

Пространственная гетерогенность видового состава комплекса клавариоидных грибов евразийской Арктики

А. Г. ШИРЯЕВ

Институт экологии растений и животных УрО РАН
620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202
E-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com

АННОТАЦИЯ

Проведено крупномасштабное исследование микокомплекса евразийской Арктики на примере модельной группы макромицетов – клавариоидных грибов. Выявлен видовой состав во всех долготных секторах и широтных подзонах и проведен его сравнительный анализ. Установлено, что клавариоидная жизненная форма наиболее адаптирована к экстремально-психрофильным условиям Арктики среди других групп афиллофоровых грибов. Показано, что приокеанические секторы наиболее богаты, тогда как континентальные – существенно беднее. Распределение видового состава грибов согласуется с аналогичным распределением для цветковых растений, особенно гемикриптофитов. Ведущим климатическим фактором выступает среднегодовое количество осадков. Установленные различия позволяют подразделить евразийскую Арктику на четыре микогеографических региона: атлантический (европейский), сибирский, чукотский (берингийский) регионы и Высокая Арктика.

Ключевые слова: Арктика, адаптация, биогеография, разнообразие, распространение, клавариоидные грибы, макроэкология, структура, тундра, экстремальные местообитания.

Одна из фундаментальных проблем современной экологии и биогеографии – изучение строения и функционирования глобальных надорганизменных коэволюционных систем, в частности системы “климат – растительность – микобиота”. Разностороннее исследование данной проблемы в трансконтинентальном масштабе крайне важно для сохранения биоразнообразия, а также для прогнозирования глобальных изменений биоты.

Установление основных принципов функционирования и сосуществования различных групп организмов целесообразно начинать с относительно просто устроенных высокоширотных экосистем, а в дальнейшем рассматривать выявленные закономерности на более сложных моделях. Это, относится и к грибам, среди которых клавариоидные (Basidiomycota, “Aphyllorphorales”) – хорошо исследованная

группа (жизненная форма) в евразийской Арктике [1]. В силу того, что клавариоидные представляют все три основные функциональные группы грибов: являясь сапротрофами, паразитами и симбионтами (образуют микоризу и базидиолишайники), они участвуют в важнейших процессах жизни тундрового биома.

К началу XXI в. клавариоидные грибы почти не были известны в Арктике [2, 3]. Однако, благодаря ряду экспедиций в евразийской Арктике [4–14] установлено, что клавариоидные численно преобладают в тундровых комплексах над другими группами афиллофоровых грибов (пороидными-трутовыми, кортициоидными и т. п.). При этом, в Высокой Арктике (арктические пустыни и северные арктические тундры) они зачастую являются единственными представителями афиллофоровых грибов, включая “склероти-

Источники данных по видовому составу девяти долготных секторов клавариоидных грибов евразийской Арктики

Обозначение	Сектор	Литературный источник
ФС	Фенноскандия (вкл. баренцевоморское побережье пров. Финнмарк (Норвегия) и Мурманской обл., а также о-в Шпицберген)	6, 12, 14, 18
КП	Канино-Печорский (вкл. О-в Колгуев)	9
УР	Новоземельско-Полярноуральский	4, 7, 9, 13, 14, 15
ЯГ	Ямало-Гыданский	5, 7, 9, 14
ТМ	Таймырский (вкл. о-ва Северная Земля)	7, 8
АО	Анабаро-Оленекский (вкл. Хараулахский)	10
ЯК	Яно-Колымский (вкл. Новосибирские о-ва)	
ЗЧ	Западная Чукотка (вкл. Западную и Центральную Чукотку)	11
ВЧ	Восточная Чукотка (вкл. Берингийскую и Южную Чукотку)	11

альный” род *Typhula* и “базидиолишайниковый” *Multiclavula* [7, 14, 15]. Таким образом, исследуемая жизненная форма грибов наиболее адаптирована к арктическим условиям среди афиллофоровых, что повышает ее значимость при исследовании арктических экстремальных, психрофильных микобиот. Это исследование – первая компиляция данных из всех районов евразийской Арктики не только для российской, но и мировой микологии.

Цель данной работы – установить различия в видовом составе и таксономической структуре тундрового комплекса клавариоидных грибов в пространственном (широтном и долготном) градиенте Арктики и проанализировать зависимость выявленной гетерогенности пространственной структуры от климатических и биотических факторов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работы проводили во всех зональных и долготных районах евразийской Арктики, соответствующих карте Геоботанического разделения Арктики [16]. Согласно этой карте, Арктика состоит из 5 широтных подзон: А – полярные пустыни, В – северные арктические тундры, С – южные арктические тундры, D – северные гипоарктические тундры, E – южные гипоарктические тундры.

Границы долготных секторов соответствуют этой же карте [16], с небольшими изме-

нениями. В частности, под названием “Анабаро-Оленекский” сектор объединены Анабаро-Оленекская и Хараулахская флористические провинции, “Западная Чукотка” объединяет Западную и Центральную Чукотку, а “Восточную Чукотку” составляет Берингийская и Южная Чукотка. Данные об исследованных точках в 9 секторах можно найти в соответствующих публикациях (табл. 1).

