

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук

На правах рукописи

**Научный доклад об основных результатах подготовленной
научно-квалификационной работы (диссертации)**

**«АГАРИКОИДНЫЕ ГРИБЫ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА
ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ (ЛЕНИНГРАДСКАЯ, НОВГОРОДСКАЯ И
ПСКОВСКАЯ ОБЛАСТИ)»**

по направлению подготовки

06.06.01 Биологические науки

03.02.12. – «Микология»

Аспирант

Калинина Людмила Борисовна

Научный руководитель к.б.н., Морозова Ольга Викторовна

Санкт-Петербург

2020

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования

Инвентаризация биологического разнообразия — краеугольный камень всех дальнейших исследований, посвященных изучению природных процессов и закономерностей. В силу ряда причин (большие территории, небольшое количество специалистов), изучение разнообразия грибов в нашей стране запаздывает по сравнению с подобными исследованиями флоры и фауны. Агарикоидные базидиомицеты (ранее известные как «шляпочные грибы») выполняют важнейшие функции деструкторов и симбионтов в лесных экосистемах. Исследование разнообразия фунги лесных сообществ, произрастающих за пределами оптимальных условий, может способствовать как более глубокому пониманию закономерностей распространения грибов. Широколиственные леса занимают крайне незначительную часть растительного покрова Северо-Запада России: площади насаждений с участием широколиственных деревьев составляют для Ленинградской области 0,02; Новгородской – 0,05; а Псковской – 0,03% от общей лесопокрытой площади (Ковалева, Ярмишко, 2017). Несмотря на фрагментарность и исчезающе малые площади, широколиственные леса Северо-Запада ценны не только составом флоры, но и просто фактом своего наличия. Лес — системообразующий фактор, “дом” для всех уровней живого — от микроорганизмов до хищных млекопитающих, и наличие этого местообитания открывает для всех его жителей возможность существования. Таким образом, широколиственные леса Северо-Запада России обогащают не только видовой состав флоры (этот факт не подлежит сомнению), с большой долей вероятности фауна и фунга этих лесов также вносят существенный вклад в общее биоразнообразие региона. Изучение биоты агарикоидных базидиомицетов, произрастающих в широколиственных лесах Северо-Запада России, позволит выявить закономерности их распространения; выявление среди них редких видов может дать дополнительные и весьма веские основания для осуществления природоохранной деятельности, в частности — для поддержания и расширения существующей сети особо охраняемых природных территорий.

Цели и задачи

Цель настоящей работы — изучение биоты агарикоидных базидиомицетов широколиственных лесов Северо-Запада России, для достижения которой были поставлены следующие задачи:

1. Провести инвентаризацию видового богатства агарикоидных базидиомицетов широколиственных лесов Северо–Запада России.
2. Выяснить закономерности распределения агарикоидных базидиомицетов по различным типам широколиственных лесов на исследуемой территории.
3. Провести анализ таксономической и трофической структуры выявленной микобиоты.
4. Провести сравнение выявленной микобиоты с биотами хорошо изученных заповедников, расположенных в широтном градиенте.
5. Выявить редкие и нуждающиеся в охране виды.

Научная новизна

1. Впервые проведено планомерное исследование биоты агарикоидных базидиомицетов широколиственных лесов Северо-Запада России, выявлено 438 видов, из которых 4 оказались новыми для России.
2. Проведены сборы в ряде региональных существующих и проектируемых ООПТ, ранее не охваченных агарикологическими исследованиями.
3. Проведен анализ видового богатства, видового разнообразия, таксономической и трофической структуры выявленной микобиоты.
4. Обобщены, унифицированы и систематизированы все литературные данные, содержащие сведения о распространении агарикоидных базидиомицетов на территории Ленинградской, Новгородской и Псковской областей.
5. Проведен сравнительный анализ видового состава и таксономической структуры выявленной микобиоты с биотами агарикоидных базидиомицетов ряда заповедников, расположенных в широтном градиенте.

Теоретическая и практическая значимость работы

Полученные в ходе работ новые сведения о видовом богатстве и распространении агарикоидных базидиомицетов вносят вклад в знания о географии данной группы грибов в целом и способствуют более глубокому пониманию закономерностей, обуславливающих их распространение. Материалы, собранные в процессе исследования, использовались для составления Красной Книги Ленинградской области, а также для составления всероссийского чек-листа агарикоидных грибов и могут быть полезны для составления аннотированных списков и монографий. Виды, находящиеся под охраной на международном уровне и найденные на территориях проектируемых и существующих

ООПТ, могут послужить дополнительным основанием для дальнейшей природоохранной деятельности. В результате исследований микологический гербарий Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН был пополнен коллекционным материалом, который доступен для дальнейшего научного изучения.

Методология и методы исследования

В ходе проведения работы были следующие методы применяющиеся при сборе и подготовке образцов агарикоидных базидиомицетов; сравнительно-морфологические методы, основанные на изучении совокупности макро- и микроскопических признаков (описания базидиом, изготовление и исследование микропрепаратов); молекулярно-генетические (выделение ДНК, ПЦР, гель-электрофорез); математические методы сравнительной флористики, оценки биоразнообразия и экологии (расчёт коэффициентов Жаккара, Сёренсена, Шимкевича–Симпсона, модифицированный индекс Сёренсена; расчёт матриц расстояния с использованием коэффициентов Сёренсена и Брея–Кёртиса; иерархический агломеративный кластерный анализ; расчёт матрицы кофенетической корреляции; построение профилей полноты выборки; построение профилей асимптотической оценки истинного разнообразия сообществ).

Положения, выносимые на защиту

1. Лимитирующим фактором для распространения агарикоидных грибов является наличие сообществ, к которым они приурочены.
2. Несмотря на крайне незначительную площадь, которую занимают широколиственные леса на Северо-Запада, видовое богатство агарикоидных базидиомицетов в них сопоставимо с таковым для зональных сообществ.
3. Видовое богатство, таксономическая и трофическая структура выявленной микобиоты ближе к микобиоте территорий, расположенных в хвойно-широколиственной и неморальной зонах.

Апробация результатов

Результаты исследования докладывались на заседаниях Лаборатории систематики и географии грибов БИН РАН, а также на трёх конференциях: на Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых учёных «Ломоносов-2017» (Москва, 2017), на IV (XII) Международной ботанической конференции молодых учёных в Санкт-Петербурге (БИН РАН, 2018), на Всероссийской научной конференции с международным участием, посвященной 150-летию со дня рождения В. Л. Комарова (БИН РАН, 2019).

ОСНОВНОЕ СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ АГАРИКОИДНЫХ ГРИБОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Приведен обзор литературы, содержащей сведения о разнообразии и распространении агарикоидных грибов на территории Ленинградской, Новгородской и Псковской областей (Русаков, 1968; Коваленко, Морозова, 1999b, 1999a; Малышева и др., 2007; Попов и др., 2013; Морозова и др., 2014 и др.) и картограмма изученности биоты агарикоидных грибов по административным районам всех трех областей. Показано, что всего для Северо-Запада было известно 1267 видов, для Ленинградской, Новгородской и Псковской областей количества составили 1119, 454 и 532 соответственно, причем 255 видов были отмечены во всех трёх областях.

