

Изменение структуры и продуктивности биоты агарикоидных базидиомицетов по результатам многолетнего мониторинга в сосновых лесах Пермского края (подзона южной тайги)

В. С. БОТАЛОВ¹, Л. Г. ПЕРЕВЕДЕНЦЕВА², А. С. ШИШИГИН²

¹ Пермский государственный аграрно-технологический университет
им. акад. Д. Н. Прянишникова
614000, Пермь, ул. Петропавловская, 23
E-mail: vitalywc@yandex.ru

² Пермский государственный национальный исследовательский университет
614990, Пермь, ул. Букирева, 15
E-mail: perevperm@mail.ru

Статья поступила 13.02.2018

Принята к печати 01.04.2018

АННОТАЦИЯ

Подведены итоги 40-летнего мониторинга биоты агарикоидных базидиомицетов в четырех типах сосновых лесов Пермского края (подзона южной тайги). Установлено, что число видов грибов в сосновых лесах колеблется от 80 (сосняк сфагновый) до 194 (сосняк лишайниково-вейниковый). Показано изменение видового состава агарикоидных грибов и увеличение их общего разнообразия по периодам наблюдений. Проведен анализ эколого-трофической структуры, определены виды-доминанты по числу и биомассе базидиом. Несмотря на изменение видового состава, сложившееся соотношение эколого-трофических групп грибов в каждом типе леса из года в год практически остается прежним. Общей чертой является преобладание во всех сосновых лесах микоризных грибов как по числу видов (55,5–61,2 % от общего числа видов в ценозе), так и по продуктивности (52 % от общего числа базидиом и 94 % от общей биомассы базидиом). Изучена связь между разнообразием и продуктивностью микобиоты с основными климатическими факторами. Показано, что июльские осадки влияют положительно на “плодоношение” агарикоидных грибов в августе в сосняках с умеренным режимом влажности ($r_s = 0,73$) и, наоборот, отмечено отрицательное воздействие июньских осадков в заболоченных ценозах ($r_s = -0,70$).

Ключевые слова: агарикоидные базидиомицеты, климат, мониторинг, сосновые леса, экология грибов.

Сосновые леса в пределах южно-таежных пихтово-еловых лесов Пермского края являются коренными сообществами, растущими в основном на песчаных берегах р. Камы. Флора сосновых лесов отличается довольно бед-

ным видовым составом, сукцессионные процессы протекают медленно [Овеснов, 2000]. Грибы связаны с древесными растениями консортными отношениями и играют в экосистемах роль стабилизирующего фактора. Од-

нако работы, посвященные изучению динамики биоты агарикоидных грибов в сообществах, немногочисленны [Straatsma et al., 2001; Lagana et al., 2002; Gange et al., 2018; Karavani et al., 2018; и др.], а для такого обширного региона, как Урал, – отсутствуют.

Изменение видового состава агарикоидных базидиомицетов, соотношения эколого-трофических групп и доминирующих видов может свидетельствовать о состоянии биогеоценозов, их устойчивости, о происходящих в них сукцессионных процессах. Одними из характеристик состояния биоты агарикоидных грибов являются количественные показатели: биомасса и число базидиом как отдельных видов, так и эколого-трофических групп. На “плодоношение” агарикоидных грибов оказывают влияние различные факторы: наличие и достаточное количество питательных веществ, оптимальные для формирования базидиом температура, влажность воздуха и почвы, погодные условия текущих и предыдущих месяцев и лет, жизненное состояние видов грибов, способность выдерживать внутри- и межвидовую конкуренцию и др. [Бурова, 1986; Шубин, 1990; Иванов, 2016; Alday et al., 2017; Avis et al., 2017; Gange et al., 2018; и др.].

В связи с этим, цель исследований – изучение многолетней динамики структуры и продуктивности биоты агарикоидных базидиомицетов в четырех типах сосновых лесов Пермского края. Для реализации поставленной цели решались следующие задачи: 1) выявить видовой состав агарикоидных грибов в разных типах сосновых лесов; 2) проследить динамику изменений таксономической и экологической структуры изучаемой группы грибов; 3) определить доминирующие виды по биомассе и по числу базидиом; 4) выявить зависимость “плодоношения” грибов от количества осадков и температуры воздуха, в рамках изучения микобиоты.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследований расположен на востоке Восточно-Европейской равнины в подзоне южной тайги (Пермский край, ООПТ “Верхняя Кважва”; 58°38′ с. ш., 56°38′ в. д.). В формировании климата здесь заметную

роль играет Камское водохранилище, сглаживая суточный и сезонный ход температуры, а также повышая влажность воздуха в летний период. Среднегодовая температура воздуха составляет +1,5 °С, за год выпадает в среднем 557 мм осадков [Шкляев, Шкляева, 2006].

Планомерное изучение агарикоидных базидиомицетов на территории Пермского края в сообществах, не подверженных антропогенной нагрузке, начато в 1975 г. и продолжается до настоящего времени. Исследования вели стационарным методом в сосняках: лишайниково-вейниковом, брусничном, сфагновом и чернично-сфагновом на площадях размером 50 × 20 м, заложенных в 1975 г. по одной в каждом типе леса. Первый период наблюдений проводили в 1975–1977 гг., второй – в 1994–1996 гг., третий – в 2010–2012 гг. С пробных площадей в течение августа (три посещения с интервалом в 10 дней), т. е. в период наибольшего появления базидиом, собирали все плодовые тела агарикоидных грибов, учитывали их число и воздушно-сухую биомассу по видам, отбирали образцы для последующей идентификации. Дополнительно в сентябре учитывали видовой состав грибов (одно посещение) [Переведенцева, 1985, 1999; Переведенцева, Боталов, 2015]. Данные, полученные в 2010–2012 гг., сравнивали с результатами предыдущих периодов наблюдений. Впоследствии все данные объединяли для проведения общего анализа состояния и изменения биоты агарикоидных базидиомицетов в сосновых лесах.

Принадлежность к эколого-трофическим группам устанавливали по литературным данным и наблюдениям в природе. За основу взята шкала эколого-трофических групп А. Е. Коваленко (с дополнениями) [Коваленко, 1980; Столярская, Коваленко, 1996]. К доминантам отнесены виды, составляющие 5 % или более от общего числа плодовых тел или их суммарной биомассы за август [Vochus, Vabos, 1960]. Названия и объем таксонов (семейств, родов) приведены по системе, принятой М. Мозером [Mozer, 1983] с некоторыми изменениями [Переведенцева, 1999], так как I и II периоды проведены в соответствии с этой системой. Геоботанические описания

во все периоды выполнены согласно В. Н. Сукачеву и Е. В. Зонну [1961].

Для оценки сходства биогеоценозов по видовому составу агарикоидных грибов использовали коэффициент Жаккара [Шмидт, 1973]:

$$J = \frac{c}{a + b - c} \cdot 100 \%,$$

где J – коэффициент сходства; c – число общих видов в двух сравниваемых ценозах; a , b – число видов в каждом из биогеоценозов. Пределы значений коэффициента Жаккара от 0 до 100 %, при этом нулевое значение свидетельствует об отсутствии общих видов, а значение, равное 100, указывает на полное сходство.

