

## ОСОБЕННОСТИ РАСПРЕДЕЛЕНИЯ ЗОНАЛЬНЫХ КОМПЛЕКСОВ КЛАВАРИОИДНЫХ ГРИБОВ ЮГО-ВОСТОЧНОЙ ЧАСТИ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

А.Г. Ширяев<sup>1</sup>, И.А. Горбунова<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт экологии растений и животных УрО РАН,  
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, e-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com

<sup>2</sup>Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,  
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: fungi2304@gmail.com

Исследованы три зональных комплекса клавариоидных грибов юго-восточной части Западной Сибири (Новосибирская область и Алтайский край). Степной микокомплекс самый бедный, включает 27 видов, лесостепной богаче в 2 раза (56 видов), но лишь один вид специфичен для них. В противоположность этому, гемибореальный микокомплекс Салаирского кряжа заметно богаче, объединяет 100 видов, 44 из которых специфичны для него. Сравнение таксономической структуры исследованных микокомплексов с аналогичными восточно-европейским, уральским и восточно-сибирским позволяет провести микогеографические линии, отделяющие равнинный западно-сибирский комплекс от горных, – уральского и салаирского.

**Ключевые слова:** биоразнообразие, клавариоидные грибы, Западная Сибирь, Салаирский кряж, Новосибирская область, Алтайский край, лесостепь, степь, гемибореальные леса, Южный Урал.

## THE DISTRIBUTION SPECIFICITY OF THE ZONAL CLAVARIOID MYCOCOMPLEXES IN THE SOUTH-EASTERN PART OF WEST SIBERIA

A.G. Shiryaev<sup>1</sup>, I.A. Gorbunova<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS,  
620144, Ekaterinburg, 8 March str., 202, e-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com

<sup>2</sup>Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,  
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: fungi2304@gmail.com

The three zonal complexes of clavarioid fungi at the south-eastern part of West Siberia (Novosibirsk region and Altai Krai) were investigated. The steppe mycocomplex is the poorest, includes 27 species, forest-steppe richer half (56 species). Only one species is specific for both of them. In contrast, the hemiboreal mycocomplex of the Salair Ridge is considerably richer, unites 100 species, 44 of them found only here. Comparison of the taxonomic structure at investigated mycocomplexes with those of the Eastern European, Urals and East Siberian help for creating of mycogeographical lines which are separating the West Siberian plain from the mountain range, the Urals and Salair.

**Key words:** biodiversity, clavarioid fungi, West Siberia, Salair Ridge, Novosibirsk region, Altai, forest-steppe, steppe, hemiboreal forest zone South Urals.

### ВВЕДЕНИЕ

За последние годы данные об уровне видового богатства и таксономической структуре арктической и таежной микобиоты Палеарктики значительно пополнились, однако лесостепные и степные районы, а также большая часть сибирской тайги до сих пор остаются “белым пятном” в данном аспекте. Это относится и к группе клавариоидных грибов (Basidiomycota, “Arhyllorhales”), представляющих все три основные функциональные группы макромицетов: являясь паразитами, сапротрофами и симбионтами (включая микоризообразование и “базидиолишайники”), что объясняет их значимое участие в основных процессах жизни различных наземных биомов (Ширяев, 2006; Shiryaev, 2007b).

Выявление видового богатства комплексов клавариоидных грибов и их структуры в степных и лесостепных экосистемах находится лишь на начальной стадии. Однако можно констатировать, что степной микокомплекс является обедненным вариантом лесного (Ширяев, 2006). Почти все виды, встреченные в степи, характерны и для лесов. Наиболее хорошо исследованы уральский степной и лесостепной комплексы клавариоидных грибов (Ширяев, 2006, 2008; Ширяев и др., 2012; Shiryaev et al., 2010), установлены основные параметры аналогичных восточно-европейских, южно- и восточно-сибирских микокомплексов (Ширяев, 2008; Ширяев и др., 2012, 2013; Ширяев, Волобуев, 2013). Крупномасштабное изучение сибир-

ской тайги началось сравнительно недавно (Растения..., 2003; Ширяев, 2007, 2008; Ширяев, Агафонова, 2009; Ширяев и др., 2012; Shiryayev et al., 2010). К началу настоящей работы в юго-восточной части Западной Сибири (в пределах Новосибирской области и Алтайского края) было известно лишь 25 широко распространенных видов клавариоидных грибов (Потатосова, 1960; Николаева, 1961; Пармасто, 1965; Жуков, 1972; Пономаренко, 1998; Перова, Горбунова, 2001; Ткаченко и др., 2005; Горбунова, 2006; Красная кни-

га..., 2006, 2008a,б; Ширяев, 2006, 2008; Флора..., 2007; Власенко, 2009; Hoshino et al., 2009).

Таким образом, цель настоящего исследования – определить видовое богатство зональных микокомплексов клавариоидных грибов юго-восточной части Западной Сибири (в Новосибирской области и Алтайском крае), установить широтные и долготные закономерности изменения таксономического разнообразия и возможные микогеографические границы в регионе.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Лесостепные и степные районы исследуемой территории относятся к Западно-Сибирской лесостепной и Заволжско-Казахстанской степной провинциям (Восточно-Казахстанской степной подпровинции), Причерноморско-Казахстанской подобласти, Евразийской степной области (Лавренко и др., 1991). Сообществам умеренно сухих сосново-березовых и мелколиственно-темнохвойных субнеморальных (черневых) лесов Салаира свойственны черты континентальных гемибореальных лесов (Ермаков, 2003).

В степных районах региона господствует *Stipa capillata*, а содоминирует *S. zaleskii*, постоянно примесь *Koeleria cristata*, *Festuca valesiaca* и нередко *Helictotrichon desertorum* s.l. Здесь высока доля видов восточного распространения – восточно-палеарктических, восточно-казахстанских, восточноказахстанско-южносибирско-монгольских и др. (Лавренко и др., 1991): *Artemisia glauca*, *A. latifolia*, *A. sericea*. Постоянно встречается *Peucedanum morisonii*. Среди многочисленного разнотравья следует отметить *Artemisia latifolia*, *A. sericea*, *Filipendula vulgaris*, *Medicago romanica*, *Veronica spuria* и др. Средние высоты здесь составляют 105–120 м над ур. моря, а среднегодовое количество осадков – 250 мм.

