

УДК 582.28

КЛАВАРИОИДНЫЕ ГРИБЫ ЗАПОВЕДНИКА «КИВАЧ»: ИЗМЕНЕНИЕ РАЗНООБРАЗИЯ СРЕДНЕТАЕЖНОЙ МИКОБИОТЫ В ДОЛГОТНОМ ГРАДИЕНТЕ

А. Г. Ширяев¹, А. В. Руоколайнен²

¹ Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург

² Институт леса Карельского научного центра РАН, Петрозаводск

В заповеднике «Кивач» (среднетаежная подзона, Республика Карелия) собрано 75 видов клавариоидных грибов. 60 видов впервые указываются для заповедника, а 44 – новые для Республики Карелия. Выявленное число видов клавариоидных грибов в заповеднике схоже с аналогичными показателями для среднетаежных локалитетов (~100 км²) европейской части страны (65–75 видов), но восточнее, в Сибири, этот показатель снижается в четыре раза, достигая минимума в ультраконтинентальной Якутии. Похожая тенденция установлена и для комплексов клавариоидных грибов более крупной площади – секторов континентальности. Близкие результаты отмечены для некоторых групп грибов и лишайников равнинных территорий евро-сибирского региона. В заповеднике собраны некоторые виды грибов, свойственные приморскому климату. Они крайне редки или отсутствуют восточнее, в континентальном климате. В «Киваче» не выявлены многие типичные виды тундровых экосистем, тогда как в ультраконтинентальном климате на их долю приходится 20 % видов. В заповеднике доля широко распространенных видов составляет 40 %, а в Якутии этот показатель возрастает до 70 %.

Ключевые слова: биогеография; Basidiomycota; разнообразие; распространение; средняя тайга; климат; температура; долготный градиент.

A. G. Shiryaev, A. V. Ruokolainen. CLAVARIOID FUNGI OF THE KIVACH STRICT NATURE RESERVE: CHANGES IN THE DIVERSITY OF THE MIDDLE BOREAL MYCOBIOTA ALONG LONGITUDINAL GRADIENT

Altogether 75 species of clavarioid fungi were collected from the “Kivach” strict nature reserve (middle boreal subzone of the Republic of Karelia). Among them, there are 60 species indicated for the reserve for the first time, and 44 are new to Karelia. The observed number of clavarioid species in the reserve is similar to that in other localities (~100 km²) in the European part of Russia (65–75 species), whereas further eastwards, in Siberia, this number drops by a factor of four, reaching a minimum in the ultracontinental conditions of Yakutia. A similar trend was established for clavarioid complexes on a larger scale – for continentality sectors (~100.000 km²). Similar results were observed for some groups of fungi and lichens in flatland areas of the Euro-Siberian region. The Kivach nature reserve harbors some fungal species typical of maritime climate. They are extremely rare, or absent to the east, in the continental climate. Records from Kivach were missing many typical tundra or arctic-alpine species, whereas in an ultracontinental climate they accounted for 20 % of the species number. About 40 % of species in the reserve are common in the middle boreal subzone of Eurasia, and in Yakutia this parameter rises to 70 %.

Введение

Государственный природный заповедник «Кивач» (ГПЗ-К) – одна из особо охраняемых природных территорий России (ООПТ) с наиболее крупным списком афиллофоровых грибов, несмотря на небольшую площадь (108,8 км²). В заповеднике в 2016 г. было известно 323 вида афиллофоровых грибов [Руоколайнен, Коткова, 2016], что составляет более 60 % видового состава афиллофоровых грибов, известных на территории Республики Карелия. Заповедник «Кивач» расположен в подзоне средней тайги, и по флористическому районированию Карелии [Раменская, 1983] его территория относится к Заонежскому флористическому району и биогеографической провинции *Karelia onegensis* [Mela..., 1906].

Афиллофоровые включают ряд биоморф (жизненных форм), среди которых в заповеднике хорошо изучены кортициоидные и пороидные, тогда как третья по уровню видового богатства группа – клавариоидные грибы (рогатиковые) – выявлена недостаточно, хотя история изучения этих грибов в заповеднике насчитывает 80 лет. Первые сборы клавариоидных в заповеднике «Кивач» относятся к 1935–1936 гг. [Фрейндинг, 1949]. В этой публикации указывается 6 видов клавариоидных грибов. В последующие годы дополнительная информация о клавариоидных грибах ГПЗ-К содержится в статьях сотрудников Института леса КарНЦ РАН [Яковлев, 1984, 1988], Московского лесотехнического института [Соколова, Галасьева, 1990], БИН РАН [Бондарцева и др., 1996; Лосицкая, 1999; Bondartseva, Lositskaya, 2000], финских микологов [Salo, 1986], а также сотрудников заповедника [Скорородова, 1997]. Результаты изучения грибов (в том числе клавариоидных) опубликованы в нескольких обобщающих работах о грибах заповедника «Кивач» [Грибы..., 2001; Коткова и др., 2006; Крутов и др., 2006]. Таким образом, к началу данного исследования для заповедника «Кивач» было известно 15 видов клавариоидных грибов, что крайне мало по сравнению с хорошо изученными таежными ООПТ страны [Ширяев, 2014].

Интерес к изучению разнообразия клавариоидных грибов определяется тем, что они представляют все три основные функциональные группы. Среди них есть сапротрофы, биотрофы и симбиотрофы (образуют микоризу и базидиолишайники). Именно поэтому велико

их участие в важнейших процессах жизни таежного биома и они признаны индикаторами климатических изменений и интенсивности антропогенной деятельности [Ширяев, 2014].

Для региональных среднетаежных комплексов клавариоидных грибов (площадью порядка 100 тыс. км²) установлено, что с ростом континентальности климата от Фенноскандии в направлении ультраконтинентальной Якутии число видов снижается в два раза [Ширяев, 2014]. С континентальностью снижается среднегодовая температура и уровень осадков, появляется вечная мерзлота, меняется структура растительности: от темнохвойных лесов к светлохвойным листопадным (лиственничникам). Уровень подобных изменений во многом схож с изменениями, установленными для широтного градиента в направлении арктической границы леса. Изучение видового богатства клавариоидных грибов в масштабе локалитетов (площадью порядка 100 км²) также свидетельствует о тенденции снижения разнообразия с ростом континентальности климата: 74 вида отмечено в одном из среднетаежных локалитетов Урала, 47 – в Красноярском крае, 19 – в Якутии [Ширяев, 2015, 2017б; Shiryaev, Kotiranta, 2015]. Какое место займут данные из заповедника «Кивач» (с площадью порядка 100 км²) в картине подобного распределения? В связи с изложенным выше исследование пространственной изменчивости разнообразия в разных масштабах различных групп организмов, включая грибы, представляет значительный интерес.

Цель данного исследования – оценка видового богатства клавариоидных грибов заповедника «Кивач». Дополнительной задачей является сравнение разнообразия изученной микобиоты в ряду территорий схожего размера, расположенных в градиенте континентальности среднетаежно-лесной подзоны Евразии.

Материалы и методы

Сбор образцов клавариоидных грибов проведен А. Г. Ширяевым в сентябре 1998 г., а также А. Г. Ширяевым и А. В. Руоколайнен в сентябре 2016 г. маршрутным методом в различных биотопах заповедника «Кивач». Образцы клавариоидных грибов хранятся в микологической коллекции Института экологии растений и животных УрО РАН (SVER), гербариях Карельского научного центра РАН (PTZ) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE).