Для оценки влияния погодных условий на изменение продуктивности и числа выявляемых видов агарикоидных грибов, в рамках изучения микобиоты, проводили корреляционный анализ с использованием метода ранговой корреляции Спирмена (r_s). Результат считали статистически значимым, если r -уровень не превышал 0,05 [Трухачева, 2012]. Математическую обработку осуществляли при помощи программ Microsoft Office Excel 2013 и StatSoft Statistica 10.

Корреляционный анализ проводили в сумме для всех сосняков, отдельно для каждого типа леса, а также для ценозов, объединенных в две группы в соответствии с особенностями гидротермического режима. Рассчитывали корреляции климатических показателей со следующими характеристиками микобиоты: число видов за август – сентябрь, число базидиом и их суммарная биомасса за август; число видов за август – сентябрь, число базидиом и их суммарная биомасса за август в ведущих эколого-трофических группах (микоризные грибы, ксилотрофы, подстилочные сапротрофы, бриотрофы); суммарная биомасса и число базидиом доминирующих видов грибов, выявленных за август. В качестве климатических показателей использовали данные метеостанции г. Добрянка [Метеорологический ежемесячник..., 1975–1977, 1994–1996; Погода..., 2012]: сумма положительных температур за май – август (°С), средняя месячная температура воздуха за май – сентябрь (°С), сумма осадков по месяцам (май – сентябрь) (мм), сумма

осадков за май – август (мм), сумма осадков по декадам августа (мм).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Эколого-ценотическая характеристика исследуемых биогеоценозов. Сосняк лишайниково-вейниковый располагается на дюнных всхолмлениях третьей боровой террасы р. Кама, на месте частично выгоревшего соснового леса. Возраст ценоза около 75–95 лет. Состав древостоя 9С1Б. Сомкнутость крон 0,4. В подросте – *Pinus sylvestris* L., изредка встречается *Larix sibirica* Ledeb. Подлесок не выражен. В травяно-кустарничковом ярусе, проективное покрытие которого 20 %, преобладают *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth и *C. arundinacea* (L.) Roth. Лишайниковый покров почти сплошной, состоит в основном из видов рода *Cladonia*. Изредка встречаются зеленые мхи – *Dicranum* sp., *Polytrichum* sp. Валежника очень мало. Почва дерново-подзолистая, супесчаная.

Сосняк брусничный расположен на дюнных всхолмлениях третьей боровой террасы р. Кама и образовался на месте выгоревшего соснового леса. Возраст ценоза 75–95 лет. Состав древостоя 10С. Сомкнутость крон 0,6. В подросте – *Pinus sylvestris*. Выражен подлесок из *Sorbus aucuparia* L. В травяно-кустарничковом ярусе, проективное покрытие которого около 50 %, преобладают *Vaccinium vitis-idaea* L. и *V. myrtillus* L. Моховой покров представлен видами родов *Dicranum*, *Polytrichum*, *Pleurozium*, *Hylocomium*. Валежника мало. Почва дерново-подзолистая, супесчаная.

Сосняк сфагновый занимает равнинное плато, представляет собой облесенное верховое болото, коренное сообщество, возраст которого 75–85 лет. Состав древостоя 10С+Б. Сомкнутость крон 0,4. Подрост состоит из *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens* Ehrh. Подлесок не выражен. В кустарничковом ярусе преобладает *Chamaedaphne calyculata* (L.) Moench с примесью *Ledum palustre* L. В травяно-кустарничковом ярусе встречаются *Vaccinium myrtillus* L., *Eriophorum vaginatum* L. и *Oxycoccus palustris* Pers. Моховой покров сплошной, состоит из сфагновых мхов. Валежника очень мало. Почва торфянистая, мощностью более 120 см.

Сосняк чернично-сфагновый располагается на равнинном плато, представляет собой облесенное верховое болото, коренное сообщество, возраст которого 95–105 лет. Состав древостоя 10С. Сомкнутость крон 0,4. В подросте – *Pinus sylvestris* и *Betula pubescens*. Подлесок не выражен. Кустарниковый ярус состоит из *Chamaedaphne calyculata* и *Ledum palustre*. В травяно-кустарничковом ярусе, проективное покрытие которого около 20 %, преобладают *Vaccinium vitis-idaea* L. и *Oxycoccus palustris*, встречаются различные виды осок. Моховой покров сплошной, образован сфагновыми мхами. Валежника мало. Почва торфянистая, мощностью более 120 см.

В сосновых лесах, по периодам исследований, выявлялось от 12 (сфагновый и чернично-сфагновый сосняки) до 33 (сосняк брусничный) видов высших сосудистых растений. Со временем (I ↔ II ↔ III) их видовой состав являлся относительно стабильным ($J =$

$= 69–96$), видовой состав древостоя не изменялся. В сосняках лишайниково-вейниковом и брусничном со II периода на 20 % увеличилось обилие зеленых мхов. В олиготрофных сообществах продолжается интенсивное нарастание сфагновых мхов. В сосняке чернично-сфагновом во II период отмечено усиление болотообразовательного процесса: застаивание воды, увеличение обилия сфагновых мхов, снижение проективного покрытия травяно-кустарничкового яруса с 50 % в I период до 20 % во II и III.

Таксономический состав агарикоидных базидиомицетов. В сосновых лесах за все время исследований (1975–1977, 1994–1996, 2010–2012 гг.) обнаружено 304 вида и внутривидовых таксона агарикоидных базидиомицетов, относящихся к 51 роду и 15 семействам (см. таблицу).

Наибольшее число выявленных видов относится к семействам Cortinariaceae (35,2–

Таксономический состав агарикоидных базидиомицетов исследуемых сосновых лесов за все время наблюдений (1975–1977, 1994–1996, 2010–2012 гг.)