Западно-Сибирская лесостепная подпровинция протягивается широкой полосой от Урала до Кузнецкого Алатау и Салаирского кряжа. Средние высоты составляют 105–125 м над ур. моря, а среднегодовое количество осадков – 300 мм. Для подпровинции характерны небольшие массивы (колки), состоящие из мелколиственных пород, главным образом *Betula pendula* и *Populus tremula*, связанные с западинами, а на песчаных террасах рек растут сосновые (*Pinus sylvestris*) леса. Широколиственные леса отсутствуют. По флористическому составу западно-сибирская лесостепь обеднена по сравнению с восточно-европейской.

Гемибореальная подзона таежной зоны в исследуемом регионе представлена умеренно сухими сосново-березовыми и мелколиственно-темнохвойными субнеморальными (черневыми) высокотравными лесами, широко распространенными на Салаире, который относится к особому типу гумидных низкогорий (не выше 600 м над ур. моря) северной части Алтае-Саянской горной области (Лашинский, 2009). В оро-

графическом смысле Салаирский кряж обрамляет Западно-Сибирскую низменность с юго-востока. Несмотря на континентальный климат, среднегодовое количество осадков в этом районе составляет 900 мм, уровень снегового покрова – 180 см, что полностью предохраняет почву от промерзания, хотя морозы достигают  $-51^{\circ}\text{C}$ . Среднегодовая температура чуть выше нуля. Благодаря этому в составе травяного покрова черневых лесов присутствует ряд видов растений, которые обычно являются спутниками широколиственных лесов европейской части России и Дальнего Востока. К таким растениям относятся: *Asarum europaeum*, *Asperula odorata*, *Campanula trachelium*, *Circaea lutetiana*, *Dryopteris filix-mas*, *Epilobium montanum*, *Festuca gigantea*, *Osmorhiza aristata*, *Sanicula europaea* и др. Наиболее интересно здесь – существование реликтовых липняков (*Tilia sibirica*). Собственно горы Южной Сибири – Алтае-Саянский массив – не рассматриваются.

Коллекционный материал, анализируемый в работе, хранится в микологическом отделе гербария Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург (SVER(F)) и в гербарии Центрального сибирского ботанического сада, Новосибирск (NS). Использованы следующие таксономические показатели: доля одновидовых родов (1G, %) от общего числа родов и BG, % – доля трех ведущих родов (*Clavaria* s.l. [*Clavaria*, *Clavulinopsis*, *Ramariopsis*], *Ramaria* и *Typhula* s.l. [*Typhula*, *Pistillina*, *Pistillaria*]) от общего числа родов. Для оценки преобладания бореальных или умеренных черт установлено соотношение между родами *Typhula* (бореальный род) и *Ramaria* (умеренный род) на видовом уровне (T/R). Вычислена средняя доля видового разнообразия (ΔДВР, %), выражающая среднюю долю видового богатства в точке исследования от общего числа видов в микокомплексе (например, в степном).

Исследованы восемь точек, расположенных в трех природных зонах/подзонах (табл. 1). *Степная зона*: 1 – Новосибирская область, Баганский р-н, Шарчинская степь; 2 – Новосибирская область, Карасукский р-н, Троицкая степь. *Лесостепная зона*: 3 – Новосибирская область, Довольненский р-н, Буготакские сопки и урочище Золотая Нива; 4 – окрестности Новосибирска, Академгородок; 5 – Алтайский край, Ку-

**Распределение клавариоидных грибов по степному, лесостепному и гемибореальному комплексам  
в юго-восточной части Западной Сибири**

