МИКОЛОГИЯ И ФИТОПАТОЛОГИЯ, 2021, том 55, № 4, с. 239–255

БИОРАЗНООБРАЗИЕ, СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ

УДК 635.8 + 630(470.40)*

ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ПРОСТРАНСТВЕННОЕ РАСПРЕДЕЛЕНИЕ НАПОЧВЕННЫХ АГАРИКОМИЦЕТОВ (*AGARICOMYCETES*) В ПОЙМЕННЫХ МЕСТООБИТАНИЯХ

© 2021 г. А. И. Иванов[1,*], А. А. Ермолаева[1,]**

[1] *Пензенский государственный аграрный университет, 440011 Пенза, Россия*

**e-mail: rcgkim@mail.ru*

***e-mail: ermolaeva7733@yandex.ru*

Поступила в редакцию 21.03.2021 г.
После доработки 27.04.2021 г.
Принята к публикации 27.05.2021 г.

В пойме р. Суры в пределах Пензенской обл. выявлено 209 видов напочвенных агарикомицетов. Они относятся к 4 порядкам, 23 семействам и 67 родам. Положение в числе ведущих по количеству видов семейств *Inocybaceae* и *Hymenogastraceae* и высокая видовая насыщенность родов *Agaricus*, *Inocybe*, *Hebeloma*, *Naucoria* определяют специфику таксономической структуры биоты агарикомицетов пойменных местообитаний. Растительные сообщества, где изучались напочвенные агарикомицеты, находятся под влиянием аллювиально-поемных процессов, которые заключаются в периодическом затоплении и отложении песчаных наносов. В наибольшей степени их воздействие испытывают ивняки прирусловой поймы. В них выявлено 62 вида агарикомицетов, пространственное распределение которых определяется в первую очередь фактором увлажнения. Такие виды, как *Cortinarius uliginosus*, *Hebeloma pusillum*, *Inocybe salicis*, *Naucoria salicis* и др., обитают в условиях постоянного переувлажнения, а *Cortinarius urbicus*, *Inocybe serotina* и *Tulostoma fimbriatum* – в условиях крайней сухости. В ольшаниках было выявлено 33 вида агарикомицетов, в осинниках – 33 вида. Пространственное распределение грибов изучаемой группы в этих лесах в первую очередь зависит от фактора увлажнения почвы. Среди изученных растительных сообществ пойменные дубняки имеют самый богатый видовой состав агарикомицетов, где они представлены 126 видами. В этих условиях наряду с фактором увлажнения существенное влияние на пространственное распределение грибов рассматриваемой группы оказывает фактор кислотности почвы. Максимальное обилие и разнообразие агарикомицетов характерно для почв, pH которых находится на уровне 5.9–6.8 и выше. Выделяется группа стенотопных базофильных видов, которые при меньших значениях pH не встречаются. К ним относятся *Caloboletus radicans*, *Cortinarius caesiocortinatus*, *C. sodagnitus*, *Rubroboletus satanas*, *R. legaliae* и др.

Ключевые слова: базофилы, влажность почвы, кислотность почвы, пойма, напочвенные сапротрофы, симбиотрофы, экологические факторы

DOI: 10.31857/S002636482104005X

ВВЕДЕНИЕ

Пространственное распределение напочвенных агарикомицетов в лесных экосистемах имеет сложный характер, который определяется комплексом экологических факторов. Данной проблеме посвящено большое количество работ (Tomilin, 1964; Burova, 1978a, 1978b, 1986; Burova, Vtorova, 1980; Velikanov, Uspenskay, 1980; Malysheva, Malysheva, 2007). Однако в отношении пойменных местообитаний эта информация очень ограничена. Некоторые сведения по данной проблеме имеются в работах Р.В. Ганжа (Ganga, 1964) и А.И. Иванова (Ivanov, 1989; 2014; Ivanov et al., 2017a).

Условия обитания агарикомицетов в поймах существенно отличаются от таковых на водоразделах. Это определяется тем, что здесь на грибы оказывают влияние специфичные факторы, связанные с весенним половодьем, агрохимическими особенностями аллювиальных почв, микрорельефом и высоким уровнем грунтовых вод. Однако характер этого влияния в условиях речных пойм Русской равнины до настоящего времени остается практически не изученным. Этим определяется актуальность и научная новизна выбранного направления исследований.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В качестве района исследований был выбран участок поймы р. Суры в пределах Пензенской обл. от плотины Сурского гидроузла до границы с Республикой Мордовия (рис. 1). Микологические

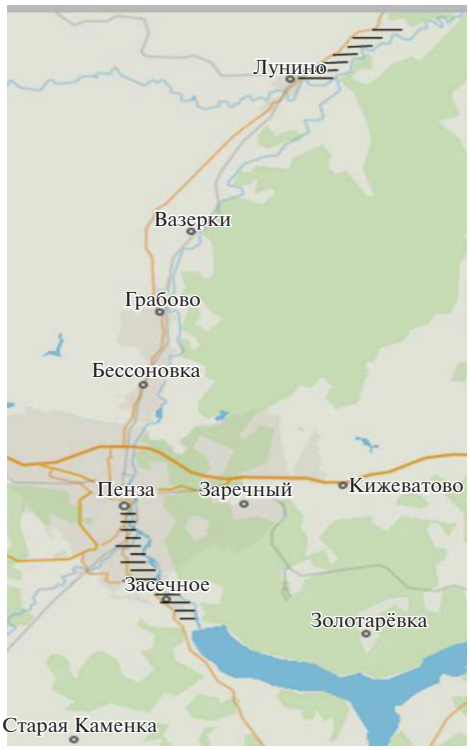

Рис. 1. Территория исследований. Параллельными линиями заштрихованы районы исследований.

исследования проводились здесь с 1980 по 2020 г. Их предварительные результаты публиковались ранее (Ivanov, 1989; Ivanov et al., 2017a). В последние пять лет имеющиеся материалы были уточнены и существенно дополнены в ходе комплексного обследования данной территории, включавшего в себя и изучение свойственной ей биоты агарикомицетов. Оно осуществлялось в рамках государственного контракта с Министерством лесного, охотничьего хозяйства и природопользования Пензенской обл. по организации памятников природы регионального значения “Пойменная дубрава” и “Участки русла р. Суры”.

Памятник природы “Пойменная дубрава” расположен между плотиной Сурского гидроузла и г. Пензой. Его территория находится в условиях центральной части поймы. Большая ее часть покрыта разновозрастными насаждениями *Quercus robur*, включающими в себя деревья широкого спектра возрастов – от подроста, активно развивающегося в световых окнах, до старых деревьев в возрасте 200–250 лет. Наряду с *Q. robur*, в составе рассматриваемого лесного массива принимает участие *Tilia cordata*. Степень ее участия повышается на выровненных хорошо дренированных участках. В западинах на хорошо увлажненных плодородных почвах основным спутником дуба является *Ulmus laevis*. Подлесок в рассматриваемом лесном массиве образуют *Acer platanoides*, *A. tataricum*, *Corylus avellana*, *Padus avium*. По опушкам сплошные заросли образует *Prunus spinosa*.

По берегам стариц и микропонижениям вытянутой формы, представляющим собой былые русла, заполненные илистыми отложениями, распространены осинники.

На участках с избыточным увлажнением роль главной лесообразующей породы от *Quercus robur* переходит к *Alnus glutinosa*. На заболоченных почвах этот вид образует чистые насаждения (Ivanov et al., 2017b).

Изучение микобиоты растительных сообществ прирусловой поймы осуществлялось в пределах памятника природы “Участки русла р. Суры”, который расположен в Лунинском и Никольском р-нах Пензенской обл. на значительном расстоянии от плотины Сурского гидроузла. В связи с этим здесь достаточно хорошо выражены аллювиально-поемные процессы. Древесная растительность в условиях песчаных кос и островов представлена семенным подростом *Salix acutifolia*, которому сопутствуют *S. alba* и *S. fragilis*, а также *Populus alba* и *P. nigra*.

В пределах рассматриваемых памятников природы представлены не только все типы растительности, характерные для поймы среднего течения р. Суры. На их территориях сосредоточено все свойственное региону разнообразие аллювиальных почв, которые отличаются друг от друга по степени увлажнения, кислотности и гранулометрическому составу (Ivanov et al., 2017b). Это позволило дать оценку влияния этих факторов на биоту агарикомицетов.

Маршруты прокладывали по всем типам растительности, представленным на изучаемой территории. Образцы достоверно определяемых в полевых условиях видов не собирались, сведения о встречаемости для них вносились в полевые записи. Гербаризация и определение собранных образцов грибов проводились общепринятыми методами (Bondartsev, Singer, 1950; Nezdoyminogo, 1996; Moser, 1978; Funga Nordica, 2012; Kalamees, 2011). Образцы грибов семейств *Cortinariaceae*, *Inocybaceae*, *Hygrophoraceae* и *Hymenogastraceae*, собранные до 2001 г., хранятся в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова (LE-F). Остальной материал – в гербарии Пензенского государственного университета (PKM).

Актуальность названий грибов и правильность их написания выверялась в соответствии с базой данных Index Fungorum (2021).