Семейство (число родов / число видов)	Род (общее число видов)	В том числе, видов			
		СЛ	СБР	ССФ	СЧС
Agaricaceae (1/6)	<i>Cystoderma</i> (6)	5	5	–	–
Amanitaceae (1/10)	<i>Amanita</i> (10)	7	6	2	2
Bolbitiaceae (1/1)	<i>Conocybe</i> (1)	1	–	–	–
Boletaceae (6/19)	<i>Boletus</i> (2), <i>Chalciporus</i> (1), <i>Gyroporus</i> (1), <i>Leccinum</i> (6), <i>Suillus</i> (8), <i>Xerocomus</i> (1)	15	9	5	3
Coprinaceae (2/4)	<i>Coprinus</i> (2), <i>Psathyrella</i> (2)	4	–	–	–
Cortinariaceae (7/114)	<i>Cortinarius</i> (73), <i>Galerina</i> (17), <i>Gymnopilus</i> (5), <i>Hebeloma</i> (7), <i>Inocybe</i> (10), <i>Phaeogalera</i> (1), <i>Rozites</i> (1)	72	64	43	32
Entolomataceae (2/14)	<i>Clitopilus</i> (1), <i>Entoloma</i> (13)	8	7	3	3
Gomphidiaceae (1/1)	<i>Chroogomphus</i> (1)	1	1	1	1
Hygrophoraceae (1/1)	<i>Gliophorus</i> (1)	–	1	–	–
Paxillaceae (2/3)	<i>Hygrophoropsis</i> (1), <i>Paxillus</i> (2)	2	3	1	2
Pluteaceae (1/1)	<i>Pluteus</i> (1)	1	–	1	1
Polyporaceae (3/3)	<i>Lentinus</i> (1), <i>Pleurotus</i> (1), <i>Polyporus</i> (1)	3	1	–	–
Russulaceae (2/34)	<i>Lactarius</i> (10), <i>Russula</i> (24)	24	25	10	9
Strophariaceae (4/12)	<i>Hypholoma</i> (6), <i>Pholiota</i> (2), <i>Psilocybe</i> (2), <i>Tubaria</i> (2)	4	6	4	3
Tricholomataceae (17/81)	<i>Baeospora</i> (1), <i>Cantharellula</i> (1), <i>Clitocybe</i> (11), <i>Collybia</i> (10), <i>Laccaria</i> (3), <i>Lepista</i> (1), <i>Marasmius</i> (3), <i>Melanoleuca</i> (1), <i>Micromphale</i> (1), <i>Mycena</i> (28), <i>Omphalina</i> (3), <i>Rickenella</i> (1), <i>Strobilurus</i> (1), <i>Tephroclybe</i> (3), <i>Tricholoma</i> (7), <i>Tricholomopsis</i> (2), <i>Xeromphalina</i> (4)	47	54	17	24
15	51 (304)	194	182	87	80

Примечание. СЛ – сосняк лишайниково-вейниковый; СБР – сосняк брусничный; ССФ – сосняк сфагновый; СЧС – сосняк чернично-сфагновый.

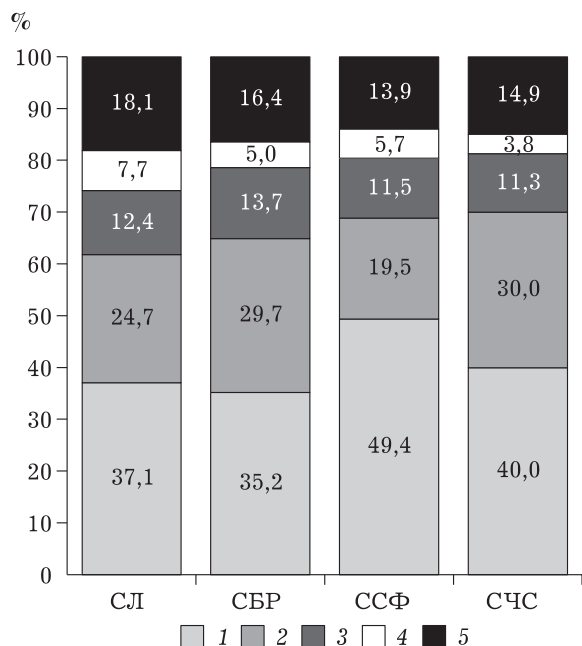


Рис. 1. Соотношение ведущих семейств агарикоидных базидиомицетов в исследуемых биогеоценозах за все время наблюдений (в процентах от общего числа видов за 1975–2012 гг. для каждого из ценозов): СЛ – сосняк лишайниково-вейниковый, СБР – сосняк брусничный, ССФ – сосняк сфагновый, СЧС – сосняк чернично-сфагновый; 1 – Cortinariaceae, 2 – Tricholomataceae, 3 – Russulaceae, 4 – Boletaceae; 5 – прочие

49,4 % от общего числа видов в разных сосняках), Tricholomataceae (19,5–30,0 %) и Russulaceae (11,3–13,7 %). Указанные семейства содержат 74,2–81,3 % всех обнаруженных видов грибов в разных ценозах. Меньшим числом видов представлены семейства Boletaceae (3,8–7,7 %), Entolomataceae (3,4–3,8 %), Strophariaceae (1,5–4,6 %) и Amanitaceae (2,3–3,6 %) (рис. 1).

В спектре ведущих выявлены следующие роды: *Cortinarius* (24,0 % от всех видов в сосновых лесах), *Mycena* (9,2 %), *Russula* (7,9 %), *Galerina* (5,6 %), *Entoloma* (4,3 %), *Clitocybe* (3,6 %), *Amanita* (3,3 %), *Collybia* (3,3 %), *Inocybe* (3,3 %), *Lactarius* (3,3 %). Они представлены 206 видами и составляют 67,8 % от всех обнаруженных видов. В каждом из сосняков по числу видов преобладает род *Cortinarius* (23,1–34,5 %). По годам наблюдений выявлено 9–63 % от общего числа видов грибов для каждого сосняка. Наиболее разнообразными и богатыми в видовом отношении оказались

ценозы с умеренным режимом влажности (182–194 вида).

Принимая во внимание, что видовое разнообразие грибов оценивается только по наличию или отсутствию базидиом, а скрытое разнообразие не поддается учету, все виды, обнаруживаемые на учетной площади, включали в общий список. Со временем прослеживается тенденция накопления общего выявленного разнообразия агарикоидных грибов (рис. 2).

Наибольшее число видов грибов, как для каждого из ценозов, так и в сумме для сосняков, выявлялось только один раз – в какой-либо один сезон наблюдений (из 304 таких видов оказалось 86, что составляет 28,3 %) (рис. 3). Меньше всего видов встречено ежегодно и одновременно во всех сосняках. Постоянными для сосновых лесов являются: *Lactarius rufus* (Scop.) Fr., *L. helvus* (Fr.) Fr., *Gymnopus androsaceus* (L.) J. L. Mata & R. H. Petersen, *G. perforans* (Hoffm.) Antonín & Noordel., *Suillus variegatus* (Sw.) Kuntze, *Chroogomphus rutilus* (Schaeff.) O. K. Mill., *Cortinarius semisanguineus* (Fr.) Gillet, *Collybia tuberosa* (Bull.) P. Kumm., *Cantharellula umbonata* (J. F. Gmel.) Singer и др.

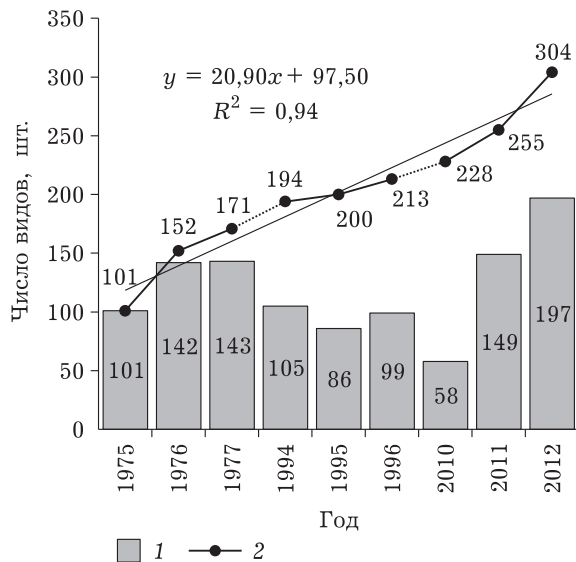


Рис. 2. Изменение видового разнообразия агарикоидных базидиомицетов по годам наблюдений в сумме для всех сосновых лесов: 1 – число видов за год наблюдений; 2 – накопление общего выявленного разнообразия