Таблица 1. Исследованные локалитеты клавариоидных грибов в среднетаежной подзоне Евразии (расположены в направлении роста континентальности климата)

№	Локалитет	Расположение	Координаты	Публикация
1	Кивач	Респ. Карелия, Кондопожский р-н, ГПЗ «Кивач»	62°15' с. ш., 33° 09' в. д.	данная работа
2	Кваркуш	Пермский край, Красновишерский р-н, подножие восточного склона плато Кваркуш	60°07' с. ш., 58°46' в. д.	Ширяев, 2015
3	Кумба	Свердловская обл., Североуральский р-н, подножие восточного склона горы Кумба	60°08' с. ш., 59°39' в. д.	Ширяев, 2015
4	Александровское	Томская обл., Александровский р-н, между пос. Александровское и Медведево	60°30' с. ш., 77°37' в. д.	Ширяев, Агафонова, 2009
5	Бор	Красноярский край, Туруханский р-н, окр. пос. Бор	61°34' с. ш., 90°01' в. д.	Shiryayev, Kotiranta, 2015
6	Ванавара	Красноярский край, Эвенкия, ГПЗ «Тунгусский»	60°23' с. ш., 102°17' в. д.	Ширяев, Кудашова, 2015
7	Ербогачен	Иркутская обл., Катангский р-н, окр. пос. Ербогачен	61°17' с. ш., 108°01' в. д.	Ширяев, Музыка, 2015
8	Сунтар	Респ. Саха (Якутия), Сунтарский р-н, окр. оз. Дьуктэкээн, 10 км северо-восточнее пос. Сунтар	62°12' с. ш., 117°44' в. д.	Ширяев, 2017б
9	Якутск	Респ. Саха (Якутия), окр. г. Якутск	62°00' с. ш., 129°42' в. д.	Ширяев, 2017б
10	Чурапча	Респ. Саха (Якутия), Чурапчинский р-н, окр. пос. Чурапча	61°59' с. ш., 132°27' в. д.	Ширяев, 2017б

Информация о грибах внесена в базу данных CLAVARIA^{WORLD}, которая создана А. Г. Ширяевым и регулярно пополняется новыми сведениями на основе анализа всего возможного материала по клавариоидным мира (изучение гербарных образцов, онлайн базы данных, различные публикации, экспедиции автора). База данных насчитывает более 74 000 единиц записей, среди которых порядка 11 000 записей касаются клавариоидных грибов из среднетаежной подзоны Евразии.

В работе М. В. Фрейндлинг [1949] приводится вид *Clavaria rufescens* Schaeff., позже исключенный из списка заповедника, поскольку имеющийся образец был переопределен как *Ramaria flava* (Schaeff.) Quél. [Коткова и др., 2006]. Однако мы не включаем *R. flava* в список видов, приведенных в данной работе, т. к. концепция этого вида претерпела существенные изменения и согласно современным воззрениям *R. flava* разделен на ряд видов. По этим же причинам исключаем из списка вид *R. aurea* (Schaeff.: Fr.) Quél.

Названия видов даны согласно сводке Index Fungorum [2016]. Приводятся синонимы видов, ранее указанные для заповедника. В род *Ramaria* включаем род *Phaeoclavulina*, а род *Pistillaria* объединяем с родом *Typhula*. Виды, впервые указываемые для ГПЗ-К, отмечены звездочкой в таблице 2. Вид *Typhula uncialis* (Grev.) Berthier был собран исключительно в поселке и вдоль автодорог (на антропогенно измененных территориях), тогда как под пологом леса

не встречался. То есть рассматриваем этот вид как заносный для заповедника, не встречающийся в естественных условиях. В связи с этим он приведен в общем списке видов, но исключен из обсуждения. В локалитетах, которые мы сравниваем с заповедником «Кивач», также из обсуждения исключаем заносные виды.

Изучение широтного градиента разнообразия – традиционный инструмент биогеографических исследований в микологии, тогда как долготное направление крайне редко становится объектом изучения. На планете градиент океаничности-континентальности климата наиболее ярко выражен на самом крупном материке – Евразия. От побережий океанов (Атлантического и Тихого) к центру Евразии возрастает разница между среднегодовой температурой самого теплого (июль) и холодного (январь) месяца. Так, в среднетаежной подзоне, на побережье Норвежского моря разница этих показателей составляет порядка 5 °С (океанический тип климата), тогда как в ультраконтинентальной Якутии достигает максимальных 60 °С.

В данном исследовании проводится сравнение десяти локалитетов, расположенных в среднетаежной подзоне, от приморского климата Карелии (33° в. д.) до ультраконтинентального Якутии (132° в. д.). Данная трансекта растянулась на 5250 км (табл. 1). Среднегодовая температура в июле в Киваче +16,5 °С, а в январе –11 °С, следовательно, индекс континентальности составляет 26,5, тогда

как в пос. Чурапча в июле +19,8°C, а в январе –39,9°C, таким образом индекс континентальности здесь 59,7, т. е. в два раза больше по сравнению с заповедником «Кивач».

С ростом континентальности среднегодовая температура снижается от +2,8 °C в заповеднике «Кивач» до –9,7 °C в пос. Чурапча, уменьшается количество осадков с 628 до 223 мм/год соответственно. Условия в окр. пос. Чурапча характеризуются наиболее ультраконтинентальным климатом в средней тайге, что выражается в повсеместной вечной мерзлоте грунта (более 500 м толщиной), широком распространении бугров пучения, выходах ледяных линз. Ввиду небольшого количества осадков (соизмеримого с полупустыней) здесь широко представлены засоленные почвы (особенно в аласных долинах), а также участки со степной растительностью на южных склонах и тундроподобной на северных. С континентальностью изменяется структура растительности: от темнохвойных (еловых) сомкнутых лесов с богатым моховым покрытием до светлохвойных (лиственничных) открытых мертвопокровных лесов или беломошников, покрывающих большую часть поверхности почвы. В наиболее континентальных условиях (Лено-Амгинское междуречье) на плакорах отсутствуют ель, пихта, сосна, осина, черемуха, рябина. Здесь способны выживать лишь лиственница (*Larix gmelinii* (Rupr.) Kuzen.) и береза (*Betula platyphylla* Sukaczew). Следовательно, здесь на небольшом пространстве ярко выражена гетерогенность биоклиматических параметров, что, несомненно, отражается и на структуре микобиоты. Эти краткие примеры демонстрируют суровость ультраконтинентального климата Якутии по сравнению с приморским в Карелии [Rivas-Martinez et al., 2011].

Каждый из десяти сравниваемых локалитетов имеет схожую площадь, $100 \pm 10 \text{ км}^2$. Изучение локалитетов в удаленных регионах проводилось во время экспедиционных работ, где основным методом исследований было проведение радиальных ежедневных маршрутов из центра (лагеря), что составляет около 5,6 км в радиусе. Каждый локалитет исследовался в идеальном случае три года, различными исследователями и с привлечением уже опубликованных данных (как в заповеднике «Кивач»).

Климатические показатели территорий взяты из базы данных WorldClim (www.worldclim.org). Для установления связи между видовым богатством и климатическими параметрами рассчитан коэффициент корреляции Спирмена (r_s). Использован U-критерий Манна – Уитни в поисках различий богатства локалитетов отдельных секторов континентальности. Дана оценка

встречаемости видов: часто, обычно, редко, единично [Новожилов, 2005].

Результаты и обсуждение

За время работы в заповеднике «Кивач» в 1998 и 2016 гг. собран 71 вид клавариоидных грибов (табл. 2). Объединяя эти данные с литературными источниками, можно констатировать, что в настоящий момент в заповеднике известно 75 видов, из которых 60 указываются здесь впервые, а 44 вида (*Clavaria flavipes*, *Clavulinopsis corniculata*, *Ramaria karstenii* и др.) являются новыми для Республики Карелия. Таким образом, список клавариоидных в заповеднике вырос в четыре раза, а общее число видов афиллофоровых грибов теперь здесь составляет 381. В настоящий момент в Карелии известно 78 видов клавариоидных грибов, то есть 28,6 % от числа видов, известных в России [Ширяев, 2014].

Крупнейший род клавариоидных в заповеднике – *Typhula* – включает 22 вида. Род *Ramaria* насчитывает 18 видов, а *Clavaria* s. l. (объединяя роды *Clavaria*, *Clavulinopsis*, *Ramariopsis*) – 17. Эти три рода – крупнейшие и в биоте клавариоидных грибов России, с тем отличием, что в списке России рамариевые занимают первое место, а тифуловые – второе [Ширяев, 2014]. Преобладание тифуловых грибов характерно для таежных регионов. Видовая насыщенность рода – 5,3 (табл. 3).

Большое число видов рода *Ramariopsis* (5) свойственно неморальным районам Евразии или же таежным регионам с приморским и океаническим климатом. В общем, в ГПЗ «Кивач» выявлен ряд видов, преимущественно свойственных океаническому, приморскому и субконтинентальному климату, но отсутствующих в ультраконтинентальных условиях среднетаежной подзоны Евразии (*Clavaria amoenoides*, *C. flavipes*, *C. greletii*, *Ramaria karstenii*, *R. lutea*). «Кивач» – это северный заповедник, однако здесь не выявлены виды рода *Multiclavula*, формирующие базидиомы на почве в симбиозе с водорослями, а также отсутствует вид *Ramariopsis subarctica* – типичные элементы тундровых или альпийских экосистем, что, вероятно, объясняется смягчающим воздействием морского климата.

Среди редких видов, собранных 1–2 раза за все время изучения группы в заповеднике, можно отметить *Clavaria incarnata*, *C. greletii*, *Clavulinopsis luteoalba*, *Ramaria karstenii*, *R. lutea*, *R. pallida*, *Typhula abietina*, *T. incarnata*, *T. trifolii*.