Представлен подробный анализ имеющихся данных о биоте агарикоидных грибов широколиственных лесов Северо-Запада европейской части России. Выявлено, что на момент начала исследования для всех изучаемых биотопов было известно 193 вида; для Ленинградской, Новгородской и Псковской областей 89, 75 и 61 соответственно, общими оказались всего 5 видов.

ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследование проводилось на территории Северо-Запада Европейской части России в пределах Ленинградской, Новгородской и Псковской областей. Большая часть исследуемой территории занимает северо-западную часть Русской (Восточно-Европейской) плиты, за исключением самой северной части Карельского перешейка, которая относится к Балтийскому кристаллическому щиту. На территории Северо-Запада выделяются три орографических района: север Карельского перешейка, Прибалтийская низменность и Валдайская возвышенность (Селиванов, 1971). Гидрографическая сеть исследуемой территории развита хорошо и является относительно молодой — в пользу этого свидетельствует слабо выработанный продольный профиль большинства рек, с одной — двумя надпойменными террасами, а иногда только с поймой.

Согласно палинологическим данным, в атлантический период широколиственные леса получили наибольшее распространение, захватывая Карельский перешеек и бассейн Онеги (Василевич, Бибикина, 2001). Последовавшее похолодание и оподзоливание почв привело к сокращению площади широколиственных лесов.

В настоящее время широколиственные леса приурочены к неплакорным местообитаниям (поймы рек, берега крупных водоемов, понижения рельефа, склоны холмов и др.) вследствие более теплых микроклиматических условий. Возможно, свою роль в сохранении участков широколиственных лесов именно в этих местообитаниях сыграла также трудность их хозяйственного использования в связи со сложностью рельефа по сравнению с окружающей территорией (Василевич, Бибикина, 2001).

Для широколиственных лесов Северо-Запада отмечается существенное участие в древесном ярусе одного, редко двух видов, в то время как для зональных широколиственных формаций характерно значительное участие двух–трех видов. Это связано с тем, что на севере ареала начинают играть роль различия в экологических амплитудах и виды “расходятся” по разным экотопам, в каждом из которых может расти лишь один или два вида.

Ввиду того, что дуб как правило, растет отдельно от других широколиственных пород, и очень редко образует с ними смешанные древостои, мы подразделяем все естественные широколиственные леса Северо-Запада на три большие группы. К первой группе мы относим леса с доминированием дуба — дубняки на водоразделах и дубняки в поймах. Ко второй группе относятся леса с доминированием вяза, клена, ясеня — кленовики с ясенем на склонах и ильмовники в речных долинах и по берегам крупных озер (Василевич, Бибикина, 2002). Третья группа (мелколиственные леса с участием широколиственных пород) объединяет собой те леса, в древостое которых присутствуют, но не доминируют широколиственные породы деревьев, а также леса с их активным возобновлением под пологом других лиственных пород. Мы посчитали уместным выделить также четвертую группу, к которой отнесли заброшенные парки, отличающиеся своеобразной структурой растительности (полидоминантный состав древостоя). Основные обследованные местонахождения:

Дубняки на водоразделах:

ООПТ “Дубравы у деревни Велькота”, Ленинградская область, Кингисеппский район; Урочище Дубница (Дубки Верховские). Новгородская область, Боровичский район; окрестности пос. Груздово. Псковская область, Куньинский район; дубовая роща на вершине холма у поворота на Дольшино. Псковская область, Новосколянический район.

Дубняки в поймах:

Пойменные дубравы у пос. Краснофарфорный. Новгородская область, Чудовский район; памятник природы «Савинские дубравы». Новгородская область, Новгородский район

Кленово-ясеневые леса

Планируемый памятник природы «Вильповицы». Ленинградская область, Ломоносовский район; Окрестности поселка Миритиницы. Псковская область, Локнянский район.

Пойменные ильмовники

Проектируемый памятник природы «Каньон реки Сума», Ленинградская область, Кингисеппский район; долина р. Воронка у дер. Воронино. Ленинградская область, Кингисеппский район.

Мелколиственные леса с участием широколиственных пород

Урочище Осиновик, урочище Слепетное, ГПЗ «Полистовский» Псковская область, Локнянский район.

Заброшенные парки

Заброшенный парк в дер. Оржицы, Ленинградская область, Ломоносовский район; заброшенный парк в пос. Цевло, Псковская область, Бежаницкий район

Объектом исследования в настоящей работе является биота агарикоидных грибов широколиственных лесов Северо-Запада России (Ленинградская, Новгородская и Псковская области). Материал исследования: литературные данные, критически изученные гербарные образцы, собственные сборы, а также сборы из личных коллекций О.В. Морозовой и А.А. Кияшко.

Полевые исследования проводились в период с 2016 по 2019 гг. классическим маршрутным методом (некоторые данные относятся также к 2014-2015 гг.). Учитывая особенности распространения широколиственных лесов на территории Северо-Запада (фрагментарность, небольшие площади, значительная удаленность друг от друга, сложная транспортная доступность), исследования были спланированы таким образом, чтобы охватить как можно большее количество ранее не обследованных массивов.

В ходе камеральной обработки образцы были описаны согласно стандартным методикам (Ивойлов и др., 2017). Определение видовой принадлежности проведено в лаборатории систематики и географии грибов БИН РАН с применением светового микроскопа Axio Lab. Использовался стандартный набор реактивов: 5% KOH, 1% Конго красный в 10% NH₄OH, реактив Мельцера применялся для определения амилоидности или декстриноидности оболочки спор.

Рис. 1. Состояние изученности биоты агарикоидных базидиомицетов Северо-Запада европейской части России. В легенде указаны количества отмеченных видов для административных районов областей. Красными точками указаны местонахождения, данные из которых известны по литературным данным. Жёлтыми точками указаны местонахождения, обследованные в ходе настоящего исследования.

В ряде случаев для подтверждения видовой принадлежности проводилось молекулярно-генетическое исследование. Для выделения ДНК использовался набор Phire™ Plant Direct PCR Kit (ThermoScientific, Pittsburg, PA) согласно протоколу производителя. Некодирующий участок ITS был амплифицирован с использованием праймеров ITS1F и ITS4B (Gardes & Bruns 1993). Успешность ПЦР оценивалась с помощью электрофореза на агарозном геле с красителем Staining Red. Для очистки был использован набор Fermentas Genomic DNA Purification Kit (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA), согласно протоколу производителя. Очищенные продукты ПЦР были

отсеквенированы на ABI model 3130 Genetic Analyzer (Applied Biosystems, Foster City, CA). Полученные последовательности обрабатывались с помощью MEGA 10.

