

ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ СУБАРКТИЧЕСКОЙ МИКОБИОТЫ ПОЛУОСТРОВА ЯМАЛ В СВЯЗИ С ИЗМЕНЕНИЕМ КЛИМАТА

А.Г. Ширяев, В.А. Мухин

Институт экологии растений и животных УрО РАН,

620144, Екатеринбург, ул. 8 Марта, 202, Россия, e-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com, victor.mukhin@ipae.uran.ru

Изучена динамика численности доминирующих видов ксилотрофных грибов на Южном Ямале (Ямало-Ненецкий автономный округ) в связи с потеплением климата в Арктике. В основу данных по численности грибов положены результаты, полученные В.А. Мухиным в начале 1980-х гг. Повторные синтопные исследования проведены в 2018–2019 гг. Полученные результаты свидетельствуют, что районы, которые 40 лет назад характеризовались “лесотундровой” численностью таежных видов грибов, сейчас соответствуют “северотаежным” показателям. За 40-летний период среднегодовая температура воздуха в районе исследования выросла на 0.8 °С, в связи с чем “лесотундровая” численность модельных видов грибов сместилась севернее. Для грибов, развивающихся на древесине лиственных пород в зональных местообитаниях, смещение составило в среднем 47 км/1 °С, тогда как для ассоциированных с хвойными – 31.5 км/1 °С.

Ключевые слова: глобальное потепление, мониторинг, индикатор, экология грибов, биогеография, Арктика, Россия.

ВВЕДЕНИЕ

Климат и природа Севера быстро меняются в последние десятилетия, при этом в сибирской Арктике происходят одни из наиболее драматических изменений (Walker et al., 2012; Шиятов, Мазепа, 2015; Myers-Smith et al., 2020). Различные исследования свидетельствуют о “позеленении” Арктики вследствие происходящего потепления, росте осадков в зимние и летние периоды (Тишков и др., 2019). Природные зоны сдвигаются на север, при этом изменяются видовой состав и число видов растений (Gauthier et al., 2015), возрастает проективное покрытие таежных видов, а аркто-альпийских снижается. Существенно меняется численность видов-эдификаторов. По мнению А.И. Толмачева (1956), многочисленность особей вида свидетельствует о его процветании в конкретных природно-климатических условиях. Для сосудистых растений, так же как и для других элементов биоты севера Западной Сибири, показано снижение численности особей арктических видов и неуклонный рост числа особей таежных (Хомутов, Хитун, 2014; Kasurinen et al., 2014; Белоновская и др., 2016; Арефьев и др., 2017).

Наиболее очевидные изменения биоты в связи с потеплением климата выявлены на севере Западной Сибири (Walker et al., 2012; Арефьев и др., 2017; Елсаков, 2017). Здесь давно изучается динамика различных групп живых организмов вдоль

арктической границы леса. Подобные исследования проводятся преимущественно на примере различных групп растений и животных, тогда как микобиота изучается крайне редко. Однако грибы трофически связаны с отдельными видами сосудистых растений, или конкретными растительными формациями, которые в свою очередь могут выступать моделями по изучению реакции на климатические изменения. Вследствие глубокой коэволюционной связи грибы чутко реагируют на малейшие изменения в структуре растительного покрова (Мухин, 1993). Многие виды макроскопических грибов – признанные индикаторы климатических изменений (Geml et al., 2015; Andrew et al., 2016). В настоящей работе в качестве модельной использовали одну из хорошо изученных групп макромицетов – афиллофоровые грибы, среди которых пороидные (трутовые) грибы являются наиболее активными разрушителями древесины на полярной границе леса (Мухин, 1993).

Для исследований выбрали Ямало-Ненецкий автономный округ как наиболее изученный регион в плане выявления видового состава афиллофоровых грибов в российской Арктике (Каратыгин и др., 1999). Здесь с 1970-х гг. исследуются разнообразие и экология микро- и макроскопических грибов. В.А. Мухин изучал численность и экологическую специфику микокомплексов, формирую-

шихся на арктической границе леса в 1980-е гг. (Мухин, 1983, 1984, 1987). Недавние работы свидетельствуют, что в связи с потеплением на юге Ямала увеличивается запас фитомассы основных лесообразующих древесных пород – важнейшего ресурса для развития сапротрофных грибов-макромицетов, при этом арктическая граница леса сдвигается севернее (Myers-Smith et al., 2020).

Цель настоящей работы – оценить актуальную численность доминирующих видов дереворазрушающих трутовых грибов на Южном Ямале и сопоставить с результатами исследований, полученными 40 лет назад. Дополнительно, предполагается установить скорость смещения границы “лесотундровой” численности грибов в связи с потеплением климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Район исследования

Экспедиционные работы на Южном Ямале проведены в 2018 и 2019 гг. Актуальные результаты сопоставлены с численностью грибов, выявленной в начале 1980-х гг. для лесотундры, а также северной и средней тайги Западно-Сибирской равнины, в отдельности для каждого древесного субстрата (Мухин, 1983, 1987, 1993).

На Южном Ямале (Ямало-Ненецкий автономный округ, Ямальский р-он) изучена трансекта “восток–запад” протяженностью 125 км от поселка Яр-Сале (66°54' N, 70°49' E) до пос. Белоярск (66°51' N, 68°09' E). Исследовано 14 участков, характеризующихся минимальным уровнем антропогенного воздействия: по 7 участков в зональных и пойменных местообитаниях (рис. 1). Каждый участок имеет площадь от 31 до 54 га. В сумме изучено 611 гектаров: 314 на плакорах и 297 в поймах. В 2018 и 2019 гг. изучались поймы рек Щучья,

Хадытаяха, Юмбатаяха, припойменные леса нижней Оби, а также плакорные районы рядом с вышеперечисленными реками. Это те же территории, где в 1980-е гг. работал В.А. Мухин.

В 2018–2019 гг., как и в 1980-е гг., исследованы наиболее распространенные лесные сообщества южного Ямала: хвойные (лиственничники и ельники) и лиственные (березняки и ивняки). В качестве единиц учета субстрата рассматриваются деревья (и кусты) высотой более 1.5 м. Названия видов грибов даны согласно номенклатуре, принятой в работе В.А. Мухина (1993).

Установлены географические координаты сообществ, характеризующиеся “лесотундровой” численностью грибов, которые располагаются в среднем и верхнем течении рек Щучья (притоки Танловаяха и Тарседаяха) и Хадытаяха (приток Паёседаяха), в 40–100 км севернее от места их впадения в реку Обь.