Для большинства видов клавариоидных грибов находки в заповеднике являются единственными местонахождениями на территории республики на сегодняшний день (*Ramaria*

Таблица 2. Клавариоидные грибы заповедника «Кивач»

Вид	Ф	S	Источник					F
			1	2	3	4	5	
<i>Artomyces pyxidatus</i> (Pers.) Jülich [= <i>Clavicornia p.</i> (Pers. : Fr.) Doty]	2	w	+	+	+	+	+	ч
* <i>Clavaria amoenoides</i> Corner, K.S. Thind & Anand	1	s	-	-	-	-	+	p
* <i>C. argillacea</i> Pers.	1	s	-	-	-	-	+	o
* <i>C. falcata</i> Pers.	1	s	-	-	-	-	+	o
* <i>C. flavipes</i> Pers.	1	s	-	-	-	-	+	o
* <i>C. fragilis</i> Holmsk.	1	s	-	-	-	-	+	p
* <i>C. fumosa</i> Pers.	1	s	-	-	-	-	+	p
* <i>C. incarnata</i> Weinm.	1	s	-	-	-	-	+	p
* <i>C. greletii</i> Boud.	1	s	-	-	-	-	+	e
<i>Clavariadelphus ligula</i> (Schaeff. : Fr.) Donk	1	p	+	+	+	+	+	o
<i>C. pistillaris</i> (L. : Fr.) Donk	1	s	-	+	+	+	+	p
<i>C. sacchalinensis</i> (Imai) Corner	1	p	+	+	+	+	+	o
<i>C. truncatus</i> (Quél.) Donk	1	s	-	-	+	+	-	p
* <i>Clavicornia taxophila</i> (Thom) Doty	1	p	-	-	-	-	+	e
<i>Clavulina cinerea</i> (Bull. : Fr.) J. Schröt.	2	s	-	-	-	+	+	o
<i>C. coralloides</i> (L. : Fr.) J. Schröt. [= <i>C. cristata</i> (Holmsk. : Fr.) J. Schröt.]	2	s	+	+	+	+	+	p
* <i>Clavulinopsis corniculata</i> (Schaeff.) Corner	2	p	-	-	-	-	+	o
* <i>C. helvola</i> (Pers.) Corner	1	m	-	-	-	-	+	o
* <i>C. laeticolor</i> (Berk. & M.A. Curtis) R.H. Petersen	1	p	-	-	-	-	+	p
* <i>C. luteoalba</i> (Rea) Corner	1	p	-	-	-	-	+	p
* <i>Lentaria afflata</i> (Lagge) Corner	2	w	-	-	-	-	+	o
* <i>L. byssiseda</i> Corner	2	w	-	-	-	-	+	o
* <i>L. dendroidea</i> (O.R. Fr.) J.H. Petersen	2	w	-	-	-	-	+	p
<i>Macrotyphula fistulosa</i> (Holmsk. : Fr.) R. H. Petersen [= <i>Clavariadelphus f.</i> (Holmsk. : Fr.) Corner]	1	w	-	+	+	+	+	p
<i>M. juncea</i> (Alb. & Schwein.) Berthier [= <i>Cavariadelphus j.</i> (Alb. et Schwein. : Fr.) Corner]	1	p	-	+	+	+	+	ч
* <i>Mucronella bresadolae</i> (Quél.) Corner	1	w	-	-	-	-	+	p
* <i>M. calva</i> (Alb. & Schwein.) Fr. [= <i>M. flava</i> Corner]	1	w	-	-	-	-	+	e
* <i>Multiclavula mucida</i> (Pers.) R.H. Petersen	1	w	-	-	-	-	+	p
* <i>Pterula gracilis</i> (Desm. & Berk.) Corner	1	g	-	-	-	-	+	ч
* <i>P. subulata</i> Fr.	2	p	-	-	-	-	+	e
* <i>Ramaria abietina</i> (Pers.) Quél.	2	p	-	-	-	-	+	ч
* <i>R. apiculata</i> (Fr.) Donk	2	w	-	-	-	-	+	p
<i>R. botrytis</i> (Pers. : Fr.) Ricken	2	s	-	-	+	+	+	p
* <i>R. eosanguinea</i> R.H. Petersen	2	s	-	-	-	-	+	e
<i>R. eumorpha</i> (P. Karst.) Corner [= <i>R. invalii</i> (Cotton et Wakef.) Donk]	2	p	-	-	+	+	+	o
* <i>R. flaccida</i> (Fr.) Bourdot	2	p	-	-	-	-	+	ч
* <i>R. flavescens</i> (Schaeff.) R.H. Petersen	2	s	-	-	-	-	+	p
* <i>R. flavobrunnescens</i> (G.F. Atk.) Corner	2	s	-	-	-	-	+	p
* <i>R. formosa</i> (Pers.) Quél.	2	s	-	-	-	-	+	p
* <i>R. gracilis</i> (Pers.) Quél.	2	p	-	-	-	-	+	o
* <i>R. karstenii</i> (Sacc. & P. Syd.) Corner	2	s	-	-	-	-	+	p
* <i>R. lutea</i> Schild	2	s	-	-	-	-	+	e
* <i>R. neoformosa</i> R.H. Petersen	2	s	-	-	-	-	+	e
* <i>R. obtusissima</i> (Peck) Corner	2	s	-	-	-	-	+	e
* <i>R. pallida</i> (Schaeff.) Ricken	2	s	-	-	-	-	+	e
* <i>R. stricta</i> (Pers.) Quél. s.l. [= <i>R. comitis</i> Schild]	2	w	-	-	-	-	+	o
<i>R. suecica</i> (Fr. : Fr.) Donk	2	p	-	-	+	+	-	p

Окончание табл. 2

Вид	Ф	S	Источник					F
			1	2	3	4	5	
* <i>R. testaceoflava</i> (Bres.) Corner	2	s	–	–	–	–	+	e
* <i>Ramariopsis biformis</i> (G.F. Atk.) R.H. Petersen	2	p	–	–	–	–	+	p
* <i>R. crocea</i> (Pers.) Corner	2	s	–	–	–	–	+	p
<i>R. kunzei</i> (Fr.) Corner	2	s	+	+	+	+	–	p
<i>R. subtilis</i> (Pers. : Fr.) Corner [= <i>Clavulinopsis subtilis</i> (Pers. : Fr.) Corner]	2	s	+	+	+	+	–	p
* <i>R. tenuiramosa</i> Corner	2	p	–	–	–	–	+	o
* <i>Typhula abietina</i> (Fuckel) Corner	1	l	–	–	–	–	+	e
* <i>T. anceps</i> P. Karst.	1	l	–	–	–	–	+	e
* <i>T. capitata</i> (Pat.) Berthier	1	g	–	–	–	–	+	e
* <i>T. caricina</i> P. Karst.	1	g	–	–	–	–	+	p
* <i>T. crassipes</i> Fuckel [= <i>T. corallina</i> Qué.]	1	l	–	–	–	–	+	ч
* <i>T. culmigena</i> (Mont. & Fr.) Berthier	1	g	–	–	–	–	+	ч
* <i>T. erythropus</i> (Pers. : Fr.) Fr.	1	l	–	–	–	–	+	ч
* <i>T. graminum</i> P. Karst.	1	g	–	–	–	–	+	o
* <i>T. hyalina</i> (Qué.) Berthier	1	g	–	–	–	–	+	ч
* <i>T. incarnata</i> Lasch	1	g	–	–	–	–	+	e
* <i>T. lutescens</i> Boud.	1	l	–	–	–	–	+	o
* <i>T. micans</i> (Pers.) Berthier	1	l	–	–	–	–	+	o
* <i>T. phacorrhiza</i> (Reichard) Fr.	1	p	–	–	–	–	+	o
* <i>T. quisquiliaris</i> (Fr.) Henn.	1	g	–	–	–	–	+	o
* <i>T. sclerotioides</i> (Pers.) Fr.	1	g	–	–	–	–	+	p
* <i>T. setipes</i> (Grev.) Berthier	1	l	–	–	–	–	+	ч
* <i>T. spathulata</i> (Corner) Berthier	1	w	–	–	–	–	+	p
* <i>T. subvariabilis</i> Berthier	1	l	–	–	–	–	+	e
* <i>T. todei</i> Fr.	1	g	–	–	–	–	+	o
* <i>T. trifolii</i> Rostr.	1	g	–	–	–	–	+	e
<i>T. uncialis</i> (Grev.) Berthier [= <i>Pistillaria typhuloides</i> (Peck) Burt]	1	g	–	+	+	+	+	p
* <i>T. variabilis</i> Riess	1	g	–	–	–	–	+	p
Итого			6	10	14	15	71	

Примечание. Ф – формы роста клавариоидных: 1 – простая (неразветвленная), 2 – коралловидная (разветвленная). S – субстратные группы: s – виды на почве, g – на травах (вкл. папоротники), l – на листьях (вкл. хвою). Источники – виды приводятся по публикациям: 1 – Фрейндлинг, 1949; 2 – Лосицкая, 1999; 3 – Грибы..., 2001; 4 – Коткова и др., 2006; 5 – данное исследование. F – частота встречаемости: ч – частый, o – обычный, p – редкий, e – единичная находка. Полу жирным выделены новые для Республики Карелия виды, * новые для заповедника «Кивач».

obtusissima, *Ramariopsis kunzei*, *R. subtilis* и др.), хотя они регулярно встречаются в соседних регионах (Финляндии, Ленинградской, Мурманской и Архангельской областях) [Kotiranta et al., 2009; Ширяев, 2013а, б], что, несомненно, свидетельствует о недостаточной изученности разнообразия клавариоидных в республике.