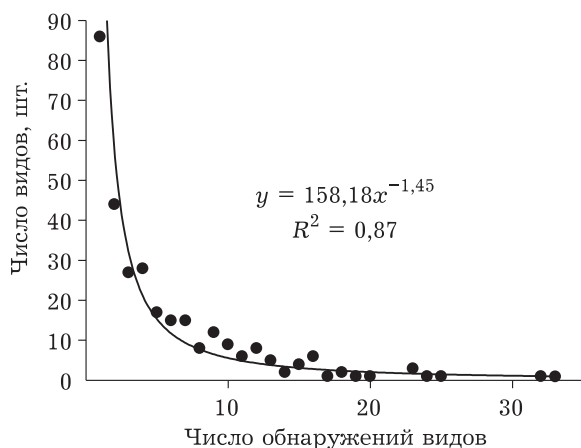


Рис. 3. Выявление видов грибов в сосновых лесах за все время исследований (аппроксимация степенной функцией)

По периодам наблюдений, в каждом из ценозов происходило изменение видового состава грибов. Наиболее стабильным видовой состав оказался в сосняках сфагновом ($J = 41-59$) и брусничном ($J = 42-47$). В сосняках чернично-сфагновом ($J = 13-33$) и лишайниково-вейниковом ($J = 28-37$) изменения более существенны. В чернично-сфагновом варьирование видового состава грибов связано с усилением болотообразовательного процесса, а в лишайниково-вейниковом как наиболее ксерофитном ценозе на изменение структуры микобиоты влияют погодные условия текущего года. Виды, характерные для ценозов с умеренным режимом влажности или переувлажненных, в разные годы наблюдений встречаются и в других сосняках. Наибольшее сходство по видовому составу грибов установлено между сфагновым и чернично-сфагновым ($J = 48$), лишайниково-вейниковым и брусничным ($J = 44$) сосняками.

Эколого-трофические группы агарикоидных базидиомицетов. Эколого-трофические группы грибов исследуемых сосняков представлены микоризообразователями (169 видов, или 55,6 % от общего числа видов за все время наблюдений), подстилочными сапротрофами (65 видов; 21,4 %), ксилотрофами (38 видов; 12,5 %), бриотрофами (21 вид; 6,9 %), гумусовыми сапротрофами (семь видов; 2,3 %), микотрофами (три вида; 1,0 %) и копротрофами (один вид; 0,3 %).

Микоризные грибы являются преобладающей группой в каждом из древостоев и составляют 55,5–62,1 % от общего числа ви-

дов в ценозах (рис. 4). По периодам наблюдений их доли в составе микобиоты оставались стабильными, хотя видовой состав существенно изменялся ($J = 7-62$, чаще 30–40). Наиболее разнообразны в видовом отношении семейства Cortinariaceae (53 % от общего числа видов в сосновых лесах), Russulaceae (20 %) и Boletaceae (11 %).

Большинство видов грибов, относящихся к группе подстилочных сапротрофов, зафиксировано в лишайниково-вейниковом (42 вида) и брусничном (46) сосняках, в сравнении с переувлажненными ценозами (10–15). В сосняке чернично-сфагновом выявляемое число видов подстилочных сапротрофов с каждым периодом снижалось, а для остальных ценозов – увеличивалось. Наиболее стабильным видовой состав подстилочных сапротрофов оказался в сфагновом ($J = 44-60$) и брусничном ($J = 45-54$) сосняках. Максимальные изменения отмечены в сосняке чернично-сфагновом ($J = 0-29$). 71 % всех подстилочных сапротрофов относится к семейству Tricholomataceae.

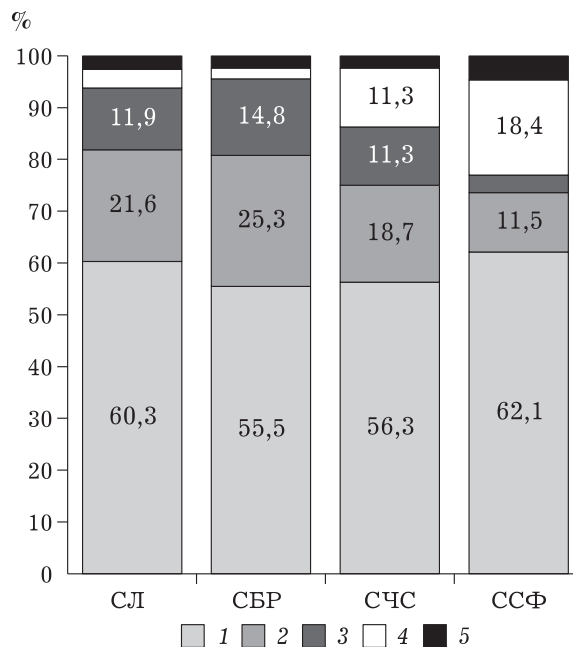


Рис. 4. Соотношение эколого-трофических групп грибов по биогеоценозам (в процентах от общего числа видов для каждого сосняка): СЛ – сосняк лишайниково-вейниковый, СБР – сосняк брусничный, СЧС – сосняк чернично-сфагновый, ССФ – сосняк сфагновый; 1 – микоризообразователи, 2 – подстилочные сапротрофы, 3 – ксилотрофы, 4 – бриотрофы, 5 – прочие

Почти все виды ксилотрофов выявлены в брусничном (27 видов) и лишайниково-вейниковом (23) сосняках, их видовой состав со временем изменялся ($J = 18-38$). В сфагновом и чернично-сфагновом древостоях отмечено три и девять видов грибов соответственно. Большинство ксилотрофов относится к семействам Tricholomataceae (34 % от всех выявленных ксилотрофов), Cortinariaceae (32 %) и Strophariaceae (16 %).

Наибольшее число видов бриотрофов выявлено для заболоченных сосновых лесов – сфагнового (16 видов) и чернично-сфагнового (девять), их видовой состав со II периода изменялся ($J = 33-44$). Ведущими по числу видов оказались семейства Cortinariaceae (48 % от всех выявленных бриотрофов), Strophariaceae (14 %) и Tricholomataceae (10 %).

Другие эколого-трофические группы составляют 3,6 % от выявленной микобиоты сосновых лесов. Микотрофы – *Collybia cirrhata* (Schumach.) Quél., *C. cookei* (Bres.) J. D. Arnold. и *C. tuberosa* – принимают участие в разложении базидиом видов семейства Russulaceae. К копротрофам относится *Parasola misera* (P. Karst.) Redhead, Vilgalys & Hopper.

Доминирующие виды грибов. В сосновых лесах по периодам наблюдений (1975–1977, 1994–1996, 2010–2012 гг.) встречалось от 13 до 29 видов-доминантов по числу базидиом (за год наблюдений обнаружено 2–7 видов, они составляли 45–99 % от числа базидиом в ценозе), и от 11 до 24 видов-доминантов по биомассе базидиом (за год наблюдений зафиксировано 2–7 видов, они составляли 52–96 % от биомассы базидиом в ценозе). Видовой состав доминантов как по биомассе, так и по числу базидиом со временем изменяется ($J = 0-60$, чаще 15–25).

