

РОД *CLAVULINA* (*CANTHARELLALES*, *HYDNACEAE*) В РОССИИ

© 2020 г. М. А. Бондарцева^{1,*}, И. В. Змитрович^{1,**}

¹ Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, 197376 Санкт-Петербург, Россия

*e-mail: bondartseva@mail.ru

**e-mail: iv_zmitrovich@mail.ru

Поступила в редакцию 23.04.2020 г.

После доработки 01.05.2020 г.

Принята к публикации 11.05.2020 г.

В статье обобщены данные о распространении грибов рода *Clavulina* на территории России. Рассмотрена таксономическая история рода и дана его морфологическая характеристика. Таксономическое положение рода принято в составе семейства *Hydnaceae* порядка *Cantharellales*. Для России в настоящее время известно 7 видов рода. Представлен ключ для их определения, оригинальные морфологические описания видов, аннотированный список с данными о субстратах, условиях обитания и распространении по территории России. Список составлен с учетом собственных данных, гербарных материалов и литературных источников.

Ключевые слова: кантарелловые грибы, ключ для определения, распространение в России, таксономия

DOI: 10.31857/S0026364820060045

ВВЕДЕНИЕ

Статья продолжает критическое изучение родов кантарелловых грибов России (Bondartseva, Zmitrovich, 2018; Bondartseva, Zmitrovich, 2020) и посвящена довольно крупному, но широко представленному лишь в теплых широтах роду *Clavulina* (*Hydnaceae*, *Cantharellales*, *Agaricomycetes*).

В современной системе к порядку *Cantharellales* относятся около 550 видов из 33 родов и 6 семейств. Для представителей этой группы характерны неперфорированные или нерегулярно перфорированные парентосомы (Zmitrovich, Wasser, 2004), стихические базидии у большинства родов, также известные только в классе *Dacrymycetes*, “анцестральная мягкая гниль” древесины (Nagy et al., 2015), вызываемая ксилобионтными видами. Положение порядка на молекулярном древе класса *Agaricomycetes* свидетельствует о том, что группа обособилась после расхождения предковых форм *Dacrymycetes* и *Agaricomycetes* (Moncalvo et al., 2006). Отсутствие вторичной склерификации у гиф воздушного мицелия ограничивает набор морфотипов базидиом у кантарелловых грибов. В эволюции порядка *Cantharellales* и других крупных групп агарикомицетов наблюдается параллелизм, связанный с освоением грибами сходных адаптивных зон, открывшихся в связи с раннемицелиальной диверсификацией наземной биоты: колонизации древесного детрита с образованием гипохноидных, кортициоидных и вторичных резупинатных

форм, лесной подстилки с образованием кантареллоидных, клавариоидных и рамариоидных форм, развитием спораношений среди травостоев с редукцией кантареллоидных и вторичным образованием клавариоидных форм, формирование лигнотрофными грибами эктомикориз, эрикоидной микоризы, колонизация протонем мхов, пленок аэрофитных водорослей, слоевищ лишайников.

Род *Clavulina* описан Шрётером в 1888 г. (Schröter, 1888) с типовым видом *C. cristata* (базионим – *Ramaria cristata*). К этому роду были отнесены виды рамариоидного или клавариоидного морфотипа с невздутым основанием, апикально вздувающимися притупленными или гребенчатыми ветвями и двуспоровыми базидиями с гладкими спорами. Помимо типового вида, Шрётер включал в этот род также *Clavulina cinerea*, *C. coralloides*, *C. cristata* (как отдельный вид), *C. kunzei* (в современной таксономии – *Ramariopsis kunzei*), *Clavulina rugosa*. Позднее Донком к роду *Clavulina* был добавлен еще один европейский вид – *Clavaria amethystina* (Donk, 1933). Этот исследователь перенес род *Clavulina* сначала из подсемейства *Clavarioideae* семейства *Aphyllphoraceae* в подсемейство *Cantharelloideae* (Donk, 1933), а затем описал семейство *Clavulinaceae* в порядке *Aphyllphorales* (Donk, 1964). Однако молекулярно-филогенетические данные заставили включить род *Clavulina* в семейство *Hydnaceae* s.str. порядка *Cantharellales* (Hibbett et al., 2014; He et al., 2019).

Большой вклад в выявление биоразнообразия рода в теплых широтах Старого и Нового Света был внесен Корнером (Corner, 1950, 1957, 1966, 1970) и Петерсенем (Petersen, 1983, 1986, 1988). Примечательна дискуссия по толкованию отдельных тропических представителей рода, произошедшая между этими авторами (Corner, 1986).

К настоящему времени в мире описано около 50 видов рода *Clavulina*, но ревизии рода с использованием молекулярно-генетических методов нет до сих пор, поэтому таксономический статус многих тропических видов до сих пор неясен. В Европе с использованием молекулярных методов подтверждено нахождение только четырех видов — *C. amethystina*, *C. cinerea*, *C. coralloides* и *C. rugosa* (Olariaga et al., 2009). На основании молекулярных данных в мире описан ряд новых видов рода *Clavulina*, особенно важно отметить описание двух видов (*C. flava*, *C. purpurascens*) на сопредельной России территории Китая (Wu et al., 2019).

Данные о распространении видов рода *Clavulina* в пределах России имеются в ряде статей и монографий. Особенно следует отметить первый определитель рогатиковых грибов СССР, написанный Э. Пармасто (Parmasto, 1965), а также работы А.Г. Ширияева (обобщены в его докторской диссертации — Shiryaev, 2014).

Целью настоящей работы является обобщение таксономических, морфологических и географических данных по роду *Clavulina*. В статье представлено описание рода, дается ключ для определения видов, найденных в России, и приведены сведения о субстратах, на которых были обнаружены изученные виды. Данные об известных местонахождениях в России представлены в виде списка со ссылками на гербарные и литературные материалы.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве источников информации по распространению представителей рода *Clavulina* на территории России использованы собственные наблюдения, материалы Микологического гербария Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE F), а также опубликованные данные о распространении афиллофороидных грибов в различных регионах России (во избежание дублирования ссылок были отобраны ключевые региональные сводки). Всего было изучено более 159 образцов рода *Clavulina*, включая и собранные вне территории России.

Микроморфологический анализ базидиом проводился с использованием светового микроскопа AxioImager.A1 на базе Лаборатории систематики и географии грибов БИНа. Микропрепараты для изучения гифальной морфологии готовили с использованием 5%-го раствора КОН,

измерения базидиоспор проводили в дистиллированной воде, а оболочку базидиоспор оттеняли с использованием Cotton Blue.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Под *Clavulina*

Clavulina J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien 3 (25–32): 442, 1888.

= *Stichoramaria* Ulbr. in Lindau, Krypt.-Fl. Anfäng. 3 (1): 83, 1928.

Базидиомы ортотропные, растут на почве одиночно или в сростках, прямостоячие, коралловидные, простые или регулярно дихотомически-разветвленные. Ветви округлые в сечении или уплощенные, покрыты гладким гимением, более или менее дихотомически ветвящиеся и обычно с притупленными, но при этом иногда бахромчатыми вершинами; нередко окрашенные. Стерильное основание имеется или отсутствует, голое или опушенное. Ткань восковидно-мясистой до почти хрящевидной, гигрофанная. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками или без пряжек, обычно с вздутыми длинными сегментами, гиалиновые или с желтоватым содержимым, тонкостенные или со слегка утолщенными стенками; иногда со смолистой инкрустацией. Цистиды имеются (лептоцистиды, септоцистиды) или отсутствуют. Базидии стихические, 2(4)-споровые, цилиндрические или утриформные, обычно с адвентивными септами, образующимися после спороношения, и крупными изогнутыми стеригмами. Базидиоспоры широкоэллипсоидальные до почти шаровидных, слегка неравнобокие, с притупленным апикулюсом, гладкие, с выраженной стенкой и часто крупной липидной каплей, неамилоидные, недекстриноидные, нередко слабоцианофильные.

На почве и лесной подстилке вблизи деревьев и кустарников, нередко среди мхов. Подстилочные и гумусовые сапротрофы; способны к формированию эктомикориз (Argüelles-Moya et al., 2017).

Тип рода: *Ramaria cristata* Holmsk., 1790.

В России род представлен семью видами.¹

¹ В список включены южные виды, нахождение которых было подтверждено А.Г. Ширияевым. Отдельные указания в старой литературе видов, распространенных преимущественно в Западном полушарии и отсутствующих в гербарии БИН РАН, таких как *C. amethystinoides* (Peck) Corner, *C. castaneipes* (G.F. Atk.) Corner, учтены не были.