На территории заповедника зарегистрированы два вида клавариоидных, включенных в Красную книгу Карелии [2007]: *Clavariadelphus pistillaris* и *Lentaria afflata*. Анализ распределения исследуемой группы грибов по территории Республики Карелия и соседних регионов позволяет рекомендовать виды *Ramaria flavescens* и *R. flavobrunnescens* к включению в новое издание Красной книги республики.

Выявленные в заповеднике «Кивач» клавариоидные грибы относятся к различным трофо-топическим группам. Наиболее богатая из них в заповеднике – группа напочвенных видов (включает гумусовые сапротрофы и микоризообразователей), объединяет 25 видов (33,8 % от общего числа видов) (табл. 3). Среди них наиболее часто встречаются *Clavaria falcata*, *C. flavipes*, *Clavulina cinerea*. В целом 17,3 % видов клавариоидных, выявленных в заповеднике, способны образовывать микоризу (*Clavulina coralloides*, *Ramaria botrytis*, *R. obtusissima* и др.). Вторая по богатству группа – виды, формирующие базидиомы на гниющей листовенно-травянистой и хвойной подстилке; выявлено 16 видов (21,6 %): *Macrotyphula juncea*,

Таблица 3. Показатели таксономического, морфологического и субстратного разнообразия десяти локалитетов клавариоидных грибов, расположенных в градиенте континентальности среднетаежной подзоны Евразии

Параметры	Локалитеты									
	Кивач	Кваркуш	Кумба	Александровское	Бор	Ванавара	Ербогачен	Сунгар	Якутск	Чурапча
Индекс континентальности	26,5	29,4	31,6	40,4	42,3	48,4	50,5	56,9	59,0	59,7
Число видов, S	74	74	65	58	47	46	48	35	34	19
Число родов, G	14	14	13	12	10	11	11	9	9	7
S/G	5,3	5,3	5,0	4,8	4,7	4,2	4,4	3,9	3,8	2,7
Typ/Ram	1,29	1,34	1,55	1,71	2,46	2,34	2,58	3,04	2,96	3,67
MC	1,47	1,35	1,49	1,51	1,60	1,63	1,63	1,72	1,66	1,95
Видов на почве, %	33,8	31,5	30,7	25,2	23,7	24,4	20,8	12,1	14,5	10,5
травях, %	17,6	17,9	20,2	26,1	29,6	33,6	37,5	41	38,4	42,2
листьях, %	10,8	10,5	10,9	11,6	10,3	5,6	7,7	10,2	9,5	10,5
подстилке, %	21,6	21,8	19,2	17,4	16,7	15	13,7	12,2	11,1	10,5
древесине, %	14,9	15,1	13,9	12,3	12,6	11,8	11,6	11,3	11	10,5
мхах, %	1,3	2,2	5,1	7,4	7,1	9,6	8,7	13,2	15,5	15,8

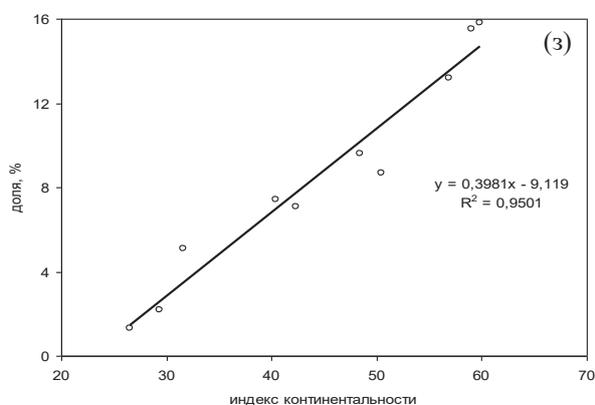
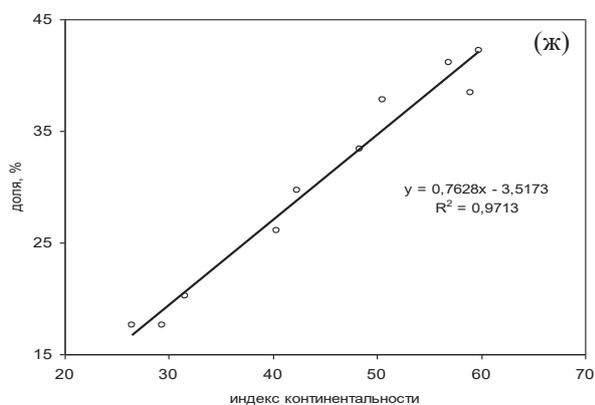
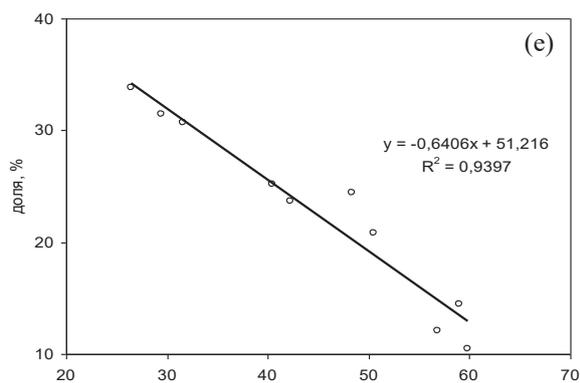
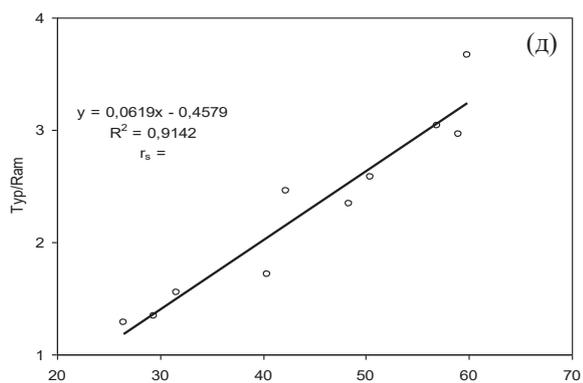
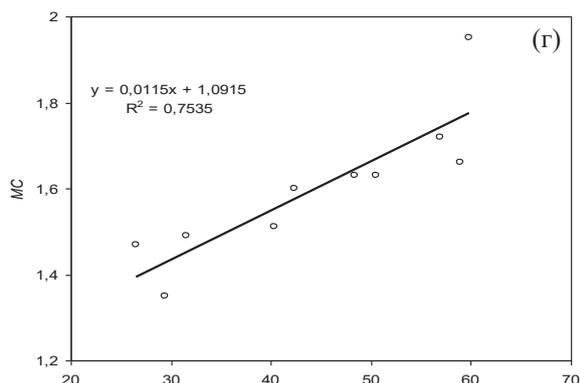
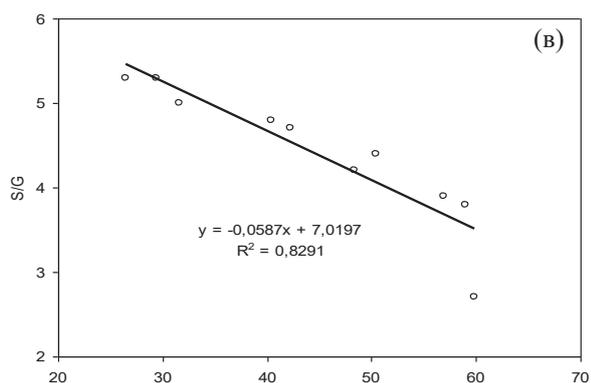
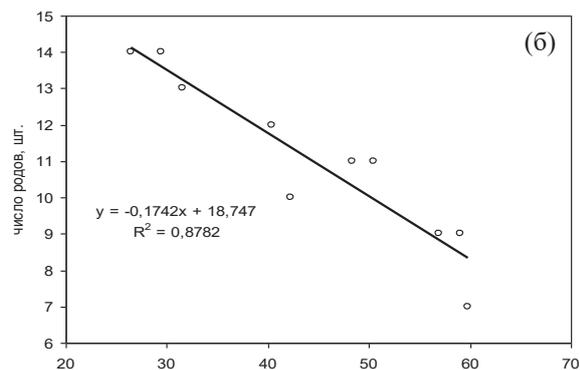
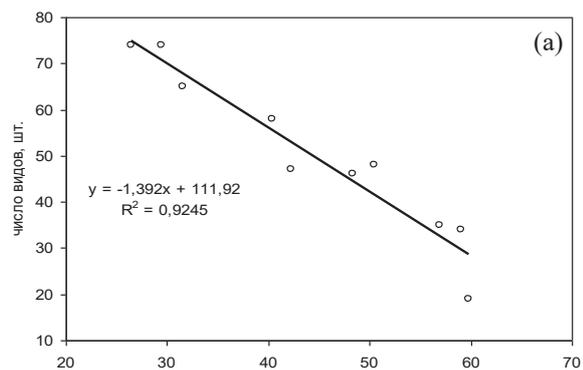
Примечание. S/G – видовая насыщенность рода, MC – морфологический коэффициент (соотношение видов с неразветвленными (простыми) и разветвленными (кораллоподобными) формами роста базидиомами), Typ/Ram – соотношение видов родов *Typhula* и *Ramaria*.

