

УДК 582.287 (471.53)

## АГАРИКОИДНЫЕ МИКОРИЗООБРАЗУЮЩИЕ ГРИБЫ ПЕРМСКОГО ПРИКАМЬЯ

Л. Г. Переведенцева

Пермский государственный университет, 614990, Пермь, ул. Букирева, 15

В Пермской области с 1975 г. ведется изучение агарикоидных базидиомицетов маршрутным и стационарным методами. Стационарные исследования велись в подзоне южной тайги, в 10 типах леса: 2 типах ельников, 4 – сосняков, березняке разнотравном, липняке мертвopoкpoвнoм, осиннике снытьевом и ольшанике высокотравном. Все древесные растения имеют хорошо развитую микоризу. Микоризные грибы (из числа агарикоидных базидиомицетов) представлены 306 видами и внутривидовыми таксонами, что составляет 41% от общего количества видов. Они входят в состав 9 семейств и 27 родов. Микоризообразователи по биомассе являются доминантами в различных экосистемах. Большая часть из них (177 видов) съедобны, а 28 видов – ядовиты.

Из всего многообразия консортивных отношений в лесных биогеоценозах широкое распространение имеют сложные симбиотические связи высших растений с грибами, проявляющиеся в форме микосимбиотрофизма. Этот контакт грибов и растений, возникший в результате симбиогенной коэволюции, обеспечивал и обеспечивает устойчивость и успешное функционирование прошлых и современных экосистем (Каратыгин, 1993). Вопросу о роли микоризных грибов в жизни высших растений посвящены многие исследования экологического и экологического направления. Оказалось, что больше всего микотрофных видов растений встречается в лесной зоне (Селиванов, 1981). Из числа агарикоидных базидиомицетов микоризные грибы составляют в лесных ценозах большую часть всей выявленной микобиоты (Бурова, 1982, 1986; Петров, 1983). Однако состав грибов, образующих эктомикоризы деревьев, остается до конца не выясненным.

На территории Пермского Прикамья видовой состав микоризных грибов до наших исследований практически никем не изучался. Поэтому наши наблюдения были направлены на выявление видового состава и мониторинг изменений биоты микоризных грибов (соотношение видового состава, доминирующих видов и биомассы) в различных типах леса, а также определение степени микотрофности древесных растений.

### Объекты и методика исследований

Планомерное изучение агарикоидных базидиомицетов Пермской области было начато нами в 1975 г. и продолжается до настоящего времени (Переведенцева, 1997; Переведенцева, Мухутди-

нов, 2003). Стационарные наблюдения проведены на базе заказника «Верх-Кважва» в Добрянском (административном) районе в 10 типах леса и на трассе газопровода к Пермской ГРЭС. Стационарные площади по 1000 м<sup>2</sup> были заложены в 1975 г. в ельниках – кисличном и приручевом, березняке разнотравном, осиннике снытьевом, липняке мертвopoкpoвнoм, сосняках – лишайниково-вейниковом, брусничном, чернично-сфагновом и сфагновом. Первая серия наблюдений проведена с 1975 по 1977 г. Повторные исследования на тех же самых стационарных участках возобновлены почти через 20 лет – с 1994 по 1996 г.

Пробы корней древесных растений на изучение микосимбиотрофности были взяты в конце июля – начале августа у 5-10 экземпляров каждого вида. Определение степени микосимбиотрофности растений проводилось по методике, разработанной на кафедре ботаники Пермского государственного педагогического университета (Крюгер, Селиванов и др., 1968; Селиванов, 1975, 1976).

Доминантами считались виды грибов, составляющие по числу базидиом или по биомассе 5% и более от общих показателей на стационарной площади (Boschus, Babos, 1960).

Латинские названия агарикоидных базидиомицетов приведены согласно Конспекту агариковых грибов (Переведенцева, 1997), а растений – в соответствии с Конспектом флоры Пермской области (Овеснов, 1997).

