

УДК 582.287.238

DOI: 10.17072/1994-9952-2019-3-280-290.

А. С. Шишигин^а, Л. Г. Переведенцева^а, В. С. Боталов^б

^а Пермский государственный национальный исследовательский университет, Пермь, Россия

^б Пермский государственный аграрно-технологический университет им. акад. Д.Н. Прянишникова, Пермь, Россия

МОНИТОРИНГ ЭКТОМИКОРИЗНЫХ ГРИБОВ ЕЛЬНИКА КИСЛИЧНОГО В ЮЖНОТАЕЖНЫХ ЛЕСАХ ПЕРМСКОГО КРАЯ

В Пермском крае с 1975 г. по настоящее время проводится мониторинг агарикоидных базидиомицетов в ельнике кисличном подзоны южной тайги. Исследования ведутся стационарным методом на пробной площади, размером 50 × 20 м, в три периода: I-й – в 1975–1977 гг., II-й – в 1994–1996 гг., III-й – в 2010–2012 гг. К настоящему времени в ельнике кисличном обнаружено 214 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных базидиомицетов, 80 из которых (37.4 %) являются микоризообразователями, входящими в состав 18 родов и 7 семейств. Преобладают виды сем. *Cortinariaceae*, *Russulaceae* и *Boletaceae*, что характерно для бореальной зоны. Наибольшее число видов содержится в родах *Cortinarius* (21 вид), *Russula* (15), *Lactarius* (10), *Amanita* (7), что свойственно лесным ценозам подзоны южной тайги. Отмечено, что видовой состав эктомикоризных грибов с течением времени меняется в большей степени (коэффициенты Жаккара (J×100): J = 32–46), чем видовой состав сосудистых растений. Эктомикоризные грибы доминируют по биомассе и числу базидиом. Изучена связь между разнообразием и продуктивностью эктомикоризных грибов с основными климатическими показателями (май–сентябрь). Установлено, что повышение средней месячной температуры воздуха в июне благоприятствует «плодоношению» эктомикоризных грибов в августе ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$).

Ключевые слова: эктомикоризные агарикоидные базидиомицеты; мониторинг; ельник кисличный; Пермский край.

A. S. Shishigin^а, L. G. Perevedentseva^а, V. S. Botalov^б

^а Perm State University, Perm, Russian Federation

^б Perm State agricultural and technological University, Perm, Russian Federation

MONITORING OF ECTOMYCORRHIZAL FUNGI IN THE SORREL SPRUCE FOREST IN THE SOUTHERN TAIGA OF THE PERM REGION

The monitoring of agarics in the Perm Region has been done since 1975 till the present time in the sorrel spruce forest (the southern taiga subzone). Research is conducted by a stationary method (the test area is 50 × 20 m) in three stages: I period – 1975–1977; II period – 1994–1996; III period – 2010–2012. By the present time, 214 species and intraspecific taxa of agarics have been found in the sorrel spruce forest, 80 of them (37.4 %) are ectomycorrhizal fungi. The fungi belong to 7 families and 18 genera. Families *Cortinariaceae*, *Russulaceae* and *Boletaceae* prevail, that is typical for a boreal area. The majority of species are in genera: *Cortinarius* (21 species), *Russula* (15), *Lactarius* (10), *Amanita* (7), that is typical for the southern taiga subzone. It is noted that the species composition of ectomycorrhizal fungi (Jaccard index×100: J = 32–46) changes over time more than the species composition of higher vascular plants. Ectomycorrhizal fungi are dominant by biomass and the number of basidioms. The relationship between diversity and productivity of ectomycorrhizal fungi with the main climatic indicators (May–September) was studied. It was found that the increase in the average monthly air temperature in June favors the "fruiting" of ectomycorrhizal fungi in August ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$).

Key words: ectomycorrhizal agaricoid basidiomycetes; monitoring; sorrel spruce; Perm Region.

Введение

Эктомикоризные грибы, вступающие с высшими растениями в консортивные отношения в форме микосимбиотрофизма, распространены в лесных экосистемах и составляют значительную

часть от общего числа обитающих в них агарикоидных базидиомицетов [Переведенцева, 1999; Straatsma, Ayer, Egli, 2001; Фомина, 2001; Straatsma, Krisai-Greilhuber, 2003; Воронина, 2004; Шубин, 2009; Боталов, Переведенцева, 2018].

«Плодоношение» эктомикоризных грибов явля-

ется показателем дополнительного получения углеводов и повышения интенсивности фотосинтеза у древесных растений [Шубин, 2009]. Все микоризообразующие грибы оказывают существенное влияние на минеральное питание, водный баланс древесных растений и играют огромную роль в биохимических циклах важнейших химических элементов в лесных биогеоценозах [Смит, Рид, 2012; Иванов, 2014].

Большой интерес представляют исследования эктомикоризных грибов в климаксных сообществах, которые имеют довольно стабильный видовой состав высших растений, в особенности древесных пород. В подзоне южной тайги Пермского края климаксными сообществами являются еловые леса.

В связи с этим, целью нашей работы является мониторинг эктомикоризных грибов ельника кисличного. Для достижения цели были поставлены следующие задачи: 1) выявление видовой состава эктомикоризных агарикоидных базидиомицетов ельника кисличного; 2) проведение анализа таксономической структуры микоризообразователей; 3) определение доминирующих видов грибов по числу базидиом и их биомассе; 4) выявление зависимости «плодоношения» эктомикоризных грибов от количества осадков и температуры воздуха.

Материал и методы исследования

Материал

В Пермском крае (Добрянский р-н, окрестности ООПТ «Верхняя Кважва») в лесных ценозах с 1975 г. проводится мониторинг агарикоидных базидиомицетов стационарным методом, позволяющим количественно оценить и выявить структуру грибного компонента, что необходимо для понимания развития природных экосистем. Пробная площадь размером 50×20 м была заложена в ельнике кисличном Л.Г. Переведенцевой [1999]. Геоботаническое описание было выполнено согласно В.Н. Сукачёву и Е.Н. Зонну [1961]. Латинские названия сосудистых растений приводятся по «Иллюстрированному определителю растений Пермского края» [2007].

Ельник кисличный расположен на равнинной местности, коренное сообщество, возраст которого около 135 лет. Состав древостоя 5Е2П2Лп1Б. Сомкнутость крон 0.6. Подрост состоит из *Picea obovata* Ledeb., *Abies sibirica* Ledeb., *Tilia cordata* Mill. и *Betula pendula* Roth. Кустарниковый ярус образован такими видами, как *Sorbus aucuparia* L., *Lonicera xylosteum* L., *Padus avium* Mill. Проективное покрытие кустарничково-травяного яруса составляет 70–80%, где доминирует *Oxalis acetosella* L., *Dryopteris carthusiana* Vill., *Gymnocarpium dryopteris* L. Зелёные мхи растут, в основном,

около стволов деревьев. На стволах древесных растений, кроме зеленых мхов, встречаются и лишайники. В лесу много валежника. Видовой состав древесного яруса в течение 1975–2012 гг. оставался неизменным.