Ramaria eumorpha, *Ramariopsis tenuiramosa*, *Clavariadelphus ligula* и др. Третья группа – виды с базидиомами на травах (герботрофы) – включает 13 видов (17,6 %): *Pterula gracilis*, *Typhula capitata*, *T. culmigena* и др. Лишь один вид из выявленных в заповеднике способен паразитировать на злаках – *T. incarnata*. Одиннадцать видов (14,9 %) формируют базидиомы на древесине: *Lentaria afflata*, *Mucronella bresadolae*, *Ramaria stricta* и др. *Artomyces pyxidatus* преимущественно собран в заповеднике на валежных стволах и ветвях лиственных древесных пород (осин и берез) и лишь по одному разу на ели и сосне, тогда как с ростом континентальности доля хвойных субстратов в рационе вида возрастает [Ширяев, 2014]. На отмерших листьях восемь видов клавариоидных (10,8 %) способны образовывать плодовые тела: *Typhula erythropus*, *T. micans*, *T. setipes*, *T. crassipes* и др. Лишь один вид (1,3 %) выявлен исключительно на мхах – *Clavulinopsis helvola*.

Изучение широтного градиента разнообразия свидетельствует, что с севера на юг существенно изменяется видовое богатство внутри локалитетов. В арктических пустынях островов Новая Земля локалитеты включают 1–3 вида клавариоидных грибов [Shiryayev, 2006]. В тундрах число видов возрастает, варьируя в Мурманской обл. в пределах 22–29 видов [Ширяев, 2008, 2013б], в Канин-Печорской тундре – 20–25 [Ширяев, 2012], а на Полярном Урале – 19–26 [Shiryayev, 2006]. В лесотундре этот показатель продолжает возрастать, составляя 40–45 видов

в Мурманской обл. и 35–43 вида на Полярном Урале [Shiryayev, 2006; Ширяев, 2013б]. В средней тайге Карелии, в заповеднике «Кивач» (данное исследование), выявлено 74 вида, на Северном Урале (в Пермском крае и Свердловской области) – 65–74 вида [Ширяев, 2015]. В южнотаежных лесах, в Висимском заповеднике, собрано 72 вида [Ширяев и др., 2012]. В подтаежных лесах окр. Звенигородской биостанции МГУ выявлен 71 вид [Ширяев, 2016] и 76 видов – в Ильменском заповеднике [Ширяев, 2017а]. Южнее, в степях, число видов снижается до 15–41 [Ширяев, 2014]. Таким образом, наибольшее видовое богатство приходится на субтаежные районы, от подтайги до средней тайги, тогда как с ростом экстремальности условий (дефицита термо- и гидроресурсов), в направлении тундр и степей, этот показатель существенно снижается. В целом заповедник «Кивач» оказывается в три раза богаче локалитетов такой же площади, расположенных на арктической границе леса. Близкие результаты получены в Финляндии при движении от подтаежной зоны к лесотундре [Kotiranta et al., 2009].

Изменения таксономических, морфологических и субстратных параметров микобиоты также очевидны в долготном градиенте континентальности климата. В данном исследовании представлены примеры изменений, происходящих в биоте клавариоидных грибов, от приморского климата Фенноскандии в направлении центра Евразии: через Урал, Западную и Среднюю Сибирь до ультраконтинентальной Якутии.



Зависимость между изменением континентальности климата и а) числом видов грибов, б) числом родов, в) видовой насыщенностью рода (S/G), г) морфологическим коэффициентом (MC), д) соотношением видов родов *Typhula* и *Ramaria* (Тур/Ram), е) долей почвенных видов (%), ж) долей видов на травах (%), з) долей видов на мхах (%)

С ростом континентальности климата от локалитета «Кивач» до «Чурапча» (табл. 3) видовое богатство (точнее, видовая плотность) снижается почти в четыре раза (с 74 до 19 видов), а число родов – в два раза (с 14 до 7) (рис.). Для видового и родового богатства в локалитетах установлена сильная и обратная связь с индексом континентальности ($r_s = -0,95$, $p < 0,001$). Локалитеты, расположенные в среднетаежных районах Европы (Фенноскандия, Восточно-Европейская равнина, Урал), значимо богаче своих якутских ультраконтинентальных аналогов (критерий Манна – Уитни, $U = 0$, $p < 0,001$). В направлении роста экстремальности условий изменяются и другие таксономические показатели. Например, в два раза снижается видовая насыщенность рода (с 5,3 до 2,7) ($r_s = -0,99$, $p < 0,001$), тогда как соотношение тифуловых и рамариевых грибов возрастает почти в три раза (с 1,29 до 3,67) ($r_s = 0,98$, $p < 0,0001$). Существенно изменяются показатели морфологического коэффициента, линейно возрастая ($r_s = 0,99$, $p < 0,001$) на треть с ростом континентальности (с 1,47 до 1,95).

Среди субстратных групп наибольшие изменения очевидны для группы видов, формирующих плодовые тела на мхах (бриотрофы), где с ростом континентальности их доля возрастает в 12 раз (с 1,3 до 15,8 %) ($r_s = 0,98$, $p < 0,001$), а также видов на травах (герботрофы) ($r_s = 0,95$, $p < 0,001$), показатели которой увеличиваются в 2,5 раза (с 17,6 до 42,2 %). С другой стороны, доля напочвенных видов снижается в 3 раза (с 33,8 до 10,5 %) ($r_s = -0,95$, $p < 0,001$), при этом почти полностью исчезают виды, формирующие эктомикоризу (остается лишь *Clavulina cinerea*). Позиции видов на листьях, древесине и подстилке относительно стабильны.

С ростом континентальности существенно повышается доля видов-убиквистов с 39 % в «Киваче» до 70 % в «Чурапча». Полностью исчезают таксоны приокеанического распространения, но появляются виды тундровых экосистем (20 %), которые в регионах с ультраконтинентальным климатом проникают далеко на юг, вплоть до Монголии.

Следовательно, в долготном градиенте результаты, полученные при изучении локалитетов, оказываются схожими с итогами исследования, установленными для клавариоидных при сравнении изменений в широтном и долготном градиенте для более крупных территорий (по 100 тыс. км²) [Ширяев, 2014].

Таким образом, тенденции, выявленные на долготном градиенте, оказываются подобными процессам, происходящим на широтном градиенте, где при движении от зоны оптимума

(подтаежных и южнотаежных лесов) в направлении лесотундровой зоны тоже отмечено существенное снижение видового и родового богатства, при этом возрастает морфологический коэффициент и доля тифуловых грибов. Также увеличивается доля видов, способных формировать базидиомы на травах и мхах, а позиции напочвенных видов существенно снижаются [Ширяев, 2014]. Восточнее Якутии, в тихоокеанском секторе, в целом отмечена близкая тенденция зависимости видового богатства от континентальности, но локалитеты (в соответствующих секторах континентальности) оказываются беднее своих евро-сибирских аналогов [Ширяев, 2017б].