### Результаты исследований

В подзоне южной тайги была изучена микотрофность 9 видов древесных растений в 10 типах

леса: *Alnus incana*, *Betula pendula*, *Abies sibirica*, *Larix sibirica*, *Picea obovata*, *Pinus silvestris*, *Populus tremula*, *Tilia cordata*, *Ulmus glabra*. У вышеперечисленных растений была обнаружена эумицетная хальмофаговая эктомикориза. Все растения во всех местообитаниях оказались высокомикотрофными, за исключением *Alnus incana*, являющейся среднемикотрофной. Наиболее разнообразные микоризные окончания обнаружены у сосны – булавовидные, вильчатые, дважды вильчатые, гроздевидные, клубневидные, коралловидные. Поверхность микоризных окончаний, цвет которых варьирует от светлого до черного, бывает войлочной, гладкой, жестковолосистой. Наиболее распространены рыхлые плектенхиматические мицелиальные чехлы.

Агарикоидные грибы, формирующие микоризу у древесных растений, широко распространены на территории Пермской области. Как показали наши исследования, из 746 видов и внутривидовых таксонов агарикоидных базидиомицетов, относящихся к 4 порядкам: Polyporales, Boletales, Agaricales, Russulales, микоризными грибами являются 306 видов, что составляет примерно 41%. Они входят в состав 9 семейств и 27 родов (таблица).

#### Таксономический состав микоризных грибов

Семейство	Роды (в скобках указано количество видов)	Всего видов
<i>Amanitaceae</i>	<i>Amanita</i> (16)	16
<i>Boletaceae</i>	<i>Boletinus</i> (3), <i>Boletus</i> (6), <i>Chalciporus</i> (1), <i>Gyroporus</i> (2), <i>Leccinum</i> (10), <i>Suillus</i> (11), <i>Tylopilus</i> (1), <i>Xerocomus</i> (4)	38
<i>Cortinariaceae</i>	<i>Cortinarius</i> (78), <i>Hebeloma</i> (16), <i>Inocybe</i> (19), <i>Leucocortinarius</i> (1), <i>Rozites</i> (1)	115
<i>Entolomataceae</i>	<i>Entoloma</i> (2)	2
<i>Gomphidiaceae</i>	<i>Chroogomphus</i> (2), <i>Gomphidius</i> (3)	5
<i>Hygrophoraceae</i>	<i>Hygrophorus</i> (9)	9
<i>Paxillaceae</i>	<i>Paxillus</i> (1)	1
<i>Russulaceae</i>	<i>Lactarius</i> (37), <i>Russula</i> (47)	84
<i>Tricholomataceae</i>	<i>Calocybe</i> (1), <i>Collybia</i> (2), <i>Laccaria</i> (4), <i>Lepista</i> (3), <i>Marasmius</i> (1), <i>Tricholoma</i> (25)	36
<b>Итого:</b>		<b>306</b>

Наибольшее количество микоризных грибов содержится в сем. *Cortinariaceae* (38%), *Russulaceae* (27%), *Tricholomataceae* (12%). В таких семействах, как *Amanitaceae*, *Boletaceae*, *Gomphidiaceae*, *Russulaceae*, все грибы являются микоризообразователями. Распределение видов по родам также неравномерное (см. таблицу). Наибольшее число микоризных грибов находится в 9 родах: *Cortinarius*, *Russula*, *Lactarius*, *Tricholoma*, *Inocybe*, *Hebeloma*, *Amanita*, *Suillus*, *Leccinum*. В остальных 18 родах насчитывается менее, чем по 10 видов грибов.

Учитывая, что микоризные грибы отличаются по степени приуроченности к древесному симбионту и по потребности в симбиотрофном питании,

Мейер (1966, цит. по Селиванову, 1977) разделил все микоризные грибы на следующие четыре группы: 1 – узкоспециализированные симбиотрофы; 2 – симбиотрофные грибы с широким кругом растений-хозяев, не способные формировать плодовые тела асимбиотически; 3 – симбиотрофные грибы с широким кругом растений-хозяев, но способные образовывать плодовые тела сапротрофно; 4 – преимущественно сапротрофные грибы, но способные к образованию микоризы.