Для анализа трофической структуры изученной микобиоты применялась шкала трофических групп, предложенная А.Е. Коваленко (Kovalenko, 1980) и дополненная О.В. Морозовой (Morozova, 2001): Mr – микоризообразователи, St – сапротрофы на подстилке; Hu – сапротрофы на гумусе; Fd –

сапротороф на опаде (на листьях, хвоинках, шишках); He – герботрофы, Pm – паразиты на мхах.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Объектами исследования были напочвенные агарикомицеты следующих трофических групп: сапротороф на опаде; герботрофы, паразиты на мхах, сапротрофы на подстилке; гумусовые сапротрофы и симбиотрофы, которые в наибольшей степени подвержены влиянию специфичных экологических факторов, связанных с весенним половодьем, агрохимическими особенностями аллювиальных почв, микрорельефом и высоким уровнем грунтовых вод. Ксилотрофы, которые мало зависят от них, в данной работе не рассматриваются.

В ходе проведенных исследований в пойме р. Суры в пределах района исследований выявлено 209 видов напочвенных агарикомицетов. Из них три – *Hortiboletus rubellus* (PKM 103), *Rubroboletus legaliae* (PKM 112) и *Xerocomellus cisalpinus* (PKM 125) – отмечены впервые на территории Пензенской обл. Подробно изучен видовой состав напочвенных агарикомицетов двух памятников природы регионального значения: “Пойменная дубрава” и “Участки русла р. Суры”. В пределах первого объекта выявлено 162 вида, в пределах второго – 80 видов грибов изучаемой группы (табл. 1).

Виды изученной микобиоты относятся к 4 порядкам, 23 семействам и 67 родам. В число самых богатых видами семейств, объединяющих в себе более 15 видов, входят *Boletaceae*, *Cortinariaceae*, *Inocybaceae*, *Hymenogastraceae*, *Tricholomataceae*. Наиболее крупными родами, которые включают в себя более 5 видов, являются *Agaricus*, *Amanita*, *Cortinarius*, *Inocybe*, *Hebeloma*, *Naucoria*, *Tricholoma*, *Lactarius* и *Russula*. Положение в числе ведущих по количеству видов семейств *Boletaceae*, *Cortinariaceae* и *Tricholomataceae* является общей особенностью лесных сообществ Приволожской возвышенности (Ivanov, 1992). Отношение же к ним семейств *Inocybaceae* и *Hymenogastraceae*, как и отношение к числу наиболее богатых видами родов *Agaricus*, *Inocybe*, *Hebeloma*, *Naucoria*, определяет специфику биоты агарикомицетов пойменных местообитаний.

Наибольшим количеством видов в изученной микобиоте представлены симбиотрофы, за ними следуют гумусовые сапротрофы, сапротрофы на подстилке, сапротрофы на опаде, герботрофы и паразиты на мхах (рис. 2).

Пойма р. Суры, как и других равнинных рек средней величины, имеет ряд четко выраженных зон, характеризующихся обычно определенной растительностью, в той или иной степени связанной с речным руслом. Прирусловая пойма находится с ним в наиболее тесной связи. Для нее характерен бугристый рельеф, образованный песчаными валами и косами, далеко врезающимися в русло реки, а также островами, образованными свежим аллювием. Последний откладывается в годы с сильными разливами реки, после чего начинается его активная колонизация древесными растениями, среди которых преобладает *Salix acutifolia*. Этому виду сопутствуют *S. alba* и *S. fragilis*, а также *Populus alba* и *P. nigra*. Перечисленные виды являются пионерами древесной растительности, заселяющей молодые аллювиальные отложения, не затронутые процессами почвообразования. В связи с этим они оказываются в эдафических условиях, крайне бедных элементами минерального питания (Shatalov et al., 1984). Данный фактор способствует микоризообразованию (Burova, 1986).

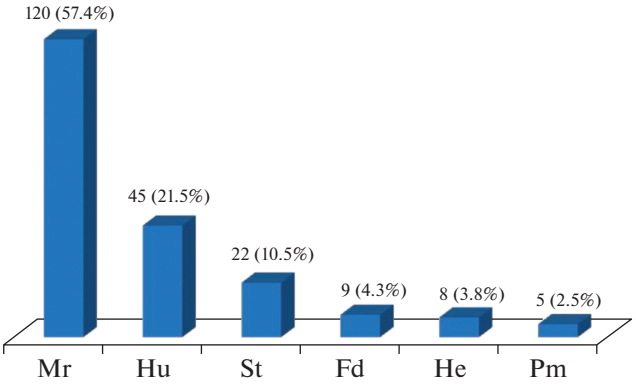

Рис. 2. Трофическая структура биоты агарикомицетов района исследований: Fd – сапротороф на опаде (на листьях, хвоинках, шишках); He – герботрофы; Hu – сапротрофы на гумусе; Mr – микоризообразователи; Pm – паразиты на мхах; St – сапротрофы на подстилке.

В ивняках выявлено 62 вида агарикомицетов, относящихся к 16 семействам и 29 родам. Таксономическая структура биоты напочвенных агарикомицетов очень специфична и существенно отличается от микобиоты других лесных сообществ Приволжской лесостепи (Ivanov, 1992). Наибольшим количеством видов в ней представлены семейства *Inocybaceae* и *Hymenogastraceae*, включающие по 9 видов. Наиболее крупными родами являются *Inocybe* (9 видов), *Marasmius* (5 видов), *Galerina* (4 вида) и *Hebeloma* (4 вида).

Трофическая структура биоты агарикомицетов ивняков имеет некоторые особенности. Наибольшим количеством видов здесь представлены не симбиотрофы, как в целом в районе исследований (рис. 2), а гумусовые сапротрофы. На них приходится 44% выявленных таксонов (табл. 1). Доля симбиотрофов составляет всего 31%. Это связано с тем, что ивы не относятся к числу высокомикотрофных древесных растений (Smith, Read, 1997). В рассматриваемых местообитаниях с ними связано 18 видов, которые представлены, главным об-

Таблица 1. Распределение напочвенных агарикомицетов по трофическим группам и местообитаниям

Трофические группы		Виды грибов	Местонахождения		Местообитания			
			ПД*	УРС**	ивняки	ольшаники	осинники	дубняки
Fd	9	*Conocybe vestita* (Fr.) Kühner	+	–	–	–	+	–
		Crucibulum laeve (Huds.) Kambly	–	+	+	–	–	–
		Marasmius chordalis Fr.	+	–	–	–	–	+
		M. epiphyllus (Pers.) Fr.	+	+	+	+	+	+
		M. rotula (Scop.) Fr.	–	+	+	–	–	–
		M. siccus (Schwein.) Fr.	+	–	–	+	–	+
		Mycena mucor (Batsch) Quél.	+	–	–	–	–	+
		Mycetinis prasiosmus (Fr.) R.H. Petersen	+	–	–	–	–	+
		Tubaria agrocyboides Sing.	+	+	+	–	+	–
He	8	*Crinipellis scabella* (Alb. et Schwein.) Murrill	+	+	+	–	–	+
		Crepidotus epibrius (Fr.) Quél.	+		–	–	–	+
		Cyathus olla (Batsch) Pers.	–	+	+	–	–	–
		Marasmius epodius Bres.	–	+	+	–	–	–
		M. graminum (Lib.) Berk.	+	+	+	–	–	+
		M. limosus Quél.	+	–	–	–	–	+
		Mycetinis scorodonius (Fr.) A.W. Wilson et Desjardin	+	+	–	–	–	+
		Stropharia cyanea Tuom.	–	+	+	–	–	–
Pm	5	*Galerina graminea* (Velen.) Kühner	–	+	+	–	–	–
		G. heterocystis (G. F. Atk.) A.H. Sm. et Singer	–	+	+	–	–	–
		G. josserandii Kühner	–	+	+	–	–	–
		Rickenella fibula (Bull.) Raithelh.	–	+	+	–	–	–
		R. swartzii (Fr.) Kuyper	–	+	+	–	–	–
St	22	*Clitocybe brumalis* (Fr.) Quél.	+	–	–	–	–	+
		C. hydrogramma (Bull.) P. Kumm.	+	–	–	–	–	+
		C. nebularis (Batsch) P. Kumm.	+	–	–	+	–	+
		C. odora (Bull.) P. Kumm.	+	–	–	–	–	+
		Gymnopus dryophilus (Bull.) Murrill	+	–	–	–	–	+
		Infundibulicybe geotropa (Bull.) Harmaja	+	–	–	–	–	+
		I. gibba (Pers.) Harmaja	+	–	–	–	–	+
		Lepiota castanea Quél.	+	–	–	–	–	+
		Lepista nuda (Bull.) Cooke	+	–	–	+	–	+
		L. sordida (Schumach.) Singer	+	–	–	–	–	+
		Lycoperdon umbrinum Pers.	+	–	–	–	+	–
		Macrolepiota mastoidea (Fr.) Singer	+	–	–	–	–	+
		M. procera (Scop.) Singer	+	–	–	–	–	+
		Marasmiellus peronatus (Bolton) J.S. Oliveira	+	–	–	–	–	+
		Marasmius cochaerens (Pers.) Cooke et Quél.	+	–	–	–	–	+
		M. wynnei Berk. et Broome	+	–	–	–	–	+
		M. avenacea (Fr.) Quél.	+	–	–	–	+	–