Ключ для определения видов рода *Clavulina*, распространенных в России

1. Гифы без пряжек, с невздутыми сегментами, базидиомы с четко дифференцированной ножкой и уплощенными лопастями, хрящевидной консистенции.....2. *C. cartilaginea*
 – Гифы с пряжками и вздутыми сегментами, базидиомы с недифференцированной или нечетко дифференцированной стерильной частью, ветви и лопасти (если имеются) не уплощенные или слабо уплощенные, базидиомы восковиномясистой консистенции, в свежем состоянии гигрофаннные.....2
2. Стерильное основание (“ножка”) с белым мучнисто-мелкошерстистым или охристым войлочным опушением.....3
 – Стерильное основание без опушения или отсутствует.....4
3. В гимении септоцистиды; стерильное основание с белым мучнисто-мелкошерстистым опушением, базидиомы с цилиндрическими ветвями, лиловато-кремовые до мышино-серых и темно-винных.....5. *C. hispiduosa*
 – Цистид нет; стерильное основание с изабеллово-охряным войлочным опушением, базидиомы слабо разветвленные, булавовидные или лопастные, беловато-кремовые.....6. *C. ornaticipes*
4. Базидиоспоры крупные, 8.5–14.5 × 7.5–12.5 мкм, базидиомы слаборазветвленные – булавовидные, веретеновидные, неясно лопастные или мозговидные, продольно-морщинистые.....7. *C. rugosa*
 – Базидиоспоры до 12 мкм в наибольшем измерении, базидиомы обычно дихотомически разветвленные с регулярными цилиндрическими ветвями, продольная морщинистость слабо выражена или отсутствует.....5
5. Базидиомы яркоокрашенные – аметистовые, сиреневые, пепельно-серые или лиловые, иногда с желтыми концами ветвей, ветви с притупленными бифуркациями на вершине.....6
 – Базидиомы бледноокрашенные – кремовые, желтоватые, бледносеровато-лиловатые или коричневатые, ветви гребенчато-израстающие и часто бахромчатые.....4. *C. coralloides*
6. Базидиомы равномерно окрашенные, лилово-фиолетовые, синевато-сиреневые, аметистовые.....1. *C. amethystina*
 – Базидиомы неравномерно окрашенные – пепельно-серые, лилово-серые, коричневатые-серые с более светлыми (белыми, желтоватыми) или, наоборот, темными (свинцовыми, вино-бурыми) вершинами ветвей.....3. *C. cinerea*

Виды рода *Clavulina*, обнаруженные в России

1. *Clavulina amethystina* (Bull.) Donk, Rev. Niederl. Homob. Aphyll. 2: 23, 1933. – *Clavaria amethystina* Bull. (ut ‘*amethystea*’), Herb. Franc. 9: tab. 496, 2, 1780. – *Ramaria amethystina* (Bull.) Gray, Nat. Arr. Brit. Plants 1: 655, 1821. – *Cladaria amethystina* (Bull.) Doty, Lloydia 13: 14, 1950.

Базидиомы одиночные или в небольших сростках, 1.5–8.5 см выс., 1.5–5 см в диам., прямостоячие, коралловидные, простые или регулярно дихотомически-разветвленные почти от основания, вначале равномерно пурпурно окрашенные, затем, начиная с вершины, становящиеся синевато-аметистовыми или сиреневыми, с гигрофаннным основанием. Ветви покрыты гимением, дихотомически-ветвящиеся, довольно тонкие (не более 0.4 см в диам.), более или менее округлые, извилястые, на вершине с двумя туповатыми бахромчатыми зубцами, с бахромой на вершине, с продольными морщинками или волокнами, компактные, гигрофаннные, под конец с беловатым налетом. Стерильное основание имеется или отсутствует, короткое (до 1 см выс.), неопушенное, лиловато-сероватое или кремово-беловатое. Ткань восковиномясистая, гигрофанная, беловатая с лиловым оттенком, с фруктовым запахом и терпким вкусом. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками, с вздутыми длинными сегментами, 2.5–12.5 мкм в диам., гиалиновые, тонкостенные или со слегка утолщенными стенками. В центральной части ветвей и основании параллельно расположенные, в субгимении переплетающиеся. Цистид нет. Базидии 2-споровые, ци-

линдрические или утриформные, с двумя крупными изогнутыми стеригмами, 40–60 × 4.5–13.5 мкм. Базидиоспоры 7.0–12.0 × 5.8–8.5 мкм, широкоэллипсоидальные до почти шаровидных, слегка неравнобокие, с притупленным апикулюсом, гладкие, с выраженной стенкой и часто крупной липидной каплей, слабоцианофильные.

На почве в лиственных (преимущественно широколиственных) лесах.

Республика Коми (Kosolapov 2008), Ленинградская обл. (Popov et al., 2007), Новгородская обл. (Malysheva et al., 2007), Тверская обл. (Kotkova, 2014), Калужская обл. (Alekseev et al., 2015), Липецкая обл. (Sarycheva, 2016), Воронежская обл. (Sarycheva et al., 2017), Нижегородская обл. (Spirin, 2002), Республика Башкортостан (Shiryaev, 2007), Ставропольский край (табл. 1), Самарская обл. (Malysheva, Malysheva, 2008), Астраханская обл. (Pilipenko et al., 2014).

В полевых условиях этот вид имеет большое сходство с *Clavaria zollingeri* (Agaricales), который отличается 4-споровыми базидиями и более мелкими (4–7.5 × 3–5.5 мкм) базидиоспорами. От *Alloclavaria purpurea* (O.F. Müll.) Dentinger et D.J. McLaughlin (Agaricales) *Clavulina amethystina* отличается обычно более или менее разветвленными гигрофаннными базидиомами, характеризующимися более насыщенными оттенками синего или серого цвета.

(2). *Clavulina cartilaginea* (Berk. et M.A. Curtis) Corner, Anns Bot. Mem. 1: 299, 1950. – *Lachnocladium cartilagineum* Berk. et M.A. Curtis, J. Linn. Soc., Bot. 10 (46): 330, 1869.

“Базидиомы разветвленные, в очертании вазообразные, в поперечном сечении лопастные, гладкие, с уплощенными лопастями; ножка дискретная, размером до 16 × 2 мм, иногда с небольшими

Таблица 1. Документированные находки *Clavulina amethystina* на территории России по материалам гербария БИН РАН (LE F)

Регион	Коллектор, год	Гербарный номер
Нижегородская обл.	В.А. Спирин, 1998	LE 213897
"	В.А. Спирин, 1998	LE 213896
"	В.А. Спирин, 1998	LE 208454
"	В.А. Спирин, 1998	LE 208463
"	В.А. Спирин, 1999	LE 213625
"	В.А. Спирин, 2000	LE 210664
"	В.А. Спирин, 2000	LE 210988
"	В.А. Спирин, 2000	LE 212370
"	В.А. Спирин, 2001	LE 212236
Ставропольский край	А.И. Лобик, 1924	LE 167216
Тверская обл.	М.А. Бондарцева, 1976	LE 167203

вкраплениями мицелия. Лопасты 2–4-рядные, уплощенные, при высыхании хрящевидной консистенции; гимений, по-видимому, односторонний; вершины шиловидные до мелко дихотомических, без гребней.

Гифы трамы лопастей 2.5–4.5 мкм диам., вздутые, без пряжек, более или менее параллельные, тонкостенные или с утолщенными до 0.3 мкм стенками. В ножке гифы сходные, но толщина стенок достигает 0.5 мкм. Гимений (с субгимением) до 600 мкм толщ., базидии 30–40 мкм дл., гиалиновые, с однородным содержимым, адвентив-

ных септ не наблюдается; две стеригмы тонкие, веретеновидные, слегка изогнутые. Базидиоспоры 7.9–8.6 × 6.1–8.3 мкм (Q = 1.04; Qm = 1.16; Lm = 8.25 мкм), от почти шаровидных до каплевидных, широкие, гиалиновые, гладкие, тонкостенные, однотонные; с широким хиллярным придатком” (Petersen, 1984).

На почве и лесной подстилке.

В России вид, отвечающий этому диагнозу (*Clavulina* cf. *cartilaginea*) указан для Дагестана (Shiryayev, 2014).