В лесных ценозах Пермской области самой обширной является группа грибов с широким кругом растений-хозяев. Они способны вступать в симбиоз как с хвойными, так и с лиственными древесными растениями. Наиболее узкоспециализированными являются микоризные грибы лиственницы сибирской и сосны сибирской. Только в лиственничных лесах или в лесах, смешанных с лиственницей сибирской, можно обнаружить грибы рода решетник – *Boletinus asiaticus*, *B. cavipes*, *B. spectabilis*, а также некоторые виды рода масленок – *Suillus aeruginascens*, *S. clintonianus*, *S. grevillei*. В кедровниках встречаются симбиотрофы сосны сибирской *Suillus plorans*, *S. punctipes*. Только на юге области обнаружена бледная поганка *Amanita phalloides*, образующая симбиотрофные связи с широколиственными древесными породами. В еловых или смешанных с елью лесах встречаются мокруха еловая *Gomphidius glutinosus*, мухомор вонючий *Amanita virosa*. Виды симбиотрофных грибов, способные образовывать плодовые тела сапротрофно, немногочисленны. Это грибы рода *Laccaria*, а также некоторые виды рода *Clitocybe*, *Marasmius*, *Inocybe*, встречающиеся повсеместно не только в лесах, но и на лесных полянах.

Распределение микоризных грибов по подзонам в пределах Пермской области показывает, что они также составляют большую часть всех видов агарикоидных базидиомицетов (рис. 1). В горной, средней тайге и лесостепной подзоне к микоризным грибам относится более 50% обнаруженных видов. В южно-таежных лесах микоризные грибы составляют 41%, что, вероятно, связано с проведением стационарных исследований в данной подзоне и более детальным выявлением представителей микобиоты, относящихся к другим экологическим группам.

Распределение микоризообразователей по экосистемам неравномерное. Количество видов микоризных грибов колебалось от 34 в сосняке сфагновом до 97 в ельнике приручьевом.

Довольно разнообразно представлены микоризные грибы в березняке разнотравном (92 вида), а также в сосняке лишайниковом (76 видов) и сосняке брусничном (70 видов). Доля микоризных грибов во всей микобиоте экосистемы варьирует от 26% в ольшанике высокотравном до 63% в сосняке сфагновом (рис. 2).