| Вид   | Равнина          |   |                      |   |   | Салаир                   |   |   |
|---|------------------|---|----------------------|---|---|--------------------------|---|---|
|   | Комплекс         |   |                      |   |   |                          |   |   |
|   | степной (S = 27) |   | лесостепной (S = 56) |   |   | гемибореальный (S = 100) |   |   |
|   | 1                | 2 | 3                    | 4 | 5 | 6                        | 7 | 8 |
| 1   | 2                | 3 | 4                    | 5 | 6 | 7                        | 8 | 9 |
| * <i>Artomyces pyxidatus</i> (Pers.) Jülich   | +                |   | +                    | + | + | +                        | + | + |
| <i>Ceratellopsis sagittaeformis</i> (Pat.) Corner                                   |                  | + | +                    |   |   |                          |   | + |
| * <i>Clavaria argillacea</i> Fr.  | +                |   |                      | + | + | +                        |   |   |
| * <i>C. falcata</i> Pers.   | +                |   | +                    | + | + | +                        |   | + |
| * <i>C. fragilis</i> Holmsk.  |                  |   |                      | + | + | +                        | + | + |
| * <i>C. fumosa</i> Pers.  |                  |   |                      |   |   | +                        | + |   |
| <i>C. incarnata</i> Weinm.  |                  |   | +                    |   |   |                          |   | + |
| <i>C. pullei</i> Donk   |                  |   |                      |   |   |                          | + |   |
| <i>C. purpurea</i> Fr.  |                  |   |                      |   |   |                          | + |   |
| <i>C. rosea</i> Dalman: Fr.   |                  | + |                      |   | + |                          |   | + |
| <i>C. sphagnicola</i> Boud.   |                  |   |                      |   |   |                          | + |   |
| <i>C. zollingeri</i> Lév.   |                  |   |                      |   |   |                          |   | + |
| * <i>Clavariadelphus ligula</i> (Schaeff.) Donk                                     |                  |   |                      |   |   | +                        | + |   |
| <i>C. pistillaris</i> (L.) Donk   |                  |   |                      |   | + |                          | + |   |
| <i>C. truncatus</i> (Quél.) Donk  |                  |   |                      |   |   |                          | + | + |
| <i>Clavicornia taxophila</i> (Thom) Doty  |                  |   |                      |   |   |                          | + |   |
| * <i>Clavulina cinerea</i> (Bull.) J. Schröt.                                       |                  | + |                      | + | + | +                        | + | + |
| * <i>C. coralloides</i> (L.) J. Schröt.   | +                | + | +                    | + |   | +                        |   | + |
| <i>C. rugosa</i> (Bull.) J. Schröt.   |                  |   |                      | + | + |                          | + | + |
| <i>Clavulinopsis corniculata</i> (Schaeff.) Corner                                  | +                |   | +                    |   |   |                          |   | + |
| <i>C. helvola</i> (Pers.) Corner  |                  |   |                      |   | + |                          | + |   |
| <i>C. laeticolor</i> (Berk. et M.A. Curtis) R.H. Petersen                           |                  | + | +                    |   | + |                          | + | + |
| <i>C. luteoalba</i> (Rea) Corner  |                  |   |                      |   |   |                          | + |   |
| <i>C. luteo-ochracea</i> (Cavara) Corner  |                  |   |                      |   |   |                          | + |   |
| <i>C. umbrinella</i> (Sacc.) Corner   |                  |   |                      |   |   |                          |   | + |
| * <i>Lentaria afflata</i> (Lagger) Corner   |                  |   |                      |   |   | +                        | + |   |
| <i>L. byssiseda</i> Corner  |                  |   |                      |   |   |                          | + | + |
| <i>L. dendroidea</i> (O.R. Fr.) J.H. Petersen                                       |                  |   |                      |   |   |                          | + |   |
| <i>L. subcaulescens</i> (Rebent.) Rauschert   |                  |   |                      |   |   |                          | + |   |
| <i>L. surculus</i> (Berk.) Corner   |                  |   |                      |   |   |                          |   | + |
| * <i>Macrotyphula fistulosa</i> (Holmsk.) R.H. Petersen                             |                  |   |                      | + | + | +                        | + | + |
| <i>M. juncea</i> (Alb. et Schwein.) Berthier  |                  |   |                      |   | + |                          | + | + |
| <i>Mucronella bresadolae</i> (Quél.) Corner   |                  |   |                      |   |   |                          | + |   |
| * <i>M. calva</i> (Alb. et Schwein.) Fr.  |                  |   |                      |   |   | +                        |   | + |
| * <i>Multiclavula delicata</i> (Fr.) R.H. Petersen                                  |                  |   |                      |   |   |                          | + |   |
| <i>M. mucida</i> (Pers.) R.H. Petersen  |                  |   |                      |   |   |                          | + |   |
| <i>M. vernalis</i> (Schwein.) R.H. Petersen   |                  |   |                      |   |   |                          | + |   |
| <i>Pterula gracilis</i> (Desm. et Berk.) Corner                                     |                  |   |                      |   | + |                          | + | + |
| * <i>P. subulata</i> Fr. [ <i>P. multifida</i> Chevall.]                            |                  |   |                      |   | + | +                        |   | + |
| * <i>Ramaria abietina</i> (Pers.) Quél.   |                  |   |                      |   |   | +                        | + |   |
| * <i>R. apiculata</i> (Fr.) Donk  |                  |   |                      |   |   |                          | + |   |
| <i>R. botrytis</i> (Pers.) Ricken   |                  |   |                      |   | + |                          |   | + |
| <i>R. corrugata</i> (P. Karst.) Schild  |                  |   |                      |   |   |                          | + |   |
| * <i>R. eumorpha</i> (P. Karst.) Corner [ <i>Clavaria invalii</i> Cotton et Wakef.] |                  | + |                      | + |   | +                        | + | + |
| <i>R. fennica</i> (P. Karst.) Ricken  |                  |   |                      |   |   |                          | + | + |
| * <i>R. flaccida</i> (Fr.) Bourdot [ <i>R. crispula</i> (Fr.) Quél.]                | +                |   |                      | + | + | +                        | + | + |
| <i>R. flava</i> (Schaeff.) Quél.  |                  |   |                      |   |   |                          |   | + |
| <i>R. flavescens</i> (Schaeff.) R.H. Petersen                                       |                  |   |                      |   | + |                          | + |   |
| <i>R. cf. flavicingula</i> R.H. Petersen  |                  |   |                      |   |   |                          |   | + |
| <i>R. flavobrunnescens</i> (G.F. Atk.) Corner                                       |                  |   |                      |   | + |                          | + | + |