Похожий тренд, установленный для локалитетов, получен и для уровня секторов, расположенных в градиенте континентальности [Ширяев, 2014]: от Фенноскандии, далее через Восточную Европу, Урал, Западную и Среднюю Сибирь, вплоть до ультраконтинентальной Якутии. Показано, что число видов в секторах, соответствующих морскому и субконтинентальному климату (Фенноскандия, Восточная Европа и Урал), относительно сходно, тогда как восточнее Урала, в ультраконтинентальном климате Сибири видовое богатство резко снижается, достигая минимума в Якутии. Существенно изменяется и эколого-морфологическая структура микобиоты.

В градиенте континентальности для таежных регионов также выявлены существенные изменения в таксономической и трофической структуре биоты для почвенных и дереворазрушающих грибов [Mulder et al., 2003; Voddy et al., 2014; Котиранта, Ширяев, 2015]. В этом же направлении установлено снижение числа видов для лишайников на равнинных территориях евро-сибирского региона [Урбанавичус, 2011].

Заключение

Заповедник «Кивач» – это один из богатейших локалитетов (площадью порядка 100 км²) клавариоидных грибов в среднетаежной подзоне Евразии. В настоящий момент здесь выявлено 75 видов грибов, для 44 из них заповедник – пока единственное местонахождение в Республике Карелия.

Число видов клавариоидных в «Киваче» сходно с аналогичными показателями для локалитетов европейской части страны, включая Урал (65–75 видов), но восточнее – резко снижается, достигая минимума в ультраконтинентальной Якутии (19 видов). Похожая тенденция установлена и для секторов, из которых наиболее богатые – средневропейский,

восточноевропейский и уральский, а в Сибири число видов снижается почти в 2 раза, достигая минимального уровня в ультраконтинентальной Якутии. Близкие результаты отмечены для некоторых групп грибов и для комплексов лишайников равнинных территорий евро-сибирского региона.

В заповеднике собраны некоторые виды грибов, свойственные приморскому климату. Они крайне редки или вообще отсутствуют восточнее, в континентальном климате. В заповеднике «Кивач» не выявлены многие типичные виды тундровых экосистем, тогда как в ультраконтинентальном климате на их долю приходится 20 % видов. В заповеднике доля широко распространенных видов составляет 40 %, а в Якутии этот показатель возрастает до 70 %.

Представленность различных субстратных групп также выразительно изменяется с ростом континентальности: значимо возрастает доля видов на травах и мхах, тогда как уровень напочвенных видов снижается в три раза. Позиции видов на древесине, подстилке и листьях относительно стабильны.

Можно констатировать, что видовое богатство клавариоидных грибов изменяется с ростом континентальности климата от океанических побережий к центру материка так же значимо, как и в широтном и высотном градиенте. Величина этих изменений схожа с аналогичными на широтном градиенте. Масштабность изменчивости таксономических, морфологических и субстратных параметров микобиоты свидетельствует, что клавариоидные грибы могут выступать индикаторами климатических изменений.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ (грант № 16-35-60093 мол_а_дк), а также Института леса Карельского научного центра РАН (проект № 0220-2014-0007) и при поддержке РНФ (грант № 15-14-10023-МКН).

Литература

Бондарцева М. А., Крутов В. И., Лосицкая В. М., Кивиниеми С. Н. Комплексы дереворазрушающих грибов хвойных древостоев заповедника «Кивач» (Русская Карелия) и биосферного заповедника «Северная Карелия» (юго-восточная Финляндия) // Проблемы антропогенной трансформации лесных биогеоценозов Карелии. Петрозаводск, 1996. С. 121–139.

Грибы заповедника «Кивач» (Аннотированный список видов) / Под ред. М. А. Бондарцевой. М.: Гриф и Ко, 2001. 90 с.

Котиранта Х., Ширяев А. Г. Биоразнообразие афиллофоровых грибов Средней Сибири: первые результаты исследований // Вестник Удмуртского университета. Серия: Биология. Науки о Земле. 2015. Т. 25, вып. 2. С. 82–89.

Коткова В. М., Крутов В. И., Бондарцева М. А. Изучение афиллофоровых грибов заповедника «Кивач» (Республика Карелия) // Природные процессы и явления в уникальных условиях среднетаежного заповедника. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2012. С. 41–47.

Коткова В. М., Крутов В. И., Руоколайнен А. В. Афиллофоровые грибы заповедника «Кивач» // Природа государственного заповедника «Кивач». Труды КарНЦ РАН. Вып. 10. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2006. С. 40–51.

Красная книга Республики Карелия. Петрозаводск: Карелия, 2007. 368 с.

Крутов В. И., Коткова В. М., Руоколайнен А. В. Видовое разнообразие афиллофороидных грибов в различных типах лесных сообществ заповедника «Кивач» // Разнообразие почв и биоразнообразие в лесных экосистемах средней тайги / Отв. ред. Н. Г. Федорец; КарНЦ РАН; Ин-т леса РАН. М.: Наука, 2006. С. 234–246.

Лосицкая В. М. Афиллофоровые грибы Республики Карелия: дис. ... канд. биол. наук. СПб., 1999. 213 с.

Новожилов Ю. К. Миксомицеты (класс Mucoromycetes) России: таксономический состав, экология и география: автореф. дис. ... докт. биол. наук. СПб, 2005. 48 с.

Раменская М. Л. Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л.: Наука, 1983. 214 с.

Руоколайнен А. В., Коткова В. М. Новые и редкие для Республики Карелия виды афиллофоровых грибов (*Basidiomycota*) // Труды КарНЦ РАН. 2016. № 7. С. 93–99. doi: 10.17076/bg277

Скороходова С. Б. Отчет о научно-исследовательской работе «Повышение эффективности экологического мониторинга на особо охраняемых природных территориях заповедника «Кивач» // Рукопись в архиве научного отдела заповедника «Кивач». 1997. С. 147–181.

Соколова Э. С., Галасьева Т. В. Возбудители болезней // Отчет о научно-исследовательской работе «Лесопатологическое обследование заповедника «Кивач». 1990. С. 16–21.

Урбанавичюс Г. П. Особенности разнообразия лишенофлоры России // Известия РАН. Серия географическая. 2011. № 1. С. 66–78.

Фрейндлинг М. В. Материалы к флоре шляпочных грибов заповедника «Кивач» Карело-Финской ССР // Изв. К.-Ф. фил. АН СССР. № 4. 1949. С. 84–97.

Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы полуострова Ямал // Новости сист. низш. раст. 2008. Т. 42. С. 130–141.

Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы тундровой и лесотундровой зон Кольского полуострова (Мурманская область) // Новости сист. низш. раст. 2009. Т. 43. С. 134–149.

Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы Канино-Печорской тундры // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46, вып. 4. С. 257–263.

Ширяев А. Г. Биоразнообразие комплексов клавариоидных грибов Ленинградской области // Микология и фитопатология. 2013а. Т. 47, вып. 5. С. 321–328.

Ширяев А. Г. Биота клавариоидных грибов севера Фенноскандии: тундровая или таежная структура? // Труды КарНЦ РАН. 2013б. № 2. С. 55–64.

Ширяев А. Г. Пространственная дифференциация биоты клавариоидных грибов России: эколого-географический аспект: дис. ... докт. биол. наук. М., 2014. 304 с.

Ширяев А. Г. Пространственная дифференциация таксономической и морфологической структуры биоты афиллофороидных грибов: предварительные результаты изучения средней тайги Евразии // Вестн. ОГПУ. 2015. № 3. С. 39–50.

Ширяев А. Г. Новые сведения о клавариоидных грибах (Basidiomycota) окрестностей Звенигородской биологической станции имени С. Н. Скадовского // Бюл. МОИП. Отдел биол. 2016. Т. 121, № 2. С. 81–86.

Ширяев А. Г. Новые данные о клавариоидных грибах Ильменского государственного заповедника // Бюл. МОИП. Отдел биол. 2017а (в печати).

Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы криолитозоны: бедная и простая структура? // 4-й съезд микологов России. М., 2017б. Т. 6. С. 317–319.

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. 544–555.

Ширяев А. Г., Кудашова Н. Н. Биологическое разнообразие афиллофороидных грибов Тунгусского заповедника (Красноярский край, Эвенкийский р-н) // Вестн. ИрГСХА. 2015. № 71. 69–85.

Ширяев А. Г., Музыка С. М. Афиллофоровые грибы Средней Сибири: структура локальных комплексов средней тайги // Вестн. ИрГСХА. 2015. № 68. С. 63–75.