3. *Clavulina cinerea* (Bull.) J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien 3 (25–32): 443, 1888. – *Clavaria cinerea* Bull., Herb. Franc. 8: tab. 354, 1788. – *Ramaria cinerea* (Bull.) Gray, Nat. Arr. Brit. Plants 1: 655, 1821. – *Merisma cinereum* (Bull.) Spreng., Syst. veg., Edn 4(1): 497, 1827. – *Corallium cinereum* (Bull.) G. Hahn, Pilzsammler: 73, 1883; *Clavaria grisea* Pers., Comm. fung. clav.: 44, 1797 – *Ramaria grisea* (Pers.) Bourdot, Rev. Sci. Bourb. Centr. Fr. 7: 119, 1894; *Clavaria fuliginea* Pers., Mycol. Eur. 1: 166, 1822; *Clavulina reae* Olariaga, Mycotaxon 121: 38, 2013 (Рис. 1, а).

Базидиомы одиночные, в небольших или крупных сростках, располагающихся радиальными или концентрическими рядами, 2.5–11.5 см выс., 1.5–8.5 см в диам., прямостоячие, коралловидные, регулярно дихотомически-разветвленные почти от основания, окрашенные в различные оттенки серого (чаще всего пепельно-серые), сиреневого, желтого и глинисто-охряного цветов. Ветви покрыты гимением, дихотомически-ветвящиеся, округлые (до 0.8 см в диам.) или уплощенные, апикально или базально вздутые, либо без вздутий, нередко двужильные или с множеством мелких жилок и продольных морщин, более или менее извилистые, на вершине с двумя туповатыми или приостренными зубцами, гигрофаные, сероватые, кремовые или желтовато-беловатые или, наоборот, лиловато-серовато-коричневатые, при прикосновении или поранении дающие глиняно-желтые или лилово-коричневые пятна. Стерильное основание имеется или отсутствует, до 1.5 см выс., неопушенное, лиловато-сероватое или кремово-беловатое. Ткань восковидно-мясистая, гигрофанная, кремовая, с сырым запахом и в различной степени выраженным грибным вкусом. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками, с вздутыми длинными сегментами, 1.5–13 мкм в диам., гиалиновые (часто с множественными липидными каплями), тонкостенные или со слегка утолщенными стенками. В центральной части ветвей и основания параллельно расположенные, в субгимении переплетающиеся. Цистид нет. Базидии 2-споровые, цилиндрические или утриформные, с двумя крупными изогнутыми стеригмами, 45–75 × 5.5–13.5 мкм. Базидиоспоры 6.5–11.5 × 5.5–10.5 мкм, в массе почти шаровидные, (отдельные споры эллипсоид-

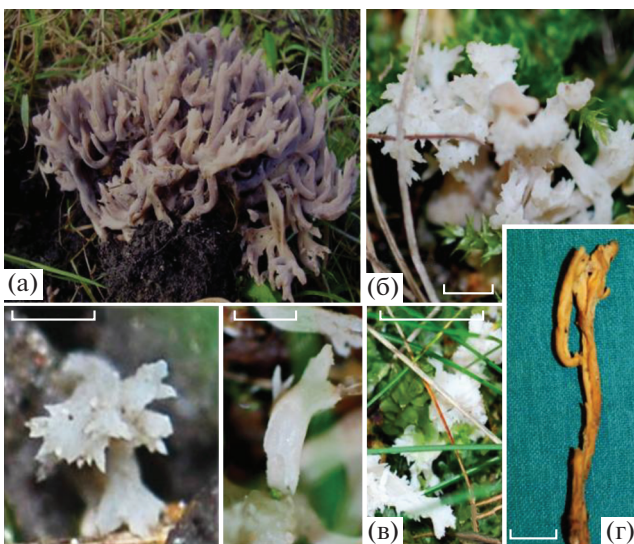


Рис. 1. Основные представители рода *Clavulina* в России: а – *Clavulina cinerea* (Змитрович 08.08.2016); б, в – *C. coralloides* (Змитрович 25.09.2016, 16.09.2019); г – *C. rugosa* (LE 257532).

дальние и слегка неравнобокие), с притупленным апикулюсом, гладкие, с выраженной стенкой и крупной липидной каплей, слабоцианофильные.

На почве в мелколиственных и широколиственных лесах, лесных полянах, мезофильных лугах среди опавшей листвы и разреженных травостоев; нередко вблизи деревьев.

Мурманская обл. (Isaeva, Khimich, 2011), Архангельская обл. (Ezhov, 2013), Республика Карелия (Krutov et al., 2014), Республика Коми (Kosolarov, 2008), Ленинградская обл. (Porov et al., 2007), Санкт-Петербург (Zmitrovich, 1997), Новгородская обл. (Kotkova, 2012), Псковская обл. (Porov et al., 2013), Калининградская обл. (Dedkov et al., 2007), Тверская обл. (Kotkova 2014), Московская обл. (Barsukova, Dunaev, 2001), Рязанская обл. (Volosnova, 2007), Калужская обл. (Volobuev et al., 2013), Липецкая обл. (Sarycheva, 2016), Воронежская обл. (Sarycheva et al., 2017), Орловская обл. (Volobuev, 2015), Тульская обл. (Svetasheva, Freze 2013), Кировская обл. (Kotkova 2013), Республика Мордовия (Bolshakov, 2015), Республика Башкортостан (Shiryaev, 2007), Республика Удмуртия (Karitonov, 2008), Пермский край (Bondartseva, Zmitrovich, 2004), Самарская обл. (Malysheva, Malysheva, 2008), Республика Татарстан (Vassilyeva, 1977), Свердловская обл. (Shiryaev et al., 2010), Краснодарский край (табл. 2), Ставропольский край (табл. 2), Алтайский край (табл. 2), Республика Алтай, Кемеровская обл., Красноярский край (Shiryaev, 2014), Иркутская обл. (табл. 2), Хабаровский край (Bukharova, Zmitrovich, 2014), Приморский край (Azbukina et al., 2006), Сахалинская обл. (Shiryaev, 2014).

Широко распространенный в пределах Голарктики полиморфный вид. Ряд образцов с продольно-морщинистыми базидиомами имеет сходство с *C. rugosa*, который в полевых условиях отличается от *C. cinerea* отсутствием выраженного пепельно-серого оттенка базидиом. В литературе описано немало разновидностей и форм этого вида, представляющих экотипы, воспроизводящиеся в самых разных регионах: *C. cinerea* f. *bicolor* Donk (белые или желтые окончания ветвей), *C. cinerea* var. *gracilis* (Rea) Corner (стройные кораллоподобные базидиомы) и некоторые другие.

4. *Clavulina coralloides* (L.) J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien 3 (25–32): 443, 1888. — *Clavaria coralloides* L., Sp. Pl. 2: 1182, 1753. — *Ramaria coralloides* (L.) Bourdot, Rev. Sci. Bourb. Centr. Fr. 7: 119, 1894; *Clavaria elegans* Bolton, Hist. fung. Halifax 3: 115, 1790; *C. fimbriata* Pers., Neues Mag. Bot. 1: 117, 1794; *Ramaria cristata* Holmsk., Beata Ruris Otia Fungis Danicis 1: 92, 1790. — *Clavaria cristata* (Holmsk.) Pers., Syn. Meth. Fung. 2: 591, 1801. — *Clavulina cristata* (Holmsk.) J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien 3 (25–32): 442, 1888. — *Stichoramaria cristata* (Holmsk.) Ulbr., Krypt.-Fl. Anfäng.: 83, 1928.; *Ramaria alba* (Bull.) Quél., C. R. Assoc. Franç. Avancem. Sci. 22 (2): 488, 1894 (Рис. 1, б, в).