| 1  | 2  | 3  | 4  | 5  | 6  | 7  | 8  | 9  |
|--|----|----|----|----|----|----|----|----|
| <i>R. formosa</i> (Pers.) Quél.  |    |    |    |    |    |    |    | +  |
| * <i>R. gracilis</i> (Pers.) Quél.   |    |    |    | +  | +  | +  | +  |    |
| <i>R. holorubella</i> (G.F. Atk.) Corner   |    |    |    |    |    |    |    | +  |
| <i>R. karstenii</i> (Sacc. et P. Syd.) Corner  |    |    |    |    |    |    | +  |    |
| <i>R. mutabilis</i> Schild et R.H. Petersen  |    |    |    |    |    |    | +  |    |
| <i>R. obtusissima</i> (Peck) Corner  |    |    |    |    |    |    |    | +  |
| <i>R. pallida</i> (Schaeff.) Ricken  |    |    |    |    |    |    | +  |    |
| <i>R. rubella</i> (Schaeff.) R.H. Petersen   |    |    |    |    |    |    | +  |    |
| * <i>R. stricta</i> (Pers.) Quél.  |    |    |    | +  | +  | +  | +  | +  |
| <i>R. subdecurrens</i> (Coker) Corner<br>[? <i>R. altaica</i> Schwarzman et Philimonova] |    |    |    |    |    |    | +  |    |
| <i>R. suecica</i> (Fr.) Donk   |    |    |    |    |    |    | +  | +  |
| <i>R. testaceoflava</i> (Bres.) Corner   |    |    | +  |    | +  |    |    | +  |
| <i>Ramariopsis asperulospora</i> (G.F. Atk.) Corner                                      |    |    |    |    |    |    | +  |    |
| * <i>Ramariopsis biformis</i> (G.F. Atk.) R.H. Petersen                                  |    |    | +  |    | +  |    |    | +  |
| * <i>R. crocea</i> (Pers.) Corner  |    | +  |    |    | +  |    |    | +  |
| * <i>R. kunzei</i> (Fr.) Corner  |    |    |    | +  | +  |    |    | +  |
| <i>R. pulchella</i> (Boud.) Corner   | +  | +  | +  |    | +  |    |    | +  |
| <i>R. rufipes</i> (G.F. Atk.) Corner [ <i>C. microspora</i> Joss.]                       |    |    |    |    | +  |    |    | +  |
| <i>R. subtilis</i> (Coker) Schild  |    | +  |    |    | +  | +  |    | +  |
| <i>R. tenuicula</i> (Bourdote et Galzin) R.H. Petersen                                   |    |    |    | +  | +  |    |    | +  |
| <i>R. tenuiramosa</i> Corner   |    |    |    |    | +  |    | +  | +  |
| <i>R. vestitipes</i> (Peck) Corner   |    |    |    |    |    |    |    | +  |
| * <i>Sparassis crispa</i> (Wulfen) Fr.   |    |    |    | +  | +  | +  | +  |    |
| <i>Typhula abietina</i> (Fuckel) Corner  |    |    |    |    |    |    | +  |    |
| <i>T. anceps</i> P. Karst.   |    |    | +  |    | +  |    |    | +  |
| <i>T. capitata</i> (Pat.) Berthier   |    | +  | +  |    | +  |    | +  | +  |
| <i>T. caricina</i> P. Karst.   |    | +  |    |    | +  |    | +  | +  |
| <i>T. chamaemori</i> L. Holm et K. Holm  |    |    |    |    |    |    | +  |    |
| <i>T. crassipes</i> Fuckel.  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| <i>T. culmigena</i> (Mont. et Fr.) J. Schröt.  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| <i>T. curvispora</i> (Corner) Berthier   |    |    |    |    |    |    | +  |    |
| * <i>T. erythropus</i> (Pers.) Fr.   |    | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| <i>T. euphorbiae</i> (Fuckel) Fr.  | +  | +  | +  |    | +  |    |    |    |
| <i>T. graminum</i> P. Karst.   | +  |    |    | +  | +  |    | +  | +  |
| <i>T. gyrans</i> (Batsch) Fr. [ <i>T. setipes</i> (Grev.) Berthier]                      | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| * <i>T. incarnata</i> Lasch  | +  |    |    | +  | +  | +  | +  |    |
| * <i>T. ishikariensis</i> S. Imai  |    |    |    | +  |    |    | +  |    |
| <i>T. lutescens</i> Boud.  |    |    |    |    | +  |    | +  | +  |
| <i>T. micans</i> (Pers.: Fr.) Berthier   | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| <i>T. olivascens</i> Berthier  |    |    |    |    |    |    | +  | +  |
| <i>T. phacorrhiza</i> (Reichard: Fr.) Fr.  |    | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| <i>T. quisquiliaris</i> (Fr.: Fr.) Henn.   |    |    |    | +  | +  | +  | +  | +  |
| <i>T. sclerotoides</i> (Pers.) Fr.   |    |    |    |    | +  | +  | +  | +  |
| <i>T. spathulata</i> (Corner) Berthier   |    |    |    |    | +  |    |    | +  |
| <i>T. struthiopteridis</i> Corner  |    |    |    |    |    |    | +  | +  |
| <i>T. subhyalina</i> Courtec. [ <i>T. hyalina</i> (Quél.) Berthier]                      |    |    |    |    |    |    | +  |    |
| <i>T. subvariabilis</i> Berthier   |    |    |    |    |    |    |    | +  |
| <i>T. todei</i> Fr.  |    |    |    |    | +  |    | +  |    |
| <i>T. trifolii</i> Rostr.  |    |    | +  |    |    |    | +  |    |
| <i>T. umbrina</i> Remsberg   |    |    |    |    | +  |    |    | +  |
| <i>T. uncialis</i> (Grev.) Berthier  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  | +  |
| <i>T. variabilis</i> Riess   | +  | +  |    | +  | +  |    | +  | +  |
| Число видов  | 17 | 19 | 21 | 27 | 50 | 29 | 68 | 63 |
| Процент от числа видов в комплексе   | 61 | 73 | 37 | 48 | 89 | 29 | 68 | 63 |

\* Звездочкой обозначены виды, ранее отмечаемые на территории региона.

лундинский сосновый бор, окр. пос. Куликово. *Гемибореальные* (подтаежные) леса: 6 – Новосибирская область, Тогучинский р-н, окр. пос. Мирный и Которово, сосново-березовые разнотравные и черневые пихтово-осиновые леса; 7 – Новосибирская область, Маслянинский р-н, склоны горы Медвежья Сопка, черневая тайга; 8 – Алтайский край, Заринский р-н, Аламбайский лесхоз, бассейн р. Уда, липово-осиновые высокоотравные и папоротниковые леса. Средний размер каждой точки исследования составляет 100 км<sup>2</sup>.

Изученные три зональных комплекса клавариоидных грибов (степной, лесостепной и гемибореальный) сравниваются с аналогичными: восточно-европейским (Ширияев, Волобуев, 2013); уральским (Ширияев, 2006; Ширияев и др., 2012; Shiryaev, 2007a; Shiryaev et al., 2010); юго-западной части Западной Сибири – зауральским (Растения..., 2003; Ширияев, 2006, 2007; Ширияев и др., 2012; Shiryaev et al., 2010) и восточно-сибирским – даурским (Ширияев и др., 2013; Shiryaev, 2007b).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В юго-восточной части Западной Сибири выявлено 16 родов клавариоидных грибов, включающих 101 вид (см. табл. 1), что составляет 37 % видов грибов этой группы, известных в России; 76 видов впервые указываются для изучаемой территории.

Среди трех исследованных зональных микокомплексов степной самый бедный, объединяет 27 видов из 8 родов (табл. 2). Выявленное видовое богатство сходно с аналогичным в комплексе юго-западной части Западной Сибири (зауральским), но существенно ниже по сравнению с восточно-европейским и уральским и выше, чем в восточно-сибирском (даурском) (рис. 1, а). Род *Typhula* – крупнейший, объединяет 13 видов, что составляет 48.1 % от общего числа видов в микокомплексе. Другие роды состоят не более чем из трех видов: *Clavaria*, *Ramariopsis* – по 3 вида, *Clavulina*, *Clavulinopsis*, *Ramaria* – по 2, а *Artomyces* и *Ceratellopsis* – одновидовые. Тифуловые грибы значительно преобладают как в степных (Ширияев, 2006), так и в других “безлесных” микокомплексах, в частности тундровых и луговых (Ширияев, 2006, 2008; Ширияев и др., 2012, 2013; Shiryaev, 2007b; Shiryaev et al., 2010). Видовая насыщенность рода составляет 3.4, что существенно ниже, чем в восточно-европейском и уральском степных микокомплексах, но сходно с зауральским и несколько выше, чем в восточно-сибирском (см. рис. 1, б). Средняя доля видового разнообразия составляет 68 % (см. табл. 2), который максима-