Таблица 1. Продолжение

Трофические группы		Виды грибов	Местонахождения		Местообитания			
			ПД*	УРС**	ивняки	ольшаники	осинники	дубняки
		M. pearsoniana Dennis ex Singer	+	–	–	–	+	+
		M. pelianthina (Fr.) Quél.	+	–	–	–	–	+
		M. pura (Pers.) P. Kumm.	+	+	+	+	+	+
		M. rosea Gramberg	+	–	–	–	+	+
		Paralepista flaccida (Sowerby) Vizzini	+	+	–	+	–	+
Hu	45	*Agaricus arvensis* Schaeff.	+	+	+	+	–	+
		A. abruptibulbus Peck	+		–	–	–	+
		A. campestris L.	+	+	+	–	–	+
		A. diminutivus Peck	+	–	–	–	–	+
		A. lutosus F.H. Møller	+	–	–	–	–	+
		A. semotus Fr.	+	+	+	+	+	+
		A. sylvaticus Schaeff.	+	–	–	–	–	+
		A. sylvicola (Vittad.) Peck	+	–	–	–	–	+
		A. xanthodermus Genev.	+	+	–	+	–	+
		Agrocybe dura (Bolton) Singer	–	+	+	–	–	–
		A. pediades (Fr.) Fayod	–	+	+	–	–	–
		A. praecox (Pers.) Fayod	+	+	+	–	–	+
		Bovista plumbea Pers.	–	+	+	–	–	–
		B. pusilla (Batsch) Pers.	–	+	+	–	–	–
		Bovistella utriformis (Bull.) Demoulin et Rebriev	+	+	+	–	–	+
		Calvatia candida (Rostk.) Hollós	–	+	+	–	–	–
		C. gigantea (Batsch) Lloyd	+	–	–	–	–	+
		Calocybe gambosa (Fr.) Donk	+	+	+	–	–	+
		C. gangraenosa (Fr.) V. Hofst.	+	–	–	–	–	+
		C. ionides (Bull.) Donk	+	–	–	–	–	+
		Conocybe vestita (Fr.) Kühner	–	+	+	–	–	–
		Coprinopsis poliomalla (Romagn.) Doveri, Granito et Lunghini	+	–	–	+	–	–
		Coprinus comatus (O.F. Müll.) Pers.	+	–	–	–	–	+
		Disciseda bovista (Klotzsch) Henn.	–	+	+	–	–	–
		Galerina permixta (P.D. Orton) Pegler	–	+	+	–	–	–
		Geastrum coronatum Pers.	–	+	+	–	–	–
		Hygrocybe conica (Schaeff.) P. Kumm.	+		–	–	+	–
		Hypholoma laeticolor (F.H. Møller) P.D. Orton	+	+	–	+	–	–
		Laccaria tortilis (Bolton) Cooke	–	+	+	+	–	–
		Lacrymaria lacrymabunda (Bull.) Pat.	+	+	–	+	–	–
		Lepiota clypeolaria (Bull.) P. Kumm.	+	–	–	–	–	+
		L. cristata (Bolton) P. Kumm.	+	+	+	–	–	+
		L. erminea (Fr.) P. Kumm.	+	–	–	–	–	+
		Lepista luscina (Fr.) Singer	+	–	–	–	–	+
		L. personata (Fr.) Cooke	+	+	+	–	–	+
		Leocoagaricus leucothites (Vittad.) Wasser	+	+	+	+	–	+

Таблица 1. Продолжение

Трофические группы		Виды грибов	Местонахождения		Местообитания			
			ПД*	УРС**	ивняки	ольшаники	осинники	дубняки
		Lycoperdon excipuliforme (Scop.) Pers.	+	+	–	+	–	+
		L. molle Pers.	–	+	+	–	–	–
		L. perlatum Pers.	+	–	–	–	+	+
		L. pratense Pers.	–	+	+	–	–	–
		Marasmius oreades (Bolton) Fr.	+	+	+	–	–	+
		Psathyrella corrugis (Pers.) Konrad et Maubl.	–	+	–	+	–	–
		P. nolitangere (Fr.) A. Pearson et Dennis	+	+	–	–	+	–
		Psilocybe coronilla (Bull.) Noordel.	–	+	+	–	–	–
		Stropharia aeruginosa (Curtis) Quél.	+	+	+	–	–	+
Mr	120	*Alnicola luteolofibrillosa* Kühner	+	–	–	+	–	–
		Amanita citrina Pers.	+	–	–	–	–	+
		A. fulva Fr.	–	–	–	–	–	+
		A. mairei Foley	+	–	–	–	–	+
		A. muscaria (L.) Lam.	+	–	–	–	+	–
		A. pantherina (DC.) Krombh.	+	–	–	–	–	+
		A. phalloides (Vail. ex Fr.) Link	+	–	–	–	–	+
		A. rubescens Pers.	+	–	–	–	+	+
		A. vaginata (Bull.) Lam.	+	–	–	–	–	+
		Boletus edulis Bull.	+	–	–	–	–	+
		B. reticulatus Schaeff.	+	–	–	–	–	+
		Caloboletus radicans (Pers.) Vizzini	+	–	–	–	–	+
		Clitopilus prunulus (Scop.) P. Kumm.	+	–	–	–	–	+
		Cortinarius angelesianus A.H. Sm.	+	–	–	–	–	+
		C. anomalus (Fr.) Fr.	+	–	–	–	–	+
		C. argutus Fr.	+	–	–	–	+	–
		C. balteatoalbus Rob. Henry	+	–	–	–	–	+
		C. caesiocortinatus Jul. Schäff.	+	–	–	–	–	+
		C. calochrous (Pers.) Gray	+	–	–	–	–	+
		C. cypriacus Fr.	+	–	–	–	–	+
		C. decipiens (Pers.) Fr.	+	–	–	–	+	–
		C. fulmineus Fr.	+	–	–	–	–	+
		C. glaucopus (Schaeff.) Gray	+	–	–	–	–	+
		C. hinnuleus Fr.	+	–	–	–	–	+
		C. inamoenus (J. Favre) Quadr.	+	–	–	–	–	+
		C. infractus (Pers.) Fr.	+	–	–	–	–	+
		C. multiformis (Fr.) Fr.	+	–	–	–	–	+
		C. odoratus (M.M. Moser) M.M. Moser	+	–	–	–	–	+
		C. pertristis J. Favre	–	+	+	–	–	–
		C. psittacinus M.M. Moser	+	–	–	–	–	+
		C. rubellus Cooke	+	–	–	–	–	+
		C. rufo-olivaceus (Pers.) Fr.	+	–	–	–	–	+
		C. sodagnitus Rob. Henry	+	–	–	–	–	+
		C. subviolascens Rob. Henry ex Nezdojm.	+	–	–	–	–	+

Таблица 1. Продолжение

Трофические группы		Виды грибов	Местонахождения		Местообитания			
			ПД*	УРС**	ивняки	ольшаники	осинники	дубняки
		C. torvus (Fr.) Fr.	+	–	–	–	–	+
		C. trivialis J.E. Lange	+	–	–	–	+	–
		C. uliginosus Berk.	–	+	+	–	–	–
		C. urbicus (Fr.) Fr.	–	+	+	–	–	–
		Entoloma aprile (Britzelm.) Sacc.	+	+	+	–	–	+
		E. clypeatum (L.) P. Kumm.	+	–	–	–	–	+
		E. sinuatum (Bull.) P. Kumm.	+	–	–	–	–	+
		Hebeloma aprile Romagn.	–	+	+	–	–	–
		H. birrus (Fr.) Gillet	–	–	–	–	+	–
		H. hiemale Bres.	–	–	–	–	+	–
		H. pallidoluctuosum Gröger et Zschiesch.	–	+	+	–	–	–
		H. populinum Romagn.	+		–	–	+	–
		H. pusillum J.E. Lange	+	+	+	–	–	–
		H. sacchariolens Quel.	+	+	+	–	–	–
		H. sinapizans (Paulet) Gillet	+	–	–	–	–	+
		Hemileccinum depilatum (Redeuilh) Šutara	+	–	–	–	–	+
		H. impolitum (Fr.) Šutara	+	–	–	–	–	+
		Hortiboletus rubellus (Krombh,) Simonini, Vizzini et Gelardi	+	–	–	–	–	+
		Hygrophorus arbustivus Fr.	+	–	–	–	–	+
		H. chrysodon (Batsch) Fr.	+	–	–	–	–	+
		H. dichrous Hongo	+	–	–	–	–	+
		H. eburneus (Bull.) Fr.	+	–	–	–	–	+
		Inocybe brunneotomentosa Huijsman	–	+	+	–	–	–
		I. curvipes P. Karst.	+	+	–	+	–	–
		I. euviolacea E. Ludw.	+	+	+	–	–	+
		I. flocculosa Sacc.	–	+	+	–	–	–
		I. geophylla (Bull.) P. Kumm.	+	+	+	–	+	–
		I. glabripes Ricken	–	+	+	–	–	–
		I. glabrodisca P.D. Orton	–	+	–	+	–	–
		I. godeyi Gillet	–	+	–	+	–	–
		I. grammata Quél.	–	+	–	+	–	–
		I. helobia (Kuyper) Bandini, B. Oertel et U. Eberh.	–	+	+	–	–	–
		I. hirtella Bres.	–	+	–	+	–	–
		I. obscurobadia (J. Favre) Grund et D.E. Stuntz	–	+	–	+	–	–
		I. pusio P. Karst.	–	+	+	–	–	–
		I. salicis Kühner	–	+	+	–	–	–
		I. serotina Peck	–	+	+	–	–	–
		I. splendens R. Heim	–	+	–	+	–	–
		Laccaria proxima (Boud.) Pat.	+	+	–	+	–	–
		Lactarius azonites (Bull.) Fr.	+	+	–	–	–	+