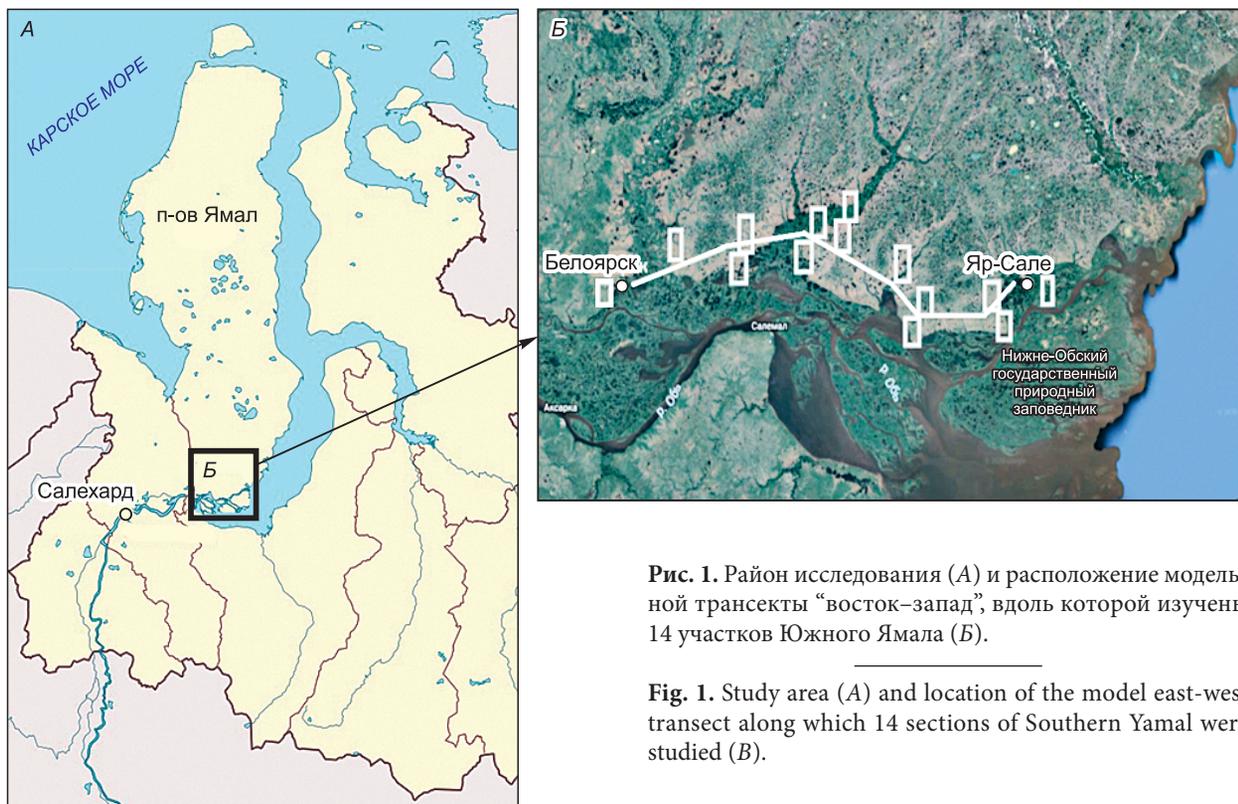


Рис. 1. Район исследования (А) и расположение модельной трансекты “восток–запад”, вдоль которой изучены 14 участков Южного Ямала (Б).

Fig. 1. Study area (A) and location of the model east-west transect along which 14 sections of Southern Yamal were studied (B).

Методика исследования

В 1980-е гг. В.А. Мухин на примере лесных районов Западно-Сибирской равнины выполнил оценку численности доминирующих видов пороидных (трутовых) грибов, характеризующихся крупными многолетними плодовыми телами. В работе использованы два метода оценки (Мухин, 1993):

1) прямой – установление численности грибов по количеству выявленных плодовых тел на единицу площади (экземпляров/гектар);

2) косвенный – установление численности как оценки доли числа древесных субстратов, заселенных грибами (%).

Прямой метод оценки наиболее точно отражает актуальную численность конкретного вида грибов. В основе метода лежит проведение (прохождение) маршрутных исследований как можно большей территории с равномерным выявлением плодовых тел (единиц учета) грибов. Производился учет для видов, “специфичных” одной древесной породе, так и полифагов, развивающихся на различных древесных породах (например, нескольких лиственных, или же на хвойных и на лиственных). В природно-климатических условиях Ямала в 1980-е гг., как и сейчас, это была сложная и трудо-

емкая работа. В 2018 и 2019 гг. мы модернизировали этот метод, для чего использовали квадрокоптер DJI Phantom 3. Это позволило подразделить изучаемые участки на ячейки площадью 1 га. Согласно методике В.А. Мухина (1993), за экземпляр гриба принималась одна единица древесного субстрата заселенного грибом. То есть вне зависимости от числа плодовых тел одного вида, сформировавшихся на одном бревне, это считалось одной единицей учета – одним экземпляром гриба. Подсчет численности грибов проводили для каждого гектара отдельно, а затем результат усредняли.

Второй метод – отражает результаты косвенного учета и, по нашему мнению, более соответствует маршрутному методу работ. В этом методе учитывалась каждая единица древесного субстрата, а потом вычислялся процент субстратов, на которых развивался тот или иной вид гриба. Очевидный плюс данной методики в том, что представлены результаты не в целом для всех групп субстратов, на которых может развиваться грибок, а в отдельности для каждого. Например, можно легко оценить долю берез в лесотундре, пораженных трутовиком обыкновенным, и изменения этого параметра вдоль широтно-зонального градиента Западно-Сибирской равнины (Мухин, 1993).

РЕЗУЛЬТАТ И ОБСУЖДЕНИЕ

Проведение повторных исследований согласно прямому методу (Мухин, 1993) не дало близких совпадений. Усредненные результаты для всех 14 изученных территорий Южного Ямала (в сумме и по отдельности) существенно не совпадают для всех видов грибов в сравнении с данными 1980-х гг. для зональных и пойменных биотопов в лесотундре, так же, как для северной и средней тайги (Мухин, 1993).

Модернизированный метод прямого учета с использованием дрона позволил подразделить каждую из 14 территорий на конкретные участки площадью 1 га. Полученный результат оказался схожим с вышеописанным: усредненные результаты для всех территорий площадью выше 100 га существенно не совпадают для всех видов в сравнении с данными 1980-х гг. Однако для юго-западной части Ямала при исследовании территорий в диапазоне от 10 до 25 га для некоторых видов грибов получены результаты, схожие с данными 40-летней давности, (для лесотундры и северной тайги) (табл. 1). При этом для юго-восточной части сходные показатели не выявлены, что, возможно, связано с антропогенной трансформацией древостоя этой части Ямала.