лен для трех исследуемых зональных микокомплексов. В долготно-секторальном направлении этот показатель имеет тенденцию к уменьшению от ультраконтинентального восточно-сибирского комплекса к субконтинентальному восточно-европейскому (см. рис. 1, в). Доля одновидовых родов (1G – 28.6 %) и трех ведущих родов (BG – 84.6 %) незначительно уменьшается в западном направлении (понижение континентальности) (см. рис. 1, г, д). Сходная тенденция характерна и для соотношения тифуловых и рамариевых грибов (см. рис. 1, е), причем здесь оно в 3.5 раза выше аналогичного восточно-европейского. По сравнению с другими зональными микокомплексами исследуемого региона здесь этот показатель заметно выше (см. табл. 2).

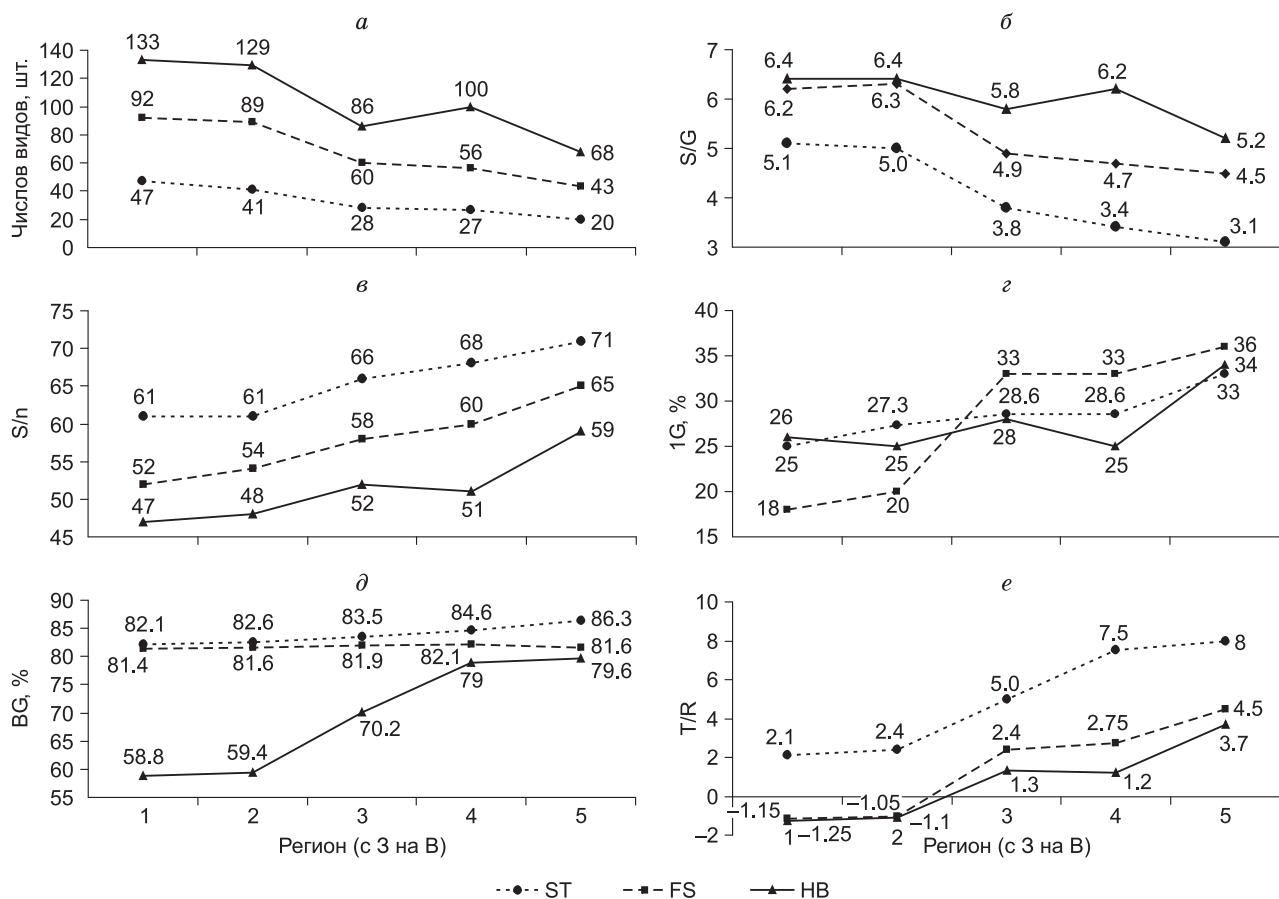
Лесостепной комплекс клавариоидных грибов в 2 раза богаче степного, однако почти в 2 раза беднее аналогичного восточно-европейского – 56 видов против 92 (см. табл. 2). Видовая насыщенность рода *Typhula* возрастает до 22 видов, но по сравнению со степным комплексом его доля снижается до 39.3 % от общего числа видов. Другие роды включают не более восьми видов: *Ramaria* и *Ramariopsis* (по 8), *Clavaria* (5), *Clavulinopsis* (3), *Clavulina*, *Macrotyphula*, *Pterula* (по 2 вида), а *Artomyces* и *Ceratellopsis*, *Clavariadelphus* и *Sparassis* – одновидовые. В отличие от восточно-европейского лесостепного микокомплекса, где рамариевые находятся на первом месте среди трех ведущих

Таблица 2

Сравнение таксономических показателей степного, лесостепного и гемибореального комплексов клавариоидных грибов юго-восточной части Западной Сибири

| Таксономические показатели | Зональный комплекс клавариоидных грибов |             |                |
|----------------------------|---|-------------|----------------|
|                            | степной                                 | лесостепной | гемибореальный |
| Число видов (S)            | 27                                      | 56          | 100            |
| Число родов (G)            | 8                                       | 12          | 16             |
| S/G                        | 3.4                                     | 4.7         | 6.2            |
| 1G, %                      | 28.6                                    | 33.3        | 25             |
| BG, %                      | 84.6                                    | 82.1        | 79             |
| T/R                        | 7.5                                     | 2.75        | 1.2            |
| ΔДВР, %                    | 68                                      | 60          | 51             |

Примечание: S/G – видовая насыщенность рода; 1G – доля одновидовых родов; BG – доля трех ведущих родов; T/R – отношение родов *Typhula* и *Ramaria*; ΔДВР – средняя доля видового разнообразия.