Таблица 1. Продолжение

Трофические группы		Виды грибов	Местонахождения		Местообитания			
			ПД*	УРС**	ивняки	ольшаники	осинники	дубняки
		L. controversus Pers.	+	+	+	–	+	
		L. fuliginosus (Fr.) Fr.	+	–	–	–	–	+
		L. obscuratus (Lasch) Fr.	+	–	–	+	–	–
		L. omphaliiformis Romagn.	+	–	–	+	–	–
		L.pyrogalus (Bull.) Fr.	+	–	–	–	–	+
		L. quietus (Fr.) Fr.	+	–	–	–	–	+
		Lactifluus piperatus (L.) Roussel	+	–	–	–	–	+
		L. volemus (Fr.) Kuntze	+	–	–	–	–	+
		Leccinellum pseudoscabrum (Kallenb.) Mikšik	+	–	–	–	–	+
		Leccinum albostipitatum den Bakker et Noordel.	+	–	–	–	+	–
		L. aurantiacum (Bull.) Gray	+	–	–	–	+	–
		L. duriusculum (Schulzer ex Kalchbr.) Singer	+	+	+	–	+	–
		Naucoria celluloderma P.D. Orton	+	–	–	+	–	–
		N. escharioides (Fr.) P. Kumm.	+	–	–	+	–	–
		N. salicis P.D. Orton	–	+	+	–	–	–
		N. scolecina (Fr.) Quél.	+	–	–	+	–	–
		N. subconspersa Kühner ex P.D. Orton	+	–	–	+	–	–
		Neoboletus erythropus (Pers.) C. Hahn	+	–	–	–	–	+
		Paxillus involutus (Batsch) Fr.	–	+	+	–	–	–
		P. rubicundulus P.D. Orton	+	+	–	+	–	–
		Paxillus sp.	+	–	–	–	–	+
		Pseudosperma rimosum (Bull.) Matheny et Esteve-Rav.	+	–	–	–	+	–
		Rubinoboletus rubinus (W.G. Sm.) Pilát et Dermek	+	–	–	–	–	+
		Rubroboletus legaliae (Pilát et Dermek) Della Magg. et Trassin.	+	–	–	–	–	+
		R. satanas (Lenz) Kuan Zhao et Zhu L.Yang	+	–	–	–	–	+
		Russula alnetorum Romagn.	+	–	–	+	–	–
		R. brunneoviolacea Grawshay	+	–	–	–	–	+
		R. cyanoxantha (Schaeff.) Fr.	+	–	–	–	–	+
		R. delica Fr.	+	–	–	–	+	+
		R. farinipes Romell	+	–	–	–	–	+
		R. foetens Pers.	+	–	–	–	+	+
		R. nobilis Velen.	+	–	–	–	–	+
		R. pseudointegra Arnould et Goris	+	–	–	–	–	+
		R. virescens (Schaeff.) Fr.	+	–	–	–	–	+
		Scleroderma verrucosum (Bull.) Pers.	+	–	–	–	–	+
		Suillellus luridus (Schaeff.) Murrill	+	–	–	–	–	+
		Tricholoma frondosae Kalamees et Shchukin	+	–	–	–	+	–

Таблица 1. Окончание

Трофические группы		Виды грибов	Местонахождения		Местообитания			
			ПД*	УРС**	ивняки	ольшаники	осинники	дубняки
		T. lascivum (Fr.) Gillet	+	–	–	–	+	–
		T. orirubens Quél.	+	–	–	–	–	+
		T. populinum J. E. Lange	+	+	+	–	+	–
		T. scalpturatum (Fr.) Quél.	+	–	–	–	+	–
		T. sejunctum (Sowerby) Quél.	+	–	–	–	–	+
		T. ustaloides Romagn.	+	–	–	–	–	+
		Xerocomellus cisalpinus (Simonini, Ladurner et Peitner) Klofas	+	–	–	–	–	+
		X. porosporus (Imler ex Watling) Šutara	+	+	+	–	+	+
		Xerocomus subtomentosus (L.) Quél.	+	–	–	–	–	+
		Всего 209	162	80	62	33	33	126

Примечание. *ПД – памятник природы “Пойменная дубрава”; **УРС – Памятник природы “Участки русла реки Суры”. Fd – сапротороф на опаде (на листьях, хвоинках, шишках); He – герботрофы; Hu – сапротрофы на гумусе; Mr – микоризообразователи, Pm – паразиты на мхах; St – сапротрофы на подстилке.

разом, представителями родов *Inocybe*, *Hebeloma*, *Cortinarius*, а также видом с широкой экологической валентностью – *Xerocomellus porosporus*, который относится к семейству *Boletaceae*. Симбиотрофы, относящиеся к другим таксонам, связаны не с ивами, а с сопутствующими им древесными породами (табл. 2).

Плодоношение агарикомицетов в условиях песчаных кос и островов начинается на 3–4-й год после их заселения древесными растениями. Первыми в этих условиях появляются симбиотрофы, которые здесь находятся в очень специфичных экологических условиях. В бесструктурных, постоянно увлажненных песчаных отложениях мицелий грибов испытывает постоянный дефицит кислорода. Кроме того, рассматриваемые местообитания периодически полностью затапливаются из-за колебаний уровня воды весной и во время летних паводков. К этим условиям адаптируются только виды из родов *Hebeloma* и *Inocybe*, которые относятся к симбиотрофам ранней стадии микоризообразования (Deacon et al., 1983; Gibson, Deacon, 1988; Last et al., 1983). С наибольшим обилием развиваются *Hebeloma aprile* и *H. pusillum*. Несколько реже встречаются *Inocybe brunneotomentosa*, *I. flocculosa*, *I. helobia* и *I. salicis*. Сукцессионные процессы в микобиоте рассматриваемых экотопов не проявляются. Это связано с тем, что древесные растения обычно живут здесь не более 5–7 лет, т.к. примерно через такой промежуток времени происходят сильные половодья, которые размывают песчаные косы и острова и перекрывают их свежим аллювием.

В прирусловой части пойм достаточно широко распространены прирусловые валы, сложенные песчано-пылеватыми отложениями реки, для которых характерны начальные стадии почвообразовательного процесса. В их гранулометрическом составе преобладает фракция песка, однако присутствуют пылеватые и иловатые гумусированные частицы (Shatalov et al., 1984). Прирусловые валы возвышаются над руслом реки на несколько метров, что определяет достаточно низкий уровень грунтовых вод. Из древесных растений в этих условиях доминирует *Salix acutifolia* обычно в возрасте 15–20 и более лет. Агарикомицеты здесь оказываются в условиях крайней сухости. На листовом опаде ив развивается *Marasmius rotula* и *Crucibulum laeve* – виды с широкой экологической валентностью, которые в других местообитаниях встречаются и на древесине.

Наличие в песке иловатых гумусированных частиц создает здесь условия для развития гумусовых сапротрофов, представленных ксерофильными степными видами, из которых чаще других встречаются *Agrocybe pediades*, *Bovista pusilla* и *Lycoperdon pratense*. Такие виды как *Calvatia candida*, *Disciseda bovista*, *Geastrum coronatum*, *Lycoperdon molle*, *Psilocybe coronilla* и *Tulostoma fimbriatum* отмечены единичными находками.

Из видов, образующих микоризу с доминирующим видом *Salix acutifolia* является *Cortinarius urbicus*, наименее требовательный к фактору увлажнения. Обычно он образует “ведьмины кольца”, насчитывающие до 30–50 плодовых тел, в наиболее сухих верхних частях прирусловых валов. Наряду с ним здесь обитает типичный обитатель песчаных дюн *Inocybe serotina*, который встречается значительно реже. В нижних частях прирусловых валов наряду с видами рода *Salix* присутствует подрост *Populus nigra*. Из его симбионтов здесь обитает *Tricholoma populinum*.

На более увлажненных пониженных участках между валами обитают виды более требовательные к фактору влажности – *Galerina permixta*, *Hebeloma pallidoluctuosum* и *Inocybe glabripes*. Местами на песчаных отложениях в условиях западин развивается моховый покров, с которым связаны паразиты на мхах *Galerina graminea*, *G. heterocystis*, *G. josserandii*, *Rickenella fibula* и *R. swartzii*.

В пределах центральной поймы на выровненных участках с хорошо сформированной аллювиальной слоистой супесчаной почвой заросли кустарниковых ив сменяют древостои из старых деревьев *Salix alba* с участием *S. fragilis*, *Populus alba* и *P. nigra*. На участках с изреженным травостоем и хорошо сформированной богатой гумусом почвой при отсутствии выпаса и сенокошения, здесь встречается также подрост широколиственных пород *Quercus robur* и *Ulmus laevis*.