Для трутовика обыкновенного (*Fomes fomentarius*) численность достигла показателей северо-таежного микокомплекса, исследованного 40 лет назад в северной тайге Западно-Сибирской равни-

ны (Мухин, 1993). Схожий уровень изменений выявлен для *Trichaptum fuscoviolaceum*. Для *Fomitopsis pinicola* изменения более существенны – его нынешняя численность, согласно первому методу, на-

Таблица 1

Изменение численности трутовых грибов на Южном Ямале между 1980 и 2019 гг. (экз./га)

Abundance changes of Poroid fungi in southern Yamal between 1980 and 2019 (ind/ha)

Вид	Численность (экз./га)		
	1980	2019	СвТ–СрТ
<i>Fomes fomentarius</i>	6.7	52.3	51.7–65.1
<i>Fomitopsis pinicola</i>	3.3	8.8	4.7–12.1
<i>Trichaptum fuscoviolaceum</i>	3.7	9.6	10.0–13.1
<i>Inonotus obliquus</i>	6.5	3.8	2.2–2.4
<i>Gloeoporus dichrous</i>	1.8	1.7	1.1–0.6

Примечание. Здесь и далее: 1980 – данные В.А. Мухина (1993) для лесотундровых сообществ на начало 1980-х гг.; 2019 – результаты исследований в 2018–2019 гг.; СвТ–СрТ – данные по численности для северной и средней тайги (Мухин, 1993); ед. – единичные находки.

Note. Hereinafter: 1980 – data of V.A. Mukhin (1993) for forest-tundra communities in the early 1980s; 2019 – research results in 2018–2019; СвТ–СрТ – data on abundance for the northern and middle boreal subzones (Mukhin, 1993); ед. – single finds.

**Изменение численности трутовых грибов в хвойных формациях (на лиственницах и елях)
Южного Ямала между 1980 и 2019 гг. (%)**

**Abundance changes of Poroid fungi in coniferous formations (on larch and spruce)
of Southern Yamal between 1980 and 2019 (%)**

Вид	<i>Larix</i>			<i>Picea</i>		
	1980	2019	СвТ-СрТ	1980	2019	СвТ-СрТ
<i>Trichaptum laricinum</i>	15.0	11.7	18.0–1.2	48.7	29.0	28.6–0.2
<i>T. abietinum</i>	2.6	8.1	7.6–14.7	4.9	15.4	13.9–25.6
<i>T. fuscovillocaeum</i>	4.0	10.8	10.0–13.1	8.6	6.5	7.5–5.4
<i>Gloeophyllum sepiarium</i>	12.5	5.3	7.2–2.4	22.8	15.7	16.9–5.6
<i>Fomitopsis pinicola</i>	4.7	11.5	12.1–19.9	5.3	17.7	16.1–36.4
<i>F. rosea</i>	0.4	0.9	1.0–1.1	0.5	2.0	1.8–9.8
<i>Phellinus chrysoloma</i>	3.7	0.9	0.9–1.0	8.1	7.6	5.8–1.9
<i>Dichomitus squalens</i>	0.6	2.7	2.5–4.5	–	–	–
<i>Fomitopsis officinalis</i>	ед.	1.9	2.0–3.9	–	–	–

ходится между северо- и среднетаежными показателями. Также можно отметить два вида (*Inonotus obliquus*, *Gloeoporus dichrous*), для которых, согласно данному методу, численность соответствует лесотундровому уровню 40-летней давности.

Результаты оценки численности грибов с помощью косвенного (второго) метода подразделены на две части: для видов грибов, ассоциированных с хвойными и лиственными древесными породами.

Для большинства видов грибов, формирующихся на хвойных (лиственницах и елях), выявлены сходные показатели, или же отмечена четкая динамика изменения численности по сравнению с результатами, установленными 40 лет назад. При этом все виды грибов на лиственнице сменили численность. Для видов *T. abietinum*, *T. fuscovillocaeum*, *Phellinus chrysoloma*, *Fomitopsis officinalis*, *F. rosea*, *F. pinicola*, *Dichomitus squalens* актуальное число заселенных субстратов лиственницы соответствует уровню северной тайги (табл. 2). Для видов *Gloeophyllum sepiarium* и *T. laricinum* численность соответствует диапазону между северной и средней тайгой.

Для грибов, ассоциированных с древесиной ели (*T. laricinum*, *T. abietinum*, *Gloeophyllum sepiarium*, *F. pinicola*, *F. rosea*), выявленный уровень численности соответствует северной тайге. Численность *Trichaptum fuscovillocaeum* характеризуется средним показателем между северной и средней тайгой. Лишь для одного вида – *Phellinus chrysoloma* – актуальная численность соответствует лесотундре.

На лиственных древесных породах изучались грибы, формирующие плодовые тела на крупноствольных березах и ивах. Для видов *Fomes fomentarius*, *Inonotus obliquus*, *Phellinus igniarius*, *Daedaleopsis confragosa* число заселенных субстратов березы соответствует уровню северной тайги (табл. 3). На ивах изучена динамика для одного вида – *Ph. igniarius*. Его современная численность схожа с показателями для долин рек северной тайги.

Таким образом, для некоторых таежных видов грибов Южного Ямала численность за 40 лет существенно изменилась и стала соответствовать северо- и даже среднетаежным лесам (в 1980-е гг.). Так, на березах для *Fomes fomentarius* доля заселенных субстратов выросла в 5 раз (с 8.7 до 43.6 %), на ели

**Изменение численности трутовых грибов в лиственных формациях (на березах и ивах)
Южного Ямала между 1980 и 2019 гг. (%)**

**Abundance changes of Poroid fungi in deciduous formations (on birches and willows)
of Southern Yamal between 1980 and 2019 (%)**

Вид	<i>Betula</i>			<i>Salix</i>		
	1980	2019	СвТ- СрТ	1980	2019	СвТ- СрТ
<i>Fomes fomentarius</i>	8.7	43.6	45.9–45.4	–	–	–
<i>Phellinus igniarius</i> s. l.	39.1	27.2	26.0–10.2	57.9	47.1	50.4–41.2
<i>Piptoporus betulinus</i>	17.0	14.8	11.4–20.5	–	–	–
<i>Inonotus obliquus</i>	14.8	3.8	4.2–1.6	–	–	–
<i>Daedaleopsis confragosa</i>	4.3	2.7	1.2–3.3	–	–	–

для *Fomitopsis rosea* в 4 раза (с 0.5 до 2.0 %), *Trichaptum abietinum* в 3.5 раза (с 4.9 до 15.4 %). В то же время для некоторых видов численность снизилась: *Phellinus chrisoloma* в 4 раза (с 3.7 до 0.9 %), для *Inonotus obliquus* в 4 раза (с 14.8 до 3.8 %). На лиственных деревьях все грибы сменили численность на близкую с северной тайгой или ближе к среднетаежной, т. е. приобрели отчетливые “южные” таежные черты. Тогда как для хвойных деревьев ряд видов грибов характеризуется чертами лесотундровыми, а большая часть – северо-таежными. Численность грибов, ассоциированных с лиственными деревьями, стала более “южной” по сравнению с хвойными.