За время исследований (1975–1977 гг., 1994–1996 гг. и 2010–2012 гг.), по данным метеостанции г. Добрянки, погодные условия отличались от средних многолетних характеристик повышенным фоном температур воздуха. Количество осадков варьировало и зачастую отличалось от средних многолетних данных. Самыми неблагоприятными для развития грибов следует считать 1975 и 2011 гг. как наиболее засушливые, и 1994 г., – отличающийся большим количеством осадков и пониженными температурами воздуха в июне–августе.

Методы исследования

Учет видовой разнообразия, количества и биомассы плодовых тел грибов осуществлялся один раз в декаду, в августе. В сентябре изучался лишь видовой состав грибов. Первая серия наблюдений была проведена в 1975–1977 гг., вторая – в 1994–1996 гг., третья – в 2010–2012 гг.

Степень сходства или различия по видовому составу грибов вычислялась по коэффициенту Жаккара [Грейг-Смит, Леонтьев, 2008]:

$$J = \frac{c}{a + b - c},$$

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

Доминирующие виды грибов устанавливались по числу базидиом (шт/га) и по их воздушно-сухой биомассе (кг/га). Для выявления доминирующих видов грибов по биомассе и числу базидиом использовался индекс доминирования [Bochus, Babos, 1960]:

$$D = a / b \times 100,$$

где D – индекс доминирования; a – число базидиом (или биомасса) грибов данного вида; b – число базидиом (или биомасса), собранных на всей учетной площади.

К доминантам были отнесены лишь те виды грибов, которые имели индекс доминирования, равный 5 или более, что составляет 5% или более от общего числа плодовых тел или их биомассы.

Состав эколого-трофических групп грибов в изучаемом ценозе определялся по шкале, предложенной А.Е. Коваленко, с дополнениями некоторых авторов [Коваленко, 1980; Столярская, Коваленко, 1996; Морозова, 2001].

Корреляционный анализ проводился с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена (r_s), так как этот коэффициент не требует проверки распределения на нормальность. Зна-

чение коэффициента корреляции r_s от 0.3 до 0.7 при $p < 0.05$ означает среднюю положительную и статистически значимую корреляцию между признаками. При значении $r_s \geq 0.70$ ($p < 0.05$) отмечается сильная положительная корреляция; отрицательное значение r_s соответствует обратной корреляции [Грухачёва, 2013].

Математическая обработка осуществлялась при помощи программ Microsoft Office Excel 2016 и StatSoft Statistica 10. При корреляционном анализе нами рассматривалось влияние некоторых климатических показателей на биоту эктомикоризных грибов. В качестве характеристик микобиоты были взяты: число и биомасса базидиом эктомикоризных грибов за август; число видов за август–сентябрь. В качестве климатических показателей использованы данные метеостанции г. Добрянки: средняя месячная температура воздуха ($^{\circ}\text{C}$) за май–сентябрь; сумма осадков (мм) по месяцам с мая по сентябрь; сумма осадков по декадам августа.

Результаты и их обсуждение

Биота эктомикоризных грибов ельника кисличного довольно разнообразна. Далее приведен список видов, составленный по системе, принятой М. Moser [1983], с некоторыми дополнениями [Переведенцева, 1999]. Для каждого вида приводятся латинское и русское названия. В скобках указаны синонимы грибов, соответствующие современной классификации [Mycobank Databases]. Римскими цифрами обозначены месяцы вегетационного периода. Хозяйственная значимость: съед. – съедобный, несъед. – несъедобный, яд. – ядовитый. Арабскими цифрами обозначен период выявления вида: 1 – в 1975–1977, 2 – в 1994–1996, 3 – в 2010–2012 гг.

Аннотированный список видов грибов

AGARICALES Clements – Агарикальные

Amanitaceae R. Heim ex Pousar – мухоморовые: *Amanita battarrae* (Boud.) Bon – поплавок умброво-желтый, VII–IX, съед. (2); *A. crocea* (Quél.) Singer – п. шафранный, под листовыми деревьями, VIII, съед. (1, 3); *A. fulva* Fr. – п. желто-коричневый, VII–VIII, съед. (1–3); *A. muscaria* (L.) Lam. – мухомор красный, VII–VIII, яд. (1, 3); *A. porphyria* Alb. & Schwein. – м. порфиновый, VIII–IX, яд. (1, 3); *A. rubescens* var. *rubescens* Pers. – м. краснеющий, VIII–IX, съед. (3); *A. vaginata* (Bull.) Lam. – п. серый, VIII–IX, съед. (1, 2).

Cortinariaceae R. Heim ex Pousar – паутинниковые: *Cortinarius acutus* (Pers.) Fr. – паутинник заостренный, VIII, несъед. (2, 3); *C. albidus* Peck – п. беловатый, VIII, несъед. (3); *C. alboviolaceus* (Pers.) Fr. – п. бело-фиолетовый, VII–VIII, съед.

(3); *C. anomalus* (Fr.) Fr. – п. необычный, VIII, несъед. (1); *C. argentatus* (Pers.) Fr. – п. серебристый, VIII–IX, несъед. (3); *C. armeniacus* (Schaeff.) Fr. – п. абрикосово-оранжевый, VII–VIII, несъед. (1, 3); *C. betuletorum* M.M. Moser ex M.M. Moser – п. березовый, VIII, несъед. (1, 3); *C. brunneus* (Pers.) Fr. – п. темно-бурый, VIII–IX, несъед. (3); *C. decipiens* Fr. – п. обманчивый, VIII, несъед. (3); *C. decoloratus* (Fr.) Fr. – п. обесцвеченный, VIII, несъед. (3); *C. gentilis* (Fr.) Fr. – п. благородный, VI–VIII, несъед. (3); *C. hemitrichus* (Pers.) Fr. – п. полуопушенный, VII–VIII, несъед. (1–3); *C. impennis* Fr. – п. неопушенный, VIII, несъед. (1); *C. jubarinus* Fr. – п. сияющий, VIII, несъед. (3); *C. leucopus* (Bull.) Fr. – п. белоножковый, VIII, несъед. (3); *C. megasporus* Singer – п. крупноспоровый, VIII, несъед. (2, 3); *C. privignoides* Rob. Henry – п. клубненогий, VIII, несъед. (3); *C. rigidus* (Scop.) Fr. – п. умбровый, VIII, несъед. *C. tubulipes* J. Favre – п. полоножковый, VIII–IX, несъед. (3); *C. uraceus* Fr. – п. обожженный, VIII, несъед. (2, 3); *C. violaceus* (L.) Gray – п. фиолетовый, VII–VIII, несъед. (1, 3); **Hebeloma crustuliniforme** (Bull.) Quél. – гебелома клейкая, ложный валуй, VII–IX, несъед. (2, 3); *H. hiemale* Bres. – г. зимняя, VIII, несъед. (3); *H. pusillum* J. E. Lange – г. малюсенькая, VIII, несъед. (2); *H. sinapizans* (Paulet) Gillet – г. редечная, VII–IX, несъед. (1); **Inocybe flocculosa** Sacc. – волоконница клочковатая, VIII–IX, несъед. (1–3); *I. geophylla* (Sowerby) P. Kumm. – в. земляная, VIII–IX, яд. (1, 3); *I. hirtella* Bres. – в. короткожестковолосая, VIII, несъед. (3); *I. lanuginosa* (Bull.) P. Kumm. – в. шерстистая, VIII, яд. (1–3); *I. rimosa* (Bull.) P. Kumm. – в. трещиноватая, VII–IX, яд. (1–3).