Для сбора и анализа полученной информации была создана база данных на платформе Google Sheets. Применялись стандартные методики, используемые в сравнительной флористике и экологии (Шмидт, 1984; Legendre, Legendre, 2012): коэффициенты сходства Жаккара и Сёренсена, а также индексы для оценки односторонних связей Шимкевича – Симпсона и модифицированный коэффициент Сёренсена (Lennon и др., 2001). На основании матриц ассоциации была проведена иерархическая агломеративная кластеризация методом полной связи, поскольку этот метод приводит к обнаружению кластеров, образованных объектами с большим сходством (Ким, Мьюелер, 1989).

ГЛАВА 3. КОНСПЕКТ ВИДОВ АГАРИКОИДНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ, ВЫЯВЛЕННЫХ В ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСАХ СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

В конспект включены 438 видов, находки которых подтверждены как минимум одним гербарным образцом, за исключением широко распространенных видов, находки которых не вызывают сомнения. Для часто встречающихся видов, которые легко определяются в поле, приведено по одному местонахождению в тех административных районах, где они были зарегистрированы. Таксоны рангом выше рода приведены в соответствии с *Funga Nordica* в алфавитном порядке. Названия и сокращения авторов приведены в соответствии с международной базой данных «Index Fungorum».

Схема конспекта:

Латинское название — [синонимы в публикациях]. Трофическая группа.

Встречаемость.

Административная область и район. Местоположение (ближайший населенный пункт или топоним урочища), субстрат, местообитание, дата находки, номер LE, коллектор и исследователь — в случае, если это не автор настоящей работы, публикация (если находка опубликована).

Трофический статус принимался согласно Коваленко, 1980. Встречаемость указана по числу находок.

ГЛАВА 4. АНАЛИЗ БИОТЫ АГАРИКОИДНЫХ БАЗИДИОМИЦЕТОВ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ

Выявленное видовое богатство изученной микобиоты составило 438 видов. Из них 4 вида (*Mycena tenuispinosa*, *Mycena albidolilacea*, *Mycena tenuispinosa*, *Bolbitius callistus*) были впервые найдены на территории России. Для Ленинградской, Новгородской и Псковской областей отмечено 273, 210 и 165 видов соответственно, количество общих видов для всех трёх административных районов составило 54. Кроме широко распространенных видов с широкой экологической пластичностью (к таковым можно отнести *Amanita muscaria*, *Boletus edilus*, *Gymnopus dryophilus*, *Lecinum aurantiacum*, *Lactarius necator* и др), в списке присутствуют и специализированные виды широколиственных лесов: *Boletus reticulatus*, *Lactarius azonites*, *L. quietus*, *Lactifluus volemus*, *Russula risigalina* (микоризобразователи с дубом), *Lactarius pyrogalus* (микоризообразователь с орешником), *Mycena inclinata* (приурочена к древесине дуба).

Общими для всех типов местообитаний оказались всего пять видов (*Crepidotus mollis*, *Flammulina velutipes*, *Galerina marginata*, *Mycena haematopus*, *Mycena niveipes*). Стоит отметить, что все они являются ксилотрофами и развиваются на древесине разнообразных лиственных пород.

Для того, чтобы выяснить, видовые богатства каких сообществ являются наиболее сходными, был проведен кластерный анализ методом полного соседа на основании матрицы ассоциации, построенной с помощью коэффициента Сёренсена. Все типы местообитаний подразделяются на два кластера. Один из них объединяет группу пойменных дубняков и дубняков на водоразделах, к которым присоединяются леса с участием широколиственных пород. Во втором кластере оказались кленовики, одичавшие парки и вязовники, причем последние два объединены в подгруппу.

Для дубняков на водоразделах и пойменных дубняков выявлено максимальное количество общих видов (84), при этом подавляющее большинство представлено различными группами видов с сапротрофным типом питания. Из 255 видов, отмеченных в дубняках на водоразделах, 104 вида не были больше зарегистрированы ни в одном из изученных типов местообитаний. Только в дубняках на водоразделах был отмечен комплекс симбиотрофов, образующих микоризу с дубом: *Boletus reticulatus*, *Neoboletus erythropus*, *Russula pseudointegra*, *Russula risigalina*, *Russula grata*, *Lactarius quietus*, *Lactarius azonites*, *Lactifluus vellereus*, *Lactifluus volemus*, *Hygrophorus persoonii*. В пойменных дубняках выявлено 49 уникальных видов из 152. Отличительным для

пойменных дубняков оказался комплекс ксилотрофных видов, приуроченных к крупномерному валежу дуба и осины: *Bolbitius callistus*, *Entoloma tjallinogiorum*, *Mycenella lasiosperma*, *Gamundia striatula*.

Вторая группа — пойменные ильмовники и одичавшие парки. Общими для этой пары местообитаний оказались 44 вида, большинство из которых ксилотрофы. Для пойменных ильмовников выявлено 19 уникальных видов, среди которых наиболее интересен охраняемый вид *Rhodotus palmatus*, строго приуроченный к древесине вяза, а также виды *Gymnopus aquosus* и *Hohenbuehelia grisea*, развивающиеся на небольших сухостойных стволиках ольхи черной. В заброшенных парках зарегистрировано 30 уникальных видов, и только в них отмечен уникальный комплекс микоризообразователей (*Entoloma clypeaum s.l.*, *Inocybe tenebrosa*, *I. leptocystis*, *Russula pectinatoides*, *Xerocomellus bubalinus*).

В кленовниках-ясенниках на склонах видовое богатство наименьшее – выявлено всего 68 видов, среди которых преобладают виды с сапротрофным типом питания. Уникальных видов отмечено 14, среди которых внимания заслуживают ксилотрофы, приуроченные к древесине широколиственных пород (*Muscena arcangeliana*, *Muscena xantholeuca*), а также гумусовый сапротроф *Hymenopellis radicata*.

В лесах с участием широколиственных пород выявлено 108 видов с преобладанием микоризообразователей. Уникальных видов выявлено 32, из них 19 – микоризообразователи с широким спектров фитобионтов. Только в этом типе местообитания были отмечены виды, типичные для осинников и березняков Северо-Запада (*Cortinarius alboviolaceus*, *Lactarius flexuosus*, *Lactarius tabidus*, *Lactarius trivialis*, *Lactarius vietus*, *Russula ochroleuca*, *Russula sanguinea*).

Для анализа трофической структуры по типам местообитаний был проведен кластерный анализ с использованием коэффициента Брея-Кёртиса методом полной связи. По трофической структуре микобиоты изученных местообитаний подразделились на два кластера. Первый представлен парой леса с участием широколиственных пород — дубняки на водоразделах, второй объединяет пары пойменные дубняки — заброшенные парки и пойменные ильмовники — кленовники.

Все выявленное видовое богатство относится к пяти порядкам, 30 семействам и 109 родам. Основу микобиоты составляют представители порядка Agaricales (83 %). Для семейственного и родового спектров, даже для их головной части, характерна дробная структура с отсутствием резко доминирующие таксонов. У девяти семейств удельный вес

составляет более 5%, причем фактически первые три места занимают сразу пять семейств: *Mycenaceae*, *Crepidotaceae*, *Russulaceae*, *Strophariaceae*, *Tricholomataceae*. Для семи родов удельный вес составляет более 3 %, лидируют роды *Muscena* и *Inocybe*, за ними следуют *Cortinarius* и *Entoloma*.