По данным метеостанции Салехарда за 40 лет (с 1980 по 2019 г.) на Южном Ямале среднегодовая температура выросла на 0.8 °C (с -6.4 до -5.6 °C). Отмечено, что период 2005–2015 гг. был самым теплым в регионе за 120 лет метеорологических наблюдений (Шиятов, Мазепа, 2015). На основе анализа изменений толщины годовых колец лиственницы выделены экосистемы Южного Ямала и Полярного Урала, как наиболее затронутые влиянием потепления климата в XX в. на территории Сибирской Субарктики (Ваганов и др., 1996).

Вместе с ростом температуры воздуха увеличивается количество осадков (Елсаков, 2017), что способствует росту толщины снежного покрова. Это в свою очередь ведет к более глубокой протайке почвы – с 1.7 до 3.4 м (Shiryayev et al., 2019). Последствия деградации многолетней мерзлоты в последние годы широко освещаются в средствах массовой информации: образование Ямальской воронки в 2014 г. (Buldovicz et al., 2018); возникновение эпизоотий сибирской язвы в популяциях северного оленя в 2016 г. вследствие активизации “старых” почвенных очагов (Селянинов и др., 2016); развитие термокарста (Полищук и др., 2017); рост закустаривания (Хитун и др., 2011) и др.

Вследствие происходящих изменений климатических и эдафических условий растительный покров крайнего юга Ямала “позеленел” по сравнению с 1980-ми гг. (Тишков и др., 2019) за счет выхода из пойм на плакор большего количества кустарников ив и ольхи, увеличения числа деревьев и общей надземной фитомассы ели и лиственницы (Елсаков, 2017). Как следствие, повысился вегетационный индекс (NDVI), особенно в пойменных биотопах ивняка и ольховника как за счет выхода на плакор этих кустарников в более северных районах, так и в связи с ростом проективного покрытия мезофильных лесных травянистых растений (Елсаков, 2017). За 50 лет листья на березах стали распускаться на 9 дней раньше, а пожелтение наступает на 7 дней позже (Myers-Smith et al., 2020). В результате происходит смещение природных зон на север в пределах Западно-Сибирской равнины

(Арефьев и др., 2017). За прошедшие полвека растительность юга Ямала, а также ближайших районов Полярного Урала трансформировалась из лесотундровой в северо-таежную (Шиятов, 2009; Shiryayev et al., 2019).

В свою очередь, рост фито- и мортмассы древесных растений выступает важнейшим фактором для развития сапротрофных трутовых грибов. В недавнем исследовании показано как по Западно-Сибирской равнине и прилегающим районам Урала на север движутся “таежные” виды грибов (Shiryayev et al., 2019). За прошедшие 40–60 лет в регионе появились крупные ивы, что способствовало появлению таких лесных грибов, как *Trametes suaveolens*, *Polyporus arcularius*, а на елях – *Osteina obducta*, *Laurilia sulcata*, *Phellinus ferrugineofuscus*. Эти виды 40 лет назад отмечались лишь в 150–250 км южнее изучаемого региона (Мухин, 1993; Shiryayev et al., 2019). Движение на север Западно-Сибирской равнины отмечалось нами еще в 2000-х гг. (Ширяев, 2009). Видовое богатство грибов в локалитетах резко увеличилось. Например, видовое богатство афиллофоровых грибов в окрестностях г. Лабытнанги и на восточных предгорьях Полярного Урала (гора Сланцевая) за 60-летний период увеличилось в два раза (со 137 до 257 видов), появилось большое число южных таежных видов, а роль аркто-альпийских существенно снизилась: происходит бореализация микобиоты (Shiryayev et al., 2019). Перечисленные виды грибов – это дифференцирующие виды, значимые для построения микogeографического районирования. Изменение их численности, а также существенное смещение границ ареалов свидетельствуют о “быстрой” перестройке микобиоты Субарктики.

Процессы бореализации лесотундровой микобиоты широко обсуждаются и в Европе (Geml et al., 2015; Andrew et al., 2016). В целом все отмеченные виды грибов можно рассматривать в качестве индикаторов изменения климата в высоких широтах. В настоящий момент эти виды также активно осваивают север Фенноскандии (Ohenoja et al., 2013; Ширяев, 2013; Kunttu et al., 2014, 2019; Shiryayev et al., 2019; Khimich et al., 2020). Широко обсуждается гипотеза о том, что, вероятно, грибы могли бы и быстрее продвигаться в Арктику, но их сдерживают не климатические, а субстратные факторы (Shiryayev et al., 2018). Пока в лесотундре и севернее не появятся необходимые субстраты, причем в минимально необходимом количестве, – на севере не будут формироваться плодовые тела соответствующих таежных видов грибов (Мухин, 1993).

Как далеко на север за 40 лет сместились показатели “лесотундровой” численности микобиоты? Для ответа на этот вопрос мы провели исследования севернее вышеуказанной трансекты на

50–100 км, поднявшись вверх по рекам Щучья (притоки Танловаяха и Тарседаяха) и Хадытаяха (приток Паёседаяха). Ниже представлен перечень шести модельных видов трутовых грибов для лиственных и хвойных древесных растений с указанием мест (северная граница), где их численность в 2018–2019 гг. соответствовала “лесотундровой”.