Большинство доминантов по обоим показателям являются микоризообразователями (57 % от видов-доминантов по числу базидиом и 84 % от видов-доминантов по биомассе базидиом) и относятся к семействам Cortinariaceae, Tricholomataceae, Russulaceae и Boletaceae. Наиболее широко представлены роды: *Cortinarius*, *Russula*, *Hypholoma*, *Suillus*. Доминантами по биомассе базидиом чаще всего являются *Lactarius rufus*, *L. helvus*, *Suillus variegatus*, по числу базидиом – *Gymnopus androsaceus*, *G. perforans*, *Lactarius rufus*.

“Плодоношение” агарикоидных грибов в связи с количеством осадков и температурой воздуха. По данным метеостанции г. Добрянка [Метеорологический ежемесячник, 1975–1977, 1994–1996; Погода..., 2012], за время исследований (1975–1977, 1994–1996 и 2010–2012 гг.), средние месячные температуры воздуха и количество осадков в летние месяцы отличались от средних многолетних данных. Для 2010–2012 гг., по сравнению с предыдущими наблюдениями, зафиксированы более высокие температуры воздуха в июле и августе (особенно в 2010 и 2012 гг.). Наибольшее количество осадков за июль отмечено в 1975 и 2010 гг., наименьшее – в 1994 и 1996 гг. В остальные годы количество осадков за июль приближалось к средним многолетним данным. За август количество осадков чаще всего оказывалось меньше нормы, за исключением 1976, 1994 и 2010 гг., когда их выпадало больше нормы. Таким образом, самыми засушливыми оказались 1975 (мало осадков, низкая температура воздуха) и 2010 гг. (мало осадков в июле, в августе они выпали только в третью декаду, повышенная температура воздуха), а наиболее холодным и дождливым – 1994 г.

В исследуемых сосновых лесах отмечено разное число базидиом и их биомасса (в августе) по сезонам и по периодам наблюдений. Наибольшие “урожаи” грибов по числу базидиом и их воздушно-сухой биомассе выявлены в сосняке сфагново-вейниковом (159 720 шт./га; 77,3 кг/га), а наименьшие – в лишайниково-вейниковом (25 820 шт./га; 13,8 кг/га). Варьирование “урожаев” по обоим показателям оказалось близким для сосняков со схожим гидротермическим режимом – лишайниково-вейникового и брусничного, сфагнового и чернично-сфагнового (рис. 5).

При предварительном анализе характеристик микобиоты (в сумме для всех ценозов) статистически значимых корреляций видового состава, биомассы и числа базидиом агарикоидных грибов с климатическими показателями не выявлено. При корреляционном анализе отдельно для каждого типа леса отмечено, что большинство статистически значимых корреляций характеристик микобиоты за август – сентябрь прослежи-

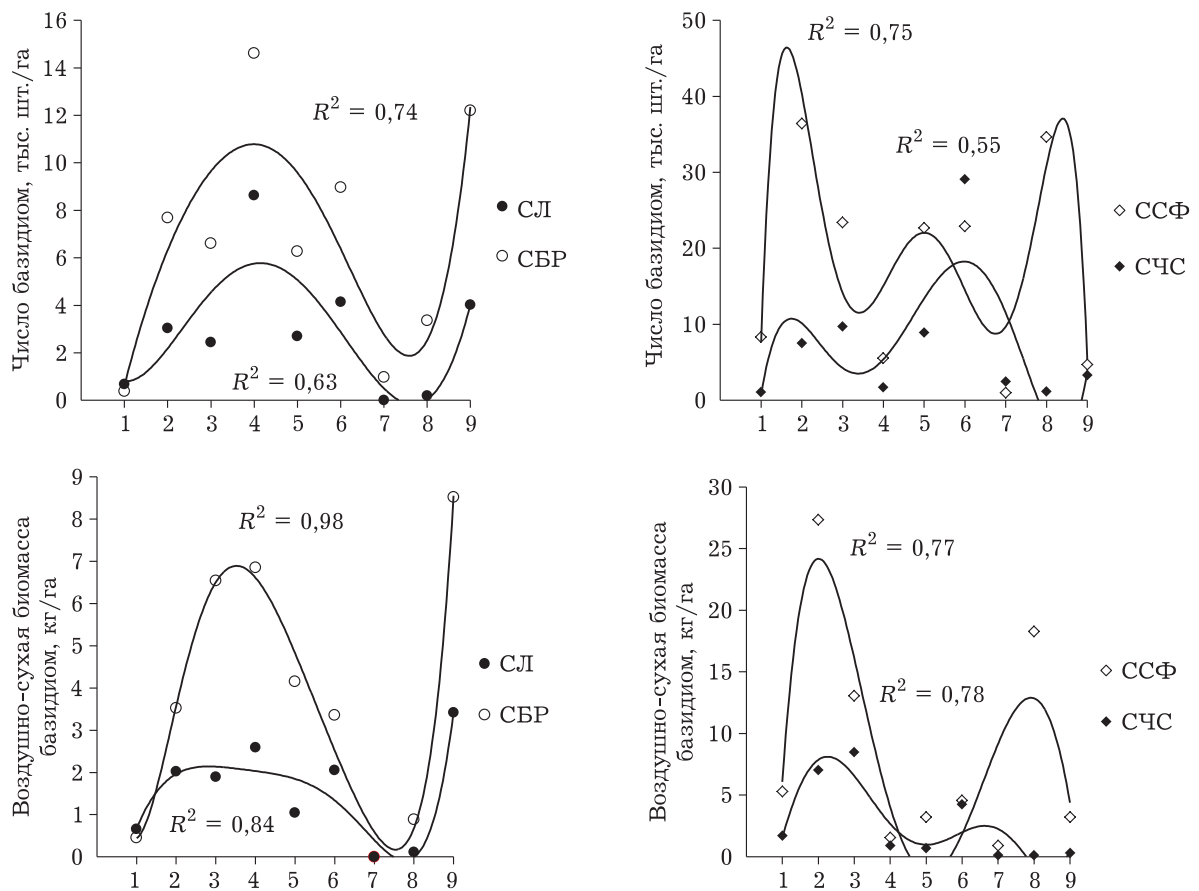


Рис. 5. Динамика “плодоношения” агарикоидных грибов в течение всего срока наблюдений (аппроксимация полиномиальной функцией): СЛ – сосняк лишайниково-вейниковый, СБР – сосняк брусничный, СЧС – сосняк чернично-сфагновый, ССФ – сосняк сфагновый

валяется с климатическими показателями за июнь и июль. Так, с увеличением количества осадков в июле, для сосняка лишайниково-вейникового в августе наблюдается повышение общего числа базидиом всех видов грибов, их суммарной биомассы, числа видов микоризных грибов, их числа базидиом и суммарной биомассы базидиом, а также числа базидиом ксилотрофов ($r_s = 0,68-0,72$). Для сосняка брусничного, аналогично, осадки в июле способствуют “плодоношению”: на учетной площади увеличивается суммарное число базидиом всех видов грибов, а также суммарная биомасса и число базидиом подстилочных сапротрофов ($r_s = 0,72-0,77$) (рис. 6).