Комбинация из 5 зональных и 9 долготных секторов образует 45 зонально-секторальных районов евразийской Арктики, из которых существуют 32. Клавариоидные грибы исследованы во всех районах в период с 1998 по 2012 г. Материал включает 44 вида (табл. 2), представленных 2917 образцами (единицами учета)¹, и хранится в микологическом отделе гербария Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург (SVER). Номенклатура соответствует “10-му изданию Словаря Грибов” [17]. Сходство между комплексами оценивалось с помощью коэффициента сходства Чекановского – Сёренсена (Kcs). Используются и некоторые дополнительные показатели: индекс криофильности (CrI), отражающий долю “криофильных видов” (арктоальпийских и арктобореальных) от общего числа видов (в процентах). Для оценки преобладания арктических черт в ком-

¹ На основе собранных плодовых тел грибов. Виды, способные существовать в условиях Крайнего Севера исключительно в виде покоящихся стадий или микориз, нами не изучались.

Т а б л и ц а 2

Распределение видового состава и доминирующих видов клавариоидных грибов по девяти долготным секторам евразийской Арктики (на примере южной гипоарктической тундры, подзона Е)

Вид	Сектор Арктики									Всего
	ФС	КП	УР	ЯГ	ТМ	АО	ЯК	ЗЧ	ВЧ	
<i>Clavaria argillacea</i>	Д	Д	Д	+	+	+	+	+	Д	9
<i>Clavaria falcata</i>	Д	Д	Д	+	+	+	+	+	+	9
<i>Clavulina cinerea</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	9
<i>Clavulina coralloides</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	9
<i>Clavulinopsis helvola</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	9
<i>Clavulinopsis luteoochracea</i>	Д	+	+	+	+	+	+	+	+	9
<i>Multiclavula corynoides</i>	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	9
<i>Multiclavula vernalis</i>	Д	Д	Д	Д	+	+	+	Д	Д	9
<i>Pterula gracilis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	9
<i>Ramariopsis subarctica</i>	Д	Д	Д	+	+	+	+	+	+	9
<i>Typhula capitata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	9
<i>Typhula caricina</i>	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	9
<i>Typhula chamaemori</i>	Д	+	Д	+	+	+	+	+	+	9
<i>Typhula crassipes</i>	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	9
<i>Typhula culmigena</i>	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	9
<i>Typhula erythropus</i>	Д	Д	Д	+	+	Д	+	+	Д	9
<i>Typhula graminum</i>	Д	Д	Д	+	+	+	+	+	+	9
<i>Typhula hyalina</i>	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	Д	9
<i>Typhula lutescens</i>	Д	Д	Д	+	Д	+	+	+	Д	9
<i>Typhula micans</i>	+	+	+	+	Д	+	+	Д	+	9
<i>Typhula setipes</i>	Д	Д	Д	Д	Д	+	+	+	Д	9
<i>Typhula spatulata</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	+	9
<i>Typhula variabilis</i>	Д	+	Д	+	Д	+	+	+	+	9
<i>Typhula uncialis</i>	+	+	+	Д	Д	Д	+	+	+	9
<i>Typhula sclerotioides</i>	+	+	+	+	+		+	+	+	7
<i>Typhula phacorrhiza</i>	+	+	+		+	+	+	+	+	8
<i>Macrotyphula juncea</i>	Д	+	+					+	+	5
<i>Typhula incarnata</i>	Д	+	Д						+	4
<i>Typhula ishikariensis</i>	+	+	+						+	4
<i>Typhula todei</i>	+	+	+						+	4
<i>Clavaria sphagnicola</i>	Д	Д	Д			+				4
<i>Clavicornia taxophila</i>	+		+							2
<i>Clavulina rugosa</i>	+									1
<i>Clavulinopsis corniculata</i>	+									1
<i>Ramaria abietina</i>	+									1
<i>Typhula viticola</i>	+									1
<i>Typhula pertenuis</i>							+	+	+	3
<i>Typhula erumpens</i>								+	+	2
<i>Macrotyphula fistulosa</i>									+	1
<i>Mucronella calva</i>									+	1
<i>Pistillaria petasitis</i>									+	1
<i>Typhula curvispora</i>									+	1
<i>Typhula spaeroidea</i>									+	1
<i>Typhula umbrina</i>									+	1
Всего	36	31	32	25	26	26	27	29	37	44

П р и м е ч а н и е. Аббревиатура секторов такая же, как в таблице 1. (Д) – доминирующие виды, (+) – вид присутствует, но не доминирует.

плексе вычислена доля рода *Typhula* от общего числа видов. Также рассчитан “морфологический индекс” (Cl/Co) как соотношение между “жизненными формами”: видами с простыми (Cl) и разветвленными плодовыми телами (Co), слагающими группу “клавариоидные грибы”. Вычислено среднее видовое разнообразие (ΔBP), отражающее среднее число видов в точке исследования. Адвентивные виды исключены из работы.