Модельные виды:

Трутовик обыкновенный (*Fomes fomentarius*) на юге Ямала развивается преимущественно на отмерших частях крупноствольных берез (*Betula pendula*, *B. verrucosa*). В 1980-е гг. “лесотундровые” параметры были оценены в бассейне р. Хадытаяха (67°00' N, 69°31' E), сейчас здесь численность соответствует северо-таежной на 1980-е гг. (см. табл. 2). В верховьях реки (севернее, 67°30' N, 70°00' E) лесотундровые показатели выявлены в пойме и на ее притоке – Паёседаяхе (67°25' N, 70°17' E). На плакоре лесотундровая численность

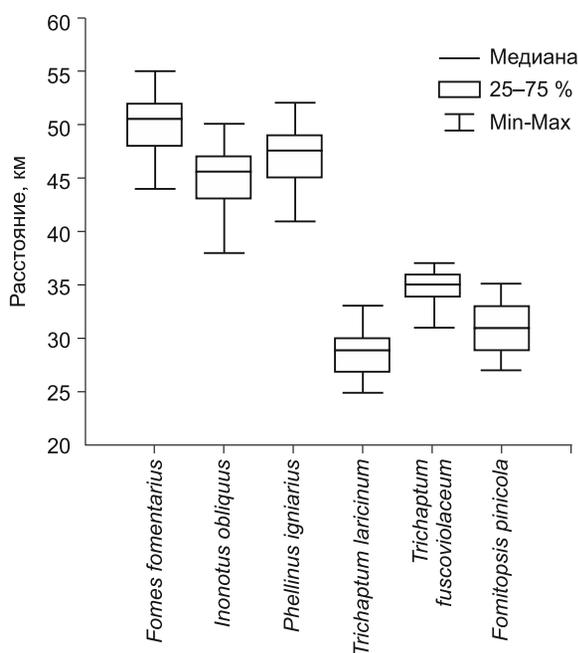


Рис. 2. Расстояние, на которое сместилась северная граница численности “лесотундровых” микокомплексов шести модельных видов трутовых грибов в зональных местообитаниях в 2019 г. по сравнению с 1980 г. на Южном Ямале. Параметры соответствуют уровню потепления в 1 °С. Боксплоты построены по данным пяти измерений для каждого вида. Грибы на лиственных – *F. fomentarius*, *I. obliquus*, *Ph. igniarius* и на хвойных древесных породах – *T. laricinum*, *T. fuscoviolaceum*, *F. pinicola*.

Fig. 2. The distance by which the northern boundary of the “forest-tundra” abundance of six model species of Poroid fungi in zonal habitats shifted in 2019 compared to 1980 in Southern Yamal. The parameters correspond to a warming level of 1 °C. Boxplots are constructed from five measurements for each species. Poroids on deciduous (*F. fomentarius*, *I. obliquus*, *Ph. igniarius*) and on coniferous tree species (*T. laricinum*, *T. fuscoviolaceum*, *F. pinicola*).

отмечена южнее (67°18'–67°22' N). Схожая ситуация на р. Щучья и ее притоке (р. Танловаяха) – раньше оцененная лесотундровая численность в окрестностях Белоярска (66°55' N, 68°12' E) – сейчас сместилась севернее (67°38' N, 68°59' E; 67°40' N, 69°06' E). За прошедшие 40 лет “лесотундровые” показатели численности трутовика обыкновенного в поймах продвинулись на север на 0.30–0.45°, или 45–55 км в поймах (55–85 км вверх по руслам рек) и 35–45 км на плакорах. Следовательно, современная скорость смещения “лесотундровой” численности гриба на север при нынешней скорости потепления составляет 56–70 км/1 °С для пойменных битопов и 44–55 км/1 °С для зональных, т.е. в среднем на 50 км (рис. 2).

Чага, березовый гриб (*Inonotus obliquus*) развивается на живых и отмерших стволах крупных берез. В средней части и верховьях р. Хадытаяха лесотундровые показатели зафиксированы в пойме (67°26' N) и на ее притоке – Паёседаяхе (67°23' N). На плакоре лесотундровая численность также выявлена (67°13'–67°18' N). Сходная ситуация на р. Щучья и ее притоке (р. Танловаяха), где значения сейчас соответствуют лесотундровой численности (67°35' N и 67°36' N). Лесотундровые показатели численности трутовика обыкновенного в поймах сместились на север на 0.25–0.40°, или 35–44 км (45–70 км вверх по руслам рек) и на 28–40 км на плакорах. Следовательно, современная скорость смещения “лесотундровой” численности гриба на север при текущих темпах потепления составляет 40–55 км/1 °С для пойменных битопов и 38–50 км/1 °С для зональных (в среднем 44.8 км).

Ложный трутовик (*Phellinus igniarius*) развивается на крупных березах (находки с ив из анализа исключены), в верховьях рек Хадытаяха и Паёседаяха лесотундровые показатели отмечены (67°29' N и 67°25' N). На плакоре лесотундровая численность выявлена на широтах 67°20'–67°18' N. Сходная ситуация на реках Щучья и Танловаяха, где сейчас зафиксирована лесотундровая численность (67°37' N и 67°38' N). Следовательно, современная скорость смещения “лесотундровой” численности гриба на север при текущих темпах потепления составляет 48–62 км/1 °С для пойменных битопов и 41–52 км/1 °С для зональных (в среднем 47 км).

Трихептум лиственничный (*Trichaptum laricinum*) – развивается на мертвых стволах и ветках елей (находки с лиственницы из анализа исключены). Самые северные координаты находок лесотундровой численности соответствуют широтам 67°22' N и 67°18' N. Следовательно, современная скорость смещения “лесотундровой” численности гриба на север при нынешней скорости потепления составляет 31–39 км/1 °С для пойменных битопов и 25–33 км/1 °С для зональных (в среднем 28.8 км).

Трихептум буро-фиолетовый (*T. fuscoviola-seiut*) развивается на мертвых стволах и ветках лиственниц (находки с елей из анализа исключены). Самые северные местоположения “лесотундровой” численности соответствуют широтам 67°28' N и 67°25' N. Следовательно, современная скорость смещения “лесотундровой” численности гриба на север при нынешней скорости потепления составляет 37–45 км/1 °С для пойменных битопов и 31–37 км/1 °С для зональных (в среднем 34.7 км).

Трутовик окаймленный (*Fomitopsis pinicola*) развивается на живых и мертвых стволах елей (находки с лиственницы из анализа исключены). Самые северные находки “лесотундровой” численности соответствуют широтам 67°23' N и 67°20' N. Следовательно, современная скорость смещения “лесотундровой” численности гриба на север при нынешней скорости потепления составляет 33–41 км/1 °С для пойменных битопов и 27–35 км/1 °С для плакоров (в среднем 31 км).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Настоящее исследование подтверждает факт роста численности типичных таежных таксонов живых организмов на Крайнем Севере в связи с потеплением климата. Очевидно, происходящее смещение на север границ таежной растительности приводит и к росту численности таежных видов грибов – облигатных сапротрофов и паразитов древесных растений.