Напочвенный покров в рассматриваемых местообитаниях довольно разнообразен. Мертвопокровные участки чередуются с крапивными и злаковыми ассоциациями. Нередко травостой бывает настолько мощным, что отпад травянистых растений становится основной фракцией подстилки. На данном субстрате развиваются герботрофы, которые характеризуются определенной трофической специализацией.

На отмерших вегетативных органах злаков обитают *Crinipellis scabella* и *Marasmius graminum*, на стеблях *Urtica dioica* – *Marasmius epodius*, *Stropharia cyanea* и *Cyathus olla*.

Из гумусовых сапротрофов в рассматриваемых местообитаниях обычны *Agrocybe praecox*, *Calocybe gambosa*, *Laccaria tortilis*, *Lepiota cristata*, *Conocybe vestita* и *Stropharia pseudocyanea*. Видовой состав симбиотрофов в этих условиях обеднен. Из микоризных симбионтов ив здесь встречаются *Inocybe geophylla*, *Hebeloma sacchariolens* и *Xerocomellus porosporus*. В связи с тем, что в этих условиях наряду с видами рода *Salix* присутствуют *Populus alba* и *P. nigrum* здесь встречаются их микоризные спутники. Общим для этих тополей симбионтом является *Lactarius controversus*. Такие виды как *Hebeloma populinum*, *Inocybe geophylla*, *I. pusio*, *Paxillus involutus*, *Tricholoma populinum*, *Xerocomellus porosporus* связаны только с *Populus nigrum*, а *Leccinum duriusculum* – только с *Populus alba*.

Среди подроста *Quercus robur* развивается *Russula farinipes*, а на нарушенных почвах вдоль дорог микоризный симбионт *Ulmus laevis* – *Entoloma aprile*.

В редколесьях на участках, подверженных выпасу, где древостои имеют характер редколесий и почва задернена, встречаются типичные луговые виды *Agaricus arvensis*, *A. campestris*, *Agrocybe dura*, *Bovista plumbea*, *Lepista personata*, *Lycoperdon pretense* и *Marasmius oreades*. Симбиотрофы в этих условиях не обнаруживаются, вероятно, дернина препятствует развитию их плодовых тел.

В центральной пойме распространены также заросли *Salix cinerea*, приуроченные обычно к заболоченным тяжелым, богатым органикой иловатым почвам по берегам стариц и вдоль осоковых болот. Здесь обитают *Cortinarius uliginosus*, *C. pertristis* и *Naucoria salicis*. Плодоношение этих видов наблюдается обычно в конце лета – начале осени после засух, когда застаивающаяся в западинах вода просыхает. Однако их мицелий в течение длительного времени находится в почвах, затопленных водой, где имеет место не только дефицит кислорода, но и присутствует токсичный для живых организмов сероводород, который выделяется в результате анаэробного разложения органических веществ.

В ольшаниках района исследований выявлено 33 вида напочвенных агарикомицетов, относящихся 13 семействам и 22 родам. Наиболее крупными семействами, включающими более 4 видов, здесь являются *Agaricaceae*, *Inocybaceae* и *Hymenogastraceae*. К числу наиболее богатых видами родов относятся *Inocybe* (7 видов) и *Naucoria* (4 вида), т.е. таксономическая структура биоты напочвенных агарикомицетов рассматриваемых сообществ близка к таковой в условиях ивняков.

Трофическая структура биоты агарикомицетов ольшаников имеет некоторые особенности. Наибольшим количеством видов в них представлены симбиотрофы, на которые приходится 47.3% выявленных таксонов, т.е. по количеству видов микоризообразующие грибы существенно превосходят все остальные трофические группы напочвенных агарикомицетов. Это связано, в первую очередь, с тем, что из-за продолжительного затопления почвы большая часть листового опада разлагается под водой без участия агарикомицетов.

В ходе исследований нами изучалась биота агарикомицетов ольшаников прирусловой и притеррасной поймы. Распространение этих лесов в прирусловой пойме связано с влиянием антропогенного фактора, в частности, с широкими масштабами деятельности человека по добыче песка. В ее результате, наряду с естественными местообитаниями в прирусловой пойме, стали распространены котловины, образовавшиеся на месте выработанных песчаных карьеров. Обычно в них разрабатывается только верхний сухой слой песчаных отложений, расположенный над водоносным горизонтом, глубина залегания которого определяется уровнем воды в основном русле реки. Благодаря этому в выработанных карьерах создается особый режим увлажнения формирующихся почв. Высокий уровень грунтовых вод и периодическое затопление во время половодья и летних паводков постоянно поддерживают их во влажном состоянии. Однако заболачивания здесь

не происходит, т.к. в летнюю и осеннюю межень уровень грунтовых вод понижается.

На первых стадиях сукцессии здесь также доминирует семенной подрост ив, который, как и в экотопах естественного происхождения, создает условия для развития указанных выше видов из родов *Hebeloma* и *Inocybe*. Однако в процессе развития древостоя, на 20–25-й год виды рода *Salix* здесь вытесняет *Alnus glutinosa*.

Лесная подстилка в рассматриваемых местообитаниях периодически оказывается переувлажненной, она становится неблагоприятной для развития агарикомицетов. Их немногочисленные виды встречаются на самых приподнятых участках, в наименьшей степени затопляемых паводками. Здесь отмечены *Clitocybe nebularis*, *Lepista nuda*, *Mycena pura* и *Paralepista flaccida*.

Гумусовые сапротрофы *Agaricus arvensis*, *A. semotus*, *A. xanthodermus* и *Leucoagaricus leucothites* в ольшаниках развиваются достаточно обильно. Вероятно, большое количество гумусированых иловатых частиц, приносимых весенним половодьем, благоприятно для их развития. Обычно плодоношение этих грибов приходится на конец августа – начало сентября, т.е. на межень, когда происходит максимальное понижение уровня грунтовых вод.

Из симбиотрофов с наибольшим обилием в этих условиях развивается *Paxillus rubicundulus*. Кроме того, здесь отмечены *Inocybe curvipes*, *I. grammata*, *I. glabrodisca*, *I. godeyi*, *I. hirtella*, *I. obscurobadia* и *I. splendens*.

В районе исследований имеются также ольшаники естественного происхождения. Они приурочены главным образом к заболоченным частям притеррасной поймы. Обычно *Alnus glutinosa* образует чистые насаждения порослевого возобновления, в связи с чем ее стволы располагаются куртинами, поднимающимися в виде островков на фоне болота. Подлесок обычно отсутствует. Травяной покров образуют *Urtica dioica*, *Phragmites australis*, *Carex* sp. и другие виды влаголюбивых трав.

Осенью в ольшаниках накапливается большое количество листового опада. Однако его разложение происходит преимущественно в анаэробных условиях, без участия грибов изучаемой группы, так как весной и в первой половине лета почва здесь обычно покрыта водой. Лишь в основании стволов, приподнятых в виде незатопляемых островков, опад заселяют *Marasmius epiphyllus* и *M. siccus*.

Во второй половине лета уровень грунтовых вод в заболоченных ольшаниках обычно понижается и богатый органикой ил, образующийся при анаэробном разложении подстилки, просыхает. Он активно заселяется приспособленными к нему видами гумусовых сапротрофов – *Coprinopsis poliomalla*, *Hypholoma laeticolor*, *Psathyrella corrugis* и *Lacrymaria lacrymabunda*, которые характерны в условиях поймы только для рассматриваемых местообитаний.

Из симбиотрофов в ольшаниках с наибольшим обилием развиваются *Naucoria celluloderma* и *N. escharioides*. Такие виды, как *Alnicola luteolofibrillosa*, *Naucoria scolecina*, *N. subconspersa*, встречаются значительно реже. Представители рода *Naucoria* наиболее устойчивы к переувлажнению и развиваются в основании островков, образуемых мощными корневыми лапами деревьев, а при просыхании почвы во время засухи и между ними. Наиболее приподнятые части островков заселяют *Laccaria proxima*, *Lactarius obscuratus*, *L. omphaliiformis* и *Russula alnetorum*. Иногда они поселяются и на сильно разложившейся древесине. Видовой состав симбиотрофов в ольховых лесах характеризуется высокой специфичностью. Все они, кроме *Laccaria proxima*, образуют микоризу только с *Alnus glutinosa*. Вероятно, это объясняется своеобразием экотопов, занимаемых ольшаниками, которое определяется, в первую очередь, действием одного экологического фактора – избыточного увлажнения почвы. Описанные отличия в видовом составе симбиотрофов в ольшаниках антропогенных местообитаний и ольшаниках естественного происхождения связаны не только с различиями в характере увлажнения, но и с возрастными различиями. Во-первых, возраст деревьев обычно не превышает 20 лет, поэтому там доминируют виды ранней стадии микоризообразования. Во-вторых, деревья *Alnus glutinosa* имеют возраст не менее 50 лет. В связи с этим здесь преобладают виды поздней стадии микоризообразования из родов *Naucoria*, *Lactarius* и *Russula*. Таким образом, различия в видовом составе симбиотрофов в сравниваемых сообществах связаны и с сукцессиями грибов-симбиотрофов, которые происходят в процессе изменения возраста древостоя (Smith, Read, 1997).