Число видов растений дано согласно сводкам по разным арктическим секторам [19, 20], климатические показатели взяты из работы [21], а индекс континентальности (K) рассчитан как разница между среднегодовыми температурами самого холодного (январь) и самого теплого (июль) месяцев. Стоит отметить, что два зонально-секторальных района – А-КП (Земля Франца Иосифа) и С-ЗЧ (о-в Врангеля) – исследованы недостаточно и поэтому исключены из работы.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Клавариоидные грибы широко распространены в Арктике, встречаются севернее 80° с. ш. около ледяных панцирей Шпицбергена, Земли Франца Иосифа, о-вов Северная Земля [4, 8, 14]. Наши исследования, проведенные во всех широтных подзонах и долготных секторах евразийских тундр, позволили выявить 44 вида клавариоидных грибов (см. табл. 2), что составляет 6,6 % видов группы, известных в мире [17]. Специфичных видов клавариоидных грибов, свойственных только тундровому биому, не существу-

ет. Наиболее южная подзона (южные гипоарктические тундры, подзона Е) включает все виды, найденные в более северных подзонах тундр (табл. 3). Все виды, встреченные в тундрах, широко распространены в таежной зоне и/или в соответствующих поясах гор. Таким образом, тундровый комплекс клавариоидных грибов представляет обедненный вариант таежного, а точнее, горно-таежного микокомплекса [1, 4, 7, 11]. Схожие выводы получены при анализе распределения миксомицетов [22], лишайников [23] и пороидных (трутовых) афиллофоровых грибов [24].

Наиболее богаты два приокеанических сектора: Восточная Чукотка (37 видов) и Фенноскандия (36 видов), тогда как в континентальных сибирских секторах этот показатель падает на треть – до 25 видов в Ямало-Гыдане. Лишь 28 видов являются общими для приокеанических секторов, и, таким образом, сходство между ними составляет всего 0,76 (табл. 4), что является относительно низким показателем по сравнению с результатами, полученными для других групп грибных организмов [2, 22]. Большинство видов грибов тундр – эврибионты и космополиты, и это в целом дает высокий уровень сходства между секторами (0,76–0,98). При этом, Фенноскандия сходна с Канино-Печорским и Полярно-Уральским секторами (0,93–0,94), тогда как восточнее (в Ямало-Гыданском секторе), отмечено резкое снижение уровня сходства (до 0,82). Для Восточной Чукотки максимальное сходство отмечено с Западной Чукоткой (0,88). Высокое сходство характерно для “сибирских” секторов (0,96–0,98).

Т а б л и ц а 3

Число видов и родов в 32 зонально-секторальных комплексах клавариоидных грибов евразийской Арктики

Подзона	Сектор Арктики									Всего
	ФС	КП	УР	ЯГ	ТМ	АО	ЯК	ЗЧ	ВЧ	
А	5/2	*	4/2	–	3/2	–	–	–	–	6/2
В	9/3	–	8/3	5/2	5/2	–	5/2	–	–	9/3
С	22/7	–	17/6	13/5	13/5	–	12/5	*	–	22/7
Д	–	21/7	22/7	18/6	18/6	18/6	18/6	20/6	24/7	26/8
Е	36/10	31/10	32/10	25/8	26/8	26/8	27/8	29/8	37/10	44/12

П р и м е ч а н и е. В числителе – число видов, в знаменателе – число родов. Прочерк (–) обозначает, что данный комплекс отсутствует. (*) – недостаточно данных.

Сходство видового состава секторальных комплексов клавариоидных грибов евразийской Арктики (на примере южной гипоарктической тундры)

Сектор Арктики	ФС	КП	УР	ЯГ	ТМ	АО	ЯК	ЗЧ	ВЧ
ФС	36	0,93	0,94	0,82	0,84	0,84	0,83	0,80	0,76
КП		31	0,98	0,89	0,91	0,91	0,89	0,86	0,82
УР			32	0,88	0,90	0,90	0,88	0,85	0,80
ЯГ				25	0,98	0,98	0,96	0,92	0,81
ТМ					26	0,98	0,96	0,91	0,80
АО						26	0,97	0,91	0,80
ЯК							27	0,91	0,84
ЗЧ								29	0,88
ВЧ									37

Десять видов (23 %) встречены исключительно в двух приокеанических секторах (см. табл. 2): в фенноскандийском (*Clavulina rugosa*, *Clavulinopsis corniculata*, *Ramaria abietina*, *Typhula viticola*) и восточно-чукотском (*Macrotyphula fistulosa*, *Mucronella calva*, *Pistillaria petasitis*, *Typhula curvispora*, *T. spaeroidea*, *T. umbrina*). Только в европейских секторах (ФС-УР) найден *Clavicornia taxophila*, только в чукотских (ЗЧ-ВЧ) – *T. erumpens* и *T. perteniensis*. Последний вид доходит на запад до низовий Колымы [11]. *Clavaria sphagnicola* встречается в европейских секторах, отсутствует в низинном Ямало-Гыданском и вновь появляется в горном Таймырском секторе. *Macrotyphula juncea*, *Typhula incarnata*, *Typhula ishikariensis*, *T. todei* собраны в европейских и чукотских, но отсутствуют в сибирских секторах. Таким образом, 18 видов (41 %) собраны исключительно в секторах, находящихся в зоне смягчающего воздействия океанов. Виды, характерные исключительно для сибирских континентальных секторов, не выявлены. Многие из видов, “специфичных” для Фенноскандии, также собраны в тундровых районах Гренландии [25] и Северной Исландии [18]. К сожалению, для Чукотских секторов невозможно сделать подобное сравнение с североамериканским арктическим комплексом ввиду отсутствия соответствующей информации о последнем. Таким образом, приокеанические секторы значительно отличаются друг от друга ($\chi^2 = 5,13$; $p = 0,01$) и от сибирских секторов ($\chi^2 = 2,59 - 3,73$; $p = 0,05$). Подобный результат наводит

на мысль о существовании в евразийской Арктике трех крупных “микорайонов”: европейского, сибирского и чукотского.