Повторные синтопные исследования микобиоты были проведены двумя методами. Результаты исследования, согласно прямому (первому) методу, оказались наиболее далекими от итогов работы В.А. Мухина начала 1980-х гг. Этот метод можно рекомендовать для изучения численности макромицетов на небольших территориях (10–25 га): подсчитывается число плодовых тел для каждого гектара, затем результаты усредняются. Косвенный (второй) метод можно использовать для изучения численности грибов как небольших, так и крупных территорий. При этом подсчеты же-

Следует отметить, что трутовик окаймленный формирует плодовые тела не только на хвойных, но и на лиственных древесных породах. В 2018–2019 гг. на Ямале 89 % выявленных нами плодовых тел соответствовали хвойным древесным породам, преимущественно ели (77 %). На основе анализа пространственного распределения этих базидиом установлена скорость смещения вида вместе с елью. При этом порядка 10 % плодовых тел найдены на березах. Для них смещение на север в зональных местообитаниях составило 43–51 км/1 °С, что существенно дальше в сравнении с хвойными субстратами.

Можно констатировать, что в субарктическом Ямале “лесотундровая” численность на лиственных субстратах в среднем сдвинулась на 47 км/1 °С, а на хвойных – на 31.5 км/1 °С, т. е. на 15.5 км меньше. Скорость смещения на север для видов, ассоциированных с лиственными и хвойными древесными, статистически достоверно различима: $F(5.30) = 45.0567$, $p = 0.0001$.

лательно выполнять для отдельных формационных микобиот.

Основные результаты исследования получены с помощью косвенного метода. Установлено, что за 40 лет для некоторых таежных видов численность выросла в 2–6 раз. При этом лесотундровая численность многих видов таежных грибов сместилась севернее: для видов, ассоциированных в своем развитии с хвойными древесными породами, – в среднем на 34–28 км/1 °С, а на лиственных субстратах – в среднем на 44–50 км/1 °С для зональных местообитаний. Следовательно, макроскопические грибы можно рассматривать как индикаторную группу организмов, чутко реагирующих на климатические изменения и вызванные этим перемены в структуре растительного покрова Западно-Сибирской Субарктики.

Благодарности. Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект № 18-05-00398 а.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Арефьев С.П., Глазунов В.А., Говорков Д.А., Москвиченко Д.В., Соловьев И.Г., Цибульский В.Р. Модель и анализ климатогенной динамики растительного покрова на примере данных полуострова Ямал // Математическая биология и биоинформатика. 2017. 12(2):256–272.
- Белоновская Е.А., Тишков А.А., Вайсфельд М.А. и др. “Позеленение” Арктики и современные тренды ее биоты // Изв. РАН. Сер. геогр. 2016. 3:28–39.
- Ваганов Е.А., Шиятов С.Г., Мазепа В.С. Дендроклиматические исследования в Урало-Сибирской Субарктике. Новосибирск, 1996. 246 с.
- Елсаков В.В. Пространственная и межгодовая неоднородность изменений растительного покрова тундровой зоны Евразии по материалам съемки MODIS 2000–2016 гг. // Соврем. проблемы дистанц. зондирования Земли из космоса. 2017. 14(6):56–72.
- Каратыгин И.В., Нездоймино Э.Л., Новожилов Ю.К., Журбенко М.П. Грибы Российской Арктики. СПб., 1999. 212 с.
- Мухин В.А. Численность ксилотрофных базидиальных грибов в гипоарктических редколесьях Приобской лесотундры // Биологические проблемы