В трофической структуре лидируют сапротрофы с долей 62 %, среди которых подавляющее большинство представлено ксилотрофами. Симбиотрофы находятся на втором месте.

Был проведен кластерный анализ таксономической и трофической структур по типам местообитаний. Топология всех трёх дендрограмм совпадает - все исследованные местообитания подразделились на два кластера. Один объединяет дубняки на водоразделах и леса с участием широколиственных пород, второй представлен двумя подгруппами - заброшенные парки с пойменными дубняками и кленовники-ясенники с пойменными ильмовниками.

Для головной части семейственного спектра дубняков на водоразделах и лесов с участием широколиственных пород характерна лидирующая роль семейства *Russulaceae* и более дробный характер, в отличие от всех остальных четырех биотопов, в которых ведущая роль достается *Mycenaceae*. Кроме того, общими для всех этих местообитаний являются *Crepidotaceae*, *Marasmiaceae* и *Pluteaceae*.

Для пары нагорные дубняки — леса с участием широколиственных пород состав лидирующих родов практически совпадает, и преобладают среди них микоризообразователи. *Inocybe*, *Cortinarius*, *Lactarius*, *Russula*, *Amanita* выявлены в головном спектре обоих местообитаний, в дубняках к этому списку добавляется *Leccinum*. *Muscena* и *Pluteus* также отмечены для обоих местообитаний, но при этом в дубняках этот род занимает первое место, в то время как в лесах с участием широколиственных пород делит третью позицию с представителями родов *Inocybe* и *Russula*.

Для всех микобиот местообитаний, объединившихся во втором кластере, лидирующее место в родовом спектре занимает род *Muscena*. *Pluteus* и *Entoloma* также отмечены в головной части спектра всех четырех биотопов. Среди родов с удельным весом более 3% в микобиоте пойменных ильмовников отмечены также *Coprinellus*, *Gymnopus* и *Simocybe*, в кленовниках к таким родам помимо вышеприведенных относятся *Galerina* и *Inocybe*. В группе пойменные дубняки — одичавшие парки лидирующее положение занимает *Muscena*. Общими оказались также роды *Pluteus*, *Entoloma*, *Inocybe* и *Crepidotus*. Кроме того, в головном спектре микобиоты одичавших парков отмечены *Psathyrella* и *Gymnopus*, в дубняках — *Cortinarius*.

При анализе трофической структуры наблюдается следующая закономерность: чем более влажная и богатая почва, тем меньше доля микоризообразователей и тем выше доля различных сапротрофов. В условиях пойменного дубняка даже высокая микотрофность дуба не выводит микоризообразователи на первое место, что может быть обусловлено неподходящими почвенными условиями (долгое избыточное увлажнение). В парках богатый полидоминантный состав древостоя приводит к образованию богатых почв, что также отрицательным образом сказывается на разнообразии симбиотрофов, несмотря на широкий спектр потенциальных фитобионтов. Кленово-ясеновые сообщества образованы низкомикотрофными породами, что в комплексе с богатыми почвами приводит к ещё большему падению доли микоризообразователей. Пойменные ильмовники, самые влажные из рассматриваемых сообществ, характеризуются наименьшим количеством симбиотрофов из всех изученных биотопов.

ГЛАВА 5. СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МИКОБИОТЫ ШИРОКОЛИСТВЕННЫХ ЛЕСОВ СЕВЕРО-ЗАПАДА ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ В ШИРОТНОМ ГРАДИЕНТЕ

С целью сравнения микобиот в широтном градиенте были выбраны заповедники, расположенные в Европейской части России, число зарегистрированных видов агарикоидных грибов в которых превышает 400 (для того, чтобы списки выявленных видов более или менее совпадали по количеству). За исключением Волжско-Камского и Жигулевского заповедников, лежащих на 49° долготы, все выбранные территории находятся в пределах долготного коридора от 33° до 40° долготы. Таким образом, можно говорить о широтном градиенте – от 62° с. ш. (Кивач) до 52° с. ш. (Галичья Гора).

Были выбраны следующие заповедники:

- **Заповедник Кивач** (Карелия, 62° с.ш., 33° в. д., 10880 га), расположен в зоне средней тайги. Преобладающими типом растительности являются сосняки и ельники, в южной части встречаются южнотаежные леса с участием неморальных древесных и травянистых растений.
- Лесная растительность **Нижнесвицкого заповедника** (Ленинградская область 60° с.ш., 33° в.д., 41615 га) представлена ельниками, сосняками, а также вторичными мелколиственными березняками и осинниками. Согласно принимаемой схеме зонального районирования территория заповедника расположена в зоне южной тайги.

- **Волжско-Камский заповедник** (Республика Татарстан, 55° с.ш., 49° в.д., 10 080 га) состоит из двух участков – Раифского и Саралинского. Для сравнения был выбран первый, поскольку все известные данные об агарикоидных базидиомицетах относятся именно к нему. Раифский участок (5 000 га) расположен в зоне подтайги, среди лесов наиболее часто встречаются сосновые, хвойно-широколиственные и широколиственные.
- **Приокско-Террасный заповедник** (Московская область, 54° с.ш., 37° в.д., 4945 га), как и предыдущий, находится в зоне подтайги.
- **Окский заповедник** (Рязанская область, 53 ° с.ш., 40° в.д.) находится на стыке зоны подтайги и широколиственных лесов. Преобладают леса с участием сосны, в поймах распространены пойменные дубняки с примесью осины (Волоснова, 2014).
- **Галичья гора** (Липецкая область, 52° с.ш., 38° в.д.) состоит из четырёх небольших кластеров (общая площадь 231 га), в каждом из которых проводились агарикологические исследования. Территория расположена в лесостепной зоне, леса на охраняемых участках представлены нагорными дубравами, липняками, березняками, встречаются боры. (Сарычева, 2016).
- **Жигулевский заповедник** (Самарская область, 53° с.ш., 49° в.д., 23157 га) находится на южной границе лесостепной зоны, в переходной к степи полосе. Преобладающим типом лесной растительности являются липовые леса, а также широколиственные леса с участием сосны и сосняки со вторым ярусом, состоящим из широколиственных пород.

Было проведено классическое попарное сравнение видового богатства с применением различных коэффициентов, наиболее часто использующихся в сравнительной флористике. В таблице представлены количества видов для каждого заповедника, количества общих видов с изучаемой микобиотой, а также значения коэффициентов сходства Жаккара, Сёренсена, Шимкевича-Симпсона и модифицированного коэффициента Симпсона. Все эти коэффициенты принимают значения от 0 (нет общих видов) до 1 (все виды общие). Согласно мерам сходства, наиболее близкой территорией к изученной является Волжско-Камский заповедник, на втором месте – Приокско-Террасный; в случае использования мер квазисходства (или включения) они меняются местами. Далее следуют Окский заповедник, Галичья Гора и Жигулевский. Пара заповедников Нижнесвирский — Кивач оказывается самой непохожей на исследованную территорию.