Во всех долготных секторах евразийской Арктики (или отсутствуя в одном) встречаются 26 видов грибов, что составляет 59 % от общего числа видов, выявленных в исследуемом регионе (см. табл. 2). Возможно, благодаря последующим исследованиям доля таких видов возрастет, но, предположительно, не составит более двух третей от общего видового богатства (в рамках настоящего объема группы). Такое низкое число видов, распространенных во всех секторах, в очередной раз демонстрирует сомнительность тезиса об однообразности и простоте устройства арктического микокомплекса [2, 22].

Из 12 родов, выявленных в тундрах (см. табл. 3), 8 родов (66 %) характерны для всех долготных секторов. Однако 4 рода (треть от общего числа) отмечены исключительно в приокеанических секторах. Все перечисленные роды широко распространены в тайге. Так, только в Восточной Чукотке отмечены роды *Mucronella* и *Pistillaria*, а в Фенноскандии (и соседних европейских секторах) – *Clavicornia* и *Ramaria*. Причем, если первые три заходят лишь в самую южную подзону тундры (подзона Е), то *Ramaria* доходит до южных арктических тундр Шпицбергена (подзона С). Таким образом, как на родовом, так и на видовом уровнях возможно выделить три секторальных микорегиона. В целом, видовая насыщенность рода (S/G) комплекса

Характеристика комплексов клавариоидных грибов долготных секторов евразийской Арктики

Статистический параметр	Сектор Арктики								
	ФС	КП	УР	ЯГ	ТМ	АО	ЯК	ЗЧ	ВЧ
Число видов (<i>S</i>)	36	31	32	25	26	26	27	29	37
Число родов (<i>G</i>)	10	10	10	8	8	8	8	8	10
<i>S/G</i>	3,6	3,1	3,2	3,1	3,2	3,2	3,3	3,6	3,7
CrI	20	22	22	24	24	25	26	22	16
<i>Typh.</i> , %	51,4	51,6	53,1	56,0	57,7	57,7	59,2	62,0	62,3
<i>Cl/Co</i>	4,3	4,8	5,2	6,8	7,0	10,9	12,5	11,7	10,6

П р и м е ч а н и е. Обозначения параметров см. в тексте.

клавариоидных грибов евразийской Арктики составляет 3,7, что в три раза ниже аналогичного показателя для южно-таежного микрокомплекса [4, 7, 15].

В биогеографии широко обсуждается вопрос о принадлежности баренцевоморского побережья Фенноскандии к тундровой или таежной зоне. Наши материалы свидетельствуют, что север Фенноскандии характеризуется тундровыми чертами, что выражается в высокой роли арктоальпийских видов [12]². Более того, в данном регионе меньше видов клавариоидных грибов и выше индекс криофильности, а число родов и видовая насыщенность рода схожи с аналогичными параметрами, выявленными для тундровых районов Восточной Чукотки (табл. 5). Таким образом, Фенноскандия характеризуется аналогичными, или даже более выраженными тундровыми чертами, чем Восточная Чукотка.

С другой стороны, доля бореального рода *Typhula*, составляющая 51,4 % в Фенноскандии (см. табл. 5), возрастает до 57,7 % на Таймыре и достигает максимума в Восточной Чукотке (62,3 %). Аналогичная тенденция увеличения в восточном направлении отмечена и для морфологического индекса, изменяющегося от 4,2 в Фенноскандии и достигающего максимума в Яно-Колымском секторе (12,5). По данным показателям Фенноскандия характеризуется слабыми тундровыми чертами. В целом, выявленные результаты, свойственные Фенноскандии, также характерны и для близлежащих европейских секторов КП и УР. Результаты, близкие к

показателям Восточной Чукотки, отмечены и в ЗЧ. По рассмотренным выше параметрам, сибирские секторы (ЯГ-ЯК) существенно отличаются от приокеанических фенноскандийского и восточно-чукотского секторов (см. табл. 5), а также от “европейского” и “чукотского” комплекса секторов.

В сборах из различных секторов численно преобладает (доминирует) 21 вид. Почти четверть доминирующих видов характерна для всех секторов (*Multiclavula corynoides*, *Typhula caricina*, *Typhula crassipes*, *Typhula cultigena*, *Typhula hyalina*). Для европейских секторов (ФС-УР) специфичны 38 % доминирующих видов (*Clavaria falcata*, *C. sphagnicola*, *Clavulinopsis luteoochracea*, *Macrotyphula juncea*, *Ramariopsis subarctica*, *Typhula chamaemori*, *T. graminum*, *T. incarnata*), для сибирских континентальных секторов – 9 % доминирующих видов (*Typhula micans* и *T. uncialis*). Специфичные доминирующие виды для чукотских секторов (ЗЧ-ВЧ) не выявлены. *Clavaria argillacea* доминирует в обоих приокеанических секторах (европейском и чукотском). К этому виду можно добавить *Typhula erythropus*, *T. lutescens* и *T. setipes*, которые также доминируют и в горных районах Таймыра (ТМ), характеризующегося повышенной влажностью в сравнении с окружающими тундровыми равнинами Ямало-Гыдана и Якутии. В целом, более половины доминирующих видов (57 %) специфичны для гумидных секторов, тогда как для континентальных секторов специфичен лишь каждый десятый.