- Севера: Тез. X Всесоюз. симпоз. Магадан, 1983. Ч. 1. С. 158–159.
- Мухин В.А.** Ксилотрофные базидиальные грибы Приобской лесотундры (эколого-флористический очерк): Препр. Свердловск, 1984. 84 с.
- Мухин В.А.** Флора ксилотрофных базидиальных грибов предлесотундровых редколесий северного Приобья // Микология и фитопатология. 1987. 21(3):130–134.
- Мухин В.А.** Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург, 1993. 231 с.
- Полищук Ю.М., Куприянов М.А., Брыксина Н.А.** Дистанционное исследование динамики площади термокарстовых озер в сплошной криолитозоне Сибири // География и природ. ресурсы. 2017. 3:164–170.
- Селянинов Ю.О., Егорова И.Ю., Колбасов Д.В., Листищенко А.А.** Сибирская язва на Ямале: причины возникновения и проблемы диагностики // Ветеринария. 2016. 10:3–7.
- Тишков А.А., Вайсфельд М.А., Глазов П.М. и др.** Биотически значимые тренды климата и динамика биоты российской Арктики // Арктика: экология и экономика. 2019. 1(33):71–87.
- Толмачев А.И.** О некоторых соотношениях, определяющих численность видов у различных родов растений // Сообщ. Сахалинского комплексного науч.-исслед. ин-та. 1956. 4:3–11.
- Хитун О.В., Лейбман М.О., Москаленко Н.Г., Орехов П.Т., Уолкер Д.А., Фрост Д.Д., Хомутов А.В., Эпштейн Х.Е.** Зональные изменения некоторых параметров растительного покрова в западно-сибирской Арктике // Отечественная геоботаника: основные вехи и перспективы: Материалы Всерос. науч. конф. с междунар. участием (20–24 сент., 2011 г.). СПб., 2011. Т. 1. С. 429–432.
- Хомутов А.В., Хитун О.В.** Динамика растительного покрова и глубины сезонного протаивания в типичной тундре центрального Ямала при техногенном воздействии // Вестн. Тюм. гос. ун-та. Наука о Земле. 2014. 4:17–27.
- Ширяев А.Г.** Клавариоидные грибы полуострова Ямал // Новости сист. низш. раст. 2008. 42:130–141.
- Ширяев А.Г.** Изменения микобиоты Урало-Сибирского региона в условиях глобального потепления и антропогенного воздействия // Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2009. 10:37–47.
- Ширяев А.Г.** Биота клавариоидных грибов севера Фенноскандии: тундровая или таежная структура? // Тр. Карел. НЦ РАН. 2013. 2:55–64.
- Шиятов С.Г.** Динамика древесной и кустарниковой растительности в горах Полярного Урала под влиянием современных изменений климата. Екатеринбург, 2009. 216 с.
- Шиятов С.Г., Мазепа В.С.** Современная экспансия лиственницы сибирской в горную тундру Полярного Урала // Экология. 2015. 6:403–410.
- Andrew C., Heegaard E., Halvorsen R. et al.** Climate impacts on fungal community and trait dynamics // Fungal Ecology. 2016. 22:17–25.
- Buldovicz S.N., Khilimonyuk V.Z., Bychkov A.Y. et al.** Cryovolcanism on the Earth: Origin of a Spectacular Crater in the Yamal Peninsula (Russia) // Scientific Reports. 2018. 8:13534. DOI: 10.1038/s41598-018-31858-9.
- Gauthier S., Bernier P., Kuuluvainen T., Shvidenko A.Z., Schepaschenko D.G.** Boreal forest health and global change // Science. 2015. 349:819–822.
- Geml J., Morgado L.N., Semenova T.A., Welker J.M., Walker M.D., Smets E.** Long-term warming alters richness and composition of taxonomic and functional groups of arctic fungi // FEMS Microbiol. Ecol. 2015. 91:fiv095.
- Kasurinen V., Alfredsen K., Kolari P. et al.** Latent heat exchange in the boreal and arctic biomes // Global Change Biol. 2014. 20:3439–3456.
- Khimich Yu.R., Shiryaev A.G., Volobuev S.V.** Some Noteworthy Findings of Aphylloroid Fungi in the North of Eastern Fenoscandia (Murmansk Region, Russia) // Botanica. 2020. 26(1):49–60.
- Kunttu P., Helo T., Kulju M., Julkunen J., Pennanen J., Shiryaev A.G., Lehtonen H., Kotiranta H.** Aphylloroid funga (Basidiomycota) of Finland: range extensions and records of nationally new and rare species // Acta Mycologica. 2019. 54(2):1128. <https://doi.org/10.5586/am.1128>
- Kunttu P., Pennanen J., Kekki T., Kulju M., Suominen M.** Noteworthy records of aphylloroid fungi (Basidiomycota) in Finland // Acta Mycologica. 2014. 49(2):221–235.
- Myers-Smith I.H., Kerby J.T., Phoenix G.K. et al.** Complexity revealed in the greening of the Arctic // Nature Climate Change. 2020. 10:106–117.
- Ohenoja E., Kaukonen M., Ruotsalainen A.L.** *Sarcosoma globosum* – an indicator of climate change? // Acta Mycologica. 2013. 48(1):81–88.
- Shiryaev A.G., Moiseev P.A., Peintner U. et al.** Arctic Greening Caused by Warming Contributes to Compositional Changes of Mycobiota at the Polar Urals // Forests. 2019. 10:1112. DOI: 10.3390/f10121112
- Shiryaev A.G., Zmitrovich I.V., Ezhov O.N.** Taxonomic and ecological structure of basidial macromycetes biota in polar deserts of the Northern Hemisphere // Contemp. Probl. Ecol. 2018. 11:458–471.
- Walker D.A., Epstein H.E., Raynolds M.K. et al.** Environment, vegetation and greenness (NDVI) along the North America and Eurasia Arctic transects // Environ. Res. Lett. 2012. 7:015504.

DYNAMICS OF THE NUMBER OF SUBARCTIC MYCOBIOTA OF THE YAMAL PENINSULA UNDER CLIMATE CHANGE

A.G. Shiryaev, V.A. Mukhin

Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS,

202, 8 March str., Ekaterinburg, 620144, Russia, e-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com, victor.mukhin@ipae.uran.ru

Due to the climate warming in the Arctic, natural zones are shifting to the north, while typical forest species different groups of living organisms are increasing ability in areas where previously the basic positions were occupied by the Arctic-Alpine species (Walker et al., 2012; Shiryaev et al., 2019; Myers-Smith et al., 2020). The 40-years long dynamic on dominant species abundance of wood-inhabiting Poroid fungi in the southern Yamal Peninsula (Yamal-Nenets Autonomous District) due to climate change was studied. The data on fungi abundance are based on the results obtained by Prof. V.A. Mukhin (1993) in the early 1980s. Repeated syntopic studies were carried out in 2018 and 2019. Changes in the abundance were studied by two methods: direct – implying the registration of accounting units (fruiting bodies) of fungi for an area (specimens/hectare); and indirect – an estimation of the proportion of woody substrates inhabited by fungi (%). Both methods showed similar results. In areas that 40 years ago were characterized by the “forest-tundra” abundance of boreal fungi, the abundance has changed and corresponds to the “northern boreal” indicators. Over the 40-year period, the average annual air temperature in the study area increased by 0.8 °C, and therefore the “forest-tundra” abundance of Poroid fungi species shifted to the north. For fungi growing on deciduous wood in zonal habitats, the displacement averaged 47 km/1 °C, while for those associated with conifers – 31.5 km/1 °C. This result indicates that Poroid fungi are clear indicators of ongoing climate warming in the Arctic.

Key words: *global warming, forest-tundra, monitoring, indicators, remote sensing, fungal ecology, Arctic, Russia.*

Acknowledgements. *This work was supported by the Russian Foundation for Basic Research, project No. 18-05-00398 a.*