Базидиомы обычно в небольших или крупных сростках, располагающихся радиальными или концентрическими рядами, редко одиночные, 0.5–8.5 см выс., 0.5–6.5 см в диам., прямостоячие,

Таблица 2. Документированные находки *Clavulina cinerea* на территории России по материалам гербария БИН РАН (LE F)

Регион	Коллектор, год	Гербарный номер
Алтайский край	Д.В. Агеев, 2015	LE 303393
Иркутская обл.	Э.Л. Нездоймино, 1961	LE 167227
Калужская обл.	С.В. Волобуев, 2013	LE 299105
Краснодарский край	А.А. Кияшко, 2009	LE 269151
"	А.А. Кияшко, 2009	LE 269162
Красноярский край	А.П. Кошелева, 2001	LE 255697
Ленинградская обл.	Е.С. Попов, 2019	LE 329612
Ленинградская обл.	М.А. Бондарцева, 1961	LE 167210
"	О.В. Морозова	LE 242128
"	О.В. Морозова, 2005	LE 242129
"	О.В. Морозова, 2005	LE 242130
Липецкая обл.	С.В. Волобуев, 2016	LE 313866
Новгородская обл.	В.М. Коткова, 2011	LE 290272
Орловская обл.	С.В. Волобуев, 2011	LE 286821
"	С.В. Волобуев, 2011	LE 292161
Псковская обл.	Е.С. Попов, 2000	LE 247029
"	В.М. Коткова, 2007	LE 257515
Псковская обл.	В.М. Коткова, 2007	LE 257482
Республика Коми	Б.П. Васильков, 1962	LE 167208
Республика Мордовия	А.В. Ивойлов, 2016	LE 315310
Самарская обл.	В.Ф. Малышева, 2003	LE 213076
Санкт-Петербург	О.В. Морозова, 2004	LE 236749
"	В.М. Коткова, 2006	LE 268515
Ставропольский край	А.И. Лобик, 1920	LE 167209
"	Ю.А. Ребриев, 2009	LE 287196
Тверская обл.	В.М. Коткова, 2010	LE 283962
"	В.М. Коткова, 2011	LE 290248
"	В.М. Коткова, 2011	LE 290247
"	В.М. Коткова, 2012	LE 301483

коралловидные, обычно многократно дихотомически-разветвленные, окрашенные в различные оттенки кремового, желтоватого, реже бледносеровато-лилового или коричневатого цветов. Ветви покрыты гимением, дихотомически-ветвящиеся, округлые (до 0.4 см в диам.) или уплощенные,

Таблица 3. Документированные находки *Clavulina coralloides* на территории России по материалам гербария БИН РАН (LE F)

Регион	Коллектор, год	Гербарный номер
Калининградская обл.	В.М. Коткова, 2010	LE 268944
Калужская обл.	С.В. Волобуев, 2013	LE 299111
Кемеровская обл.	А.С. Бондарцев, 1928	LE 167286
Ленинградская обл.	В.М. Коткова, 2003	LE 242167
"	М.А. Бондарцева, 1960	LE 167291
"	М.А. Бондарцева, 1961	LE 167280
Московская обл.	И.В. Матершев, 2017	LE 315337
"	П. Хеннингс, 1906	LE 167284
Нижегородская обл.	В.А. Спириин, 1995	LE 213067
"	В.А. Спириин, 1998	LE 208462
"	В.А. Спириин, 1999	LE 213877
"	Л.Н. Васильева, 1926	LE 167249
Новгородская обл.	В.М. Коткова, 2011	LE 290273
Орловская обл.	В.М. Коткова, 2009	LE 268715
"	В.М. Коткова, 2009	LE 268665
"	В.М. Коткова, 2009	LE 268824
"	С.В. Волобуев, 2011	LE 292164
"	С.В. Волобуев, 2012	LE 298653
"	С.В. Волобуев, 2012	LE 298523
"	С.В. Волобуев, 2013	LE 299030
"	С.В. Волобуев, 2013	LE 299016
"	С.В. Волобуев, 2013	LE 299049
Псковская обл.	Е.С. Попов, 2000	LE 247028
Республика Карелия	А.Е. Коваленко, 1995	LE 24124
"	В.М. Лосицкая, 1995	LE 24151
Республика Крым	Б.П. Васильков, 1927	LE 167290
Республика Мордовия	С.Ю. Большаков, 2013	LE 301224
"	С.Ю. Большаков, 2013	LE 301233
Самарская обл.	В.Ф. Мальшева, 2003	LE 213066
"	В.Ф. Мальшева, 2003	LE 227921
Санкт-Петербург	В.М. Коткова, 2006	LE 268516
Ставропольский край	А.И. Лобик, 1920	LE 167305
"	А.И. Лобик, 1920	LE 167306
"	А.И. Лобик, 1925	LE 167279
Тверская обл.	В.М. Коткова, 2011	LE 290246
Томская обл.	А.П. Кошелева, 2000	LE 255696

обычно невздутые, более или менее извилистые, гладкие или реже слабо продольно-морщинистые, на вершине с гребнями притупленных или приостренных зубцов и обычно бахромчатые, гигрофаннные, беловатые, кремовые, желтоватые, бледно-сероватые или буровато-лиловатые, апикальная часть белая или рыжевато-охряная. Стерильное основание имеется или отсутствует, до 1 см выс., непущенное, кремово-беловатое. Ткань восковидно-мясистой, гигрофанная, беловатая или кремовая, с сырым запахом и в различной степени выраженным грибным вкусом. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками, с вздутыми длинными сегментами, 1.5–12.5 мкм в диам., гиалиновые (часто с множественными липидными каплями), тонкостенные или со слегка утолщенными стенками. В центральной части ветвей и основания параллельно расположенные, в субгимении переплетающиеся. Цистид нет. Базидии 2-споровые, цилиндрические или утриформные, с двумя крупными (до 8 мкм дл.) изогнутыми стеригмами, 50–80 × 4.5–12.5 мкм. Базидиоспоры 7.1–11.0 × 6.5–10.5 мкм, широкоэллипсоидальные до почти шаровидных, с притупленным апикулюсом, гладкие, с выраженной стенкой и крупной липидной каплей, слабоцианофильные.

На почве в широколиственных, мелколиственных и хвойных лесах, лесных полянах, среди зеленых и бриевых мхов, опавшей листвы и разреженных травостоев.

Мурманская обл. (Isaeva, Khimich, 2011), Архангельская обл. (Ezhov, 2013), Республика Карелия (Krutov et al., 2014), Республика Коми (Kosolapov, 2008), Ленинградская обл. (Porov et al., 2007), Санкт-Петербург (Bondartseva et al., 2014), Псковская обл. (Porov et al., 2013), Новгородская обл. (Malysheva et al., 2007), Калининградская обл. (Dedkov et al., 2007), Тверская обл. (Kotkova, 2014), Московская обл. (Barsukova, Dunaev, 2001), Пензенская обл. (Davydkina et al., 1989), Калужская обл. (Volobuev et al., 2013), Рязанская обл. (Volosnova, 2007), Нижегородская обл. (Murashkinsky, 1911), Брянская обл. (Kruglikov, 2007), Липецкая обл. (Sarysheva, 2016), Тульская обл. (Svetasheva, Freze, 2013), Орловская обл. (Volobuev, 2015), Воронежская обл. (Sarysheva et al., 2017), Республика Мордовия (Bolshakov, 2015), Республика Удмуртия (Karitonov, 2013), Республика Башкортостан (Shiryaev, 2007), Республика Татарстан (Vassilyeva, 1977), Оренбургская обл. (Shiryaev, 2008), Пермский край (Perevedentsev, 1985), Самарская обл. (Malysheva, Malysheva, 2008), Республика Крым (табл. 3), Ставропольский край (табл. 3), Свердловская обл. (Shiryaev et al., 2010), Республика Алтай, Кемеровская обл. (Shiryaev, 2014), Томская обл. (табл. 1), Красноярский край (Shiryaev, 2014), Хабаровский край (Bukharova, Zmitrovich, 2014), Приморский край (Azbukina et al., 2006), Сахалинская обл. (Shiryaev, 2014).

Широко распространенный полиморфный вид. Отдельные серовато- или лиловатоокрашенные образцы могут иметь сходство с *C. cinerea*, от которого в полевых условиях *C. coralloides* отлича-

ется апикально-разветвленными ветвями с гребенчатыми и часто бахромчатыми окончаниями. Описано немало форм этого вида, представляющих собой экады и экотипы, воспроизводящиеся по всему его ареалу: *C. coralloides* f. *bicolor* (Donk) Franchi et M. Marchetti (беловато-желтоватые в апикальной части сероватые базидиомы), *C. coralloides* f. *crystata* (Holmsk.) Franchi et M. Marchetti (с выраженными гребнями на апикальных ветвях), *C. coralloides* f. *fimbriata* (Pers.) Courtec. (с пушисто-бахромчатыми апикальными ветвями), *C. coralloides* f. *lutea* (Bull.) Franchi et M. Marchetti (желтовато-кремовые базидиомы), *C. coralloides* f. *subrugosa* (Corner) Franchi et M. Marchetti (слабо ветвящиеся, продольно морщинистые базидиомы).

5. *Clavulina hispidulosa* Corner, K.S. Thind et Anand, Trans. Br. mycol. Soc. 39 (4): 481, 1956.