	Волжско- Камский	Приокско- Тerrasный	Окский	Галичья гора	Жигулев- ский	Нижне- свирский	Кивач
Число видов в заповеднике	435	602	525	430	424	386	403
Число общих видов	214	247	213	196	170	148	147
S₇	0.20	0.19	0.18	0.18	0.16	0.15	0.15
S₈	0.33	0.32	0.31	0.31	0.28	0.26	0.26
S_{Sim}	0.49	0.56	0.48	0.46	0.4	0.38	0.36
S_{Len}	0.33	0.36	0.33	0.31	0.29	0.28	0.27

Табл. 1. Попарное сравнение микобиот заповедников с изученной микобиотой.

S₇ — коэффициент Жаккара, S₈ — коэффициент Сёренсена, S_{Sim} — коэффициент Шимкевича – Симсона, S_{Len} — модифицированный коэффициент Симпсона (коэффициент Леннона).

Иерархический агломеративный кластерный анализ показал, что видовое богатство, а также семейственный и родовой спектры изучаемой микобиоты ближе к таковым заповедников, расположенных ниже 57 градуса северной широты, а заповедники более высоких широт формируют отдельный кластер.

Для бореальных микобиот характерно резкое преобладание в родовом и семейственном спектрах одного-двух родов или семейств, а также небольшое число (не больше 5) семейств и родов с долей, превышающей 5% и 3%. Семейственный и родовой спектры микобиот всех остальных территорий, включая изучаемую, носят дробный характер – число лидирующих семейств и родов возрастает до 7-8 без явного преобладания какого-либо из них.

При анализе широтного радиента таксономического спектра были выявлены следующие тенденции при движении с севера на юг: резкое снижение доли семейства Cortinariaceae и рода Cortinarius; постепенное снижение доли семейства Russulaceae за счёт уменьшения количества видов рода Lactarius; постепенное возрастание доли семейства Мусенасеае и рода Мусена; постепенное возрастание доли семейства Sterpidotaceae за счёт рода Inocybe. Таким образом, можно предположить, что комплекс условий, характерных для бореальных территорий и благоприятствующих симбиотрофным родам *Cortinarius* и *Lactarius* меняется на условия, более подходящие для рода *Inocybe*, а возрастающее количество потенциальных субстратов благоволят сапротрофным видам семейства *Мусенасеае*.

ГЛАВА 6. НОВЫЕ, РЕДКИЕ И ОХРАНЯЕМЫЕ ВИДЫ

В настоящее время считается, что экосистемы с высоким уровнем биоразнообразия более устойчивы как к природным, так и к антропогенным изменениям (Lyons et al., 2005). Несмотря на то, что часто встречающиеся виды и/или виды с высоким обилием вносят основной вклад в продуктивность экосистем, появляется всё больше свидетельств в пользу того, что редкие виды играют существенную роль в функционировании экосистем, обеспечивая большую часть функционального разнообразия (Mouillot et al., 2013; Leitão et al., 2016).

На региональном уровне можно выделить три типа редких видов: часто встречающиеся в специфических местообитаниях, спорадически встречающиеся во всех местообитаниях и спорадически встречающиеся, приуроченные к специфическим местообитаниям. Применительно к грибам (точнее, макромицетам) существует несколько подходов и классификаций их редкости (Сафонов, 2003; Малышева, Малышева, 2008). Учитывая, что настоящая работа посвящена микобиоте специфичных местообитаний изучаемого региона, к редким видам формально можно отнести все те, которые были представлены небольшим числом находок («очень редко» и «редко»). С другой стороны, некоторые виды, представленные большим количеством находок, оказались новыми для всей территории исследования. В связи с этим применительно к собственным данным мы относим к редким видам следующие категории:

— Редкие виды — представленные небольшим числом находок и отмеченные не более чем в пяти регионах России, включая собственные находки. Тем самым мы надеемся выявить виды с кажущейся редкостью (нетипичный период плодоношения, малозаметные и/или эфемерные базидиомы, сложные в определении виды и пр.), а также такие, для которых редкость является их неотъемлемым свойством.

— Новые виды — отмеченные впервые на территории Северо-Запада Европейской части России. Скорее всего, их редкость обусловлена нахождением на границе ареала. Сюда же мы включаем четыре вида, ранее не регистрировавшиеся в России.

Понятие редкости видов тесно связано с вопросами охраны природы, и в течение последних 30 лет мировым научным сообществом были достигнуты значительные успехи в формализации признаков, позволяющих оценивать степень уязвимости видов, и, соответственно, необходимость их охраны. Подходы и критерии к выделению видов, нуждающихся в охране на глобальном уровне, были впервые опубликованы в 1994 году (IUCN, 1994). Впоследствии они были дополнены и действующая версия доступна

онлайн. Регулярно выпускается руководство по применению критериев, причем как на глобальном, так и на региональном уровнях (IUCN, 2012). Следующая информация необходима для корректной оценки уязвимости вида согласно критериям МСОП: 1) географическое распространение вида, 2) оценка размеров популяции вида, 3) информация об изменениях этих двух параметров во времени. После процедуры оценки виду присваивается та или иная категория статуса редкости. К счастью, особенности биологии грибов не остались без внимания специалистов, и была предложена методика, адаптирующая понятия критериев МСОП к грибам (Dahlberg, Mueller, 2011).

Помимо концепции редких и охраняемых видов, призванной обеспечить максимальное сохранение видового разнообразия, существует концепция специализированных и индикаторных видов, применяющаяся в основном для выявления и выведения из лесохозяйственного оборота лесов с высокой природоохранной ценностью (Андерссон и др., 2009). Специализированные и индикаторные виды различаются по степени зависимости от специфических условий лесного местообитания: так, специализированные виды в долгосрочной перспективе не смогут существовать в эксплуатируемых лесах, в то время как индикаторным видам угрожает, скорее всего, лишь сокращение численности. Наличие значительного количества индикаторных видов, а также их существенное обилие на участке леса свидетельствует о его биологической ценности. Конечно, ценность широколиственных лесов на Северо-Западе трудно подвергнуть сомнению. Тем не менее, нам представляется не лишним отметить индикаторные виды (Андерссон и др., 2009), выявленные в ходе работ.

Ниже приводим краткие сведения о распространении и экологии видов, редко встречающихся в России.