В осинниках района исследований выявлено 33 вида напочвенных агарикомицетов, относящихся 14 семействами к 17 родам. Таксономическая структура биоты напочвенных макромицетов осинников типична для лесных сообществ лесной и лесостепной зоны (Ivanov, 1992). Наиболее крупными семействами, включающими более 4 видов, здесь являются *Agaricaceae*, *Boletaceae*, *Cortinariaceae*, *Russulaceae* и *Tricholomataceae*. К числу наиболее богатых видами родов относятся *Mycena* (4 вида), *Tricholoma* (4 вида), *Cortinarius* (3 вида), *Hebeloma* (3 вида) и *Leccinum* (3 вида).

Трофическая структура биоты агарикомицетов осинников имеет большое сходство с таковой в ольшаниках. Наибольшим количеством видов в ней также представлены симбиотрофы, на которые приходится 60% выявленных таксонов. Все они связаны отношениями симбиоза с *Populus tremula* (табл. 1), т.е. по количеству видов микоризообразующие грибы существенно превосходят

все остальные трофические группы напочвенных агарикомицетов.

Сапротрофы на опаде представлены в рассматриваемых местообитаниях всего четырьмя видами. Это связано, в первую очередь, с тем, что листовой опад осины в силу особенностей химического состава неблагоприятен для развития агарикомицетов (Burova, 1986). Кроме того, для пониженных мест, на которые приходится не менее половины занимаемых осинниками экотопов, характерно длительное застаивание полых вод. Оно может продолжаться до середины июня. Поэтому здесь процесс деструкции листового опада начинается под водой без участия грибов изучаемой группы. Лишь во второй половине лета, когда эти участки полностью просыхают, на освободившемся из-под воды опаде появляется *Conocybe vestita* и не идентифицированные нами виды рода *Coprinopsis*. Однако обилие этих грибов не велико. На незатопляемых участках, на опавших листьях массово плодоносят *Marasmius epiphyllus* и *Tubaria agrocyboides*. Таким образом, фактор переувлажнения является определяющим для расселения сапротрофов на опаде.

Подстилочные сапротрофы в осинниках представлены *Lycoperdon umbrinum*, *Mycena avenacea*, *M. pearsoniana*, *M. pura* и *M. rosea*, обилие которых незначительно. Вероятно, это связано с тем, что основным деструктором подстилки в осиновых лесах является *Verpa bohemica*. Этот гриб относится к классу *Pezizomycetes* (*Ascomycota*), представители которого в данной работе не рассматриваются. Плодовые тела этого гриба встречаются в осиновых лесах значительно чаще и обильней, чем перечисленные выше агарикомицеты. Гумусовые сапротрофы в осинниках представлены *Agaricus semotus*, *Hygrocybe conica*, *Psathyrella nolitangere* и *Lycoperdon perlatum*. Все названные виды встречаются довольно редко и обильного плодоношения не дают.

Расселение симбиотрофов также тесно связано с фактором увлажнения. В местообитаниях, прилегающих к старичным водоемам и западинам, для которых характерно довольно длительное застаивание талых вод, развиваются только *Leccinum aurantiacum*, *Russula delica* и *Tricholoma lascivum*. Остальные виды не переносят переувлажнения. В среднеувлажненных экотопах под пологом леса обитают *Amanita rubescens*, *A. muscaria*, *Cortinarius argutus*, *C. trivialis*, *Inocybe geophylla*, *Leccinum albostipitatum*, *L. duriusculum* и *Russula foetens*. Такие виды, как *Cortinarius decipiens*, *Hebeloma birrus*, *H. hiemale*, *Pseudosperma rimosum*, *Lactarius controversus*, *Tricholoma frondosae*, *T. populinum* и *T. scalpturatum*, встречаются в условиях наиболее сухих экотопов, т.е. в осинниках, формирующихся на месте зарастающих лесом луговых сообществ вдали от старичных водоемов.

Среди изученных лесных сообществ поймы р. Суры самый богатый видовой состав агарикомицетов имеют дубняки, являющиеся в этих условиях климаксовыми сообществами. В ходе исследований в них было выявлено 126 видов напочвенных агарикомицетов, относящихся к 17 семействам и 46 родам. Крупнейшим семейством в условиях пойменных дубняков является семейство *Agaricaceae*, к которому относится 21 вид, что является важной особенностью таксономической структуры рассматриваемых местообитаний. Как в условиях нагорных дубрав Приволжской возвышенности (Ivanov, 1992), так и в широколиственных лесах других регионов (Kalinina, 2020) оно не входит в число наиболее богатых видами семейств. Положение же семейств *Boletaceae* (15 видов), *Cortinariaceae* (19 видов), *Tricholomataceae* (14 видов) и *Russulaceae* (14 видов) в числе ведущих по количеству видов, характерно в целом для лесных сообществ лесной и лесостепной зоны (Ivanov, 1992). Особенностью родового спектра микобиоты напочвенных агарикомицетов является высокое родовое разнообразие семейства *Boletaceae*. К нему в районе исследований относится 11 родов, что несколько больше, чем в широколиственных лесах Северо-Запада европейской части России (Kalinina, 2021). Это связано с тем, что поймы р. Волги и ее притоков являются важнейшим юго-восточным рефугиумом южно-европейских неморальных видов (Rebriev et al., 2012).

Ведущими по числу видов родами, объединяющими более 4 видов, являются *Cortinarius* (19 видов), *Agaricus* (9 видов), *Marasmius* (8 видов), *Russula* (8 видов) и *Mycena* (5 видов). Присутствие рода *Agaricus* в их числе является важной особенностью родового спектра изученной микобиоты.

В трофической структуре биоты агарикомицетов дубняков наибольшим видовым богатством характеризуются симбиотрофы. На них приходится 54% выявленных таксонов. Напочвенные сапротрофы в рассматриваемых местообитаниях также представлены достаточно большим количеством видов. Здесь, в отличие от рассмотренных выше лесных сообществ, благоприятные для своего развития условия находят представители всех трофических групп, кроме бриотрофов (табл. 1).

Первый этап деструкции опавших листьев осуществляют сапротрофы на опаде. Их пространственное распределение в условиях пойменных лесов связано с фракционным составом подстилки и продолжительностью застаивания полых вод. Пионером среди них, заселяющим свежие опавшие листья поздней осенью, является *Mycetinis prasiosmus*. Пахнущие чесноком тяжи мицелия этого гриба, выходят из прошлогодней подстилки и проникают в свежий опад. Использует данный вид преимущественно листья *Quercus robur* и *Acer platanoides*. Встречается *Mycetinis prasiosmus* до-

вольно часто и местами очень обильно, образуя до 10–20 плодовых тел на квадратный метр.

К числу массовых видов относится также *Marasmius epiphyllus*, базидиомы которого развиваются обычно в начале сентября на прошлогодних листьях дуба с очень высокими показателями обилия – до 120 базидиом на квадратный метр. Остальные виды сапротрофов на опаде встречаются значительно реже. Это *M. chordalis*, *M. siccus* и *Mycena mucor.* Богатый видовой состав сапротрофов на опаде в дубняках связан с тем, что листовой опад дуба характеризуется наиболее высоким содержанием питательных веществ (Remezov, Pogrebnyak, 1965). Вторым благоприятным фактором является то, что дубняки в условиях поймы занимают наиболее приподнятые, хорошо дренируемые участки, на которых не происходит продолжительного застаивания полых вод, которое негативно сказывается на развитии грибов рассматриваемой трофической группы.

Наряду с древесными растениями, некоторое количество отпада дают травы, образующие обычно густой покров под пологом пойменных дубняков. Его разложение осуществляют герботрофы. С основным образователем травяного яруса *Carex pilosa* связаны *Mycetinis scorodonius* и *Crepidotus epibryus*, которые не только разрушают отмершие органы, но и паразитируют на еще живых органах растений: первый – на основаниях стеблей, второй – на листьях. На опушках и в дубняках, находящихся под выпасом, травяной покров образует различные виды злаков, деструкцию опада которых осуществляют *Crinipellis scabella*, *Marasmius graminum* и *M. limosus*, а также вышеназванные виды, развивающиеся на *Carex pilosa*. Следует отметить, что ценотическая значимость герботрофов в дубняках невелика, на что указывает их редкая встречаемость и незначительное обилие.

Деструкцию среднего ферментативного слоя подстилки осуществляют подстилочные сапротрофы. Среди них наиболее широко распространены *Gymnopus dryophilus*, *Marasmiellus peronatus*, *Clitocybe odora*, *Infundibulicybe gibba* и *Mycena pura*, т.е. те же виды, что и в нагорных дубравах (Ivanov, 1992). Однако в поймах существенно возрастает ценотическая значимость *Infundibulicybe geotropa* и *Paralepista flaccida*. Несколько реже здесь встречаются *Clitocybe brumalis*, *C. nebularis*, *Lepista nuda*, *Mycena rosea* и *M. pearsoniana*. Остальные виды – *Clitocybe hydrogramma*, *Marasmius cohaerens* и *Mycena pelianthina* отмечены единичными находками. Обилие и видовое разнообразие подстилочных сапротрофов в рассматриваемых лесах связано с фракционным составом подстилки. В подкроновых зонах *Corylus avellana*, опад которого особенно богат элементами минерального питания, обычно присутствуют *Lepiota castanea* и *Macrolepiota mastoidea*, однако обилие их невелико. На опушках, где в состав подстилки входит очес злаков, обычно развиваются *Lepista sordida*, *Macrolepiota procera* и *Marasmius wynneae.*

Заключительный этап разложения лигноцеллюлозных комплексов опада осуществляют гумусовые сапротрофы. По сравнению с липово-дубовыми лесами водоразделов в условиях пойменных дубрав их видовой состав несколько богаче. Здесь они представлены 35 видами, а в липово-дубовых лесах на водоразделах – 28 видами (Ivanov, 1992).