Entolomataceae Kotlaba & Pouzar – энтоломовые, розовопластинниковые: **Clitopilus prunulus** (Scop.) P. Kumm. – клитопил сливовый, VIII, съед. (1, 2); **Entoloma rhodopolium** (Fr.) P. Kumm. – энтолома дымчатая, VIII–IX, яд. (1, 2).

Tricholomataceae R. Heim ex Pousar – трихоломовые, рядовковые: **Clitocybe odora** (Bull.) P. Kumm. – говорушка душистая, VII–VIII, несъед. (1–3); **Collybia butyracea** var. *asema* (Fr.) Cetto – коллибия масляная, серая, VII–IX, съед. (1–3); *C. butyracea* var. *butyracea* (Bull.) Fr. (= *Rhodocollybia butyracea* (Bull.) Lennox) – коллибия масляная, VII–IX, съед. (1–3); **Laccaria lac-cata** (Scop.) Cooke – лаковица лаковая, VI–IX, съед. (1–3); **Tricholoma flavobrunneum** (Fr.) P. Kumm. (= *T. fulvum* (Fr.) Bigeard & H. Guill.) – рядовка желто-бурая, VIII–IX, несъед. (3); *T. lascivum* (Fr.) Gillet – п. приятная, VIII, несъед. (1, 3).

BOLETALES J.-E. Gilbert – Болетальные

Boletaceae Chevall. – трубчатые, болетовые: **Boletus edulis** Bull. – белый гриб VII–IX, съед. (1, 3); **Chalciporus piperatus** (Bull.) Bataille – перечный гриб, VIII–IX, несъед. (1, 3); **Leccinum aurant-**

tiacum (Bull.) Gray – подосиновик, красноголовик, VII–VIII, съед. (1); *L. scabrum* (Bull.) Gray – подберезовик обыкновенный, VI–IX, съед. (1, 3); *L. versipelle* (Fr. & Hök) Snell – подосиновик желто-бурый, VIII–IX, съед. (1, 3); *Tylophilus felleus* (Bull.) P. Karst. – желчный гриб, VIII, несъед. (1, 3); *Xerocomus chrysenteron* (Bull.) Quél. (= *Xerocomellus chrysenteron* (Bull.) Šutara) – болет, моховик трещиноватый, VII–IX, съед. (3); *X. rubellus* (Krombh.) Quél. – моховик краснеющий, VIII–IX, съед. (1–3); *X. subtomentosus* (L.) Fr. – м. зеленый, VI – IX, съед. (1, 3).

Paxillaceae Lotsy – паксилловые, свинушковые: *Paxillus involutus* (Batsch) Fr. – свинушка тонкая, VIII–IX, яд. (1, 2).

RUSSULALES Kreisel ex Kirk et al. – Руссулальные

Russulaceae Lotsy – сыроежковые: *Lactarius camphoratus* (Bull.) Fr. – млечник камфарный, VIII–IX, несъед. (3); *L. deterrimus* Gröger – рыжик еловый, VIII, съед. (1); *L. flexuosus* (Pers.) Gray (= *L. zonarius* (Bull.) Fr.) – млечник извилистый, серушка, VII–VIII, съед. (1, 3); *L. glyciosmus* (Fr.) Fr. – м. пахучий, VII–IX, несъед. (2); *L. necator* (Bull.) Pers. – груздь черный, VIII–IX, съед. (1, 3); *L. rufus* (Scop.) Fr. – горькушка, VII–IX, съед. (1); *L. theiogalus* (Bull.) Gray – м. серно-млечный, золотистый, VIII–IX, съед. (1–3); *L. torminosus* (Schaeff.) Pers. – волнушка, VIII–IX, съед. (1); *L. trivialis* (Fr.) Fr. – м. обыкновенный, гладыш,

VII–VIII, съед. (1, 3); *L. vietus* (Fr.) Fr. – м. блеклый, VIII–IX, съед. (1–3); **Russula aeruginea** Lindbl. ex Fr. – сыроежка зеленая, VII–VIII, съед. (1); *R. betularum* Hora – с. березовая, VIII–IX, несъед. (1–3); *R. chamaeleontina* (Lasch) Fr. (= *R. risigallina* (Batsch) Sacc.) – с. переменчивая, VII–VIII, съед. (1–3); *R. claroflava* Grove – с. светло-желтая, VII–VIII, съед. (1–3); *R. decolorans* (Fr.) Fr. – с. сереющая, VII–VIII, съед. (1, 2); *R. delica* Fr. – подгруздок белый, VII–VIII, съед. (1); *R. emeticicolor* (Jul. Schäff.) Singer – с. красная, матовая, VII–VIII, съед. (1, 2); *R. foetens* Pers. – валуй, VII–VIII, съед. (3); *R. fragilis* Fr. – с. хрупкая, VIII–IX, несъед. (1–3); *R. mustelina* Fr. – с. гладкокожая, VIII, съед. (1); *R. nauseosa* (Pers.) Fr. – с. отвратительная, VIII, съед. (1, 2); *R. ochroleuca* Fr. – с. бледно-желтая, VII–VIII, съед. (1, 2); *R. puellaris* Fr. – с. девичья, VII–VIII, съед. (1–3); *R. vesca* Fr. – с. пищевая, VII–VIII, съед. (1); *R. xerampelina* (Schaeff.) Fr. – с. селедочная, VII–VIII, съед. (1, 3).

Анализ таксономической структуры

В ельнике кисличном за все время исследований (1975–1977 гг., 1994–1996 гг., 2010–2012 гг.) выявлено 214 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных базидиомицетов, 80 из которых являются микоризообразователями, входящими в состав 18 родов и 7 семейств (таблица).