С увеличением общего количества осадков за май – август, для указанных ценозов повышается выявляемое за август число базидиом подстилочных сапротрофов и их сум-

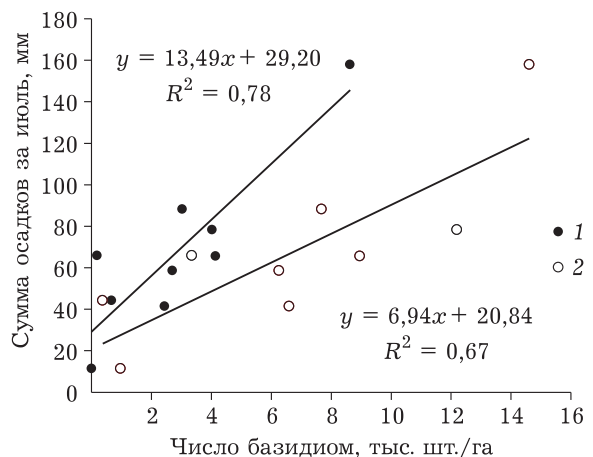


Рис. 6. Диаграмма рассеяния суммы осадков за июль и общего числа базидиом всех видов агарикоидных грибов за август в сосняках: лишайниково-вейниковом (1) и брусничном (2) ($r_{s1} = 0,72$; $r_{s2} = 0,73$; $p < 0,05$)

марная биомасса ($r_s = 0,67-0,80$). Для сосняков с умеренным режимом влажности выявлены положительные корреляции числа видов, числа базидиом, их суммарной биомассы как для ведущих эколого-трофических групп грибов, так и для видов-доминантов, с количеством осадков за июль ($r_s = 0,68-0,77$). Причем для ксерофитного сосняка лишайниково-вейникового отмечено наибольшее число статистически значимых корреляций.

Для заболоченных ценозов отмечено немало значимых корреляций. В сосняке чернично-сфагновом с увеличением количества осадков в июне, сокращается число базидиом микоризных грибов в августе ($r_s = -0,70$), а также число их выявляемых видов за август – сентябрь ($r_s = -0,72$). Однако осадки в июне могут благоприятствовать “плодоношению” бриотрофов в августе (по числу базидиом $r_s = 0,51$; по их биомассе $r_s = 0,52$).

При анализе основных характеристик микобиоты с суммой осадков по декадам августа, для ценозов с умеренным режимом увлажнения выявлены положительные корреляции “плодоношения” грибов в августе с количеством осадков за I декаду августа ($r_s = 0,42-0,50$). Так, для сосняка брусничного повышается общее число базидиом, их суммарная биомасса ($r_s \approx 0,42$), аналогичные показатели микоризных грибов ($r_s = 0,43-0,50$). При увеличении количества осадков за III декаду августа, для заболоченных ценозов выявлено снижение числа и биомассы базидиом бриотрофов в августе ($r_s = -0,38...-0,64$). Дополнительно в сосняке сфагновом наблюдается снижение суммарной биомассы базидиом за август, биомассы и числа базидиом микоризных грибов ($r_s = -0,38...-0,43$).

В рамках проводимого исследования статистически значимые корреляции между средней месячной температурой воздуха и характеристиками микобиоты для каждого биогеоценоза выявлены только в некоторых случаях. Так, в сосняке лишайниково-вейниковом средняя месячная температура воздуха в июле отрицательно коррелирует с биомассой и числом базидиом ксилотрофов ($r_s \approx -0,68$). Для заболоченных ценозов, средние месячные температуры воздуха в июле и августе отрицательно коррелируют с “пло-

доношением” грибов в августе: суммарным числом базидиом всех видов, числом и суммарной биомассой базидиом микоризных грибов ($r_s = -0,42...-0,61$). Однако при повышении средней месячной температуры воздуха в июне, в сосняке чернично-сфагновом увеличивается суммарное число базидиом всех видов грибов за август ($r_s = 0,72$). Для доминирующих видов выявлены корреляции, аналогичные общим характеристикам микобиоты.

Исследуемые ценозы объединены в две группы в соответствии с особенностями гидротермического режима. В одну группу включены лишайниково-вейниковый и брусничный сосняки (СЛ–СБР), в другую – сфагновый и чернично-сфагновый сосняки (ССФ–СЧС). Для группы СЛ–СБР число видов, число базидиом, их общая биомасса, биомасса базидиом доминантов, а также некоторые из указанных характеристик микобиоты для ведущих эколого-трофических групп грибов положительно коррелируют с суммой осадков за июль и май – август ($r_s = 0,48-0,77$) (рис. 7). Однако с ростом средней месячной температуры воздуха в июле, в этих ценозах прослеживается тенденция к сокращению числа базидиом микоризных грибов в августе ($r_s = -0,54$).

Для заболоченных ценозов (группа ССФ–СЧС), при увеличении количества осадков в июне, снижается урожайность грибов в ав-

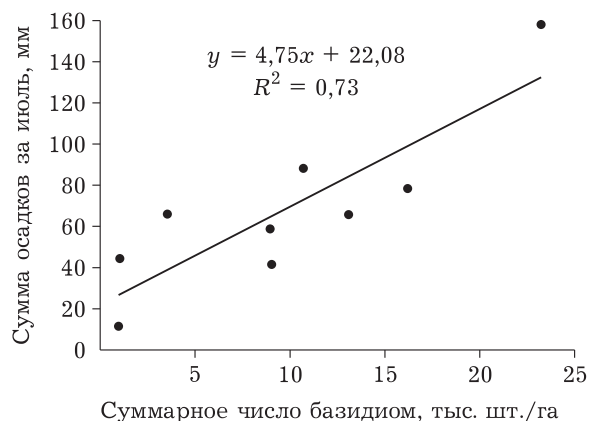


Рис. 7. Диаграмма рассеяния суммы осадков за июль и суммарного числа базидиом агарикоидных грибов за август для группы СЛ–СБР ($r_s = 0,77$; $p = 0,016$)

густе ($r_s \approx -0,51$): сокращается суммарная биомасса базидиом, биомасса базидиом микоризных грибов и аналогичный показатель доминантов. Статистически значимых корреляций основных характеристик микобиоты заболоченных ценозов с количеством осадков за другие месяцы, а также со средними месячными температурами воздуха не выявлено.

ОБСУЖДЕНИЕ

Агарикоидные базидиомицеты изучаемых сосновых лесов характерны для подзоны южной тайги, а установленный спектр ведущих семейств и родов согласуется с данными, имеющимися для северных широт и лесной зоны Голарктики [Нездоймино, 1996; Moser, 1983; Funga Nordica, 2012]. По периодам наблюдений в каждом из биогеоценозов отмечена относительная стабильность видовой состава высших сосудистых растений ($J = 69-96$), однако видовой состав грибов претерпевал существенные изменения ($J = 13-59$). В каждый сезон исследований для каждого из сосняков обнаруживались новые виды, т. е. происходило увеличение общего имеющегося разнообразия грибов как для каждого из ценозов, так и в сумме для сосняков, что подчеркивает несоответствие наблюдаемого и скрытого разнообразия биоты агарикоидных базидиомицетов.