REFERENCES

- Andrew C., Heegaard E., Halvorsen R. et al. Climate impacts on fungal community and trait dynamics // *Fungal Ecology*. 2016. 22:17–25.
- Arefiev S.P., Glasunov V.A., Govorkov D.A., Moskovchenko D.V., Solovyev I.G., Tsibulsky V.R. Model and analysis of vegetative cover climatogenic dynamics on the example of the Yamal Peninsula data // *Mathematical Biology and Bioinformatics*. 2017. 12(2):256–272.
- Belonovskaya E.A., Tishkov A.A., Vaisfeld M.A. et al. Arctic “Greening” and current trends of its biota // *Izvestiya RAN. Ser. Geogr.* 2016. 3:28–39.
- Buldovicz S.N., Khilimonyuk V.Z., Bychkov A.Y. et al. Cryovolcanism on the Earth: Origin of a Spectacular Crater in the Yamal Peninsula (Russia) // *Scientific Reports*. 2018. 8:13534. DOI: 10.1038/s41598-018-31858-9.
- Elsakov V.V. Spatial and interannual heterogeneity of changes in the vegetation cover of Eurasian tundra: analysis of 2000–2016 MODIS data // *Sovremennyye probleme distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa*. 2017. 14(6):56–72.
- Gauthier S., Bernier P., Kuuluvainen T., Shvidenko A.Z., Schepaschenko D.G. Boreal forest health and global change // *Science*. 2015. 349:819–822.
- Geml J., Morgado L.N., Semenova T.A., Welker J.M., Walker M.D., Smets E. Long-term warming alters richness and composition of taxonomic and functional groups of arctic fungi // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2015. 91:fiv095.
- Karatygin I.V., Nezdoymingov E.L., Novozhilov Y.K., Zhurbenko M.P. *Russian Arctic Fungi*. St. Petersburg, 1999. 212 p.
- Kasurinen V., Alfredsen K., Kolari P. et al. Latent heat exchange in the boreal and arctic biomes // *Global Change Biol.* 2014. 20:3439–3456.
- Khimich Yu.R., Shiryaev A.G., Volobuev S.V. Some noteworthy findings of Aphylophoroid fungi in the North of Eastern Fenoscandia (Murmansk Region, Russia) // *Botanica*. 2020. 26(1):49–60.
- Khitun O.V., Leibman M.O., Moskalenko N.G., Orekhov P.T., Walker D.A., Frost D.D., Khomutov A.V., Epshtein Kh.E. Zonal changes in some parameters of the vegetation cover in the West Siberian Arctic [Zonal’nye izmeneniya nekotorykh parametrov rastitel’nogo pokrova v zapadnosibirskoi Arktike] // *Otechestvennaya geobotanika: osnovnye vekhi i perspektivy*. St. Petersburg, 2011. Vol. 1. P. 429–432.
- Khomutov A.V., Khitun O.V. The dynamics of vegetation cover and the depth of seasonal thawing in the typical tundra of Central Yamal under technogenic impact // *Vestnik Tyumenskogo gosudarstvennogo universiteta. Nauki o Zemle*. 2014. 4:17–27.
- Kunttu P., Helo T., Kulju M., Julkunen J., Pennanen J., Shiryaev A.G., Lehtonen H., Kotiranta H. Aphylophoroid funga (Basidiomycota) of Finland: range extensions and records of nationally new and rare species // *Acta Mycologica*. 2019. 54(2):1128. <https://doi.org/10.5586/am.1128>
- Kunttu P., Pennanen J., Kekki T., Kulju M., Suominen M. Noteworthy records of aphylophoroid fungi (Basidiomycota) in Finland // *Acta Mycologica*. 2014. 49(2):221–235.
- Mukhin V.A. Chislennost’ ksilotrofnykh bazidial’nykh gribov v gipoarcticheskikh redkolesyajah Priobskoi

- lesotundry // X Simposium "Biologicheskiye problemy Severa". Magadan, 1983. 1:158–159.
- Mukhin V.A.** Ksilotrofnye basidialnye griby Priobskoi lesotundry (ekologo-floristicheskiy ocherk). Preprint. Sverdlovsk, 1984. 84 p.
- Mukhin V.A.** Flora ksilotrofnykh bazidial'nykh gribov predlesotundrovnykh redkolesiy severnogo Priob'ya // Mikologiya i fitopatologiya. 1987. 21(3):130–134.
- Mukhin V.A.** Biota ksilotrofnykh basidiomicetov Zapadno-Sibirskoi ravniny. Ekaterinburg, 1993. 231 p.
- Myers-Smith I.H., Kerby J.T., Phoenix G.K. et al.** Complexity revealed in the greening of the Arctic // Nature Climate Change. 2020. 10:106–117.
- Ohenoja E., Kaukonen M., Ruotsalainen A.L.** Sarcosoma globosum – an indicator of climate change? // Acta Mycologica. 2013. 48(1):81–88.
- Polishchuk Yu.M., Kupriyanov M.A., Bryksina N.A.** Distantionnoe issledovanie dinamiki ploshchadi termokarstovykh ozer v sploshnoi kriolitozone Sibiri (Remote study of the dynamics of the area of thermokarst lakes in the continuous cryolithozone of Siberia) // Geografiya i prirodnye resursy. 2017 3:164–170.
- Selyaninov Yu.O., Egorova I.Yu., Kolbasov D.V., Listishenko A.A.** Sibirskaya yazva na Yamale: prichiny vozniknoveniya i problemy diagnostiki (Anthrax on Yamal: causes and problems of diagnosis) // Veterinariya. 2016. 10:3–7.
- Shiryaev A.G.** Clavarioid fungi of the Yamal Peninsula // Novosti Sist. Nizsh. Rast. 2008. 42:130–141.
- Shiryaev A.G.** Mycobiota changes in the Ural-Siberian region under global change and anthropogenic impact // Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaftovedeniya. 2009. 10:37–47.
- Shiryaev A.G.** Clavarioid mycobiota of the northern Fennoscandia: do is tundra or boreal structure? // Trudy Karel. NTS RAN. 2013. 2:55–64.
- Shiryaev A.G., Moiseev P.A., Peintner U. et al.** Arctic Greening Caused by Warming Contributes to Compositional Changes of Mycobiota at the Polar Urals // Forests. 2019. 10:1112. DOI: 10.3390/f10121112
- Shiryaev A.G., Zmitrovich I.V., Ezhov O.N.** Taxonomic and ecological structure of basidial macromycetes biota in polar deserts of the Northern Hemisphere // Contemp. Probl. Ecol. 2018. 11:458–471.
- Shiyatov S.G.** Dynamics of Woody and Shrubby Vegetation in the Mountains of the Polar Urals under the Influence of Modern Climate Changes. Yekaterinburg Publish. 2009. 216 p. (In Russ.).
- Shiyatov S.G., Mazepa V.S.** Current expansion of Siberian larch to the mountain tundra of the Polar Urals // Rus. J. Ecol. 2015. 6:403–410.
- Tishkov A.A., Vaisfeld M.A., Glazov P.M. et al.** Biologically significant climate trends and biota dynamics in the Russian Arctic // Arctic: ecology and economy. 2019. 1(33):71–87.
- Tolmachev A.I.** O nekotorykh sootnosheniyakh, opredelyayushchikh chislennost' vidov u razlichnykh rodov rasteniy // Soobshcheniye Sakhalinskogo kompleksnogo nauchno-issledovatel'skogo instituta. 1956. 4:3–11.
- Vaganov E.A., Shiyatov S.G., Mazepa V.S.** Dendroclimatic studies in the Ural-Siberian Subarctic. Novosibirsk, 1996. 246 p.
- Walker D.A., Epstein H.E., Raynolds M.K. et al.** Environment, vegetation and greenness (NDVI) along the North America and Eurasia Arctic transects // Environ. Res. Lett. 2012. 7:015504.

*Поступила в редакцию 22.07.2020 г.,
после доработки – 07.08.2020 г.,
принята к публикации 17.08.2020 г.*