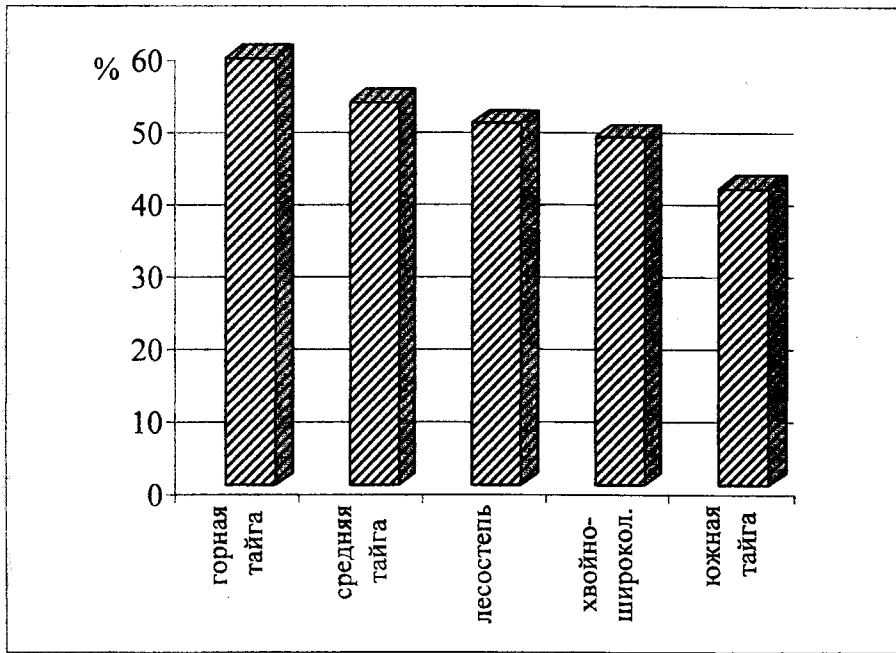


Рис. 1. Доля микоризных грибов, % от общего числа видов

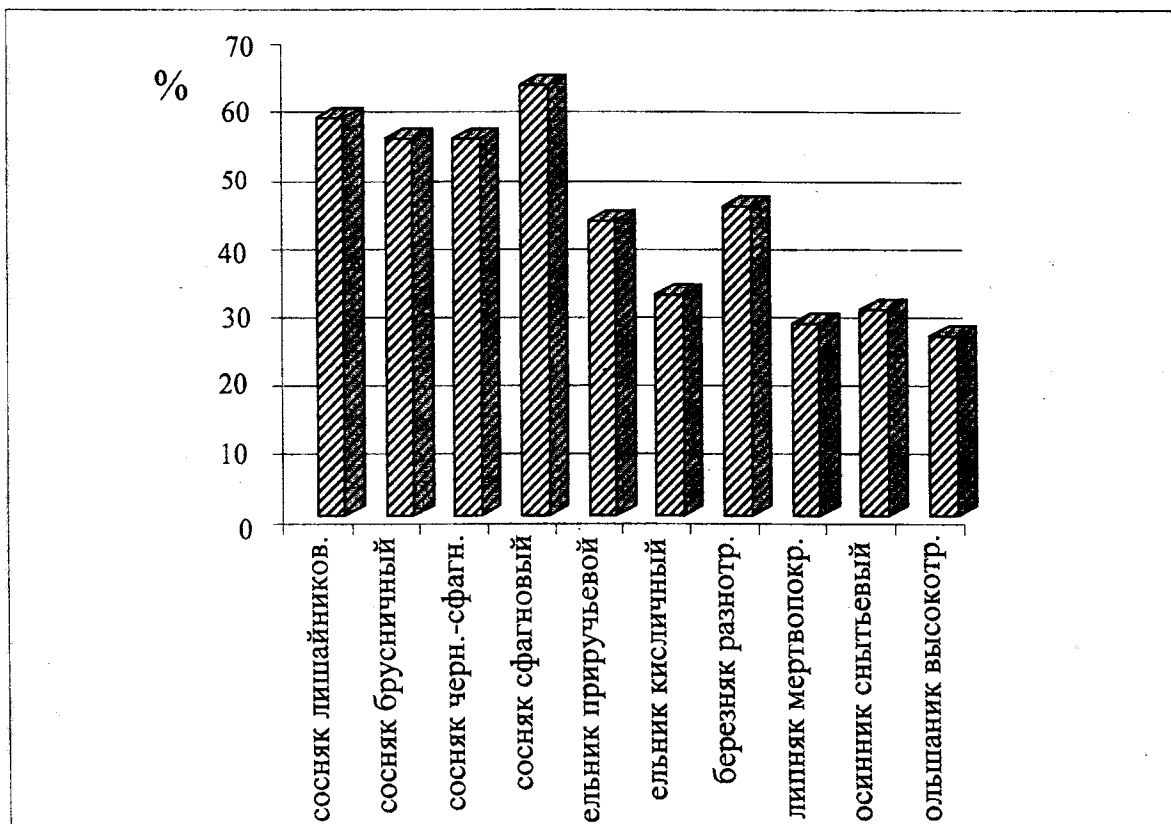


Рис. 2. Доля микоризных грибов, % от общего числа видов в типах леса

Особенно велика доля микоризных грибов в сосновых лесах, где для грибов других экологических групп ограничивающим фактором является недостаточное количество соответствующего питающего субстрата: подстилки (для подстилочных сапротрофов) и опада (для ксилотрофов). По этой же причине в лиственных лесах доля микоризных грибов значительно ниже.

О доминировании тех или иных видов грибов можно судить лишь по появляющимся базидиомам – их количеству и биомассе. Образование плодовых тел грибов связано с совокупностью различных факторов: наличием достаточного количества субстрата, оптимальной температурой, влажностью воздуха и почвы, метеорологическими условиями предыдущих месяцев и даже лет, а также