Для сосняков с умеренным режимом влажности выявлено не только наибольшее число видов грибов, но и максимальные колебания числа видов по годам наблюдений. В сосняке сфагновом число видов по годам и периодам наблюдений существенно не изменялось, что связано со значительной средообразующей ролью сфагновых мхов. В сосняке чернично-сфагновом со временем уменьшалось выявляемое число видов, в связи с усилением болотообразовательного процесса. Многие виды грибов в таких условиях не могут существовать [Бурова, 1986; Шубин, 1990; Переведенцева, 1999; Wieder, Vitt, 2006].

В каждом из изучаемых сосняков большинство видов грибов являются микоризообразователями (55,5–62,1 % от общего числа

видов), что типично для сосновых лесов таежной зоны [Шубин, 1990]. В основном это микоризообразователи сосны обыкновенной – высокомикотрофной древесной породы с широким набором грибов-симбионтов [Смит, Рид, 2012]. Видовой состав подстилочных сапротрофов зависит от качественной и количественной характеристики подстилки, а также условий увлажнения [Бурова, 1986; Переведенцева, 1999]. В изучаемых ценозах подстилочных сапротрофов выявлено 18,7–25,3 % от общего числа видов, что характерно для сосновых лесов, отличающихся бедностью и специфичностью субстрата, а также значительной суточной амплитудой колебаний температуры и влажности воздуха [Рысин, Савельева, 2008].

Для ксилотрофов ведущим фактором, обеспечивающим видовое разнообразие, является наличие субстрата на разных стадиях разложения, поэтому наибольшее их число отмечено в ценозах с умеренным режимом влажности. В заболоченных ценозах большинство ксилотрофов не могут существовать, что связано с “консервацией” субстрата [Wieder, Vitt, 2006]. Остальные эколого-трофические группы представлены в меньшей степени. Доли ведущих эколого-трофических групп грибов в составе микобиоты относительно стабильны, хотя их видовой состав со временем изменялся ($J = 33-60$).

Доминирующие виды грибов имеют наибольшие показатели количественной представленности в ценозе, поэтому данный признак рассматривают в качестве индикатора экосистемной роли различных видов грибов [Vochus, Babos, 1960; Бурова, 1986; Переведенцева, 1999; Леонтьев, 2008]. В изучаемых ценозах за год наблюдений выявлялось 2–7 видов-доминантов по обоим показателям, которые составляли почти всегда более 50 % от общего числа базидиом и их суммарной биомассы. Несмотря на существенное изменение видовой состава, почти в каждый год наблюдений массово встречались одни и те же виды грибов, определяющие микологический облик биогеоценоза.

При корреляционном анализе, в рамках исследования, выявлено немного статистически значимых корреляций, большинство из которых оказались для факторов, предше-

ствующих учетам микобиоты за 1–2 мес., так как реагирует на них мицелий путем формирования базидиом, причем направление реакции различалось для ценозов с умеренным увлажнением и переувлажненных [Straatsma et al., 2001; Иванов, 2016; Avis et al., 2017]. При анализе характеристик микобиоты в сумме для всех ценозов значимых корреляций не выявлено в связи с тем, что влияние одних и тех же климатических факторов, в разных ценозах, проявляется по-разному.

Для лишайниково-вейникового и брусничного сосняков повышение количества осадков в июле способствует “плодоношению” агарикоидных грибов в августе (суммарная биомасса и число базидиом), а также увеличению числа выявляемых видов за август – сентябрь ($r_s \approx 0,74$). Аналогичная динамика прослеживается для микоризообразователей указанных сосняков (число видов, число базидиом, суммарная биомасса базидиом). Для заболоченных ценозов, увеличение количества выпавших осадков в июне, наоборот, способствует снижению урожайности микоризных грибов в августе ($r_s \approx -0,70$), что связано с аккумуляцией дождевой воды сфагновыми мхами [Wieder, Vitt, 2006]. То есть мицелий большинства видов агарикоидных базидиомицетов реагировал образованием базидиом на исследуемые факторы с запозданием, причем направление реакции различалось для ценозов с умеренным увлажнением и переувлажненных.

Климатические показатели за время учета базидиом (август) оказывали слабое влияние на микобиоту. Для сосняков с умеренным режимом влажности прослеживается небольшое положительное влияние обильных осадков за I декаду августа на “плодоношение” агарикоидных грибов (за август) ($r_s \approx 0,46$). А для заболоченных ценозов обильные осадки за III декаду августа могут приводить к сокращению суммарного числа базидиом всех видов грибов (за август) ($r_s \approx -0,51$). Средние месячные температуры воздуха в целом оказывают слабое влияние на микобиоту исследуемых сосняков, хотя при повышении средней месячной температуры воздуха в июле прослеживается ослабление “плодоношения” агарикоидных грибов в августе.

В результате долговременного мониторинга биоты агарикоидных грибов в сосновых лесах Пермского края отмечено 304 вида и внутривидовых таксона агарикоидных базидиомицетов, относящихся к 51 роду и 15 семействам. Во всех ценозах наиболее разнообразными по числу видов, как в каждый период, так и за все время наблюдений являются семейства: Cortinariaceae, Tricholomataceae и Russulaceae. Со временем, наиболее стабильным видовой состав агарикоидных грибов оказался в сфагновом ($J = 41-59$) и брусничном ($J = 42-47$) сосняках. В чернично-сфагновом ($J = 13-33$) и лишайниково-вейниковом ($J = 28-37$) сосняках изменения более существенны. Наиболее близкими по видовому составу грибов оказались ценозы со сходным режимом влажности ($J_{СЧС-ССФ} = 48$; $J_{СЛ-СБР} = 44$).

Агарикоидные базидиомицеты исследуемых сосняков входят в состав семи эколого-трофических групп, а наибольшее число видов является микоризными грибами (55,5–61,2 % от общего числа видов в каждом ценозе). Видовой состав грибов в ведущих эколого-трофических группах со временем изменялся, однако соотношение их числа видов в составе микобиоты каждого сосняка оставалось прежним. Наиболее стабильным оказался видовой состав подстилочных сапротрофов в сфагновом ($J = 44-60$) и брусничном ($J = 45-54$) сосняках. Более 50 % от общего числа базидиом и общей биомассы базидиом, собранных как за сезон, так и за период наблюдений, принадлежит видам-доминантам. Их видовой состав со временем изменялся ($J = 0-60$, чаще 15–25).

Выявляемое число видов и продуктивность агарикоидных грибов в сосновых лесах различается по годам наблюдений и зависит от изменения погодных условий текущего года. Установлено значимое влияние осадков в июне и июле на “плодоношение” агарикоидных грибов в августе. Для ценозов с умеренным режимом увлажнения (лишайниково-вейниковый и брусничный сосняки), обильные осадки в июле способствуют увеличению числа базидиом агарикоидных грибов в августе, их суммарной биомассы, а

также числа видов грибов за август – сентябрь ($r_s = 0,68-0,77$; $p < 0,05$). Для заболоченных ценозов, при повышении количества осадков, в июне прослеживается снижение суммарной биомассы и числа базидиом микоризных грибов в августе ($r_s \approx -0,70$; $p < 0,05$). Повышение средних месячных температур воздуха в целом оказывает слабое отрицательное влияние на микобиоту исследуемых сосняков.