Таксономический состав эктомикоризных агарикоидных базидиомицетов ельника кисличного

Порядок	Семейство (число родов/видов)	Роды (число видов)
Agaricales	<i>Amanitaceae</i> (1/7)	<i>Amanita</i> (7)
	<i>Cortinariaceae</i> (3/30)	<i>Cortinarius</i> (21), <i>Hebeloma</i> (4), <i>Inocybe</i> (5)
	<i>Entolomataceae</i> (2/2)	<i>Clitopilus</i> (1), <i>Entoloma</i> (1)
	<i>Tricholomataceae</i> (4/6)	<i>Clitocybe</i> (1), <i>Collybia</i> (2), <i>Laccaria</i> (1), <i>Tricholoma</i> (2)
Boletales	<i>Boletaceae</i> (5/9)	<i>Boletus</i> (1), <i>Chalciporus</i> (1), <i>Leccinum</i> (3), <i>Tylophilus</i> (1), <i>Xerocomus</i> (3)
	<i>Paxillaceae</i> (1/1)	<i>Paxillus</i> (1)
Russulales	<i>Russulaceae</i> (2/25)	<i>Lactarius</i> (10), <i>Russula</i> (15)
Всего	7 семейств	18 родов (80 видов)

В изучаемом биоценозе микоризообразователи являются преобладающей эколого-трофической группой, к которой относится 37.4% всех выявленных видов агарикоидных грибов. Преобладание микоризообразователей в составе микобиоты естественных лесных ценозов характерно для всей лесной зоны Голарктики [Морозова, 2001; Переведенцева, Шилкова, 2013; Грибные сообщества..., 2014, 2018].

Ведущими по числу видов оказались семейства: *Cortinariaceae* (30 видов), *Russulaceae* (25) и *Boletaceae* (9), включающие 80% всех выявленных микоризообразователей. Наиболее крупными родами

по числу видов эктомикоризных грибов являются: *Cortinarius* (21 вид), *Russula* (15), *Lactarius* (10) и *Amanita* (7), что характерно для лесных ценозов подзоны южной тайги [Морозова, 2001; Грибные сообщества..., 2012, 2014, 2018].

В третий период наблюдений впервые в ельнике кисличном обнаружено 19 видов микоризных грибов, из числа которых 2 вида (*Cortinarius leucopus*, *C. tubulipes*) оказались новыми для Пермского края.

Наличие или отсутствие базидиом эктомикоризных грибов может зависеть от различных факторов, поэтому в ходе ежегодных наблюдений вы-

является только часть реально существующих в экосистеме видов грибов [Переведенцева, 1999; Новожилов и др., 2016; Боталов, Переведенцева, 2018]. В связи с этим, все обнаруженные виды эктомикоризных грибов в ельнике кисличном включались в общий список. С учетом скрытого видо-

вого разнообразия отмечено увеличение числа видов микоризообразователей по годам наблюдений, хотя ежегодно выявляемое число видов сократилось во втором периоде наблюдений, а к концу третьего периода вновь увеличилось (рис. 1).

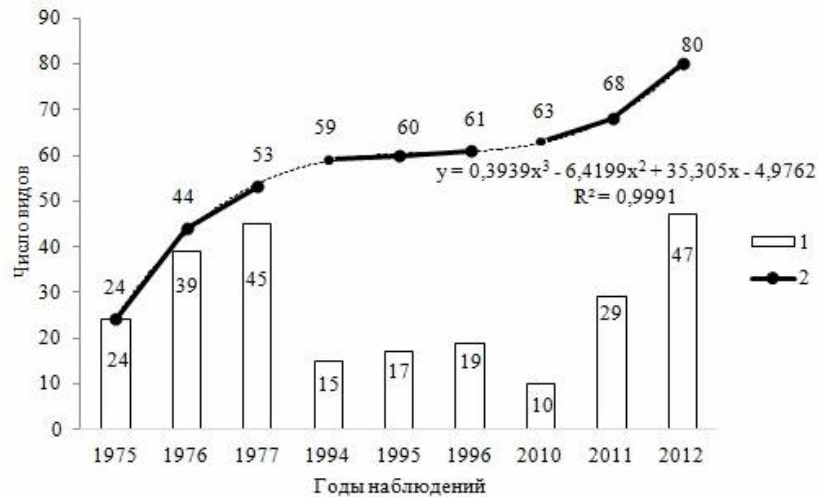


Рис. 1. Изменение видового разнообразия биоты эктомикоризных грибов по годам наблюдений: 1 – число видов за год наблюдений, 2 – накопление общего выявленного разнообразия (аппроксимация полиномиальной функцией)

Анализируя разнообразие эктомикоризных грибов по годам наблюдений, отметим, что минимальное число видов было выявлено в 2010 г. (10 видов, или 12.5% от общего числа видов микоризных грибов), максимальное – в 2012 г. (47 видов, или 58.8%).

Примечательно, что из 80 видов эктомикориз-

ных грибов, выявленных в ельнике кисличном за все три периода, только 2 вида – *Laccaria laccata* и *Lactarius theiogalus* – были постоянными и встречались ежегодно, то есть 9 раз. Наибольшее число, 20 видов, обнаруживали только 1 раз в какой-либо один год наблюдений (рис. 2).

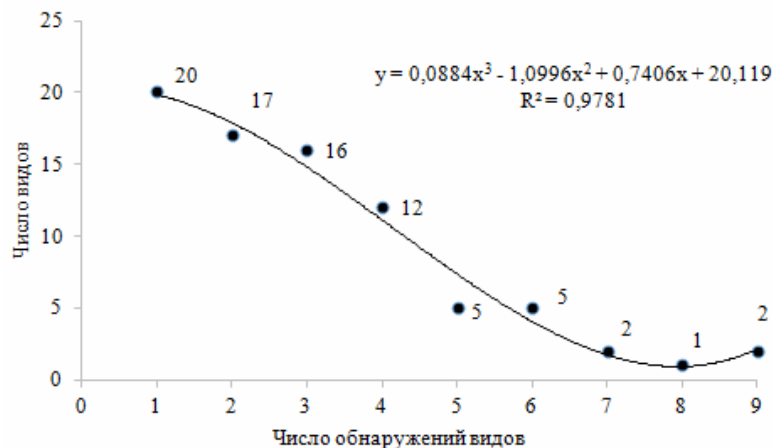


Рис. 2. Выявление видов эктомикоризных грибов ельника кисличного за все время исследований (аппроксимация полиномиальной функцией)

В ельнике кисличном на протяжении трех периодов исследований происходили существенные изменения в составе ведущих семейств. В первый и второй периоды наблюдений лидирующее положение занимали представители сем. *Russulaceae*, а к третьему периоду наибольшее число видов относилось к сем. *Cortinariaceae* (рис. 3).

Преобладание данных семейств указывает на бореальный характер исследуемой территории [Морозова, 2001; Грибные сообщества..., 2012, 2014, 2018].