Важной особенностью видового состава грибов рассматриваемой трофической группы в условиях пойменных дубрав является высокое обилие и разнообразие грибов семейства *Agaricaceae*. Здесь они представлены 22 таксонами, составляя 63% от видового разнообразия гумусовых сапротрофов. Среди них 9 являются специфичными для пойменных дубняков и в липово-дубовых лесах на водоразделах не встречаются. Второй особенностью таксономической структуры группы гумусовых сапротрофов в рассматриваемых местообитаниях является отсутствие в них видов рода *Hygrocybe* s.l., которые широко распространены на водоразделах.

Наиболее распространенными видами гумусовых сапротрофов в пойменных дубняках являются *Agaricus semotus*, *A. abruptibulbus*, *A. sylvaticus*, *A. xanthodermus*, *Agrocybe praecox*, *Coprinus comatus*, *Lepiota cristata*, *Lepista personata*, *Leocoagaricus leucothites* и *Lycoperdon perlatum*. В отличие от подстилочных сапротрофов, эти грибы встречаются спорадически. Они предпочитают насаждения с изреженным травяным покровом из осоки волосистой в условиях среднего увлажнения.

Для некоторых видов гумусовых сапротрофов благоприятными оказываются задернованные почвы. Вероятно, для их развития необходим корневой отпад злаков. Среди гумусовых сапротрофов, характерных для опушек и дубовых редколесий паркового типа наиболее обычны *Agaricus arvensis*, *A. campestris*, *A. sylvicola*, *Bovistella utriformis*, *Calocybe gambosa*, *Lepiota erminea*, *Lepista luscina* и *Marasmius oreades.*

На расселение некоторых видов гумусовых сапротрофов определенное влияние оказывают физико-химические свойства почвы. Типичными нитрофилами, тяготеющими к богатым азотом почвам дубняков крапивных, являются *Calvatia gigantea*, *Lepiota clypeolaria*, *Lycoperdon excipuliforme.* Солонцеватые почвы полян предпочитает *Calocybe gangraenosa*. Среди гумусовых сапротрофов выявлены редкие виды, отмеченные единичными находками. Это *Agaricus lutosus*, *A. diminutivus* и *Calocybe ionides.*

Симбиотрофы в дубняках района исследований представлены 72 видами, из которых 68 связаны с дубом – единственной высокомикотрофной породой в этих условиях. Лишь немногие из них образуют микоризу с другими древесными расте-

ниями: *Lactarius pyrogalus* и *Leccinellum pseudoscabrum* – с *Corylus avellana*, *Entoloma aprile* – с *Ulmus laevis*, *Entoloma clypeatum* – с *Padus avium* и *Prunus spinosa*.

Выявленные виды симбиотрофов характеризуются различной экологической валентностью. Из них 18 являются эвритопными. Они обитают в различных типах леса и образуют микоризу, как с *Quercus robur*, так и с другими деревьями, в частности с *Betula pendula*. Среди них наиболее распространенными являются *Amanita citrina*, *A. pantherina, A. rubescens*, *A. vaginata*, *Boletus reticulatus*, *Suillellus luridus* и *Xerocomellus porosporus.* Самую многочисленную группу, объединяющую 28 видов, составляют грибы, образующие микоризу с дубом не только в условиях пойм, но и на водоразделах. Среди них чаще других встречаются *Amanita phalloides*, *Clitopilus prunulus*, *Hebeloma sinapizans*, *Lactifluus piperatus*, *Lactarius quietus*, *Neoboletus erythropus*, *Russula pseudointegra* и *Scleroderma verrucosum.* Третья группа объединяет в себе 13 стенотопных видов, которые были отмечены только в пойменных дубняках. Среди них чаще и обильней других встречаются *Hygrophorus chrysodon*, *Hortiboletus rubellus*, *Paxillus* sp., *Tricholoma orirubens* и *T. ustaloides.* Остальные виды – *Cortinarius caesiocortinatus*, *C. odoratus*, *C. sodagnitus*, *Hemileccinum depilatum*, *Leccinellum pseudoscabrum*, *Rubinoboletus rubinus*, *Rubroboletus legaliae* и *R. satanas* – отмечены единичными находками.

Основными факторами, определяющими пространственное распределение симбиотрофов в пойменных дубравах, являются кислотность и влажность почвы. Среднекислые (pH 4.5–5.1) пойменно-лесные светло-серые почвы, подстилаемые аллювиальными песчаными отложениями не благоприятны для развития большинства видов симбиотрофов. Исключение составляет лишь *Xerocomellus porosporus.* Он встречается практически во всех изученных ассоциациях дубового леса, на разных разновидностях пойменно-лесных почв в различных условиях увлажнения. Однако обилие его невелико. Плодовые тела встречаются рассеяно, одиночно или небольшими группами. Достаточно широкую экологическую валентность имеет также *Neoboletus erythropus.* Однако он предпочитает средне увлажненные почвы. Такой вид, как *Hortiboletus rubellus*, напротив, связан с ложбинами, в которых весной застаивается талая вода. Его плодовые тела после ее просыхания нередко развиваются большими группами. В подобных местообитаниях встречаются также *Russula delica* и *R. brunneoviolacea.*

Наиболее высокое видовое разнообразие симбиотрофов наблюдается в дубняках волосистоосоковых на хорошо дренируемых, прилежащих к староречьям участках поймы, где из-за высокого уровня залегания насыщенных кальцием грунтовых вод pH серых пойменно-лесных почв находится на уровне 5.9–6.8 и выше. Именно в этих условиях концентрируется максимальное видовое разнообразие симбиотрофов. Чаще и обильней других здесь встречаются *Amanita pantherina*, *A. phalloides*, *A. rubescens*, *Boletus reticulatus*, *Clitopilus prunulus*, *Hebeloma sinapizans*, *Hygrophorus chrysodon*, *Lactifluus piperatus*, *Russula cyanoxantha*, *R. farinipes*, *R. foetens*, *R. pseudointegra*, *Scleroderma verrucosum*, *Suillellus luridus* и *Xerocomus subtomentosus.* Такие виды, как *Cortinarius hinnuleus*, *C. infractus*, *Entoloma sinuatum*, *Hemileccinum impolitum*, *Hygrophorus arbustivus*, *H. dichrous*, *H. eburneus*, *Tricholoma ustaloides*, *Lactarius azonites*, *L. fuliginosus*, *L. pyrogalus*, *L. quietus*, *L. volemus*, *Russula virescens*, *Tricholoma orirubens* и *T. sejunctum*, отмечались несколько реже.

Среди базофильных видов, связанных исключительно с нейтральными и слабощелочными почвами, есть редкие. Из них в Красную книгу РФ (Red data book, 2008) занесен *Rubinoboletus rubinus*, а в Красную книгу Пензенской области (Red data book, 2013) – *Caloboletus radicans*, *Cortinarius caesiocortinatus*, *C. odoratus*, *C. sodagnitus* и *Rubroboletus satanas.* Кроме того, такие редкие виды, как *Hemileccinum depilatum*, *Leccinellum pseudoscabrum* и *Rubroboletus legaliae*, планируются для занесения в третье издание Красной книги Пензенской обл.

В пойменных дубравах района исследований встречаются обширные поляны вытянутой формы, которые представляют собой заилившиеся продолжения старичных водоемов. Они лишены древесной растительности из-за неблагоприятного солевого режима, выражающегося в слабом содовом засолении. Оно негативно влияет на подрост, но корневые окончания старых деревьев, окружающих этих поляны, всегда присутствуют в их почве, в связи с чем в этих условиях обильно развиваются некоторые микоризообразующие грибы, устойчивые к фактору неблагоприятного солевого режима. Это *Amanita fulva*, *Russula brunneoviolacea* и *R. pseudointegra*. Кроме того, здесь отмечено еще четыре вида рода *Russula,* которые не удалось идентифицировать.

Одним из важнейших факторов, действующих на местообитания агарикомицетов в условия пойменных дубняков, является отложение свежих песчаных наносов, приносимых весенним половодьем. В связи с тем, что в настоящее время сток рек в районе исследований зарегулирован, действие данного фактора ослаблено. Однако в ходе исследований нам удалось изучить его на участках поймы, куда в процессе расчистки русла протоки Старая Сура сбрасывались поднимаемые земснарядом песчаные отложения. Оказавшаяся под ними органика, очень благоприятна для развития таких видов как *Agrocybe praecox*, *Coprinus comatus* и *Gymnopus dryophilus.* Особенно обилен в этих условиях *Agrocybe praecox.* Количество его плодовых

тел может достигать 20 шт. на 10 м^2 при разовом сборе.