**Рис. 1.** Долготные изменения таксономических показателей в степном, лесостепном и гемибореальном комплексе клавариоидных грибов:

*a* – видовое богатство; *б* – видовая насыщенность рода (*S/G*); *в* – средняя доля видового разнообразия (ΔДВР), *г* – одновидовых родов (*1G*), *д* – трех ведущих родов (*BG*); *е* – соотношения родов *Typhula* и *Ramaria* (*T/R*).

Долготно-секторальные комплексы (расположены с запада на восток): 1 – восточно-европейский; 2 – уральский; 3 – юго-западный Западной Сибири (зауральский); 4 – юго-восточный Западной Сибири (данное исследование); 5 – восточно-сибирский (даурский). Широтно-зональные комплексы: *ST* – степные, *FS* – лесостепные, *NB* – гемибореальные.

родов клавариоидных грибов (Ширияев, Волобуев, 2013), здесь они занимают лишь третье место, заметно уступают не только тифуловым, но и оказываются в 2 раза беднее клавариевых (22:16:8). Сходные тенденции характерны как при продвижении в более континентальные районы (Ширияев и др., 2013), так и на север, в глубь таежной зоны – вплоть до лесотундры (Ширияев и др., 2012). Тифуловых грибов почти в 3 раза больше, чем рамариевых ( $T/R = 2.75$ ). Видовая насыщенность рода сходна с другими сибирскими континентальными микокомплексами, но существенно отличается от восточно-европейских и уральских (см. рис. 1, б). Средняя доля видового разнообразия составляет 60 %, что ниже, чем в степном микокомплексе, но выше, чем в восточно-европейском лесостепном комплексе (см. рис. 1, в). Доля одновидовых родов составляет 33 % (см. табл. 2), что почти в 2 раза превышает аналогичный показатель для восточно-европейского микокомплекса (см. рис. 1, г).

Гемибореальный комплекс клавариоидных грибов в 2 раза богаче лесостепного (100 видов из 16 ро-

дов) и в 4 раза степного (см. табл. 2), тем самым значительно отличаясь от них. Тифуловые грибы включают 28 видов, однако их доля от общего числа видов достигает минимального показателя – 28 %. Одновременно роль рода *Ramaria* резко возрастет до 23 % (23 вида). Другие роды включают не больше 10 видов: *Clavaria* (10), *Ramariopsis* (9), *Clavulinopsis* (6), *Lentaria* (5), *Clavariadelphus*, *Clavulina*, *Multiclavula* (по 3 вида), *Macrotyphula*, *Mucronella*, *Pterula* (по 2 вида), а *Arctomyces*, *Ceratellopsis*, *Clavicornona* и *Sparassis* – одновидовые. Соотношение тифуловых и рамариевых грибов ( $T/R = 1.22$ ) в 2 раза ниже по сравнению с лесостепным комплексом (2.75) и в 6 раз ниже, чем в степном (см. табл. 2), что также значительно отличает рассматриваемый микокомплекс. Видовая насыщенность рода на треть выше, чем в лесостепном комплексе, и почти в 2 раза выше по сравнению со степным (см. рис. 1, б). Средняя доля видового разнообразия минимальна (51 %) по сравнению с другими зональными микокомплексами (см. табл. 2). В целом, чем менее богатый и проще устроенный микокомплекс, тем выше этот па-

раметр (см. рис. 1, в). В гемибореальном комплексе клавариоидных грибов отсутствует лишь один вид из 101 выявленного на территории исследования (*Typhula euphorbiae*), и он специфичен для степного и лесостепного комплексов. В то же время 44 вида встречаются только в гемибореальном микокомплексе (*Clavaria purpurea*, *Clavariadelphus truncatus*, *Clavicornia taxophila*, *Lentaria afflata*, *Mucronella bresadolae*, *Ramaria fennica*, *R. formosa*, *R. karstenii*, *R. subdecurrens*, *Typhula abietina*, *T. olivascens*, *T. subvariabilis* и др.), что в очередной раз демонстрирует его значительное отличие от равнинного лесостепного и степного микокомплексов. Также это подтверждает, что степной комплекс клавариоидных грибов является обедненным вариантом лесного (Ширяев, 2006).

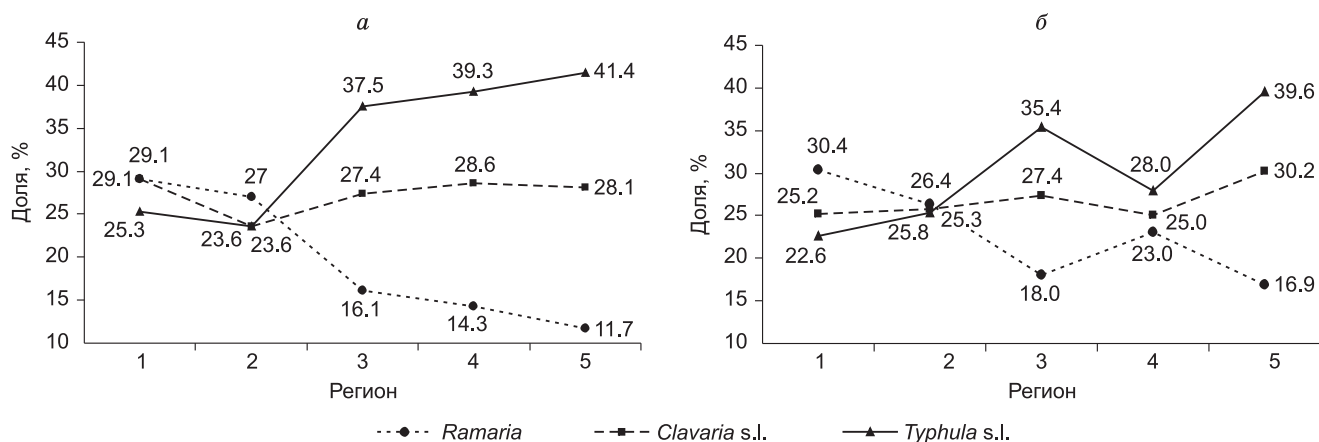
Выше показано, что видовое богатство и таксономическая структура восточно-европейского и уральского степного и лесостепного микокомплексов значительно отличаются от юго-западного-, юго-восточного западно- и восточно-сибирского комплексов, что, возможно, определяет Южный Урал как значимую микogeографическую границу, отделяющую континентальную микобиоту от приморских и субконтинентальных. На востоке похожую границу можно провести по Большому Хингану, где отмечаются значительные скачки в изменении видового богатства и структуры микокомплексов (Ширяев и др., 2013). В целом западная граница континентальной микобиоты проходит по восточному склону Южного Урала, где выклиниваются европейские широколиственные леса и лесостепь приобретает характерные западно-сибирские черты, становясь сосново-березовой или березово-осиновой.