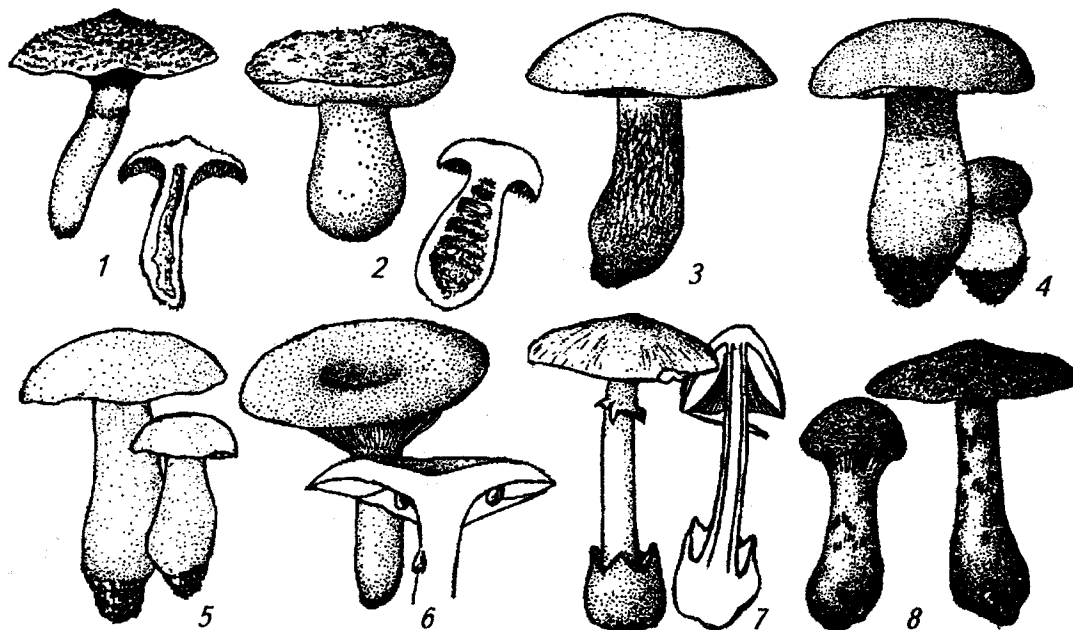


Рис. 3. Микоризные грибы, рекомендованные в Красную книгу Пермской области:  
 1 – *Boletinus asiaticus*; 2 – *Gyroporus cyanescens*; 3 – *Boletus luridus*; 4 – *Boletus luridiformis*; 5 – *Leccinum per-candidum*; 6 – *Lactarius volemus*; 7 – *Amanita phalloides*; 8 – *Cortinarius violaceus*

индивидуальными особенностями развития грибов. Количество базидиом и их биомасса не дают правильного представления о количестве имеющегося мицелия в субстрате. Но, на наш взгляд, эти показатели свидетельствуют об активности мицелия, об оптимальных условиях, складывающихся для массово развивающихся грибов. Действительно, с течением времени в каждом типе леса выявляется все большее количество находящегося мицелия, и создается впечатление, что существует незначительная разница между различными биогеоценозами, особенно со сходным режимом увлажнения. Однако у каждого типа леса имеется свой микологический «облик», по которому сосновые леса отличаются от лиственных, еловых и других типов леса. Такой аспект во многом складывается благодаря грибам, доминирующим либо по количеству базидиом, либо по их биомассе, либо по обоим показателям в совокупности. Поэтому видовой состав доминантов мы считаем важным показателем микологической характеристики биогеоценозов. Смена доминирующих отдельных видов и экологотрофических групп может свидетельствовать о сукцессионных процессах, происходящих в ценозах, об устойчивости тех или иных видов к изменению абиотических и биотических факторов, об их экологической валентности. Наибольшее количество доминантов в лесных экосистемах относится к микоризным грибам (62 вида, или 51%). Микоризные грибы часто были в составе доминирующих видов по биомассе, а иногда и по количеству базидиом. Во всех типах леса, за исключением переувлажненных сосняков, доминировал *Leccinum scabrum*, *Laccaria laccata*. Ниже приведены некоторые из доминирующих видов грибов в различных типах леса. Так, в сосновых лесах доми-

нантами были *Amanita muscaria*, *A. rubescens*, *Boletus pinicola*, *Suillus luteus*, *S. grevillei*, *S. variegatus*, *Xerocomus subtonentosus*, *Lactarius rufus*. В березняке разнотравном – *Amanita muscaria*, *Leccinum aurantiacum*, в еловых лесах – *Tylopilus felleus*, *Boletus edulis*, *Paxillus involutus*, *Russula xerampelina*, в липняке и осиннике – *Xerocomus chrysenteron*, *Leccinum aurantiacum*, *Inocybe fastigiata*, в ольшанике – *Paxillus involutus*.