Ширяев А. Г., Мухин В. А., Котиранта Х., Ставищенко И. В., Арефьев С. П., Сафонов М. А., Косолапов Д. А. Биоразнообразие афиллофоровых грибов Урала // Биологическое разнообразие растительного мира Урала и сопредельных территорий: матер. Всерос. конф. с междунар. участием / Ред. В. А. Мухин и др. Екатеринбург, 2012. С. 311–313.

Яковлев Е. Б. Систематический список грибов, выявленных в заповеднике «Кивач» // Летопись природы заповедника «Кивач» за 1983 год. 1984. Кн. 17. С. 74–78.

Яковлев Е. Б. Плодоношение грибов и сезонная активность двукрылых насекомых в сосновых и осиновых молодняках // Препринт доклада. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1988. 67 с.

Boddy L., Buntgen U., Egli S., Gange A. C., Heegaard E., Kirk P. M., Mohammad A., Kausrud H. Climate variation effects on fungal fruiting // Fungal Ecology. 2014. Vol. 10. P. 20–33.

Bondartseva M. A., Lositskaya V. M. Clavarioid and cantharelloid fungi of Karelian Republic // Микология и фитопатология. 2000. Т. 34, вып. 3. С. 18–24.

Index Fungorum. CAB International. URL: <http://www.indexfungorum.org> (дата обращения: 02.12.2016).

Kotiranta H., Saarenoksa R., Kytövuori I. Aphylloroid fungi of Finland. A check-list with ecology, distribution and the threat categories // Norrlinia. 2009. Vol. 19. P. 1–223.

Mela A. J. Suomen Kasvio / Toim. A. K. Cajander (Suomalaisen Kirjallisuuden seuran toimituksia 53, III). Helsingissa, 1906. 764 s.

Mulder C., Breure A., Joosten J. Fungal functional diversity inferred along Ellenberg's abiotic gradients: Palynological evidence from different soil microbiota // Grana. 2003. Vol. 42. P. 55–64.

Rivas-Martínez S., Rivas-Sáenz S., Penas A. Worldwide bioclimatic classification system // Global Geobotany. 2011. Vol. 1. P. 1–634.

Salo K. Kivatsu, Luonnonsuojelun Karjalan ASNT:ssa // Luonnon Tutkija. 1986. Т. 90. С. 100–106.

Shiryayev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. III. Arctic zone // Микология и фитопатология. 2006. Т. 40, вып. 4. С. 294–307.

Shiryayev A. G., Kotiranta H. Aphylloroid fungi (Basidiomycota) of the middle part of Yenisei river basin, Russia // Karstenia. 2015. Vol. 55 (1). P. 43–60.

WorldClim. URL: <http://www.worldclim.org> (дата обращения: 30.11.2016).

Поступила в редакцию 07.12.2016

References

Bondartseva M. A., Krutov V. I., Lositskaya V. M., Kiviniemi S. N. Kompleksy derevorazrushayushchikh gribov khvoynykh drevostoev zapovednika "Kivach" (Russkaya Kareliya) i biosfernogo zapovednika "Severnaya Kareliya" (yugo-vostochnaya Finlyandiya) [Complexes of wood-destroying fungi of coniferous forest stands in the Kivach nature reserve (Russian Karelia) and the Northern Karelia biosphere nature reserve (southeastern Finland)]. Problemy antropogennoi transformatsii lesnykh biogeotsenozov Karelii [Problems of Anthropogenic Transformations of Forest Biogeocenoses in Karelia]. Petrozavodsk, 1996. P. 121–139.

Freidling M. V. Materialy k flore shlyapochnykh gribov zapovednika "Kivach" [Materials on the flora of pileate fungi in the Kivach nature reserve]. *Isv. K.-F. fil.*

AN SSSR [Proceed. of the Kar.-Fin. Br. of the USSR Ac. Sci.]. 1949. No. 4. P. 84–97.

Griby zapovednika "Kivach" (Annotirovannyi spisok vidov) [Fungi of the Kivach strict nature reserve (annotated list of species)]. Ed. M. A. Bondartseva. Moscow: Grif i Ko, 2001. 90 p.

Kotiranta H., Shiryayev A. G. Bioraznoobrazie afillorovykh gribov Srednei Sibiri: pervye rezul'taty issledovaniya [Biodiversity of aphylloroid fungi of Middle Siberia: first results of the research]. *Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o Zemle [Bull. of Udmurt Un. Biol. Ser. Earth Sciences]*. 2015. Vol. 25, iss. 2. P. 82–89.

Kotkova V. M., Krutov V. I., Bondartseva M. A. Izuchenie aphyllorovykh gribov zapovednika

“Kivach” (Republic of Karelia) [Study of aphylloroid fungi in the Kivach strict nature reserve]. Prirodnye protsessy i yavleniya v unikal'nykh usloviyakh srednetazhnogo zapovednika [Natural Processes and Phenomena in the Unique Conditions of the Middle-taiga Nature Reserve]. Petrozavodsk: KarRC of RAS, 2012. P. 41–47.

Kotkova V. M., Krutov V. I., Ruokolainen A. V. Aphylloroidnye griby zapovednika “Kivach” [Aphylloroid fungi of the Kivach nature reserve]. Priroda gosudarstvennogo zapovednika “Kivach”. *Trudy KarNTs RAN* [Nature of the Kivach Nature Reserve. *Trans. Karelian Research Centre RAS*]. 2006. Iss. 10. P. 40–51.

Krasnaya kniga Respubliki Kareliya [Red Data Book of the Republic of Karelia]. Petrozavodsk: Kareliya, 2007. 368 p.

Krutov V. I., Kotkova V. M., Ruokolainen A. V. Vidovoe raznoobrazie aphylloroidnykh gribov v razlichnykh tipakh lesnikh soobshchestv zapovednika “Kivach” [Species diversity of aphylloroid fungi in various types of forest communities in the Kivach nature reserve]. Raznoobrazie pochv i bioraznoobrazie v lesnikh ekosistemakh srednei taigi [Soil Diversity and Biodiversity in Middle-Taiga Forest Ecosystems]. Red. N. G. Fedorets. Moscow: Nauka, 2006. P. 234–246.

Lositskaya V. M. Afilloforovye griby Respubliki Kareliya [Aphylloroid fungi of the Republic of Karelia]: PhD (Cand. of Biol.) thesis. St. Petersburg, 1999. 213 p.

Novozhilov Yu. K. Miksomitsety (klass Myxomycetes) Rossii: taksonomicheskii sostav, ekologiya i geografiya [Myxomycetes (class Myxomycetes) of Russia: taxonomic composition, ecology and geography]: DSc (Dr. of Biol.) thesis. St. Petersburg, 2005. 48 p.

Ramenskaya M. L. Analiz flory Murmanskoi oblasti i Karelii [Analysis of flora in the Murmansk region and Karelia]. Leningrad: Nauka, 1983. 214 p.

Ruokolainen A. V., Kotkova V. M. Novye i redkie dlya Respubliki Kareliya vidy afilloforovykh gribov (Basidiomycota) [New and rare for the Republic of Karelia species of aphylloroid fungi (Basidiomycota)]. *Trudy KarNTs RAN* [*Trans. KarRC of RAS*]. 2016. No. 7. P. 93–99. doi: 10.17076/bg277

Shiryayev A. G. Klavarioidnye griby poluostrova Yamal [Clavarioid fungi of the Yamal peninsula]. *Novosti Syst. Nizsh. Rast.* [*Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*]. 2008. Vol. 42. P. 130–141.

Shiryayev A. G. Klavarioidnye griby tundrovoi i lesotundrovoi zon Kol'skogo poluostrova (Murmanskaya oblast') [Clavarioid fungi of tundra and forest-tundra zones of the Kola peninsula (Murmansk region)]. *Novosti syst. nizsh. rast.* [*Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium*]. 2009. Vol. 43. P. 134–149.

Shiryayev A. G. Klavarioidnye griby Kanino-Pechorskoi tundry [Clavarioid fungi of the Kanin-Pechora tundra]. *Mikologiya i fitopatologiya* [*Mycology and Phytopathology*]. 2012. Vol. 46, iss. 4. P. 257–263.

Shiryayev A. G. Bioraznoobrazie kompleksov klavarioidnykh gribov Leningradskoi oblasti [Biodiversity of clavarioid fungi complexes of the Leningrad region]. *Mikologiya i fitopatologiya* [*Mycology and Phytopathology*]. 2013a. Vol. 47, iss. 5. P. 321–328.