Базидиомы обычно в сростках, 0.5–5 см выс., 0.5–4.5 см в диам., прямостоячие, коралловидные, многократно дихотомически-разветвленные, розовато-коричневатые до мышино-серых и темно-винных. Ветви покрыты гимением, дихотомически-ветвящиеся, более или менее уплощенные, обычно вздутые, с пальчатymi окончаниями, гигрофаннные, беловатые, кремовые, желтоватые, бледно-сероватые или буровато-лиловатые, апикальная часть белая или рыжевато-охряная. Стерильное основание имеется, до 2.5 см выс., нежноопушенное, беловатое. Ткань восковидно-мясистая, гигрофанная, кремовая или сероватая, без особого вкуса и запаха. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками, с вздутыми длинными сегментами, 2.5–15 мкм в диам., гиалиновые, тонкостенные или со слегка утолщенными стенками. В центральной части ветвей и основания параллельно расположенные, в субгимении переплетающиеся. Цистиды 100–160 × 10–12 мкм, цилиндрические, с адвентивными септами. Базидии 2-споровые, цилиндрические или утриформные, с двумя крупными изогнутыми стеригмами и адвентивными септами, 40–50 × 8–10 мкм. Базидиоспоры 8.3–10.1 × 7.2–8.6 мкм, широкояйцевидные до почти шаровидных, с притупленным апикулюсом, гладкие, с выраженной стенкой и крупной липидной каплей, слабоцианофильные.

На почве и лесной подстилке.

Республика Алтай, Кемеровская обл. (Shiryaev, 2014).

Этот малоизвестный южноазиатский вид имеет определенное сходство с *C. cinerea*, однако отличается от этого космополитного вида мелкоячеистым опушением стерильной части и мышино-серой, переходящей в темно-винную окраску базидиом.

6. *Clavulina ornatipes* (Peck) Corner, Anns Bot. Mem. 1: 333, 1950. — *Clavaria ornatipes* Peck, Bull.

N.Y. St. Mus. 122: 18, 1908. — *Lachnocladium ornatipes* (Peck) Burt, Ann. Mo. Bot. Gdn 9 (1): 22, 1922.

Базидиомы обычно одиночные, реже в небольших группах, 2.5–7.5 см выс., 0.5–1.0 см в диам., прямостоячие, коралловидные, булавовидные или лопастные, неразветвленные или слабо (1–2 порядка) разветвленные, белые, кремовые или светло-сероватые с охряноокрашенным основанием. Ветви и лопасти покрыты гимением, дихотомически-ветвящиеся, более или менее уплощенные, обычно апикально расширенные, морщинистые и жилковатые. Стерильное основание имеется, до 2.5 см выс., опушенное, охристо-рыжеватое или коричневатое. Ткань мягковосковидная, гигрофанная, беловатая или кремовая, с сырым запахом. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками, с вздутыми длинными сегментами, 2.5–10.5 мкм в диам., гиалиновые (часто с множественными липидными каплями), тонкостенные или со значительно утолщенными стенками. В центральной части ветвей и основания параллельно расположенные, в субгимении переплетающиеся. Цистид нет. Базидии 2-споровые, цилиндрические или утриформные, с двумя крупными изогнутыми стеригмами, 45–75 × 5.0–12.0 мкм. Базидиоспоры 8.0–11.0 × 7.0–9.5 мкм, в массе почти шаровидные, с притупленным апикулюсом, гладкие, с выраженной стенкой и крупной липидной каплей, слабоцианофильные.

На почве в хвойных и лиственных лесах. Пантропический (иррадирующий) вид.

Хабаровский и Приморский края, Сахалинская обл. (Shiryaev, 2014).

7. *Clavulina rugosa* (Bull.) J. Schröt. in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien 3 (25–32): 442, 1888. — *Clavaria rugosa* Bull., Herb. Franc. 10: tab. 448, fig. 2, 1790. — *Ramaria rugosa* (Bull.) Gray, Nat. Arr. Brit. Plants 1: 655, 1821. — *Clavicornia rugosa* (Bull.) Corner, Beih. Nova Hedwigia 33: 168, 1970; *Clavaria cornu-alces* Batsch, Elench. fung.: 135, 1783; *C. damicornis* Schrank, Baier. Fl. 2: 666, 1789; *C. grossa* Pers., Comm. Fung. Clav.: 50, 1797; *C. canaliculata* Fr., Observ. Mycol. 2: 294, 1818; *C. macrospora* Britzelm., Ber. naturw. Ver. Schwaben 29: 287, 1887; *C. herveyi* Peck, Ann. Rep. Reg. N.Y. St. Mus. 45: 84, 1893. — *Clavulina herveyi* (Peck) R.H. Petersen, Mycologia 59 (1): 42, 1967 (Рис. 1, г).

Базидиомы обычно одиночные, реже в небольших группах, 3.5–12.5 см в выс., 0.5–1.5 см в диам., прямостоячие, коралловидные, веретеновидные, булавовидные или лопастные, неразветвленные или слабо (1–2 порядка) разветвленные, белые, кремовые, желтоватые или светло-сероватые. Ветви и лопасти покрыты гимением, дихотомически-ветвящиеся, округлые (до 0.4 см в диам.) или уплощенные, обычно апикально вздутые, более или менее извилистые, продольно-морщинистые

Таблица 4. Документированные находки *Clavulina rugosa* на территории России по материалам гербария БИН РАН (LE F)

Регион	Коллектор, год	Гербарный номер
Псковская обл.	В.М. Коткова, 2007	LE 257532
"	О.В. Морозова, 2009	LE 290513
Новгородская обл.	С.Ю. Большаков, 2018	LE 321640
Краснодарский край	А.А. Кияшко, 2009	LE 269157
Тверская обл.	В.М. Коткова, 2011	LE 290256

или мозговидные, гигрофанные. Стерильное основание имеется или отсутствует, до 1.5 см выс., неопушенное, кремово-беловатое. Ткань восковидно-мясистая, гигрофанная, беловатая или кремовая, с сырым запахом и в различной степени выраженным грибным вкусом. Споровый порошок белый.

Гифальная система мономитическая. Генеративные гифы с пряжками, с вздутыми длинными сегментами, 2.5–16.5 мкм в диам., гиалиновые (часто с множественными липидными каплями), тонкостенные или со значительно утолщенными стенками. В центральной части ветвей и основания параллельно расположенные, в субгимении переплетающиеся. Цистид нет. Базидии 2-споровые, цилиндрические или утриформные, с двумя крупными (до 10 мкм дл.) изогнутыми стеригмами, 45–85 × 5.0–12.5 мкм. Базидиоспоры крупные, 8.5–15.0 × 7.5–12.5 мкм, широкоэллипсоидальные до почти шаровидных, с притупленным апикулюсом, гладкие, с выраженной стенкой и крупной липидной каплей, слабоцианофильные.

На почве в широколиственных и мелколиственных лесах, мезо- и гигрофильных лугах, среди зеленых мхов.

Мурманская обл. (Isaeva, Khimich 2011), Архангельская обл. (Shiryaev, 2014), Республика Коми (Shiryaev, 2006), Ленинградская обл. (Porov et al., 2007), Псковская обл. (Porov et al., 2013), Новгородская обл. (табл. 4), Калининградская обл. (Dedkov et al., 2007), Тверская обл. (Kotkova, 2014), Костромская обл. (Parmasto, 1965), Московская обл. (Shiryaev, 2014), Липецкая обл. (Sarycheva, 2016), Орловская обл. (Volobuev, 2015), Республика Башкортостан (Shiryaev, 2007), Свердловская обл. (Shiryaev et al., 2010), Краснодарский край (табл. 4), Республика Алтай, Кемеровская обл., Красноярский край, Хабаровский край, Приморский край, Сахалинская обл. (Shiryaev, 2014).

Отличительными признаками этого вида являются бледноокрашенные продольно-морщинистые базидиомы и в среднем более крупные базидиоспоры, нежели у других распространенных в умеренном поясе представителей рода. В полевых условиях вид можно спутать с бледноокрашенными

представителями *C. cinerea*, отличающимися, тем не менее, более разветвленными ветвями с пепельно-серыми оттенками в окраске. Разновидность *C. rugosa* var. *canaliculata* (Fr.) Corner характеризуется вздутыми, регулярно морщинистыми базидиомами.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Концепция рода *Clavulina* не претерпела существенных изменений со времен Шрётера, обратившего внимание на специфику организации этих ортотропных грибов. Корнер (Corner, 1950) ввел в диагноз рода признак вторичной септации базидий после спороношения, но, как показал Петерсен (Petersen, 1988), этот признак нестабилен на уровне рода и даже вида. Более существенной особенностью базидий *Clavulina* является их стихобазидиальная природа: ядра после мейоза делятся по продольной оси базидии (Donk, 1964). По этому признаку род закономерно встает в ряд других представителей семейства *Hydnaceae* s.str., приближаясь по многим характеристикам к роду *Cantharellus*. Если позиция лишенных пряжек на гифах тропических представителей (например, *C. cartilaginea*) в роде *Clavulina* будет подтверждена методами молекулярной таксономии, то по этому признаку род останется гетерогенным.