Микоризные грибы обычно имеют крупные плодовые тела (базидиомы). Многие из них давно известны как съедобные, другие являются ядовитыми. Несъедобные микоризообразователи имеют либо небольшие размеры базидиом, либо обладают неприятным запахом или вкусом, либо их пищевые свойства неизвестны. В целом среди микоризных грибов 177 видов (58%) являются съедобными, 105 видов (34%) – несъедобны, а 24 вида (8%) относятся к ядовитым. Смертельно ядовитыми являются бледная поганка (*Amanita phalloides*), мухомор вонючий (*Amanita virosa*). Менее ядовиты другие мухоморы – красный, пантерный, поганковидный, порфиновый, а также некоторые волоконницы – земляная, заостренная.

Многие виды микоризных грибов редко встречаются не только в Пермской области, но и в России. На территории Европы в естественных условиях только в Пермской области обнаружены такие виды решетников, как *Boletinus asiaticus* и *B. spectabilis*. Некоторые виды микоризных грибов предполагается внести в Красную книгу Пермской области (рис. 3).

Таким образом, микоризные грибы Пермского Прикамья представлены 306 видами и внутривидовыми таксонами, которые составляют 41% всей биоты агарикоидных базидиомицетов. В лесных

экосистемах они являются доминантами в основном по биомассе. Большинство представителей съедобны (58%). Многие виды встречаются редко, а 8 видов предполагается занести в Красную книгу Пермской области.

### Библиографический список

- Бурова Л.Г. Об экологии микоризообразующих макромицетов сосновых лесов Костромской области // Микология и фитопатология. 1982. Т. 16, вып. 3. С. 193–199.
- Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986.
- Каратыгин И.В. Козволюция грибов и растений. СПб.: Гидрометеоздат, 1993.
- Крюгер Л.В., Селиванов И.А., Нозадзе Л.М., Цанева Н.И., Сюзева Н.Г. К методике определения обилия гриба в эндотрофных микоризах и способах количественной характеристики микосимбиотрофизма в растительных ассоциациях // Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ: Мат-лы 1-й межвуз. конф. Пермь, 1968. С. 260–266.
- Овеснов С.А. Конспект флоры Пермской области. Пермь: Изд-во Перм. ун-та, 1997.
- Переведенцева Л.Г. Конспект агариковых грибов (пор. Agaricales s. lat.) Пермской области, Коми-Пермяцкого национального округа. Пермь: Изд-во Перм. пед. ун-та, 1997.
- Переведенцева Л.Г., Мухутдинов О.И. Материалы к инвентаризации агарикоидных базидиомицетов Пермской области // Ботанические исследования в азиатской части России: Мат-лы XI съезда Русского ботанического общества (11-22 августа 2003 г., Новосибирск–Барнаул). Т.1. Барнаул: АзБука, 2003. С. 50–51.
- Петров А.Н. Экологический обзор агариковых грибов Юго-западного побережья озера Байкал // Микология и фитопатология. 1983. Т. 17, вып. 3. С. 192–195.
- Селиванов И.А. О способах количественной характеристики микосимбиотрофизма в растительных сообществах // Учен. зап. Перм. пед. ин-та. 1975. Т. 141. С. 47–55.
- Селиванов И.А. О способах количественной характеристики развития фикомицетных эндомикориз в растительных сообществах и в эксперименте // Учен. зап. Перм. пед. ин-та. 1976. Т. 150. С. 129–133.
- Селиванов И.А. Микотрофизм растений в лесной зоне // Микориза и другие формы консортивных отношений в природе. Пермь, 1977. С. 5–26.
- Селиванов И.А. Микосимбиотрофизм как форма консортивных связей в растительном покрове Советского Союза. М.: Наука, 1981.
- Vochus G., Babos M. Coenology of terricolous macroscopic fungi of deciduous forests. Contributions to our knowledge of their behavior in Hungary // Bot. Jahrb. System. Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie. 1960. Bd. 80, № 1. S. 1–100.

## The Agarices forming mycorrhiza of the Perm region

L.G. Perevedentseva

Since 1975 in the Perm Region there have been studied agarics with the help of route and stationary methods. The stationary research has been carried out in 10 types of woods: 2 spruce-groves, 4 pine-woods, a birch and aspen grove, a lime grove, an alder carr. All the arboreous plants have well-developed mycorrhiza. The mushrooms forming mycorrhiza are represented in 306 species and intraspecific taxa that account for 41% of all the species. They are dominant according to their mass in various ecosystems. The majority of the mushrooms forming mycorrhiza (177 species) are edible, 28 species are poisonous.