Наиболее многочисленными по числу видов в I-й период наблюдений были роды: *Russula* (14 видов) и *Lactarius* (8), во II-й – *Russula* (9) и *Corti-*

narius (5), а III-й период характеризуется преобладанием родов *Cortinarius* (19) и *Russula* (7).

При сравнении видового состава эктомикоризных грибов по периодам наблюдений было установлено, что число видов микоризных грибов существенно различается. Так, в I-й период было выявлено 53 вида (66.3% от общего числа видов микоризообразователей). Во II-й период число видов сократилось до 32 (40%), а в III-й – увеличилось до 59 видов (73.8%). Вычислив индексы общности по видовому разнообразию эктомикоризных грибов в разные периоды, мы определили, насколько интенсивно произошло изменение биоты эктомикоризных грибов. В отличие от растений-хозяев, видовой состав которых практически остался прежним (за 1975–2012 гг.), биота микоризных грибов подвергалась значительным изменениям по периодам исследования. Индексы общности (по Жаккару: $J \times 100$) по грибам между периодами наблюдений колебались от 32 до 46. Появление базидиом эктомикоризных грибов в климаксных сообществах не отличается стабильностью и зависит в большей степени не от растения-хозяина, а от внешних факторов. Но с течением времени общее (скрытое) биоразнообразие увеличивается, а также происходит сближение видового состава эктомикоризных грибов ($J_{I-II} = 39$, $J_{II-III} = 32$, $J_{I-III} = 46$), что, вероятно, объясняется наличием мицелиального континуума во времени.

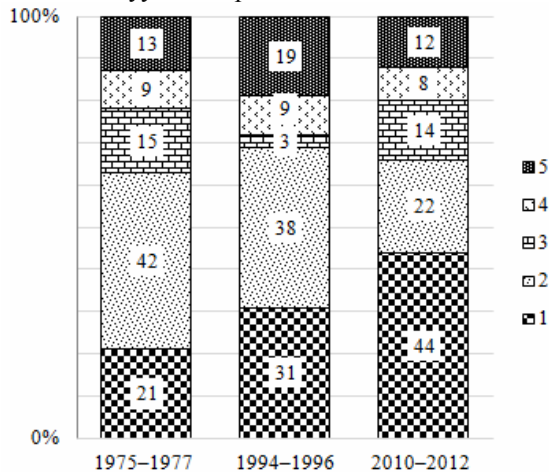


Рис. 3. Соотношение ведущих семейств эктомикоризных грибов в ельнике кисличном по периодам наблюдений (в процентах, от числа видов микоризообразователей за период):

1 – *Cortinariaceae*, 2 – *Russulaceae*, 3 – *Boletaceae*, 4 – *Amanitaceae*, 5 – остальные сем-ва

Доминирующие виды эктомикоризных грибов

Доминирующие виды грибов определялись отдельно по числу и по биомассе базидиом. Образование плодовых тел грибов связано с различными факторами: температурой, влажностью воздуха и почвы, наличием субстрата, метеорологическими

условиями, наличием достаточного количества питательных веществ в мицелии и т.д. Количество и биомасса базидиом свидетельствуют об активности мицелия и оптимальности условий окружающей среды [Переведенцева, 1999]. В ельнике кисличном за все время исследований выявлено 7 видов эктомикоризных грибов, доминирующих по числу базидиом (43.8 % от общего количества доминантов по числу базидиом), и 14 видов – по биомассе базидиом (66.6 % от общего числа доминантов по биомассе). То есть, микоризообразователи в изучаемом ценозе преобладали не только по числу видов, но и имели наибольшие показатели количественной представленности по числу базидиом и их суммарной биомассе. В разные периоды доминировали: *Boletus edulis*, *Collybia asema*, *Cortinarius uraceus*, *Lactarius theiogalus*, *Leccinum scabrum*, *Paxillus involutus*, *Russula claroflava*, *R. ochroleuca*, *R. xerampelina* и некоторые другие. Число доминантов по биомассе базидиом варьировало по периодам от 4 до 9, по числу базидиом – от 3 до 5. Во все периоды доминировал только один вид *Laccaria laccata*. Видовой состав доминантов к III периоду наблюдений существенно изменился. В большей степени это касается доминантов по биомассе. Индексы общности, вычисленные для доминантов разных периодов исследования по числу базидиом, варьировали от 14 до 60 ($J_{I-II} = 60$, $J_{II-III} = 14$, $J_{I-III} = 20$). Индексы общности, установленные для грибов, доминирующих по биомассе, еще ниже и колебались от 0 до 25 ($J_{I-II} = 25$, $J_{II-III} = 0$, $J_{I-III} = 18$). Сравнивая индексы общности по доминантам с индексами, вычисленными по всему биоразнообразию эктомикоризных грибов, отметим, что индексы по доминантам чаще всего ниже, чем по общему разнообразию видов микоризообразователей.

«Плодоношение» эктомикоризных грибов

Большое значение при изучении эктомикоризных агарикоидных грибов имеют данные об их урожайности, которые позволяют судить об объеме вторичной продукции биогеоценоза [Грибные сообщества..., 2018]. На «плодоношение» эктомикоризных грибов оказывают влияние различные факторы. Чаще всего колебания обилия и разнообразия микоризообразователей объясняют погодными условиями вегетационного периода [Переведенцева, 1999; Шубин, 2009; Иванов, 2016; De la Varga, et al., 2013; Andrew, 2016].

Число базидиом эктомикоризных грибов и их суммарная воздушно-сухая биомасса в разные периоды исследований значительно варьируются. В I-й период наблюдений отмечена наибольшая биомасса грибов (10.1 кг/га). Зафиксировано массовое развитие грибов с крупными плодовыми телами: *Boletus edulis*, *Lactarius theiogalus*, *Leccinum*

scabrum, *Russula ochroleuca* и другие. В остальные периоды происходит постепенное снижение продуктивности эктомикоризных грибов.

По числу базидиом максимальные «урожаи» были во II-й период исследований (30,7 тыс. шт/га), минимальные – в III-й период (3 тыс. шт/га).

По годам наблюдений также отмечаются большие вариации «урожая» грибов, что связано с погодными условиями не только текущего года, но предыдущих лет. Например, резкое увеличение «урожайности» грибов по биомассе и количеству наблюдалось в 1977 г. после засушливого 1975 г.

(рис. 4). Максимальные показатели «урожайности» микоризообразователей по числу и биомассе базидиом выявлены в 1977 г. и 1996 г. Самыми «низкоурожайными» были засушливые 1975 г., 2010 г., и 2011 г. В изучаемом биогеоценозе по годам наблюдений выявлено немного статистически значимых корреляций характеристик микобиоты эктомикоризных грибов с погодными условиями текущего года. Так, с ростом средней месячной температуры воздуха в июне прослеживается увеличение суммарной биомассы базидиом микоризных грибов в августе ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$) (рис. 5).