Clitocybe subspadicea отмечен в Ханты-Мансийском автономном округе (Filippova, Bulyonkova, 2017), Новгородской и Тульской областях. *Coprinellus subpurpureus* был описан из влажного местообитания — «wet leaves in a springy area» (Smith, 1941), в Псковской области найден на почве, мхах, кусочках древесины в черноольшанике на ключевом болоте (Коваленко и др., 2003), в Ленинградской области — на отпавшей веточке в прибрежной зоне реки, в пойменном вязовнике. Возможно, вид ускользает от внимания исследователей по причине эфемерности плодовых тел и особенностям фенологии (плодоношение в обоих случаях отмечено в июле). *Cystolepiota adulterina* отмечен также для Самарской области (Малышева, Малышева, 2006). Приурочен к влажным затененным смешанным и широколиственным лесам на богатых почвах. *Entoloma rugosum* зарегистрирован в Алтайском крае. *Entoloma serpens* недавно описан из Финляндии (Kokkonen, 2015), известен также из Норвегии (Noordeloos и др., 2018). По

имеющимся данным, вид приурочен к смешанным широколиственным лесам на богатых почвах, окраинах леса, также может быть найден в парках. *Gymnoporus vernus* известен для Томской области (Кудашова и др., 2016) и Удмуртии (Капитонов, 2013). Развивается на древесине небольших веточек клена, липы, ясеня, орешника. Интересна его фенология — плодоношение происходит ранней весной (март-апрель), зачастую на границе с тающим снегом. Скорее всего, вид гораздо более широко распространен, но в силу особенностей фенологии выпадает из поля зрения исследователей. *Hohenbuehelia grisea* известен для Кировской, Ростовской и Томской областей (Кудашова и др., 2016). Приурочен к сухостойным стволикам ольхи. *Hygrophoropsis rufa* отмечен также для Вологодской области (Bolshakov et al., 2018). Редкий по всему ареалу вид (Holec, Kolařík, 2013). *Muscena leptophylla* отмечен для Алтайского и Приморского (Азбукина и др., 2006) краев, а также для Рязанской области. Встречается во влажных местообитаниях (берега рек и ручьев) рядом или в основании широколиственных деревьев, наши находки приурочены к выходам известняка. Согласно литературным данным, также может произрастать в хвойных и смешанных лесах на замшелых бревнах (Aronsen, Læssøe, 2016). *Muscena polyadelphia* отмечен в Волгоградской (Бурова, Нездоймино, 1982), Мурманской (Михайловский, 1975) и Тверской областях, а также в г. Санкт-Петербург. Приурочен к опад дуба, также есть сведения о находках на опаде бука (Aronsen, Lassoe, 2016). Возможно, редко отмечается исследователями из-за очень мелких базидиом (диаметр шляпки не превышает 5 мм). *Muscena smithiana* по литературным данным известен только для Воронежской области (Частухин, Николаевская, 1969). Приурочен к дубовому опад. Согласно Aronsen, Lassoe (2016) широко распространен. *Pluteus umbrosoides* известен из Самарской области, Красноярского и Приморского краев (Malysheva et al, 2016) Скорее всего, гораздо более широко распространен, но ранее принимался исследователями за близкий вид *P. umbrosus*, от которого отличается более крупными размерами базидиом и отсутствием окрашенного края у пластинок. *Pluteus velutinus* описан в 2012 году из Индии (Pradeep и др., 2012). Имеются сведения о находках в Европейской части России, в Южной Сибири и на Дальнем Востоке (Malysheva et al., 2016). *Psathyrella longicauda* отмечен только в Пензенской области (Иванов, 1992). Приурочен к широколиственным лесам на богатых почвах (Knudsen, Vesterholt, 2012). *Rugosomyces obscurissimus* отмечен для Алтайского (Горбунова, 2018) и Красноярского (Мальшева и др., 2017) краев, а также для Московской области. *Xerocomellus bubalinus* отмечен в Удмуртии (Капитонов, 2013). Вид приурочен к насаждениям паркового типа.

В ходе работ были выявлены два вида, имеющие международный охранный статус. *Baeospora tyriadophylla* охраняется на всемирном уровне (Krisai-Greilhuber, 2019) с

категорий статуса редкости VU. Вид приурочен к крупномерному валежу, характерному для старовозрастных малонарушенных лесов. *Rhodotus palmatus* подлежит охране как на международном, так и на европейском уровнях (Iršénaitė et al., 2019). Приурочен к валежной древесине широколиственных деревьев (вяз, каштан, ясень и др.), в Ленинградской области найден исключительно на сильно разрушенной древесине вяза.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. По итогу обобщения существующих литературных данных, фондовых материалов микологического гербария БИН РАН и собственных сборов для широколиственных лесов Северо-Запада европейской части России было выявлено 438 видов агарикоидных грибов. Для Ленинградской, Новгородской и Псковской областей количество отмеченных видов составило 273, 210 и 165 видов соответственно, 54 оказались общими для всех трёх областей. 4 вида найдены впервые для России, 57 — впервые для территории Северо-Запада.
2. Основу микобиоты составляют представители порядка Agaricales (83 процента). Для семейственного и родового спектров, даже для их головной части, характерна дробная структура с отсутствием резко доминирующие таксонов. У девяти семейств удельный вес составляет более 5%, причем фактически первые три места занимают сразу пять семейств - *Muscenaceae*, *Strophodontaceae*, *Russulaceae*, *Strophariaceae*, *Tricholomataceae*. Для семи родов удельный вес составляет более 3 %, лидируют роды *Muscena* и *Inocybe*, за ними следует *Cortinarius* и *Entoloma*.
3. Видовое богатство, выявленное в исследованных типах местообитаний составило: дубняки на водоразделах — 255 видов, дубняки в поймах — 152, заброшенные парки — 129, леса с участием широколиственных пород — 108, пойменные ильмовники — 82, кленовики-ясенники на склонах — 68.
4. Наиболее схожи между собой видовые богатства групп «пойменных дубняки — дубняки на водоразделах» и «пойменные вязовники — заброшенные парки», причем это сходство обусловлено комплексом ксилотрофных и подстилочных субстрат-специфичных видов. Для исследованных типов местообитаний выявлены следующие характерные группы, подчеркивающие своеобразие изученной микобиоты: для дубняков на водоразделах — комплекс симбиотрофных видов, образующих микоризу с дубом; для дубняков в пойме — комплекс ксилотрофных видов, приуроченных к дубовому валежу и крупномерному валежу осины; для пойменных ильмовников — комплекс ксилотрофных видов, приуроченных к валежу вяза и сухостою ольхи и гумусовых сапротрофов, предпочитающих богатые почвы; для заброшенных парков —

комплекс симбиотрофных видов с фитобионтами-широколиственными деревьями и гумусовых сапротрофов, предпочитающих богатые почвы; для кленовников — комплекс ксилотрофных видов, развивающихся на древесине широколиственных пород; для мелколиственных вторичных лесов с участием широколиственных пород характерной оказалась группа микоризообразователей, обычных и широко распространенных в осинниках и березняках северо-запада России.