Shiryayev A. G. Biota klavarioidnykh gribov severa Fennoskandii: tundrovaya ili taezhnaya struktura? [Biota of clavarioid fungi of Northern Fennoscandia: tundra

or taiga structure?]. *Trudy KarNTs RAN* [*Trans. KarRC of RAS*]. 2013b. No 2. P. 55–64.

Shiryayev A. G. Prostranstvennaya differentsiatsiya bioty klavarioidnykh gribov Rossii: ekologo-geograficheskii aspekt [Spatial differentiation of clavarioid mycobiota of Russia: an ecogeographical aspect]: DSc (Dr. of Biol) thesis. Moscow, 2014. 304 p.

Shiryayev A. G. Prostranstvennaya differentsiatsiya taksonomicheskoi i morfologicheskoi struktury bioty aphylloroidnykh gribov: predvaritel'nye rezul'taty izucheniya srednei taigi Evrazii [Spatial differentiation of the taxonomic and morphological structure of aphylloroid mycobiota: preliminary results of the study of Eurasian middle taiga]. *Vestn. OGPU* [*Vestnik of Orenburg St. Ped. Un.*]. 2015. No. 3. P. 39–50.

Shiryayev A. G. Novye svedeniya o klavarioidnykh gribach (Basidiomycota) okrestnostei Zvenigorogskoi biologicheskoi stantsii imeni S. N. Skadovskogo [New data on clavarioid fungi (Basidiomycota) of the area surrounding the Zvenigorodskaya biological station]. *Byull. MOIP. Otdel biol.* [*Bull. Moscow Society of Nat. Biol. Sec.*]. 2016. Vol. 121, no. 2. P. 81–86.

Shiryayev A. G. Novye dannye o klavarioidnykh gribach Il'menskogo gosudarstvennogo zapovednika [New data on clavarioid fungi of the Ilmen state nature reserve]. *Byull. MOIP. Otdel biol.* [*Bull. Moscow Society of Nat. Biol. Sec.*]. 2017a. (appear).

Shiryayev A. G. Clavarioidnye griby kriolitozony: bednaya i prostaya struktura? [Clavarioid fungi of the cryolithozone: a meager and simple structure?]. 4-i s'ezd mikologov Rossii [The 4th Congress of Russian Mycologists]. Moscow. 2017b. Vol. 6. P. 317–319.

Shiryayev A. G., Agafonova N. N. Rasnoobrazie i rasprostranenie klavarioidnykh gribov v taezhnykh lesakh Tomskoi oblasti [Diversity and distribution of clavarioid fungi in taiga forests of the Tomsk region]. *Mikologiya i fitopatologiya* [*Mycology and Phytopathology*]. 2009. Vol. 43, iss. 6. P. 544–555.

Shiryayev A. G., Kudashova N. N. Biologicheskoe raznoobrazie aphylloroidnykh gribov Tungusskogo zapovednika (Krasnoyarskii krai, Evenskiiskii raion) [Biodiversity of aphylloroid fungi in the Tunguska nature reserve (Krasnoyarsk region, Evenkia district)]. *Vestn. IrGSKhA* [*Vestnik IrGSKhA*]. 2015. No. 71. P. 69–85.

Shiryayev A. G., Muzyka S. M. Aphylloroidnye griby Srednei Sibiri: struktura lokal'nykh kompleksov srednei taigi [Aphylloroid fungi of Central Siberia: the structure of local complexes in the middle taiga]. *Vestn. IrGSKhA* [*Vestnik IrGSKhA*]. 2015. No. 68. P. 63–75.

Shiryayev A. G., Mukhin V. A., Kotiranta H., Stavishenko I. V., Aref'ev S. P., Safonov M. A., Kosolapov D. A. Bioraznoobrazie aphylloroidnykh gribov Urala [Biodiversity of aphylloroid fungi of the Urals]. Biologicheskoe raznoobrazie rastitel'nogo mira Urala i sopredel'nykh territorii: materialy Vseros. konf. s mezhdunar. uchastiem [Biological Diversity of Vegetation of the Urals and Adjacent Territories: Proceed. of the All-Russian Conf. with Int. Part.]. Eds. V. A. Muchin et al. Ekaterinburg, 2012. P. 311–313.

Skorokhodova S. B. Otchet o nauchno-issledovatel'skoi rabote “Povyshenie effektivnosti ekologicheskogo monitoringa na osobo okhranyaemykh prirodnykh territoriyakh zapovednika “Kivach”: rukopis' v archive

nauchnogo otdela zapovednika "Kivach" [Increasing efficiency of environmental monitoring of specially protected areas in the Kivach nature reserve: research report: Manuscript in the Scientific Department Archive of the Kivach Nature Reserve]. 1997. P. 147–181.

Sokolova E. S., Galas'eva T. V. Vozbuditeli boleznei [Pathogens]. Otchet o nauchno-issledovatel'skoi rabote "Lesopatologicheskoe obsledovanie zapovednika "Kivach"" [Forest health monitoring of the Kivach nature reserve: research report]. 1990. P. 16–21.

Urbanavichyus G. P. Osobennosti raznoobraziya likhenoflory Rossii [Features of lichenoflora diversity of Russia]. *Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk. Seriya geograficheskaya* [Proceed. of the RAS. Geog. Sec.]. 2011. No. 1. P. 66–78.

Yakovlev E. B. Sistematicheskii spisok gribov, vyyavlennykh v zapovednike "Kivach" [Systematic list of fungi identified in the Kivach nature reserve]. *Letopis' prirody zapovednika "Kivach" za 1983 god* [Description of the Nature of the Kivach Nature Reserve in 1983]. 1984. Vol. 17. P. 74–78.

Yakovlev E. B. Plodonoshenie gribov i sezonnaya aktivnost' dvukrylykh nasekomykh v sosnovykh i osinovykh molodnyakakh: preprint doklada [Fruiting of fungi and seasonal activity of the Diptera in pine and aspen young stands: preprint of the report]. Petrozavodsk, 1988. 67 p.

Boddy L., Buntgen U., Egli S., Gange A. C., Heegaard E., Kirk P. M., Mohammad A., Kauserud H. Climate variation effects on fungal fruiting. *Fungal Ecology*. 2014. Vol. 10. P. 20–33.

Bondartseva M. A., Lositskaya V. M. Clavarioid and cantharelloid fungi of Karelian Republic. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and Phytopathology]. 2000. Vol. 34, iss. 3. C. 18–24.

Index Fungorum. CABI Database. URL: <http://www.indexfungorum.org> (accessed: 02.12.2016).

Kotiranta H., Saarenoksa R., Kytövuori I. Aphylloporoid fungi of Finland. A check-list with ecology, distribution and the threat categories. *Norrlinia*. 2009. Vol. 19. P. 1–223.

Mela A. J. Suomen Kasvio. Ed. A. K. Cajander. Helsinki: SKS, 1906. 764 p.

Mulder C., Breure A., Joosten J. Fungal functional diversity inferred along Ellenberg's abiotic gradients: Palynological evidence from different soil microbiota. *Grana*. 2003. Vol. 42. P. 55–64.

Rivas-Martínez S., Rivas-Sáenz S., Penas A. World-wide bioclimatic classification system. *Global Geobotany*. 2011. Vol. 1. P. 1–634.

Salo K. Kivatsu, Luonnonsuojelun alue Karjalan ASNT:ssa. *Luonnon Tutkija*. 1986. Vol. 90. P. 100–106.

Shiryayev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. III. Arctic zone. *Mikologiya i fitopatologiya* [Mycology and Phytopathology]. 2006. Vol. 40, iss. 4. P. 294–307.

Shiryayev A. G., Kotiranta H. Aphylloporoid fungi (Basidiomycota) of the middle part of Yenisei river basin, Russia. *Karstenia*. 2015. Vol. 55 (1). P. 43–60.

WorldClim. URL: <http://www.worldclim.org> (accessed: 30.11.2016).

Received December 07, 2016

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Ширяев Антон Григорьевич

ведущий научный сотрудник, д. б. н.
Институт экологии растений и животных УрО РАН
ул. 8 Марта, 202, Екатеринбург,
Россия, 620144
эл. почта: anton.g.shiryayev@gmail.com
тел.: (8922) 1064174

Руоколайнен Анна Владимировна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт леса Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск,
Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: annaruo@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 768160

CONTRIBUTORS:

Shiryayev, Anton

Institute of Plant and Animal Ecology,
Russian Academy of Sciences
2028th March St.,
620144 Ekaterinburg, Russia
e-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com
tel.: (8922) 1064174

Ruokolainen, Anna

Forest Research Institute, Karelian Research Centre,
Russian Academy of Sciences
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk,
Karelia, Russia
e-mail: annaruo@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 768160