Морфологически род включает грибы с коралловидными базидиомами с гладким гимением и округлыми в сечении, либо уплощенными, а у тропических представителей часто лопастными ветвями, заметно пигментированными – представители рода являются, несомненно, украшением умеренных и тропических лесов. Описанные особенности организации базидиом определяют их значительную морфологическую пластичность и наличие в природе серий “параллельных экотипов”, свойственных различным видам. Особенно много параллелизмов проявляют два наиболее распространенных представителя рода – *C. cinerea* и *C. coralloides*.

Судя по особенностям плодоношения, характеризующегося образованием во вторую половину вегетационного периода больших скоплений базидиом, представители рода несут существенную функциональную нагрузку в экосистемах, связанную как с участием в процессах деструкции подстилки и гумуса, так и формированием эктомикориз (Argüelles-Mouao et al., 2017). Учитывая, что представители соседних *Clavulina* клад отмечены в качестве биотрофов, способных колонизировать аэрофитные водоросли и протонемы мхов (Matsumoto, Degawa, 2020), на повестке дня – тестирование взаимоотношений мицелия представителей рода с почвенными водорослями, составляющими заметную часть биомассы наземных биомов.

Авторы благодарны д.б.н. А.Г. Ширяеву за любезное предоставление информации по распро-

странению редких в России видов рода *Clavulina*. Работа выполнена в рамках государственного задания БИН РАН “Биоразнообразие и пространственная структура сообществ грибов и миксомицетов в природных и антропогенных экосистемах” (АААА-А19-119020890079-6). Работа полностью выполнена на оборудовании Центра коллективного пользования научным оборудованием “Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов” Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (ЦКП БИН РАН).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Argüelles-Moyao A., Garibay-Orijel R., Márquez-Valdellamar L.M. et al.* *Clavulina-Membranomyces* is the most important lineage within the highly diverse ectomycorrhizal fungal community of *Abies religiosa*. *Mycorrhiza*. 2017. V. 27 (2). P. 53–65.
<https://doi.org/10.1007/s00572-016-0724-1>
- Alekseev S.K., Voronkina N.V., Himelbrant D.E. et al.* Red Data Book of Kaluga Oblast. Vol. 1. Plants and fungi. Vash dom, Kaluga, 2015 (in Russ.).
- Azbukina Z.M., Bardunov L.V., Bezdeleva T.A. et al.* Flora, vegetation and mycobiota of the Ussuriysky Reserve. Dalnauka, Vladivostok, 2001 (in Russ.).
- Barsukova T.N., Dunaev E.A.* Clavarioid fungi of Moscow Region. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2001. V. 35 (3). P. 1–5 (in Russ.).
- Bolshakov S. Yu.* Flora and fauna of reserves. Aphylloroid fungi of the Mordovian Reserve. Moscow, 2015 (in Russ.).
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V.* Aphylloroid fungi of Perm Region. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2004. V. 38 (4). P. 1–12.
- Bondartseva M.A., Kotkova V.M., Zmitrovich I.V. et al.* Aphylloroid and heterobasidiomycetous fungi of Peter the Great Botanical Garden of Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences (St. Petersburg). In: Botany: history, theory, practice (on the 300th anniversary of the founding of the V.L. Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences): Proceedings of the International Scientific Conference, 2014, pp. 23–30 (in Russ.).
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V.* The genus *Botryobasidium* in Russia. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2018. V. 52 (4). P. 231–242.
<https://doi.org/10.1134/S0024114818040034> (in Russ.).
- Bondartseva M.A., Zmitrovich I.V.* The genus *Sistotrema* in Russia. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2020. T. 54. № 1. P. 3–15 (in Russ.).
<https://doi.org/10.31857/S0026364820010043>
- Bukharova N.V., Zmitrovich I.V.* Aphylloroid fungi of the Bastak Reserve. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2014. V. 48 (6). P. 343–354 (in Russ.).
- Corner E.J.H.* A monograph of *Clavaria* and allied genera. Oxford Univ. Press., London, 1950.
- Corner E.J.H.* Some clavarias from Argentina. *Darwiniana*. 1957. V. 11. P. 193–206.
- Corner E.J.H.* A monograph of cantharelloid fungi. Univ. Press, Oxford, 1966.
- Corner E.J.H.* Supplement to “A monograph of *Clavaria* and allied genera”. *Beih. Nova Hedwigia*. 1970. V. 33. P. 1–299.
- Corner E.J.H.* The genus *Clavulina* (*Basidiomycetes*) in south-eastern Australia. *Australian J. Bot.* 1986. V. 34. № 1. P. 103–105.
- Davydkina T.A., Ivanov A.I., Komirnova O.N.* Novitates de aphylloroidibus et gasteromycetibus elevations Volgensis. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy*. 1989. V. 26. P. 60–62 (in Russ.).
- Dedkov V.P., Volodina A.A., Gubareva I. Yu.* Synopsis of fungi of the Kaliningrad Region. In: V.P. Dedkov, I. Yu. Gubareva (eds). *Biodiversity of the Kaliningrad Region. Part 1. Fungi, lichens, mosses, clubmosses, horsetails and ferns of the Kaliningrad Region*. Kaliningrad, 2007, pp. 6–78 (in Russ.).
- Donk M.A.* Revisie van de Nederlandse Heterobasidiomyceteae (uitgez. Uredinales en Ustilaginales) en *Homobasidiomyceteae-Aphylloraceae*: II. Mededelingen van het botanisch Museum en Herbarium van de Rijksuniversiteit Utrecht. 1933. V. 9. P. 1–278.
- Donk M.A.* A conspectus of the families of *Aphyllorales*. *Persoonia*. 1964. V. 3 (2). P. 199–324.
- Ezhov O.N.* Aphylloraceous fungi of the Arkhangelsk Region. Ekaterinburg, 2013 (in Russ.).
- He M.-Q., Zhao R.-L., Hyde K.D. et al.* Notes, outline and divergence times of *Basidiomycota*. *Fungal Diversity*. 2019. V. 59. P. 1–263.
- Hibbett D.S., Bauer R., Binder M. et al.* *Agaricomycetes*. In: *The Mycota. Systematics and evolution. Part A. VII*. 2nd ed. Springer-Verlag, Berlin, 2014.
- Isaeva L.G., Khimich Yu.R.* A catalogue of aphylloroid fungi of the Murmansk Region. Apatity, 2011 (in Russ.).
- Kapitonov V.I.* Addition to the macromycetes list of Udmurtia. *Vestnik Udmurtskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya bioogiya, nauki o Zemle*. 2008. № 2. P. 131–138 (in Russ.).
- Kapitonov V.I.* The finds of new (for Udmurtia) species of macromycetes. *Vestnik Udmurtskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya bioogiya, nauki o Zemle*. 2013. № 4. P. 9–24 (in Russ.).
- Kosolapov D.A.* Aphylloroid fungi of middle taiga forests of European North East of Russia. Ekaterinburg, 2008 (in Russ.).
- Kotkova V.M.* Aphylloraceous fungi of National Park “Valdaisky” (Novgorod Region). *Vestnik Tverskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya Biologiya i ekologiya*. 2012. V. 27 (23). P. 95–108 (in Russ.).
- Kotkova V.M.* New data on aphylloroid fungi of the Tulashevskiy Area of the Nurgush Nature Reserve. In: Tselishcheva L.G. (ed.). *Trudy gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika “Nurgush”*. Tom 2. Tipografiya “Staraya Vyatka”, Kirov, 2013, pp. 78–86 (in Russ.).
- Kotkova V.M.* Fungi of the Tsentralno-Lesnoy Nature Reserve (annotated list of species). Moscow, 2014 (in Russ.).
- Kruglikov S.A.* Macromycetes of the “Bryansky Les” Nature Reserve. — In: Tsarstvo Griby: nastoyashchiye griby, slizeviki, lishayniki zapovednika “Bryanskiy les”. Bryansk, 2007, pp. 6–41 (in Russ.).