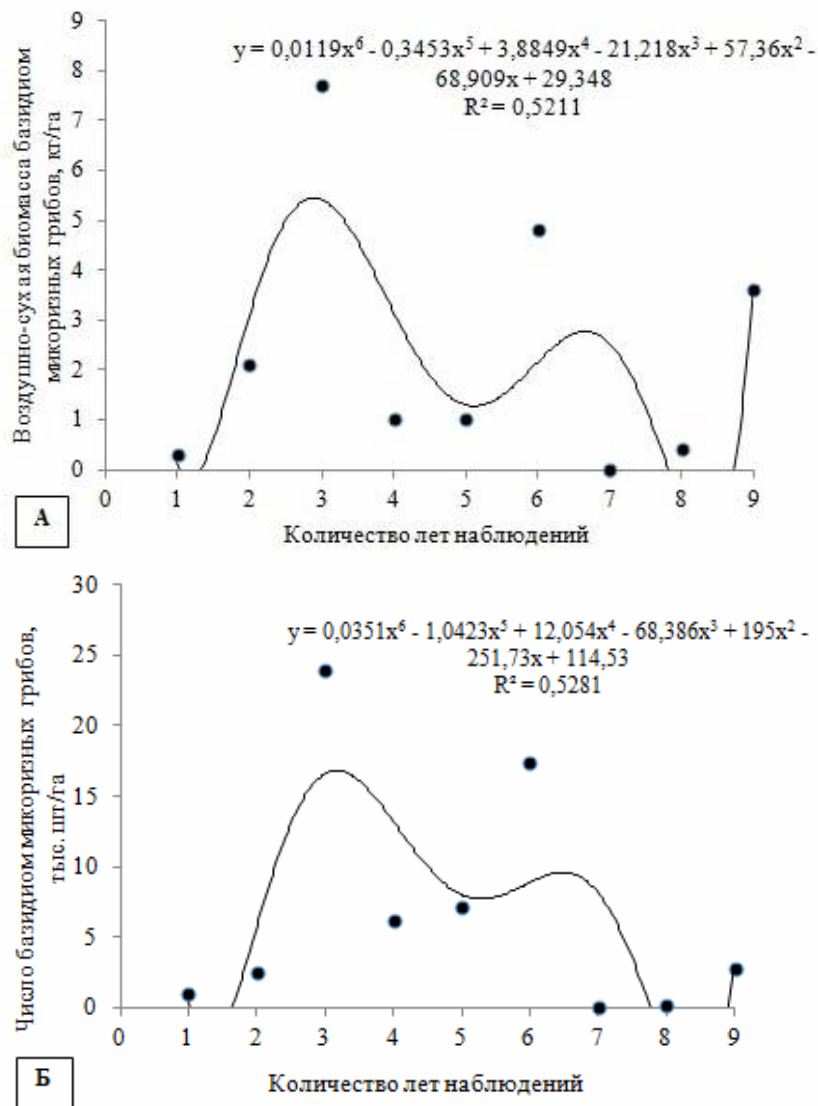


Рис. 4. Динамика «плодоношения» эктомикоризных грибов в течение всего срока наблюдений (аппроксимация полиномиальной функцией):

А – динамика воздушно-сухой биомассы эктомикоризных грибов кг/га в течение всего срока наблюдений; Б – динамика числа базидиом эктомикоризных грибов тыс. шт/га в течение всего срока наблюдений

Средняя температура воздуха и сумма осадков за август не влияют на количество и биомассу ба-

зидиом эктомикоризных грибов в разные годы наблюдений.

Отмечено влияние на микобиоту метеорологических показателей по декадам наблюдений. Так, при повышении количества осадков в первую декаду августа выявлено увеличение числа базидиом микоризных грибов ($r_s = 0.59$; $p < 0.05$). Напротив, обильные осадки в течение трех декад августа

снижают суммарную биомассу базидиом микоризных грибов к третьей декаде исследований ($r_s = -0.39$; $p < 0.05$). При повышении средней месячной температуры воздуха в июле ($r_s = -0.49$; $p < 0.05$) и августе ($r_s = -0.52$; $p < 0.05$) наблюдается снижение числа базидиом эктомикоризных грибов.

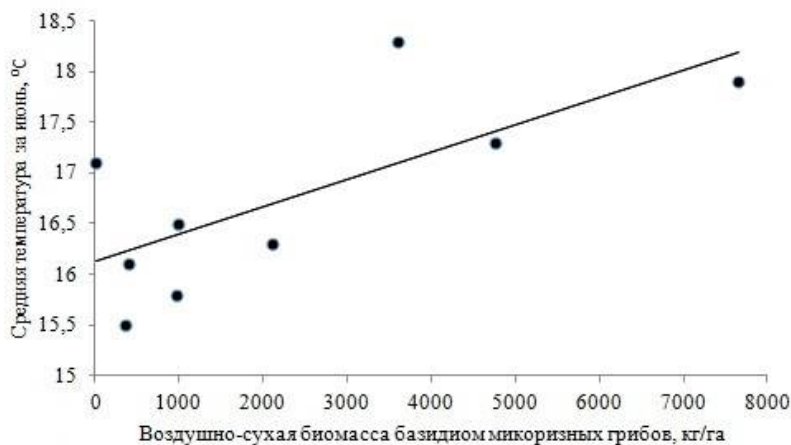


Рис. 5. Диаграмма рассеяния средней температуры за июнь и воздушно-сухой биомассы базидиом эктомикоризных грибов, кг/га ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$)

Анализируя пищевую ценность эктомикоризных грибов в ельнике кисличном, мы выявили, что 44 вида являлись съедобными. Эти грибы обычно имели крупные плодовые тела. Несъедобными были 29 видов, имеющих небольшие размеры базидиом, либо обладающих неприятным запахом и вкусом. Ядовитых грибов обнаружено 7 видов.

Заключение

В ельнике кисличном за все время исследований выявлено 80 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных микоризообразующих грибов, относящихся к 18 родам и 7 семействам, что составляет 37.4% от всей выявленной биоты агарикоидных базидиомицетов ельника кисличного. Лидирующими по числу видов эктомикоризных грибов за все время исследований были сем. *Cortinariaceae*, *Russulaceae* и *Boletaceae*, что подчеркивает бореальный характер исследуемой территории. Наибольшее число видов микоризных грибов отмечено в родах: *Cortinarius*, *Russula*, *Lactarius* и *Amanita*, что характерно для подзоны южной тайги. Новыми для ельника кисличного в третий период наблюдений являлись 19 видов микоризных грибов, из них 2 вида оказались новыми для Пермского края.

Видовой состав эктомикоризных грибов с течением времени меняется в большей степени ($J = 32-46$), чем видовой состав высших сосудистых растений. Появление базидиом эктомикоризных грибов в климаксных сообществах не отличается стабильностью и зависит в большей степени не от растения-хозяина, а от внешних факторов. Особенно это заметно на доминантах грибов. Уста-

новлено, что с течением времени происходит сближение видового состава эктомикоризных грибов разных периодов исследований, что свидетельствует о наличии мицелиального континуума во времени.