Значительное отличие видового богатства и таксономической структуры восточно-европейского лесостепного микокомплекса (включая уральский) от континентального сибирского также наблюдается при анализе изменения роли трех ведущих родов (рис. 2, а). Если в восточно-европейском и уральском

микокомплексах различия между рамариевыми и тифуловыми грибами минимальны (порядка 4 %), то в континентальных комплексах они составляют уже 30 %. Более того, если в восточно-европейском и уральском микокомплексах рамариевые грибы находятся на первом месте, то в континентальных – тифуловые, причем рамариевые уступают не только тифуловым, но и клавариевым. Гемибореальный комплекс во многом повторяет тренд, установленный для лесостепного. Различие заключается лишь в салаирском микокомплексе, который оказывается значительно ближе к уральскому (см. рис. 2, б), чем к сибирским континентальным микокомплексам.

В гемибореальном комплексе клавариоидных грибов Салаира кроме широко распространенных и редких таежных видов присутствуют виды – типичные обитатели европейских и европейско-восточно-азиатских широколиственных и гемибореальных лесов (*Clavaria zollingeri*, *Ramaria fennica*, *R. flavicingula*, *R. holorubella*, *R. obtusissima*, *Ramariopsis asperulospora* и др.). Также здесь встречаются неморальные американо-восточноазиатские виды – *Ramariopsis vestitipes*, *Typhula curvispora* и типичный тропический – *Lentaria surculus*. Однако роль подобных видов заметно выше в лесах Горной Шории и Алтае-Саян. В целом порядка 35 % видов гемибореального микокомплекса могут быть отнесены к условной “южной” группе, тогда как в лесостепном и степном микокомплексах – лишь 7 %.

Повышенное видовое богатство и концентрация неморальных элементов на Салаирском кряже также свойственны для флоры цветковых растений, мхов и лишенофлоры (Флора..., 2007). В лишенофлоре отмечается значительное число видов, которые имеют “южное” распространение или центры их активности приходятся на Средиземноморье, Европу, Северную Америку, Новую Зеландию и другие субтропические области Земли (Седелникова, 1977; Флора..., 2007; и др.). Высокую роль субтропических, а также немо-



**Рис. 2.** Долготные изменения роли трех ведущих родов – *Ramaria*, *Clavaria*, *Typhula* в пяти долготных секторах лесостепного (а) и гемибореального (б) комплексов клавариоидных грибов.

Названия долготно-секторальных комплексов и регионов см. на рис. 1.

ральных видов дереворазрушающих афиллофоровых грибов с европейским и американо-европейским распространением отмечает здесь Е.А. Жуков (2005), подчеркивая заметное отличие микобиоты Салаира от окружающих равнин.

При этом равнинный юго-западный западно-сибирский комплекс заметно беднее уральского и салаирского и более сходен с лесостепным (см. рис. 1, а). Аналогичная тенденция обеднения гемибореального равнинного комплекса отмечена в Томской области (Ширяев, Агафонова, 2009). В целом вышесказанное также подтверждается на основе анализа трофических и экоморфологических показателей (Ширяев и др., 2012). Для степных микокомплексов секторальные границы менее значимы. Им не свойственны рез-

кие скачки в структуре, которые очевидны для лесостепных и гемибореальных комплексов. Сходные тенденции наблюдаются и для цветковых растений (Лавренко и др., 1991; Банникова, 1998; Ермаков, 2003).

Таким образом, очевидно, что видовое богатство и таксономическая структура клавариоидных грибов существенно выше и сложнее в уральском и салаирском горном микокомплексах, чем в равнинном западно-сибирском, расположенном между ними. Аналогичная закономерность распределения характерна и для других криптогамных организмов: флоры мхов (Ignatov, 1993) и лишайников (Урбанавичюс, 2011). Однако для флоры цветковых растений изменение уровней видового богатства носит преимущественно широтный характер (Мальшев, 1975).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Среди трех исследованных зональных комплексов клавариоидных грибов юго-восточной части Западной Сибири видовое богатство закономерно возрастает от степного к гемибореальному, причем от степного к лесостепному этот параметр возрастает в 2 раза (с 25 до 56 видов) и также в 2 раза от лесостепного к гемибореальному (с 56 до 100 видов). В целом упрощение таксономической структуры микокомплексов происходит не только от гемибореальных лесов к степям, но и при увеличении континентальности климата.

Однако орографический фактор вносит существенные особенности в вышесказанное. Так, южно-уральский "горный" комплекс клавариоидных грибов характеризуется более богатым видовым составом и сложной таксономической по сравнению с аналогичным Западно-Сибирской равнины. "Горный" микокомплекс Салаирского кряжа также существенно бо-

гаче западно-сибирского равнинного. В целом гемибореальный микокомплекс юга Западно-Сибирской низменности на треть беднее обрамляющих его горных (южно-уральского и салаирского), что также присуще и другим криптогамным организмам (мхам и лишайникам), но отлично от распределения цветковых растений. Для криптогамных организмов ведущее значение имеет фактор увлажнения, гораздо более выраженный в горных районах, тогда как для цветковых растений – температурный.

Установленные существенные различия в таксономической структуре между горными и равнинными микокомплексами – континентальными и приморскими – позволяют выделить следующие микogeографические районы: Южно-Уральский и Алтае-Саянский горные, между которыми расположен Западно-Сибирский равнинный.