Как показано выше, наибольшее видовое богатство грибов встречено в приокеаниче-

² “Арктические” виды отсутствуют среди клавариоидных грибов.

Зависимость видового богатства комплекса клавариоидных грибов Арктики от биоклиматических параметров (на примере южной гипоарктической тундры, подзона Е)

Параметр	Сектор Арктики								
	ФС	КП	УР	ЯГ	ТМ	АО	ЯК	ЗЧ	ВЧ
Число видов грибов	36	31	32	25	26	26	27	29	37
Δ ВР	24	22	23	17	16	15	14	14	18
Число видов растений	618	456	462	387	494	482	651	779	749
Среднегодовая температура воздуха, °С	0	-3,8	-5,9	-6,6	-13,3	-13,4	-12,9	-12,5	-4,1
Индекс континентальности (К)	26	29	31	40	48	55	44	41	24
Осадки, мм/год	518	433	405	380	268	275	290	297	691

П р и м е ч а н и е. Δ ВР – среднее видовое разнообразие.

ских секторах и приближенных к ним горных районах, где в сравнении с континентальными сибирскими секторами выпадает существенно больше осадков, выше влажность воздуха и встречается максимально возможное видовое богатство цветковых растений (табл. 6). Так, максимальное число видов грибов (37) собрано в Восточной Чукотке, характеризующейся высоким уровнем флористического богатства (749 видов) и максимальным для евразийской Арктики уровнем среднегодовых осадков (691 мм). Ямало-Гыданский сектор – самый бедный по числу видов грибов (25), он же и самый флористически бедный (387 видов) с очень низким уровнем осадков (380 мм).

В европейской тундре уровень видового богатства клавариоидных грибов во многом определяется богатством видового состава цветковых растений [9]. Добавление азиатских материалов в целом подтверждает этот вывод, однако прямая экстраполяция невозможна, так как число видов цветковых растений в Азии заметно выше (см. табл. 6), а видовое богатство грибов не достигает предполагаемого высокого уровня ($r = 0,19$; $p > 0,05$). Особенно очевиден пример Западной Чукотки, имеющей наивысший показатель богатства для цветковых растений (779 видов), но низкий – для грибов (29 видов). Однако при раздельном рассмотрении европейской и азиатской Арктики уровень корреляции видового богатства грибов и цветковых растений оказывается высоким как в первом ($r = 0,94$; p

$< 0,01$), так и во втором ($r = 0,76$; $p < 0,001$) случаях. В целом, как показано для Северной Евразии, роль клавариоидной жизненной формы возрастает с увеличением роли гемикриптофитов ($r = 0,72$; $p < 0,01$) [4]. С позиции климата в масштабе всей арктической Евразии видовое богатство клавариоидных грибов зависит от уровня континентальности ($r = -0,93$; $p < 0,01$), среднегодовой температуры ($r = 0,86$; $p < 0,01$) и особенно от среднегодового уровня осадков ($r = 0,94$; $p < 0,001$). Климатические факторы не менее важны, чем субстратные, что подтверждается следующим фактом. В Западной Чукотке – наиболее богатом флористическом районе – число видов грибов ниже ожидаемого максимума, что, вероятно, связано с аридными условиями региона (тундростепи), которые не благоприятствуют развитию “гигрофильных” клавариоидных грибов.

Однако среднее видовое разнообразие (Δ ВР), в противоположность секторальному видовому богатству, уменьшается односторонне на восток, от 24 видов в Фенноскандии до 14 в Западной Чукотке (см. табл. 6), что схоже с характером изменения локальных флор цветковых растений [19]. Это, вероятно, связано с историей развития микокомплексов. Фенноскандийский микокомплекс, несомненно, молодой по сравнению с Чукотским, существовавшим непрерывно с далеких геологических эпох на территории берингийского моста в месте соединения Ев-

разии с Америкой, способствовавшего обмену между их биотами [11, 26, 27].