ЛИТЕРАТУРА

- Бурова Л. Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 224 с.
- Иванов А. И. Плодоношение агарикомицетов (Agaricomycetes) в природных сообществах Пензенской области в связи с циклами солнечной активности и погодными условиями // Микол. и фитопатол. 2016. Т. 50, вып. 4. С. 219–229.
- Коваленко А. Е. Экологический обзор грибов из порядков Polyporales s. str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales в горных лесах Центральной части Северо-Западного Кавказа // Там же. 1980. Т. 14, вып. 4. С. 300–314.
- Леонтьев Д. В. Флористический анализ в микологии. Харьков: ПП Ранок-НТ, 2008. 110 с.
- Метеорологический ежемесячник. Уральское УТМС, Свердловск, 1975–1977, 1994–1996. Вып. 9.
- Нездоймино Э. Л. Определитель грибов России. Порядок Агариковые. Вып. 1. Семейство Паутинниковые. СПб.: Наука, 1996. 408 с.
- Овеснов С. А. Ботанико-географическое районирование Пермской области // Вестн. Перм. ун-та. 2000. Вып. 2. Биология. С. 13–21.
- Переведенцева Л. Г. Микоризные грибы и микосимбиотрофизм растений в сосновых лесах Центрального Прикамья // Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь: Изд-во Пермск. гос. пед. ин-та, 1985. С. 59–66.
- Переведенцева Л. Г. Биота и экология агарикоидных базидиомицетов Пермской области: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М., 1999. 48 с.
- Переведенцева Л. Г., Боталов В. С. Мониторинг видового состава агарикоидных базидиомицетов в некоторых типах сосновых лесов Пермского края (подзона южной тайги) // Проблемы лесной фитопатологии и микологии: мат-лы 9-й Междунар. конф. (Минск, 19–24 октября 2015 г.). Минск, 2015. С. 163–166.
- Погода и климат. URL: <http://www.pogodaiklimat.ru> (дата обращения: 01.12.2012).
- Рысин Л. П., Савельева Л. И. Сосновые леса России. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 289 с.
- Смит С. Э., Рид Д. Дж. Микоризный симбиоз. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2012. 776 с.
- Столярская М. В., Коваленко А. Е. Грибы Нижнесви́рского заповедника. Вып. 1. Макромицеты: аннотированные списки видов. СПб.: БИН РАН, 1996. 59 с.
- Сукачев В. Н., Зонн Е. В. Методические указания к изучению типов леса. 2-е изд. М.: Изд-во АН СССР, 1961. 144 с.
- Трухачева Н. В. Математическая статистика в медико-биологических исследованиях с применением пакета Statistica. М.: ГЭОТАР-Медиа, 2012. 384 с.
- Шкляев В. А., Шкляева Л. С. Климатические ресурсы Уральского Прикамья // Географ. вестн. 2006. № 2. С. 97–100.
- Шмидт В. М. Математические методы в ботанике. Л.: Наука, 1973. 263 с.
- Шубин В. И. Макромицеты лесных фитоценозов таежной зоны и их использование. Л.: Наука, 1990. 195 с.
- Alday J. G., Martínez de Aragón J., de-Miguel S., Bonet J. A. Mushroom biomass and diversity are driven by different spatio-temporal scales along Mediterranean elevation gradients // Sci. Reports. 2017. Vol. 7, N 45824. P. 1–11.
- Avis P. G., Gaswick W. C., Tonkovich G. S., Leacock P. R. Monitoring fungi in ecological restorations of coastal Indiana, USA. // Restoration Ecol. 2017. Vol. 25, N 1. P. 92–100.
- Bochus G., Babos M. Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests. Contributions to our knowledge of their behavior in Hungary // Bot. Jahrb. System. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1960. Vol. B. 80, N 1. P. 1–100.
- Funga Nordica / eds. H. Knudsen, J. Vesterholt. Copenhagen: Nordsvamp. 2012. Vol. 1, 2.
- Gange A. C., Heegaard E., Boddy L., Andrew C., Kirk P., Halvorsen R., Kuyper T. W., Bässler C., Diez J., Heilman-Clausen J., Høiland K., Büntgen U., Kauserud H. Trait-dependent distributional shifts in fruiting of common British fungi // Ecography. 2018. Vol. 41, Iss. 1. P. 51–61.
- Karavani A., de-Miguel C., Martínez de Aragón J., De Cáceres M. Effect of climatic and soil moisture conditions on mushroom productivity and related ecosystem services in Mediterranean pine stands facing climate change // Agricultural and Forest Meteorol. 2018. Vol. 248. P. 432–440.
- Lagana A., Salerni E., Barluzzi C., Perini C., De Dominicis V. Macrofungi as long-term indicators of forest health and management in central Italy // Cryptogamie Mycol. 2002. Vol. 23, N 1. P. 39–50.

Moser M. Die Rohrlinge und Blätterpilze (Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales). Kleine Kryptogamenflora. Stuttgart; N.Y.: Fischer, 1983. Bd. 2b/2. 533 S.

Straatsma G., Ayer F., Egli S. Species richness, abundance, and phenology of fungal fruit bodies over 21 years

in a Swiss forest plot // Mycol. Res. 2001. Vol. 105, N 5. P. 515–523.

Wieder R. K., Vitt D. H. Boreal Peatland Ecosystems. Berlin: Springer, 2006. 188 p.

Change of Structure and Productivity of the Biota of Agaricoid Basidiomycetes According to the Results of Long-Term Monitoring in Pine Forests of the Perm Krai (Southern Taiga Subzone)

V. S. BOTALOV¹, L. G. PEREVEDENTSEVA², A. S. SHISHIGIN²

¹ Perm State Agro-Technological University named after Academician D. N. Pryanishnikov
614000, Perm, Petropavlovskaya str., 23
E-mail: vitalywc@yandex.ru

² Perm State University
614990, Perm, Bukirev str., 15
E-mail: perevperm@mail.ru

The results of 40-year monitoring of agarics in four types of pine forests in the Perm Krai are summed up (southern taiga subzone). We have learnt that species number in the pine forests varies from 80 (sphagnum pine forest) to 194 (lichen pine forest). We have shown the changes in species composition and the increase of species diversity in each period of the monitoring. We have analyzed ecological structure and defined species that are dominant by their number and biomass. Despite the changes of the species composition, ecological groups ratio in each forest type remains almost the same. The common feature is that mycorrhizal fungi prevail in the pine forests by species number (55.5–61.2 % of all the species number in the census), as well as by yield (52 % of the total number and 94 % of total biomass). We have studied connection between species diversity and productivity of agaricomycetes and the climate. We have found that July rainfall is favorable for the “fruit bearing” of agarics in the pine forest with moderate humidity in August ($r_s = 0.73$). In swampy cenoses June rainfall, on the contrary, has negative impact ($r_s = -0.70$).

Key words: Agaricoid basidiomycetes, climate, monitoring, pine forests, fungal ecology.