## ЛИТЕРАТУРА

- Банникова И.А.** Лесостепь Евразии (оценка флористического разнообразия) / Под ред. И.А. Губанова. М., 1998. 146 с.
- Власенко В.А.** Афиллофороидные дереворазрушающие грибы сосновых лесов правобережья верхнего Приобья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2009. 16 с.
- Горбунова И.А.** Редкие виды макромицетов Академгородка, возможность их сохранения на территории ботанических садов // Роль ботанических садов в сохранении биоразнообразия растительного мира Азиатской России: настоящее и будущее: Материалы Всерос. конф. Новосибирск, 2006. С. 84–86.
- Ермаков Н.Б.** Разнообразие бореальной растительности Северной Азии. Гемибореальные леса. Классификация и ординация. Новосибирск, 2003. 232 с.
- Жуков А.М.** К микофлоре черневой тайги Салаира // Водоросли и грибы Сибири и Дальнего Востока: Тр. Всесоюз. конф. Ч. 2(4). Новосибирск, 1972. С. 166–177.
- Жуков Е.А.** Афиллофороидные грибы низкогорных темнохвойных формаций Западной Сибири: Дис. ... канд. биол. наук. М., 2005. 192 с.
- Красная книга Алтайского края.** Редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды растений. Барнаул, 2006. 262 с.
- Красная книга Новосибирской области:** животные, растения и грибы. Новосибирск, 2008а. 528 с.
- Красная книга Российской Федерации (растения и грибы).** М., 2008б. 855 с.
- Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И.** Степи Евразии. Л., 1991. 146 с.
- Лашинский Н.Н.** Растительность Салаирского кряжа. Сер. Растительность Сибири / Отв. ред. В.П. Седельников. Новосибирск, 2009. 263 с.
- Мальшев Л.И.** Количественный анализ флоры: пространственное разнообразие, уровень видового богатства и репрезентативность участков обследования // Бот. журн. 1975. Т. 60, № 2. С. 221–232.
- Николаева Т.Л.** Ежовиковые грибы // Флора споровых растений СССР. VI. М.; Л., 1961. 433 с.
- Пармасто Э.Х.** Определитель рогатиковых грибов сем. *Clavariaceae* СССР. М.; Л., 1965. 167 с.
- Перова Н.В., Горбунова И.А.** Макромицеты юга Западной Сибири. Новосибирск, 2001. 158 с.



- Пономаренко Н.В.** Сельскохозяйственные ресурсы Новосибирской области. Новосибирск, 1998. 14 с.
- Потатосова Е.Г.** Грибы рода *Typhula* в СССР // Бот. журн. 1960. Т. 45, № 4. С. 567–572.
- Растения и грибы национального парка “Припышминские боры”** / В.А. Мухин, А.С. Третьякова, Д.В. Прядин, А.Г. Пауков, М.М. Юдин, К.А. Фефелов, А.Г. Ширяев. Екатеринбург, 2003. 204 с.
- Седельникова Н.В.** Флора лишайников Горной Шории // Природные комплексы низших растений Западной Сибири: Тр. Всесоюз. конф. Новосибирск, 1977. С. 194–208.
- Ткаченко О.Б., Хосино Т., Сайто И.** Низкотемпературные склеротияльные грибы – паразиты растений, их биология и географическое распространение // Грибы в природных и антропогенных экосистемах: Тр. Междунар. конф., посвящ. 100-летию начала работы профессора А.С. Бондарцева в Ботаническом ин-те им. В.Л. Комарова РАН. Т. 2. СПб., 2005. С. 233–237.
- Урбанавичюс Г.П.** Особенности разнообразия лишенофлоры России // Изв. РАН. Сер. геогр. 2011. № 1. С. 66–78.
- Флора Салаирского кряжа** / Отв. ред. Н.Н. Лашинский. Новосибирск, 2007. 252 с.
- Ширяев А.Г.** Клавариоидные грибы Урала: Дис... канд. биол. наук. СПб., 2006. 193 с.
- Ширяев А.Г.** Новые данные об афиллофороидных грибах национального парка “Припышминские боры” // Новости сист. низш. раст. 2007. Т. 41. С. 173–179.
- Ширяев А.Г.** Биоразнообразие и распространение грибов семейства *Typhulaceae* Julich в России (предварительный результат) // Высшие базидиальные грибы: индивидуумы, популяции, сообщества: Материалы Междунар. конф. М., 2008. С. 136–142.
- Ширяев А.Г., Агафонова Н.Н.** Разнообразие и распространение клавариоидных грибов в таежных лесах Томской области // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43, вып. 6. С. 72–83.
- Ширяев А.Г., Арефьев С.П., Котиранта Х.** Афиллофоровые, гетеробазидиальные и экзобазидиальные грибы российской части Даурии // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47, вып. 1. С. 34–43.
- Ширяев А.Г., Волобуев С.В.** Клавариоидные грибы лесостепной зоны Орловской области // Микология и фитопатология. 2013. Т. 47 (в печати).
- Ширяев А.Г., Мухин В.А., Котиранта Х., Ставищенко И.В., Арефьев С.П., Сафонов М.А., Косолапов Д.А.** Биоразнообразие афиллофоровых грибов Урала // Биоразнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий: Тр. Всерос. конф. Екатеринбург, 2012. С. 311–313.
- Hoshino T., Xiao N., Tkachenko O.B.** Cold adaptation in the phytopathogenic fungi causing snow molds // Mycoscience. 2009. V. 50. P. 26–38.
- Ignatov M.S.** Moss diversity patterns on the territory of the former USSR // Arctoa. 1993. No. 2. P. 13–47.
- Shiryayev A.G.** Clavarioid fungi of the Urals. II. The nemoral zone // Karstenia. 2007a. V. 47(1). P. 27–45.
- Shiryayev A.G.** A preliminary check-list of the clavarioid fungi in Russia // Abstracts of XV Congress of European Mycologists. St.-Petersburg, 2007b. P. 147–148.
- Shiryayev A.G., Kotiranta H., Mukhin V.A., Stavishenko I.V., Ushakova N.V.** Aphyllophoroid fungi of Sverdlovsk region, Russia: biodiversity, distribution, ecology and the IUCN threat categories. Ekaterinburg, 2010. 304 p.