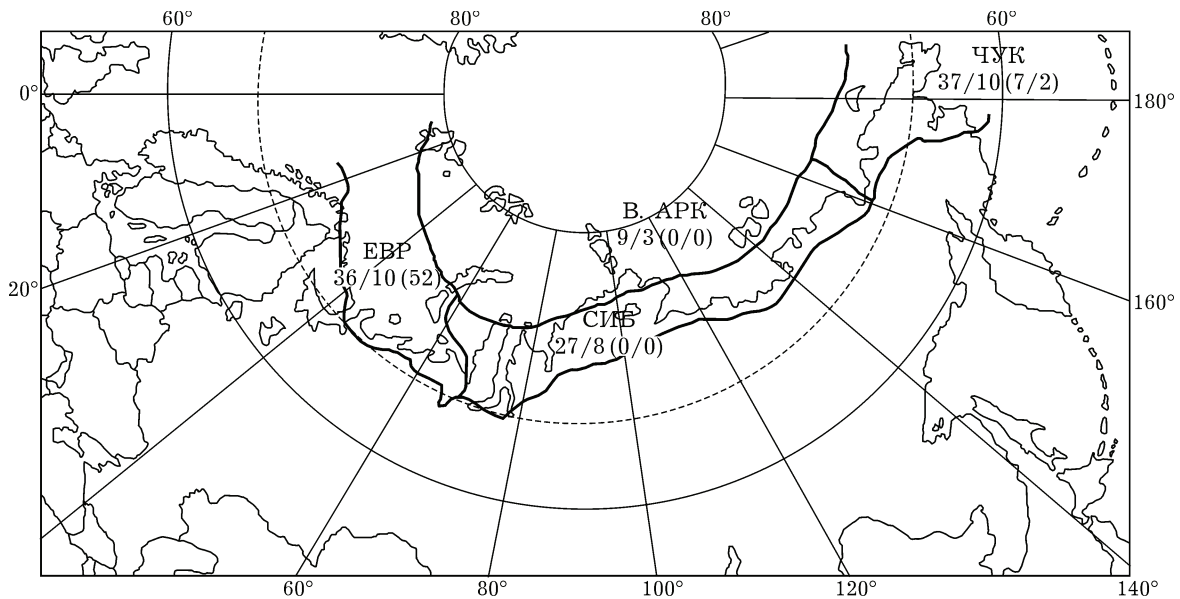
Как показывают результаты данной работы, комплексы клавариоидных грибов различных районов евразийской Арктики существенно отличаются друг от друга. По всем рассмотренным параметрам приокеанические долготные секторы отличаются от континентальных. Наибольшие различия выявлены между Фенноскандийским и Восточно-Чукотским секторами. С Фенноскандийским сектором схожи Канино-Печорский и Новоземельско-Полярноуральский, вместе образующие группу европейских (атлантических) секторов. Между Уралом и расположенным восточнее Ямало-Гыданским сектором происходит скачкообразное обеднение микокомплекса на видовом и родом уровне, с одновременным существенным изменением в таксономической структуре. Ямало-Гыданский сектор оказывается близок к другим континентальным, сибирским комплексам – Таймырскому, Анабаро-Оленекскому и Яно-Колымскому. Восточнее, Западно-Чукотский комплекс близок к Восточно-Чукотскому. Таким образом, в отличие от фитогеографического разделения евразийской Арктики, которое подразумевает наличие 12 долготных секторов, по микологическим данным евразийская Арктика включает всего три сектора (района): два приокеанических – Европейский (ФС-УР) и Чукотский (ЗЧ-ВЧ) – и один континентальный – Сибирский (ЯГ-ЯК). Схожий вывод о существовании значимой границы между УР и ЯГ сделан при анализе распределения лишайников Арктики, где УР относится к “европейскому” региону, а ЯГ – к “сибирскому” [23]. С другой стороны, распределение мхов показывает близость ЯГ с УР, которые объединяются в единый регион – “Европейская часть + Западная Сибирь” [27].

Разница существует не только между долготными секторами, но и между широтными подзонами. Лишь 14 % видов клавариоидных грибов способны существовать во всем широтном градиенте Арктики (*Multiclavula corynoides*, *M. vernalis*, *Typhula crassipes*, *T. culmigenf*, *T. lutescens*, *T. variabilis*), от арктических пустынь до южных гипоарктических тундр (см. табл. 3). Как показали наши ис-

следования, наиболее северные микокомплексы (арктических пустынь и северных арктических тундр) существенно отличаются от микокомплексов южных районов (южных арктических тундр, северных и южных гипоарктических тундр), ($\chi^2 = 6,87-9,24$, $p = 0,001$) [1, 7, 8, 10, 14]. Видовое богатство “северных” зонально-секторальных микокомплексов варьирует в пределах от 3 до 9 видов, тогда как в “южных” эти показатели заметно выше – от 12 до 37 видов (см. табл. 2). В целом, в “северных” микокомплексах отмечено всего 9 видов, а в “южных” – 44 вида. Сходство между двумя зональными микокомплексами низкое – 0,34. Существенная разница имеется и на родовом уровне: в “северных” микокомплексах насчитывается всего три рода грибов (варьирование по зонально-секторальным микокомплексам – 2–3 рода), а в “южных” – 12 родов (варьирование – 5–10 родов) (см. табл. 2). Стоит заметить, что высокоарктический микокомплекс, несмотря на свою существенную обедненность, характеризуется специфическим набором и пропорциями на родовом уровне. Так, здесь доминируют два рода: *Typhula*, включающий 66 % всех видов комплекса, и *Multiclavula*, включающий 23 % видов (тогда как род *Clavaria* включает всего 11%). Подобный набор видов и родов, а также их соотношения не встречаются ни в районах Арктики, ни в других зональных комплексах клавариоидных грибов мира. Подобную психрофильную группу, вероятно, можно рассматривать в качестве соответствующего микогеографического эталона.

