помимо древесины некоторые виды могут обитать на других субстратах. Например, *Coprinus micaceus*, *C. domesticus*, *Collybia acervata* могут расти на подстилке. А некоторые представители рода *Galerina* (*G. hypnorum*, *G. vittiformis*) относятся и к группе бриотрофов.

Факультативные паразиты встречаются как на живых деревьях, так и на отмершей древесине. Считается, что процесс разложения древесины начинают грибы, поселяющиеся на живых деревьях. Группа факультативных паразитов Вишерского заповедника представлена следующими видами: *Armillaria gallica*, *A. mellea*, *Pleurotus ostreatus*, *P. pulmonarius*. Эти грибы, как правило, не связаны с каким-то определенным кругом субстратных растений и встречаются как на хвойных, так и на лиственных породах.

Сапротрофы на мхах в пределах заповедника малочисленны по видовому составу, но обильны по количеству плодовых тел, имеющих небольшие размеры. Эта группа составляет около 4% от общего числа собранных видов. Сюда относятся в основном представители двух семейств: *Tricholomataceae* и *Cortinariaceae*. Относительно высокий процент бриотрофов подчеркивает бореальный характер микобиоты и связан с широким распространением в районе исследования лесов зеленомошной и сфагновой групп ассоциаций. Среди сфагновых мхов встречаются такие грибы, как *Hypholoma udum*, *Mycena megaspora*, *Galerina paludosa*, *G. tibiiocystis*. С зелеными мхами связаны *Galerina atkinsoniana*, *G. vittiformis*, *G. mniophila*, *G. pumila*. Причем два вида – *Galerina vittiformis* и *G. hypnorum* – отмечены и на других субстратах.

Копротрофы. Группа агарикоидных базидиомицетов, поселяющихся на экскрементах живот-

ных, представлена тремя видами: *Panaeolus acuminatus*, *P. sphinctrinus* и *Stropharia semiglobata* (сем. *Strophariaceae*). Причем *Panaeolus sphinctrinus* может входить в группу гумусовых сапротрофов. Интересен тот факт, что копротрофы чаще встречаются на навозе домашнего скота, нежели на экскрементах диких животных [6]. Таким образом, это определяет их приуроченность к населенным пунктам. То есть на основании наличия представителей этой эколого-трофической группы на территории заповедника можно сделать вывод о том, что антропогенная нагрузка в настоящее время незначительна.

Микотрофы – это сапротрофы, поселяющиеся на плодовых телах макромицетов. В группу входят представители рода *Collybia* сем. *Tricholomataceae*: *C. cirrhata*, *C. cookei*, *C. tuberosa*. Они, как правило, поселяются на старых плодовых телах представителей сем. *Russulaceae*. Некоторые из них могут заселять и другие субстраты. Например, *Collybia cookei* и *C. tuberosa* встречаются и на подстилке. Функциональная

роль их заключается в разложении в природе такого специфического субстрата, как плодовые тела агариковых базидиомицетов.

Карботрофы представлены одним видом – *Gymnopilus odini* (сем. *Cortinariaceae*). Этот вид был обнаружен на старом кострище недалеко от ручья Светлый. В качестве субстрата представители этой группы грибов используют смесь минеральных частиц почвы с обуглившимися остатками древесины. Таким образом, карботрофы – специфическая группа макромицетов, функционально направленная на подготовку субстрата для дальнейшего его заселения высшими растениями [3].

Таким образом, в результате проведенного анализа выявлено, что эколого-трофическая структура микобиоты представлена 10 группами. Ведущее положение занимают микоризообразователи (54%). Довольно многочисленны группы сапротрофов на древесине (22%) и на подстилке (23%). В целом соотношение эколого-трофических групп типично для бореальных микобиот.

Список использованной литературы:

1. Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 224 с.
2. Гарибова Л.В. Род *Agaricus*. Систематика. Экология. Особенности развития // Новое в систематике и номенклатуре грибов. Под ред. Дьякова Ю.Т., Сергеева Ю.В. М.: «Национальная академия микологии»; «Медицина для всех», 2003. 496 с.
3. Коваленко А.Е. Экологический обзор грибов из порядков Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа // Микол. и фитопатол. 1980. Т. 14, вып. 4. С. 300–314.
4. Морозова О.В. Агарикоидные базидиомицеты подзоны южной тайги Ленинградской области. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб.: БИН РАН, 2001. 22 с.
5. Мухутдинов О.И. Агарикоидные базидиомицеты горно-лесного пояса северного Урала (Заповедник Вишерский). Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Москва, 2008. 17 с.
6. Нездоймино Э.Л. Шляпочные грибы северо-восточного побережья Байкала. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Л.: БИН РАН, 1970. 23 с.
7. Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1997. 252 с.
8. Переведенцева Л.Г. Конспект агарикоидных базидиомицетов Пермского края: монография. Пермь: Перм. гос. пед. ун-т., 2008. 86 с.
9. Частухин В.Я., Николаевская М.А. Биологический распад и ресинтез органических веществ в природе. Л.: Наука, 1969. 325 с.
10. Ainsworth J., Bisby H. Dictionary of the fungi. 8th ed by Hawksworth D.L., Kirk P.M., Sutton B.C., Pegler D.M. CAB International. 1995. 616 p.
11. Perevedentseva L.G., Shkaraba E.M., Perevedentsev V.M. Fungi of the Perm territory // Abstracts XV Congress of European Mycologists. St Petersburg, 2007. P. 139–140.

Сведения об авторах:

Мухутдинов Олег Искяндарович, старший преподаватель кафедры ботаники факультета биологии и химии Пермского государственного педагогического университета, кандидат биологических наук, 614990, Пермский край, г. Пермь, ул. Сибирская, 24, тел. (3422) 127019, e-mail: mucol@yandex.ru

Переведенцева Лидия Григорьевна, профессор кафедры ботаники факультета биологии и химии Пермского государственного педагогического университета, доктор биологических наук 614990, Пермский край, г. Пермь, ул. Сибирская, 24, тел. (3422) 127019, e-mail: perevperm@mail.ru

Mukhutdinov O.I., Perevedentseva L.G.

Trophic structure of agaricoid Basidiomycetes of «vishersky» reserve at perm territory

The research was carried out in «Vishersky» reserve at Perm Territory. Based on the results of analysis of ecologo-trophic groups it has been determined that mycorrhiza makers hold a leading position (54%). Groups of saprotrophs xylogeneous (22%) and saprotrophs on mat (23%) are quite numerous. Group ratio is typical to boreal microbiota.

Key words: agaricoid basidiomycetes, ecologo-trophic groups, «Vishersky» reserve.