- Krutov V.I., Shubin V.I., Predtechenskaya O.O. et al.* Fungi and insects – consorts of the forest trees in Karelia. Kar-elsky nauchnyy tsentr RAN, Petrozavodsk, 2014 (in Russ.).
- Malysheva V.F., Malysheva E.F., Zmitrovich I.V.* On the higher basidiomycetes of Novgorod Region. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy.* 2007. V. 41. P. 132–155 (in Russ.).
- Malysheva V.F., Malysheva E.F.* Higher basidiomycetes in forest and meadow ecosystems of Zhiguli. KMK, Moscow, SPb., 2008 (in Russ.).
- Matsumoto H., Degawa Y.* *Bryoclavula phycophila* gen. et sp. nov. belonging to a novel lichenized lineage in *Cantharellales* (*Basidiomycota*). *Mycol. Progress.* 2020. V. 19 (7). P. 705–714.
<https://doi.org/10.1007/s11557-020-01588-2>
- Moncalvo J.-M., Nilsson R.H., Koster B. et al.* The canthareloid clade: dealing with incongruent gene trees and phylogenetic reconstruction methods. *Mycologia.* 2006. V. 98 (6). P. 937–948.
- Murashkinsky K.E.* A descriptive catalogue of the Natural History Museum of Nizhny Novgorod Governorate Zemstvo. Guide to the study of the nature of the Nizhny Novgorod Region. Issue 3. Botanical section: catalogue of herbarium of fungi. Tipografiya V. Royskago i I. Karneva, Nizhny Novgorod, 2011 (in Russ.).
- Nagy L.G., Riley R., Tritt A. et al.* Comparative genomics of early-diverging mushroom-forming fungi provides insights into the origins of lignocellulose decay capabilities. *Mol. Biol. Evol.* 2015. V. 33 (4). P. 959–970.
- Olariaga I., Jugo B.M., Garcia-Etxebarria K. et al.* Species delimitation in the European species of *Clavulina* (*Cantharellales*, *Basidiomycota*) inferred from phylogenetic analyses of ITS region and morphological data. *Mycol. Res.* 2009. V. 113. P. 1261–1270.
<https://doi.org/10.1016/j.mycres.2009.08.008>
- Parmasto E.* Handbook to clavarioid fungi of the USSR of the family *Clavariaceae*. Nauka, Moscow; Leningrad, 1965 (in Russ.).
- Perevedentsev V.M.* Wood-decaying fungi in some types of spruce forests of the Prikamye. In: *Selivanov I.A.* (ed.). Mycorrhiza and other forms of consortive relationships in the nature. Perm, 1985, pp. 84–87 (in Russ.).
- Petersen R.H.* Notes on clavarioid fungi XVIII. A preliminary outline of *Clavulina* in Southeastern Australia. *Nova Hedwigia.* 1983. H. 37. P. 19–35.
- Petersen R.H.* Type studies in clavarioid fungi – VIII. *Per-sonia.* 1984. V. 12 (3). P. 225–237.
- Petersen R.H.* Notes on clavarioid fungi. XX. New taxa and distributional records in *Clavulina* and *Ramaria*. *Mycologia.* 1986. 77 (6). P. 903–919.
- Petersen R.H.* The clavarioid fungi of New Zealand. *Bull. N.Z. Dept Scientific and Industrial Res.* 1988. V. 236. P. 1–170.
- Pilipenko V.N., Lozovskaya M.V., Zakutnova V.I. et al.* Red Data Book of the Astrakhan Oblast. Astrakhansky uni-versitet, Astrakhan, 2014 (in Russ.).
- Popov E.S., Morozova O.V., Kotkova V.M. et al.* Preliminary list of fungi and myxomycetes of Leningrad Region. Treear LLC, Saint Petersburg, 2007.
- Popov E.S., Kovalenko A.E., Gapienko O.S. et al.* Mycobiota of the Belorussian-Valdai lakes region. KMK, Moscow, SPb., 2013 (in Russ.).
- Sarycheva L.A.* Mycobiota of the Galichya Gora Nature Re-serve. Izdatelsky dom VGU, Voronezh, 2016 (in Russ.).
- Sarycheva L.A., Starodubtseva E.A., Sapelnikova E.A.* Myco-biota of the Voronezhsky Nature Reserve. *Trudy Vo-ronezhskogo zapovednika.* 2017. Issue 28. P. 7–75 (in Russ.).
- Schröter J.* Pilze. Kryptogamen-Flora von Schlesien. 1888. V. 3(4). P. 385–512.
- Shiryayev A.G.* Clavarioid fungi of the Urals. II. The nemoral zone. *Karstenia.* 2007. V. 47 (1). P. 5–16.
<https://doi.org/10.29203/ka.2007.417>
- Shiryayev A.G.* Clavarioid fungi of anthropogenic territories of the Urals. *Vestnik ekologii, lesovedeniya i landshaft-ovedeniya.* 2008. № 8. P. 80–91 (in Russ.).
- Shiryayev A.G.* Spatial differentiation of the biota of clavarioid fungi in Russia: ecological and geographical aspect. *Diss. ... doct. biol ofsciences.* Ekaterinburg, 2014. 304 p.
- Shiryayev A.G., Kotiranta H., Mukhin V.A. et al.* Aphyllophoroid fungi of Sverdlovsk Region, Russia. Ekaterinburg, 2010.
- Spirin V.A.* Aphyllophoroid fungi of oak forests of the Nizhny Novgorod Region. *Mikologiya i fitopatologiya.* 2002. V. 16 (2). P. 43–52 (in Russ.).
- Svetasheva T.Yu., Freze A.V.* To the mycobiota of the Tula Region: aphyllophoraceous fungi of deciduous forests. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy.* 2013. V. 47. P. 143–154 (in Russ.).
- Vassilyeva L.N.* Macromycetes of the Raifsky Area of the Volzhsko-Kamsky Nature Reserve. In: *Trudy Volzhsko-Kamskogo gosudarstvennogo zapovednika.* Issue 3, 1977, pp. 3–36 (in Russ.).
- Volobuev S.V.* Aphyllophoroid fungi of the Oryol Region: Taxonomical composition, distribution, ecology. Lan, Moscow, SPb., 2015 (in Russ.).
- Volobuev S.V., Popov E.S., Senik S.V. et al.* New data on di-versity of macromycetes in broadleaved forests of the Ugra National Park. In: *Priroda i istoriya Pougorya.* Is-sue 7. Kaluga, 2007, pp. 49–54 (in Russ.).
- Volosnova L.F.* Aphyllophoraceous fungi of Oksky Nature Reserve. *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy.* 2007. V. 41. P. 101–115 (in Russ.).
- Wu C.-L., He Y., Zhang P.* Two new species of *Clavulina* (*Cantharellales*) from southwestern China based on morphological and molecular evidence. *Mycol. Prog-ress.* 2019. V. 18 (8). P. 1071–1078.
<https://doi.org/10.1007/s11557-019-01506-1>
- Zmitrovich I.V.* Distribution of the *Aphyllophorales* over St. Petersburg territory. *Mikologiya i fitopatologiya.* 1997. V. 31 (1). P. 19–27 (in Russ.).
- Zmitrovich I.V., Wasser S.P.* Modern view on the origin and phylogenetics reconstruction of Homobasidiomycetes fungi. In: *Wasser S.P.* (ed.). Evolutionary theory and processes: modern horizons. Kluwer Academic Publish-ers, Dordrecht, Boston, L., 2004, pp. 230–263.
- Азбукина З.М., Бардунов Л.В., Безделева Т.А. и др.* (Az-bukina et al.) Флора, растительность и микобиота