Таким образом, наиболее северные микокомплексы (подзоны А и В) существенно отличаются от микокомплексов, расположенных южнее (подзоны С-Е), что продемонстрировано и в работах по отдельным секторам Арктики [1, 7, 8, 10, 14]. При этом Верхняя Арктика – бедная и простая, существенно отличается от Нижней Арктики – богатой и сложной, с тремя долготными микорайонами (см. выше). Такая разница позволяет придать Верхней Арктике статус четвертого микогеографического района евразийской Арктики (см. рисунок).

Выявленное сходство видового, родового состава и таксономической структуры комплексов клавариоидных грибов евразийской



Схематическое подразделение арктического комплекса клавариоидных грибов Евразии на четыре микogeографических района.

В. АРК – Высокая Арктика; ЕВР – Европейский; СИБ – Сибирский; ЧУК – Чукотский. В числителе – число видов, в знаменателе – число родов (в скобках – число специфичных видов/родов)

Арктики указывает, что она представляет собой обедненный вариант бореальной микобиоты и не является самостоятельной микogeографической областью, будучи лишь частью арктобореальной микogeографической области [1]. Анализ распределения лишайников позволяет сделать схожий вывод [28].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Клавариоидные грибы – жизненная форма, наиболее адаптированная среди афиллофоровых к экстремальным условиям Арктики. Это позволяет ей формировать специализированные сообщества грибов, представленные двумя группами: психрофильными симбиотическими базидиолишайниками рода *Multiclavula* и склеротриальным родом *Typhula*, а также паразитическими представителями склеротриального рода *Typhula*, вызывающими “снежную плесень”. То есть стратегия образования “склеротриальных” покоящихся стадий и “базидиолишайников” способствует освоению клавариоидными грибами областей биоклиматического пессимума Верхней Арктики, препятствующего развитию других групп афиллофоровых грибов.

Выявленный комплекс представляет обедненный вариант бореального (горно-бореального) аналога с упрощенным видовым составом. Однако в целом видовой состав и таксономическую структуру нельзя назвать монотонными и простыми. Для них характерны различия, соизмеримые с более сложно устроенными лесными микокомплексами.

Наиболее богатыми являются два приокеанических сектора: Восточная Чукотка (37 видов) и Фенноскандия (36 видов), тогда как в континентальных сибирских секторах этот показатель падает на треть (до 25 видов). Установлена существенная разница в видовом составе между долготными ($K_{sc} = 0,76$) и широтными ($K_{sc} = 0,34$) секторами. Четверть родов (25 %) и видов (23 %) характерны лишь для одного сектора из девяти, причем все они собраны только в двух приокеанических секторах: Фенноскандия и Восточная Чукотка. С другой стороны, лишь 59 % видов и 66 % родов встречаются во всех секторах (или во всех, кроме одного). Эти результаты близки к данным, полученным для среднетаежных районов, что противоречит мнению о “простом и однообразном” тундровом микокомплексе.

Богатство видового состава клавариоидной жизненной формы в Арктике значимо коррелирует с видовым богатством цветковых растений (особенно гемикриптофитов) и среднегодовым количеством осадков (интегральный показатель уровня континентальности).

По сходству и различию родовидового состава, набору специфичных видов и родов, а также набору доминирующих видов для отдельных секторов евразийская Арктика может быть подразделена на четыре микгеографических района. Два из них (Европейский и Чукотский) наиболее богатые, в них присутствует максимальное число специфичных видов и родов. Сибирский район и Высокая Арктика заметно беднее и не имеют в своем составе специфического компонента.

Автор выражает глубокую признательность М. Скьерли (г. Тромсе), Х. Котиранта (г. Хельсинки), С. Н. Пенькову (г. Нарьян-Мар), С. В. Маленьких (г. Екатеринбург), О. Г. Добровольскому (г. Норильск), А. Н. Шуман (г. Красноярск), Д. Н. Ткаченко (пос. Черский), И. Э. Суворову (г. П.-Камчатский) за помощь в сборе материала.