5. Прослеживается закономерность в соотношении количеств сапротрофных и симбиотрофных видов в зависимости от состава древостоя и особенностей рельефа: доля микоризообразователей выше в дубняках на водоразделах и в лесах с участием широколиственных пород, в остальных местообитаниях их доля существенно ниже. Это снижение обусловлено совокупностью факторов, из которых наиболее вероятными представляются избыточное увлажнение почвы и низкая микотрофность древесных пород.
6. Сравнение видового богатства, семейственного и родового спектров изученной микобиоты с таковыми микобиот заповедников, расположенных в широтном градиенте от 62° до 52° с.ш. показало, что микобиота широколиственных лесов ближе к микобиотам территорий, расположенных между 57° и 52° с.ш. (подтаёжная, широколиственно-лесная и лесостепная зоны), нежели к микобиотам таёжных территорий. При этом она занимает промежуточное положение между микобиотой Жигулёвского заповедника (в приведенном ряду он является самым юго-восточным и находится на южной границе лесостепной зоны) и микобиотами заповедника Галичья гора и Приокско-Террасного, Окского, Волжско-Камского заповедников, расположенных севернее и южнее Жигулевского заповедников.
7. Для бореальных микобиот характерно резкое преобладание в родовом и семейственном спектрах одного-двух родов или семейств, а также небольшое число (не больше 5) семейств и родов с долей, превышающей 5% и 3%. Семейственный и родовой спектры микобиот всех остальных территорий, включая изучаемую, носят дробный характер – число лидирующих семейств и родов возрастает до 7-8 без явного преобладания какого-либо из них.
8. Кроме дробности головной группы семейственного и родового спектров, при движении с севера на юг были выявлены следующие тенденции: резкое снижение доли семейства *Cortinariaceae* и рода *Cortinarius*; постепенное снижение доли семейства *Russulaceae* за счёт уменьшения количества видов рода *Lactarius*; постепенное возрастание доли

семейства Мусепасеае и рода Мусена; постепенное возрастание доли семейства Crepidotaceae за счёт рода *Inocybe*.

9. В ходе работ было выявлено 20 редких для России видов, а также 19 индикаторных и 28 охраняемых виды, в том числе два вида, имеющих охранный статус на международном уровне.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Азбукина З.М., Богачева А.В., Булах Е.М., Васильева Лар.Н., Говорова О.К., Егорова Л.Н. 2006. Грибы. В: Лар.Н. Васильева (Ред.). *Флора, растительность и микобиота заповедника «Уссурийский»*. Владивосток: Дальнаука. pp. 135–234.
2. Бурова Л.Г., Нездоймино Э.Л. 1982. Трофическая структура группировок макромицетов в искусственных лесных насаждениях (Северный Прикаспий). *Микология и фитопатология* 16(4): 294–300. [In ru]
3. Василевич В.И., Бибикова Т.В. 2001. Широколиственные леса Северо-Запада Европейской России 1. Типы дубовых лесов. *Ботанический журнал* 86(7): 88–101.
4. Василевич В.И., Бибикова Т.В. 2002. Широколиственные леса Северо-Запада Европейской России. II. Типы липовых, кленовых, ясеневых и ильмовых лесов. *Ботанический журнал* 87: 48–61.
5. Волоснова Л.Ф. 2014. *Флора Окского заповедника (сосудистые растения, мхи, грибы, лишайники)*. Труды Окского государственного природного биосферного заповедника. V. 30. Рязань: Голос губернии. 216 p. [In Russian]
6. Горбунова И.А. 2018. Новые сведения об агарикоидных базидиомицетах заповедника «Тигирекский» (Алтайский край). *Turczaninowia* 21(2): 160–171. [In Russian] DOI: 10.14258/turczaninowia.21.2.16
7. Змитрович И.В., Столярская М.В., Калиновская Н.И., Попов Е.С., Мясников А.Г., Морозова О.В., Волобуев С.В., Большаков С.Ю., Светашева Т.Ю., Бондарцева М.А., Коваленко А.Е. 2015. *Макромицеты Нижне-Свирского заповедника (аннотированный список видов)*. СПб.: Свое издательство. 185 p.
8. Иванов А.И. 1992. Редкие виды агариковых грибов в Пензенской области. *Новости систематики низших растений* 28: 57–61.

9. Капитонов В.И. 2013. Находки новых для Удмуртии видов макромицетов. *Вестник Удмуртского Университета. Серия Биология. Науки о Земле* (4): 9–24. [In Russian]
10. Ковалева К.А., Ярмишко В.Т. 2017. Распространение широколиственных древесных пород в лесах Северо-Запада Российской Федерации. *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии* (219): 32–46.
11. Коваленко А.Е., Морозова О.В. 1999а. Агарикоидные и гастероидные макромицеты Ленинградской области. В: Н.Б. Балашова, А.А. Заварзин (Ред.). *Биоразнообразие Ленинградской области (Водоросли. Грибы. Лишайники. Мохообразные. Беспозвоночные животные. Рыбы и рыбообразные)*. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та. pp. 89–140.
12. Коваленко А.Е., Морозова О.В. 1999б. Материалы к изучению агарикоидных базидиомицетов Псковской и Новгородской областей. *Микология и фитопатология* 33: 65–70.
13. Кудашова Н.Н., Вайшла О.Б., Гашков С.И. 2016. Редкие и охраняемые виды грибов Томской области. *Вестник Томского государственного университета. Биология* 33(4): 79–109.
14. Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф. 2008. *Высшие базидиомицеты лесных и луговых экосистем Жигулей*. М.; СПб.: Товарищество научных изданий КМК. 242 p. [In Russian]
15. Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф., Змитрович И.В. 2007. Материалы к изучению высших базидиомицетов Новгородской области. *Новости систематики низших растений* 41: 132–155.
16. Малышева В.Ф., Малышева Е.Ф., Кияшко А.А., Коваленко А.Е., Псурцева Н.В., Федосова А.Г., Волобуев С.В., Попов Е.С., Васильев Н.А., Сонникова А.Е., Филипова И.П. 2017. *Грибы и мхи Саяно-Шушенского заповедника. Конспект флоры*. Шушенское. 172 p.
17. Михайловский Л.В. 1975. Новые для микофлоры СССР виды агаиковых грибов из Хибинского горного массива. *Новости систематики низших растений* 12: 205–212.
18. Морозова О.В., Попов Е.С., Федосова А.Г. 2014. Редкие и новые для Новгородской области виды грибов из Батецкого района. В: *Полевой сезон-2012: Исследования и природоохранные действия на особо охраняемых природных территориях Новгородской области*. Великий Новгород. pp. 9–12.