- заповедника Уссурийский. Владивосток: Дальнаука, 2006. 300 с.
- Алексеев С.К., Воронкина Н.В., Гимельбрант Д.Е. и др.* (Alekseev et al.) Красная книга Калужской области. Т. 1. Растения и грибы. Калуга: Ваш дом, 2015. 536 с.
- Барсукова Т.Н., Дунаев Е.А.* (Barsukova, Dunaev) Рогатиковые грибы Московской области // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35. № 3. С. 1–5.
- Большаков С.Ю.* (Bolshakov) Афиллофороидные грибы Мордовского заповедника // Флора и фауна заповедников. М., 2015. 44 с.
- Бондарцева М.А., Коткова В.М., Змитрович И.В. и др.* (Bondartseva et al.) Афиллофороидные и гетеробазидиальные грибы Ботанического сада Петра Великого ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург) // Ботаника: история, теория, практика (к 300-летию основания Ботанического института им. В.Л. Комарова Российской академии наук): Труды Международной научной конференции. СПб.: Изд-во СПбГЭТУ ЛЭТИ, 2014. С. 23–30.
- Бондарцева М.А., Змитрович И.В.* (Bondartseva, Zmitrovich) Род *Botryobasidium* в России // Микология и фитопатология. 2018. Т. 52. № 4. С. 231–242.
- Бондарцева М.А., Змитрович И.В.* (Bondartseva, Zmitrovich) Род *Sistotrema* (Cantharellales, Hydnaceae) России // Микология и фитопатология. 2020. Т. 54. № 1. С. 3–15.
- Бухарова Н.В., Змитрович И.В.* (Bukharova, Zmitrovich) Афиллофороидные грибы заповедника “Бастак” // Микология и фитопатология. 2014. Т. 48. № 6. С. 343–354.
- Васильева Л.Н.* (Vassilyeva) Макромицеты Раифского участка Волжско-Камского заповедника // Труды Волжско-Камского государственного заповедника. Вып. 3. 1977. С. 3–36.
- Волобуев С.В.* (Volobuev) Афиллофороидные грибы Орловской области: Таксономический состав, распространение, экология. СПб.; М.: Лань, 2015. 304 с.
- Волобуев С.В., Попов Е.С., Сенник С.В. и др.* (Volobuev et al.) Новые данные о биоразнообразии макромицетов широколиственных лесов национального парка “Угра” // Природа и история Поддугорья. Вып. 7. Калуга: Ноосфера, 2013. С. 49–54.
- Волоснова Л.Ф.* (Volosnova) Афиллофоровые грибы Окского заповедника // Новости систематики низших растений. 2007. Т. 41. С. 101–115.
- Давыдкина Т.А., Иванов А.И., Комирная О.Н.* (Davydkina et al.) Новые данные об афиллофоровых грибах и гастеромицетах Приволжской возвышенности // Новости систематики низших растений. 1989. Т. 26. С. 60–62.
- Дедков В.П., Володина А.А., Губарева И.Ю.* (Dedkov et al.) Список грибов Калининградской области // В.П. Дедков И.Ю. Губарева (ред.). Биоразнообразие Калининградской области. Часть 1. Грибы, лишайники, плауны, хвощи и папоротники Калининградской области. Калининград, 2007. С. 6–78.
- Ежов О.Н.* (Ezhov) Афиллофоровые грибы Архангельской области. Екатеринбург: РИО УрО РАН, 2013. 276 с.
- Змитрович И.В.* (Zmitrovich) Распространение афиллофоровых грибов по территории Санкт-Петербурга // Микология и фитопатология. 1997. Т. 31. № 1. С. 19–27.
- Исаева Л.Г., Химич Ю.Р.* (Isaeva, Khimich) Каталог афиллофороидных грибов Мурманской области. Апатиты: изд-во Кольского научного центра РАН, 2011. 68 с.
- Капитонов В.И.* (Kapitonov) Дополнения к списку макромицетов Удмуртии // Вестник Удмуртского университета. Серия биология, науки о Земле. 2008. № 2. Р. 131–138.
- Капитонов В.И.* (Kapitonov) Находки новых для Удмуртии видов макромицетов // Вестник Удмуртского университета. Серия биология, науки о Земле. 2013. № 4. Р. 9–24.
- Косолапов Д.А.* (Kosolapov) Афиллофороидные грибы среднетаежных лесов Европейского Северо-Востока России. Екатеринбург: УрО РАН, 2008. 230 с.
- Коткова В.М.* (Kotkova) Афиллофоровые грибы национального парка “Валдайский” (Новгородская обл.) // Вестник Тверского государственного университета. Серия биология и экология. 2012. Т. 27. С. 95–108.
- Коткова В.М.* (Kotkova) Новые данные об афиллофороидных грибах участка “Тулашор” заповедника “Нургуш” // Труды государственного природного заповедника “Нургуш”. Т. 2. Киров, 2013. С. 78–86.
- Коткова В.М.* (Kotkova) Флора и фауна заповедников. Вып. 122. Грибы Центрально-Лесного заповедника (Аннотированный список видов). М.: Изд-во Комиссии РАН по сохранению биологического разнообразия, 2014. 94 с.
- Кругликов С.А.* (Kruglikov) Макромицеты заповедника “Брянский лес” // Царство Грибы: настоящие грибы. Слизевики, лишайники заповедника “Брянский лес”. Брянск, 2007. С. 6–41.
- Крутов В.И., Шубин В.И., Предтеченская О.О. и др.* (Krutov et al.) Грибы и насекомые – консорты лесообразующих пород Карелии. Петрозаводск: КНЦ РАН, 2014. 216 с.
- Мальшева В.Ф., Мальшева Е.Ф., Змитрович И.В.* Материалы к изучению высших базидиомицетов Новгородской области // Новости систематики низших растений. 2007. Т. 41. С. 132–155.
- Мальшева В.Ф., Мальшева Е.Ф.* (Malysheva, Malysheva) Высшие базидиомицеты лесных и луговых экосистем Жигулей. М.; СПб.: КМК, 2008. 242 с.
- Мурашкинский К.Е.* (Murashkinskiy) Описательный каталог Естественно-исторического музея Нижегородского губернского земства. Руководство к изучению природы Нижегородского края. Вып. 3. Нижний Новгород, 1911. 88 с.
- Пармасто Э.* (Parmasto) Определитель рогатиковых грибов СССР семейства Clavariaceae. М.; Л.: Наука, 1965. 166 с.
- Переведенцев В.М.* (Perevedentsev) Дереворазрушающие грибы в некоторых типах еловых лесов Прикамья // И.А. Селиванов. Микориза и другие формы консортивных связей в природе. Пермь, 1985. С. 84–87.

- Пилипенко В.Н., Лозовская М.В., Закутнова В.И. и др. (Piliipenko et al.) Красная книга Астраханской области. Астрахань, 2014. 413 с.
- Попов Е.С., Коваленко А.Е., Гапоненко О.С. и др. (Pоров et al.) Микобиота Белорусско-Валдайского поозерья. М.; СПб.: КМК, 2013. 399 с.
- Сарычева Л.А. (Sarycheva) Микобиота заповедника “Галичья Гора”. Воронеж: Изд. дом ВГУ, 2016. 236 с.
- Сарычева Л.А., Стародубцева Е.А., Сапельникова Е.А. (Sarycheva et al.) Микобиота Воронежского заповедника // Труды Воронежского заповедника. Вып. 28. С. 7–75.
- Светашева Т.Ю., Фрезе А.В. (Svetasheva, Freze) Материалы по микобиоте Тульской области: афиллофоровые грибы лиственных лесов // Новости систематики низших растений. 2013. Т. 47. С. 143–154.
- Спирин В.А. (Spirin) Афиллофороидные макромицеты дубрав Нижегородской области // Микология и фитопатология. 2002. Т. 16. № 2. С. 43–52.
- Ширяев А.Г. (Shiryayev) Клавариоидные грибы антропогенных территорий Урала // Вестник экологии, лесоведения и ландшафтоведения. 2008. № 8. С. 80–91.
- Ширяев А.Г. (Shiryayev) Пространственная дифференциация биоты клавариоидных грибов России: эколого-географический аспект. Дисс. ... докт. биол наук. Екатеринбург, 2014. 304 с.

The Genus *Clavulina* (*Cantharellales*, *Hydnaceae*) in Russia

M. A. Bondartseva^{a,#} and I. V. Zmitrovich^{a,##}

^a Komarov Botanical Institute of the Russian Academy of Sciences, St. Petersburg, Russia

[#]e-mail: bondartseva@mail.ru

^{##}e-mail: iv_zmitrovich@mail.ru

The present paper summarizes our knowledge on the distribution of species of the genus *Clavulina* in Russia. The taxonomic history of the genus is considered and its morphological characteristic is given. The taxonomic position of the genus is accepted in the *Hydnaceae* family of the order *Cantharellales*. In total, 7 species of the genus are currently known for Russia. The identification key for species is presented, and original morphological descriptions of species as well as annotated list containing data on substrates, habitat conditions and distribution throughout Russia are given. Annotated list is compiled taking into account the authors' data, herbarium materials and bibliographic sources.

Keywords: cantharelloid clade, distribution on Russia, identification key, taxonomy