ЛИТЕРАТУРА

- Shiryayev A. G. Distribution and diversity of the clavarioid fungi in the Eurasian Arctic // Abstracts of XVI Congress of European Mycologists. Greece, Halkidiki, 2011. P. 151–152.
- Lange M. Macromycetes. Part III. Greenland Agaricales 2. Ecological and plant geographical studies // Medd. Gronland. 1957. Vol. 148(2). P. 1–125.
- Казанцева Л. К. К флоре базидиальных грибов Полярного Урала // Зап. Свердл. отд. ВБО. 1970. Вып. 5. С. 216–221.
- Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы Урала: дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 194 с.
- Ширяев А. Г. Анализ распространения клавариоидных грибов в тундрах полуострова Ямал // Новости сист. низш. раст. 2008. Т. 42. С. 113–123.
- Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы тундровой и лесотундровой зон Кольского полуострова (Мурманская область) // Там же. 2009. Т. 43. С. 134–149.
- Ширяев А. Г. Пространственная структура арктических комплексов клавариоидных грибов // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2010. № 11. С. 39–49.
- Ширяев А. Г. Разнообразие клавариоидных грибов в тундрах Таймыра // Новости сист. низш. раст. 2011. Т. 45. С. 133–145.
- Ширяев А. Г. Клавариоидные грибы Канино-Печорской тундры // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46, вып. 4. С. 29–35.
- Ширяев А. Г. Биоразнообразие клавариоидных грибов тундровой зоны Якутии // Новости сист. низш. раст. 2012. Т. 46. С. 120–127.
- Ширяев А. Г. Географические особенности тундровой и таежной биоты клавариоидных грибов Чукотки // Бюл. МОИП. Сер. биол. 2013. Т. 118, вып. 5. С. 37–48.
- Ширяев А. Г. Биота клавариоидных грибов севера Фенноскандии: тундровая или таежная структура? // Труды Карел. НЦ. Сер. биогеогр. 2013. Вып. 2. С. 55–64.
- Shiryayev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. III. Tundra zone // Микология и фитопатология. 2006. Т. 39, вып. 4. С. 294–306.
- Shiryayev A. G., Mukhin V. A. Clavarioid-type fungi of Svalbard: their spatial distribution in the European High Arctic // North American Fungi. 2010. Vol. 5, N 5. P. 67–84.
- 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. Екатеринбург, 2012. С. 311–313.
- Walker D. A., Reynolds M. K., Daniels F. J. A. et al. The Circumpolar Arctic vegetation map // J. of Vegetation Science. 2005. Vol. 16. P. 267–282.
- Kirk P. M. et al. Dictionary of Fungi. 10th edition. CABI, UK, 2008.
- Knudsen H., Shiryayev A. G. Funga Nordica: 2nd edition. Agaricoid, boletoid, clavarioid, cypheloid and gastroid genera / Alloclavaria, Clavaria, Clavulinopsis, Pterula, Macrotyphula, Mucronella, Ramariopsis, Typhula / eds. H. Knudsen, J. Vesterholt. Copenhagen: Nordsvamp, 2012. 1083 p.
- Юрцев Б. А., Зверев А. А., Катенина А. Е. и др. Пространственная структура видового разнообразия локальных и региональных флор азиатской Арктики // Ботан. журн. 2004. Т. 89, № 11. С. 1689–1727.
- Heikkinen O. Boreal forests and northern and upper timberline. The physical geography of Fennoscandia. The Oxford Regional Environments Series / Seppälä M. (ed). Oxford: Oxford Univ. Press, 2005. P. 185–200.
- Климат СССР. Районирование и статистические параметры климатических факторов для технических целей / Гос. комитет СССР по гидромет. и контролю природ. среды. ГОСТ 16350-80. М., 1981. 114 с.
- Stephenson S. L., Novozhilov Yu. K., Schnittler M. Distribution and ecology of myxomycetes in high-latitude regions of northern hemisphere // J. Biogeogr. 2000. Vol. 27. P. 741–754.
- Урбанавичюс Г. П. Особенности разнообразия лишайнофлоры России // Изв. РАН. Сер. geogr. 2011. № 1. С. 66–87.
- Mukhin V. A. Stability and adaptive potential of the subarctic biota of xylophilic Basidiomycetes in Eurasia // Proc. Intern. Sci. Willem Barents Memor. Arctic Conserv. Symp. Heritage of the Russian Arctic / eds. Ebbinge B. S. et al. Moscow: Ecopros Publ., 2000. P. 74–85.

25. Borgen T., Elborne S. A., Knudsen H. A check-list of the Greenland Basidiomycetes // *Medd. Grønland, Bioscience*. 2006. Vol. 56. P. 37–59.
26. Андреев М. П., Котлов Ю. В., Макарова И. И. Биологическое разнообразие лишайников русской Арктики // *Новости сист. низш. раст.* 1996. Т. 31. С. 82–94.
27. Афонина О. М., Чернядьева И. В. Итоги изучения флоры листостебельных мхов русской Арктики // Там же. С. 151–167.
28. Feuerer T., Hawksworth D. L. Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of check-lists data based on Takhtajan's floristic regions // *Biodivers. Conserv.* 2007. Vol. 16. P. 85–98.

Spatial Heterogeneity of the Species Composition of a Clavarioid Fungi's Complex in the Eurasian Arctic

A. G. SHIRYAEV

*Institute of Plant and Animal Ecology, UrB RAS
620144, Ekaterinburg, 8 Marta str., 202
E-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com*

Large-scale studies of the mycocomplex of Eurasian Arctic were carried out, with the model group of macromycetes – clavarioid fungi as an example. The species composition was revealed in all longitudinal sectors and latitudinal subzones; its comparative analysis was carried out. It was established that the clavarioid life form is best adapted to the extremal psychrophilic conditions of Arctic among other groups of aphylophorous fungi. It is demonstrated that ocean-side sectors are most rich, while the continental ones are essentially scanty. The distribution of the species composition of fungi agrees with the similar distribution for flowering plants, especially for hemicryptophytes. The annual amount of precipitation appears as the leading climatic factor. The established differences allow one to subdivide the Eurasian Arctic into four mycogeographic regions: Atlantic (European), Siberian, Chukotka (Bering) region, and the High Arctic.

Key words: Arctic, adaptation, biogeography, diversity, distribution, clavarioid fungi, macroecology, structure, tundra, extremal localities.