В изучаемом биоценозе выявлено 7 видов микоризообразователей, доминирующих по числу базидиом, и 14 видов, доминирующих по биомассе. Видовой состав доминантов варьировал как по числу базидиом ($J = 14-60$), так и по их биомассе ($J = 0-25$). Ежегодно выявляемое число видов и продуктивность эктомикоризных грибов различается по годам наблюдений и зависит, чаще всего, от изменения погодных условий текущего года. Наибольшее число базидиом и их суммарная биомасса зафиксированы в 1977 и 1996 гг. Самыми «низкоурожайными» годами были 1975, 2010 и 2011 гг., так как являлись самыми засушливыми. Установлено, что повышение средней месячной температуры воздуха в июне благоприятствует «плодоношению» эктомикоризных грибов в августе ($r_s = 0.67$; $p < 0.05$). Выявлено, что средняя месячная температура воздуха и сумма осадков за август по годам наблюдений, в рамках нашего исследования, не влияет на «продуктивность» микоризообразователей данного ценоза.

Среди 80 видов эктомикоризных грибов, обнаруженных в ельнике кисличном, 44 вида являются съедобными, 29 – несъедобны, и 7 – ядовиты.

Библиографический список

Боталов В.С., Переведенцева Л.Г. Мониторинг эктомикоризных грибов сосняка чернично-

- сфагнового в южнотаежных лесах Пермского края // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2018. Вып. 2. С. 107–116.
- Воронина Е.Ю. Симбиотрофные макромицеты и эктомикоризы основных пород в сложных ельниках на территории лесного массива Звенигородской биологической станции Московского государственного университета // Микология и фитопатология. 2004. Т. 38, вып. 3. С. 10–18.
- Грейг-Смит П. Количественная экология растений. М.: Мир, 1967. 359 с.
- Грибные сообщества лесных экосистем. М.; Петрозаводск, 2012. Т. 3. 192 с.; 2014. Т. 4. 145 с.; 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.
- Иванов А.И. Агарикомицеты Приволжской возвышенности. Порядок *Boletales*. Пенза, 2014. 178 с.
- Иллюстрированный определитель растений Пермского края / под ред. С.А. Овеснова. Пермь: Кн. мир, 2007. 743 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: ПП РанокНТ, 2008. 110 с.
- Морозова О.В. Агарикоидные базидиомицеты подзоны южной тайги Ленинградской области: автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2001. 27 с.
- Новожилов Ю.К. и др. Скрытое разнообразие грибов и грибообразных протистов в природных экосистемах: проблемы и перспективы // Биосфера. 2016. Т. 8, № 2. С. 202–215.
- Переведенцева Л.Г. Биота и экология агарикоидных базидиомицетов Пермской области: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1999. 48 с.
- Переведенцева Л.Г., Шилкова Т.А. Микоризные агарикоидные базидиомицеты лесопарка «Черняевский» (г. Пермь) // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2013. Вып. 3. С. 31–33.
- Смит С.Э., Рид Д.Дж. Микоризный симбиоз. М.: КМК, 2012. 776 с.
- Столярская М.В., Коваленко А.Е. Грибы Нижнесвирского заповедника. Вып. 1. Макромицеты: аннотированные списки видов. СПб., 1996. 59 с.
- Сукачев В.Н., Зонн Е.В. Методические указания к изучению типов леса. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
- Трухачёва Н.В. Математическая статистика в медико-биологических исследованиях с применением пакета *Statistica*. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2013. 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., et al. Climate impacts on fungal community and trait dynamics // *Fungal Ecology*. 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. Bd. 80, № 1. S. 1–100.
- De la Varga H., et al. Seasonal dynamics of *Boletus edulis* and *Lactarius deliciosus* extraradical mycelium in pine forests of central Spain // *Mycorrhiza*. 2013. Vol. 23, № 5. P. 391–402.
- Moser M. Die Rohrlinge und Blätterpilze (*Polyporales*, *Boletales*, *Agaricales*, *Russulales*) // *Kleine Kryptogamenflora*. Stuttgart; New York, 1983. Bd. 2b. 2. 533 S.
- Mycobank Database [Электронный ресурс]. URL: <http://www.mycobank.org> (дата обращения: 08.04.2019).
- Straatsma G., Ayer F., Egli S. Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years in a Swiss forest plot // *Mycological Research*. 2001. Vol. 105, № 5. P. 515–523.
- Straatsma G., Krisai-Greilhuber I. Assemblage structure, species richness, abundance, and distribution of fungal fruit bodies in a seven-year plot-based survey near Vienna // *Mycological Research*. 2003. Vol. 107, № 5. P. 632–640.

References

- Andrew C. et al. Climate impacts on fungal community and trait dynamics. *Fungal Ecology*. V. 22 (2016): pp. 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*. Bd. 80, N 1 (1960): S. 1–100.
- Botalov V.S., Perevedentseva L.G. [Monitoring of ectomycorrhizal fungi in the bilberry-sphagnum pine forest in the southern taiga of the Perm territory]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 2 (2018): pp. 107–116. (In Russ.).