19. Попов Е.С., Коваленко А.Е., Гапиенко О.С., Колмаков П.Ю., Мельник В.А., Морозова О.В., Коткова В.М., Юрченко Е.О., Бондарцева М.А., Беломесяцева Д.М., Шапорова Я.А., Шабашова Т.Г., Змитрович И.В., Шабунин Д.А. 2013. *Микобиота Белорусско-Валдайского Поозерья*. Москва, Санкт-Петербург.
20. Русаков О.С. 1968. Материалы по изучению урожайности хозяйственно важных шляпочных грибов. *Микология и фитопатология* 2(1): 11–17.
21. Сарычева Л.А. 2016. *Микобиота заповедника «Галичья гора»*. Воронеж: ИД ВГУ.
22. Сафонов М.А. 2003. *Редкие виды грибов Оренбургской области. Проблемы выявления, изучения и охраны*. Оренбург: Издательство ОГПУ.
23. Селиванов В.А. (Ред.). 1971. *Ленинградская, Псковская и Новгородская области. Геологическое описание*. Геология СССР. V. Том 1. Москва: Недра. 502 p.
24. Частухин В.Я., Николаевская М.А. 1969. *Биологический распад и ресинтез органического вещества в природе*. Л.: Наука. 326 p.
25. Шмидт. 1984. *Математические методы в ботанике*. Ленинград: Издательство Ленинградского университета.
26. Aronsen A., Læssøe T. 2016. *The genus Mycena s.l.* Gylling: Fungi of Northeren Europe - Vol.5.
27. Bolshakov S.Y., Volobuev S.V., Potapov K.O., Shiryayev A.G., Shiryayeva O.S., Ezhov O.N., Rebriev Y.A., Palamarchuk M.A., Khimich Y.R., Borovichev E.A., Zmitrovich I.V. 2018. New species for regional mycobiotas of Russia. 3. Report 2018. *Микология и фитопатология* 52(6): 386–397.
28. Dahlberg A., Mueller G.M. 2011. Applying IUCN red-listing criteria for assessing and reporting on the conservation status of fungal species. *Fungal Ecology* 4(2): 147–162.
29. Filippova N., Bulyonkova T. 2017. The communities of terrestrial macrofungi in different forest types in vicinities of Khanty-Mansiysk (middle taiga zone of West Siberia). *Biodiversity Data Journal* 5: e20732. [In en] DOI: 10.3897/BDJ.5.e20732
30. Holec J., Kolařík M. 2013. Notes on the identity of *Hygrophoropsis rufa* (Basidiomycota, Boletales). *Czech Mycology* 65(1): 15–24.
31. Iršénaitė R., Kaľucka I.L., Olariaga Ibaguren I. 2019. *Rhodotus palmatus*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T70402359A70402387*.

32. IUCN. 1994. *IUCN Red List Categories. IUCN Species Survival Commission*. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, U.K.
33. IUCN. 2012. *Guidelines for Application of IUCN Red List Criteria at Regional and National Levels. Version 4.0*. Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
34. Knudsen H., Vesterholt J. (Ред.). 2012. *Funga Nordica. Agaricoid, boletoid, clavarioid, cyphelloid and gastroid genera*. Copenhagen: Nordsvamp. 1083 p. [In en]
35. Kokkonen K. 2015. A survey of boreal *Entoloma* with emphasis on the subgenus *Rhodopolia*. *Mycological Progress* 14(12): 116. [In en] DOI: 10.1007/s11557-015-1135-y
36. Krisai-Greilhuber I. 2019. *Baeospora myriadophylla*. *The IUCN Red List of Threatened Species 2019: e.T147135428A147696943*
37. Legendre P., Legendre L. 2012. *Numerical ecology*. Developments in environmental modelling. Third English edition. Amsterdam: Elsevier. 990 p.
38. Malysheva E.F., Malysheva V.F., Justo A. 2016. Observations on *Pluteus* (Pluteaceae) diversity in South Siberia, Russia: morphological and molecular data. *Mycological Progress* 15(8): 861–882.
39. Noordeloos M.E., Weholt Ø., Bendiksen E., Brandrud T.E., Eidissen S.E., Lorås J., Morozova O., Dima B. 2018. *Entoloma aurorae-borealis* sp. nov. and three rare *Entoloma* species in the *Sinuatum* clade (subg. *Entoloma*) from northern Europe. *Sydowia* 70: 199–210.
40. Pradeep C.K., Justo A., Vrinda K.B., Shibu V.P. 2012. Two new species of *Pluteus* (Pluteaceae, Agaricales) from India and additional observations on *Pluteus chrysaegis*. *Mycological Progress* 11(4): 869–878.
41. Smith A.H. 1941. New and Unusual Agarics from North America. II. *Mycologia* 33(1): 1–16.

Список работ, опубликованных по теме НКР

Статьи:

1. Калинина Л.Б. 2018. Агарикоидные грибы (Basidiomycota) Ижорской возвышенности (Ленинградская область). I. Государственный природный заказник «Дубравы у деревни Велькота». *Новости систематики низших растений* 52(2): 359–372. DOI: 10.31111/nsnr/2018.52.2.359
2. Kalinina L.B. 2019. Agaricoid Fungi New to Novgorod Region, Russia. *Botanica* 25(1): 89–96.

3. Volobuev S.V., Bolshakov S. Yu., Shiryayev A.G., Sazanova N.A., Rebriev Yu. A., Ezhov O.N., Vlasenko V.A., Vlasenko A.V., **Kalinina L.B.**, Stavishenko I.V., Zmitrovich I.V. 2019. New Species for Regional Mycobiotas of Russia. 4. Report 2019. *Микология и фитопатология* 53(5): 261–271.
4. Song J., Liang J.-F., Mehrabi-Koushki M., Krisai-Greilhuber I., Ali B., Bhatt V.K., Cerna-Mendoza A., Chen B., Chen Z.-X., Chu H.-L., Corazon-Guivin M.A., Silva G.A.D., Kesel A.D., Dima B., Dovana F., Farokhinejad H., Ferisin G., Guerrero-Abad J.C., Guo T., Han L.-H., Ilyas S., Justo A., Khalid A.N., Khodadadi-Pourarpanahi S., Li T.-H., Liu C., Lorenzini M., Lu J.-K., Mumtaz A.S., Oehl F., Pan X.-Y., Papp V., Qian W., Razaq A., Semwal K.C., Tang L.-Z., Tian X.-L., Vallejos-Tapullima A., Merwe N.A.V.D., Wang S.-K., Wang C.-Q., Yang R.-H., Yu F., Zapparoli G., Zhang M., Antonin V., Aptroot A., Asian A., Banerjee A., Chatterjee S., Dirks A.C., Ebrahimi L., Fotouhifar K.-B., Ghosta Y., **Kalinina L.B.**, Karahan D., Liu J., Maiti M.K., Mookherjee A., Nath P.S., Panja B., Saha J., Evfkova H., Voglmayr H., Kenan Y., Haelewaters D. 2020. Fungal Systematics and Evolution: FUSE 5. *Sydowia* 71: 141– 245 DOI: 10.12905/0380.sydowia71-2019-0141
5. **Kalinina L.B.**, Bolshakov S.Yu., Bulyonkova T.M. 2020. New records of basidiomycetes from the Pskov region in the Polistovskiy State Nature Reserve (Russia). *Nature Conservation Research* 5(3) <https://dx.doi.org/10.24189/ncr.2020.024>

Тезисы конференций:

1. Калинина Л.Б. «Находки новых видов макромицетов в Ленинградской области», XXIV Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов», г. Москва 10-14 апреля 2017 г. https://lomonosov-msu.ru/archive/Lomonosov_2017/data/10743/uid138301_report.pdf
2. Калинина Л.Б. «Оценка пространственной изученности агарикоидных базидиомицетов Северо-Запада европейской части России», IV (XII) Международная Ботаническая Конференция молодых ученых, Санкт-Петербург, 22 - 28 апреля 2018 г. 2018. 210 с.
3. Калинина Л.Б. «Агарикоидные грибы новгородской области: история изучения и перспективные направления дальнейших исследований», 48-е Комаровские чтения «Инновации и традиции в современной ботанике», г. Санкт-Петербург, 21–25 октября 2019 г. 44 с.