- De la Varga H., et al. Seasonal dynamics of *Boletus edulis* and *Lactarius deliciosus* extraradical mycelium in pine forests of central Spain. *Mycorrhiza*. V. 23, N 5 (2013): pp. 391–402.
- Fomina E. A. [Ectomycorrhizal fungi of spruce forests of the Karelian Isthmus (Leningrad Region). Species diversity]. *Mikologija i fitopatologija*. V. 35, Iss. 1 (2001): pp. 43–51. (In Russ.).
- Graig-Smith P. *Količestvennaja ekologija rastenij* [Quantitative ecology of plants]. Moscow, Mir Publ., 1967. 359 p. (In Russ.).
- Ivanov A. I. [The impact of solar magnetic activity cycles and weather conditions on the abundance and diversity of agaricomycetes in natural communities in Penza Region]. *Mikologija i fitopatologija*. V. 50, Iss. 4 (2016): pp. 219–229. (In Russ.).
- Ivanov A. I. *Agarikomicety Privolžskoj vozvyšennosti. Porjadok Boletales* [Agarics of the Volga upland. Order Boletales]. Penza, 2014. 178 p. (In Russ.).
- Kovalenko A. E. [An ecological review of fungi from the orders Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales in the mountain forests of the Central part of the Northwest Caucasus]. *Mikologija i fitopatologija*. V. 14, Iss. 2 (1980): pp. 300–314. (In Russ.).
- Krutov V.I., Storozhenko V.G. (ed.) *Gribnye soobščestva lesnyh ekosistem* [Fungal communities in forest ecosystems]. Moscow, Petrozavodsk, 2012. V. 3. 192 p. (In Russ.).
- Leontyev D.V. *Florističeskij analiz v mikologii* [Floristic analysis in mycology]. Kharkiv, PP Ranok-NT Publ., 2008. 110 p. (In Russ.).
- Morozova O.V. *Agarikoidnye bazidiomicety podzony južnoji tajgi Leningradskoj oblasti. Avtoref. diss. kand. biol. nauk* [Agaricoid basidiomycetes of the southern taiga subzone of the Leningrad Region. Abstract PhD]. St-Petersburg, 2001. 27 p.
- Moser M. Die Rohrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales). *Kleine Kryptogamenflora*. Bd. 2b. 2. Stuttgart, New York, 1983. 533 S.
- Mycobank Database. Available at: <http://www.mycobank.org> (accessed 08.04.2019).
- Novozhilov Yu.K., et al. [Hidden diversity of fungi and funguslike protists in natural ecosystems: problems and prospects]. *Biosfera*. V. 8, N 2 (2016): pp. 202–212. (In Russ.).
- Ovesnov S.A., ed. *Illjustrirovannyj opredelitel rastenij Permskogo kraja* [Illustrated Key of Plants of Perm Region]. Perm, Knizhnyy mir Publ., 2007. 743 p. (In Russ.).
- Perevedentseva L. G. *Biota i ekologija agarikoidnych bazidiomicetov Permskoj oblasti. Avtoref. diss. dokt. biol. nauk* [Biota and ecology of agaricoid basidiomycetes of Perm region. Abstract Doct. Diss.]. Moscow, 1999. 48 p. (In Russ.).
- Perevedentseva L. G., Shilkova T. A. [Mycorrhizal agaricoid basidiomycetes of the Chernyaevsky forest park (Perm)]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 3 (2013): pp. 31–33. (In Russ.).
- Shubin V.I. [On fruiting of ectomycorrhizal fungi], *Chvojnye boreal'noj zony*. V. 26, N 1 (2009): pp. 29–32. (In Russ.).
- Smith S. E., Read D. J. *Mikoriznyj simbioz* [Mycorrhizal Symbiosis]. Moscow, KMK Publ., 2012. 776 p. (In Russ.).
- Stolyarskaya M. V., Kovalenko A. E. *Griby Nižnesvirskogo zapovednika. Vyi. 1. Makromicety: annotirovannye spiski vidov* [Mushrooms of Nizhnesvirsky reserve. V. 1. Macromycetes: annotated checklist]. St-Petersburg, 1996. 59 p. (In Russ.).
- Storozhenko B.G., Ruokolainen A.V., eds. *Gribnye soobščestva lesnyh ekosistem* [Fungal communities in forest ecosystems]. Moscow-Petrozavodsk, 2014. V. 4. 145 p. (In Russ.).
- Storozhenko B.G., Ruokolainen A.V., Kikeeva A.V., eds. *Gribnye soobščestva lesnyh ekosistem* [Fungal communities in forest ecosystems]. Moscow-Petrozavodsk, 2018. V. 5. 163 p. (In Russ.).
- Straatsma G., Ayer F., Egli S. Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years in a Swiss forest plot. *Mycological Research*. V. 105, N 5 (2001): pp. 515–523.
- Straatsma G., Krisai-Greilhuber I. Assemblage structure, species richness, abundance, and distribution of fungal fruit bodies in a seven-year plot-based survey near Vienna. *Mycological Research*. V. 107, N 5 (2003): pp. 632–640.
- Sukachev V.N., Zonn E.V. *Metodičeskije ukazaniya k izučeniju tipov lesa* [Methodical manual to the study of forest types]. Moscow, AN SSSR Publ., 1961. 144 p. (In Russ.).
- Trukhacheva N.V. *Matematičeskaja statistika v medikobiologičeskich issledovanijach s primenением paketa Statistica* [Mathematical statistics in biomedical research using the Statistica package]. Moscow, GEOTAR-Media Publ., 2012. 384 p. (In Russ.).
- Voronina E. Yu. [Symbiotrophic macromycetes and ectomycorrhiza of the main species located in the forest area of the Zvenigorod biological station of Moscow State University]. *Mikologija i fitopatologija*. V. 38, Iss. 3 (2004): pp. 10–18. (In Russ.).

Поступила в редакцию 05.09.2019

Об авторах

Шишигин Александр Сергеевич, аспирант биологического факультета ФГБОУВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
ORCID: 0000-0002-9241-0191
614990, Пермь, ул. Букирева, 15;
shishigin1992@mail.ru; (342)2396233

Переведенцева Лидия Григорьевна, доктор биологических наук, профессор кафедры ботаники и генетики растений ФГБОУВО «Пермский государственный национальный исследовательский университет»
ORCID: 0000-0002-4633-0174
614990, Пермь, ул. Букирева, 15;
perevperm@mail.ru; (342)2396233

Боталов Виталий Сергеевич, кандидат биологических наук, доцент кафедры лесоводства и ландшафтной архитектуры ФГБОУВО «Пермский государственный аграрнотехнологический университет им. акад. Д.Н. Прянишникова»
ORCID: 0000-0001-5242-8648
614000, Пермь, ул. Петропавловская, 23;
vitalywc@yandex.ru; (342)2179418

About the authors

Shishigin Aleksandr Sergeevich, postgraduate student of the biological faculty Perm State University.
ORCID: 0000-0002-9241-0191
15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990;
shishigin1992@mail.ru; (342)2396233

Perevedentseva Lydia Grigorjevna, doctor of biology, professor of Department of botany and genetics of plants Perm State University.
ORCID: 0000-0002-4633-0174
15, Bukirev str., Perm, Russia, 614990;
perevperm@mail.ru; (342)2396233

Botalov Vitalij Sergeevich, candidate of biology, dozent of the Department of forestry and landscape architecture Perm State Agro-Technological University named after Academician D.N. Pryanishnikov.
ORCID: 0000-0001-5242-8648
23, Petropavlovskaya Str. Perm, Russia. 614000;
vitalywc@yandex.ru; (342)2179418

Информация для цитирования:

Шишигин А.С., Переведенцева Л.Г., Боталов В.С. Мониторинг эктомикоризных грибов ельника кислично-го в южнотаежных лесах Пермского края // Вестник Пермского университета. Сер. Биология. 2019. Вып. 3. С. 280–290. DOI: 10.17072/1994-9952-2019-3-280-290.

Shishigin A.S., Perevedentseva L.G., Botalov V.S. [Monitoring of ectomycorrhizal fungi in the sorrel spruce forest in the southern taiga of the Perm region]. *Vestnik Permskogo universiteta. Biologija*. Iss. 3 (2019): pp. 280-290. (In Russ.). DOI: 10.17072/1994-9952-2019-3-280-290.