Небезразличны к рассматриваемому фактору и симбиотрофы. Так *Paxillus* sp., образующий микоризу с дубом, дает плодовые тела только в подобных условиях. Кроме того, на участках леса, куда сбрасывались песчаные отложения во время расчистки русла, увеличивают свое обилие *Scleroderma verrucosum*, *Suillellus luridus* и *Xerocomellus porosporus*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Основными факторами среды, оказывающими влияние на формирование биоты агарикомицетов в условиях пойменных местообитаний, являются факторы, связанные с аллювиально-поемными процессами, заключающиеся в периодическом затоплении и отложении наносов. В связи с тем, что свойственные пойме сообщества древесных растений подвержены их влиянию в неравной степени, в них формируются различные по видовому составу, таксономической и трофической структуре группировки напочвенных агарикомицетов. В наибольшей степени на пространственное распределение агарикомицетов в условиях поймы, оказывает влияние фактор влажности почвы. Среди грибов рассматриваемой группы есть эвритопные виды, способные развиваться как в условиях крайней сухости, так и на переувлажненной почве, например, *Russula delica* и *Xerocomellus porosporus*. Есть также стенотопные виды, для плодоношения которых определяющим фактором является длительное затопление местообитаний в весенний период. Это *Cortinarius uliginosus*, *C. pertristis*, *Hortiboletus rubellus* и *Naucoria salicis*. К стенотопным видам, обитающим исключительно в условиях крайней сухости, могут быть отнесены *Disciseda bovista*, *Inocybe serotina* и *Tulostoma fimbriatum*. Существенное влияние на пространственное распределение агарикомицетов оказывает также фактор кислотности почвы. Специфика его действия в пойменных местообитаниях заключается в том, что в этих условиях источником карбоната кальция являются не подстилающие породы, как в условиях водоразделов, а насыщенные этим веществом грунтовые воды. Так, в условиях дубняков максимальное обилие и разнообразие агарикомицетов характерно для почв, pH которых находится на уровне 5.9–6.8 и выше. Выделяется также группа стенотопных базофильных видов, которые при меньших значениях pH не встречаются. К ним относятся *Caloboletus radicans*, *Cortinarius caesiocortinatus*, *C. sodagnitus*, *Rubroboletus satanas*, *R. legaliae*, и др. Одним из важнейших факторов, действующих на местообитания агарикомицетов в условиях пойменных дубняков, является отложение свежих песчаных наносов. Оказавшаяся под ними органика очень благоприятна для развития таких видов, как *Agrocybe praecox*, *Coprinus comatus* и *Gymnopus dryophilus*. Небезразличны к рассматриваемому фактору и симбиотрофы. Так *Paxillus* sp., образующий микоризу с дубом, дает плодовые тела только в подобных условиях, а *Scleroderma verrucosum*, *Suillellus luridus* и *Xerocomellus porosporus* увеличивают свое обилие.

Своим приятным долгом авторы считают выразить благодарность к.б.н. Т.Ю. Светашевой за помощь в определении видов семейства *Boletaceae* и к.б.н. О.В. Морозовой за определение видов рода *Entoloma*.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Bondartsev A.S., Singer R.A. Guide to the collection of higher basidiomycetous fungi for their scientific study. Trudy Botanicheskogo institute AN SSSR. 1950. V. 2 (6). P. 499–543 (in Russ.).

Burova L.G. Ecology of macromycetous fungi AN SSSR. Nauka, Moscow, 1986 (in Russ.).

Burova L.G. Influence of precipitation and humidity regime on the development and distribution of macromycetes in broad-leaved forests of the Moscow region. Mikologiya i fitopatologiya. 1978a. V. 12 (3). P. 192–195 (in Russ.).

Burova L.G. Influence of the thermal regime and illumination of the habitat on the development and distribution of macromycetes in broad-leaved forests of the Moscow region. Mikologiya i fitopatologiya. 1978b. V. 12 (5). P. 369–371(in Russ.).

Burova L.G., Vtorova V.N. The role of environmental factors in the decomposition of forest litter. Izvestiya AN SSSR. Ser. biol. 1980. N 3. P. 331–342 (in Russ.).

Deacon J.M., Donaldson S.J., Last F.T. Sequences and interactions of mycorrhizal fungi for birch. Plant and Soil. 1983. V. 71. P. 257–262.

Funga Nordica. Agaricoid, boletoid, cyphelloid and gasteroid genera. Nordsvamp, Copenhagen, 2012.

Ganzha R.V. To the flora of fungi of the order *Agaricales* of the Vorskla River valley in the Poltava region. Cand. Biol. Thesis. Kiev, 1962 (in Russ.).

Gibson F., Deacon J.M. Experimental study of establishment of ectomycorrhizas in different regions of birch root system. Trans. Brit. Mycol. Soc. 1988. V. 91. P. 239–251.

Index Fungorum. CABI Bioscience, 2021. org/names/names.asp. Accesed 01.03.2021.

Ivanov A.I. Agaricomycetes of the Volga upland. Order *Boletales*. Penza, 2014 (in Russ.).

Ivanov A.I. Biota of macromycetes of the forest-steppe of the Right-Bank Volga region. Dr. Sci. Thesis Moscow, 1992 (in Russ.).

Ivanov A.I. Macromycetes of willows and alders of the Sura river floodplain. Mikologiya i fitopatologiya. 1989. V. 23 (4). P. 322–327 (in Russ.).

Ivanov A.I., Chernyshov N.V., Kuzin E.N. Natural conditions of the Penza Region. The current state. V. 1. Geological environment, relief, climate, surface, water, soil, vegetation. Penza, 2017b (in Russ.).

Ivanov A.I., Ermolaeva A.A., Yudicheva J.A. Patterns of settlement of mycorrhiza-forming the broad leaved forests of Volga forest steppe. Agric. Forestry. 2017a. V. 63(1). P. 169–178.

Kalamees K.A. Riisikad. Tartu, 2011 (in Estonian).

Kalinina L.B. Agaricoid fungi of broad-leaved forests of the North-West of the European part of Russia (Leningrad, Novgorod and Pskov Regions). Cand. Biol. Thesis. SPb., 2021 (in Russ.).

Kovalenko A.E. Ecological review of fungi from the orders *Polyporales* s.str., *Boletales, Agaricales* s.str., *Russulales* in mountain forests of the central part of the Northwestern Caucasus. Mikologiya i fitopatologiya. 1980. V. 14 (4). P. 300–314 (in Russ.).

Last F.T., Mason P.A., Wilson J. et al. Fine roots and sheathing mycorrhizas: their formation function and dynamics. Plant and Soil. 1983. V. 71. P. 9–21.

Malysheva E.F., Malysheva V.F. Influence of edaphic characteristics on the trophic composition of agaricoid basidiomycetes in the mycocenoses of Zhiguli. Vestnik Sankt-Peterburgskogo universiteta. Seriya 3. Biologiya. 2007. N 1. P. 132–136.

Morozova O.V. Agaricoid basidiomycetes of the Southern taiga subzone of the Leningrad region. Cand. Biol. Thesis. SPb., 2001 (in Russ.).

Moser M. Die Rohrlinge und Blatterpilze. Kleine Kryptogamen flora. 2. Gustav Fischer Verlag, N.Y. etc., 1978.

Nezdoyminogo E.L. Familia *Cortinariaceae*. Definitorium fumgorum Rossicum. *Agaricales*. Issue 1. Nauka, SPb., 1996 (in Russ.).

Rebriev Yu.A., Bulgakov T.S., Svetasheva T.Yu. et al. Mycobiota of arid territories of the South-West of Russia. Rostov-on-Don, 2011 (in Russ.).

Red data book of the Penza Region. Tom 1. Penza, 2013 (in Russ.).

Red data book of the Russian Federation (plants and fungi). M., 2008. (in Russ.).

Remezov N.P., Pogrebnyak P.S. Forest soil science, 1965 (in Russ.).

Shatalov V.G., Treshchevskiy I.V., Yakimov I.V. Floodplain forests. Moskva, Lesnaya promyshlennost, 1984 (in Russ.).

Shubin V.I. Mycotrophy of tree species. Nauka, Leningrad, 1973 (in Russ.).

Smith S., Read D.J. Mycorrhizal symbiosis. Academic Press, London, 1997.

Tomilin B.A. Environmental factors affecting the distribution of fungi in plant communities. Bot. zhurnal. 1964. V. 49 (2). P. 230–239 (in Russ.).

Velikanov L.P., Uspenskaya G.D. Some problems on fungal ecology (ways of formation of the main ecological groups of fungi, their place and role in biogeocoenoses). In: Generalization in science and technology. Botany. V. 4. Moscow, 1980. P. 49–105 (in Russ.).

Бондарцев А.С., Зингер Р.А. (Bondartsev, Singer) Руководство по сбору высших базидиальных грибов для научного изучения // Труды Ботанического института АН СССР. 1950. Вып. 2 (6). С. 499–543.

Бурова Л.Г. (Burova) Влияние осадков и режима влажности на развитие и распределение макромицетов в широколиственно-еловых лесах Подмосковья // Микология и фитопатология. 1978а. Т. 12. № 3. С. 192–195.

Бурова Л.Г. (Burova) Влияние теплового режима и освещенности местообитания на развитие и распределение макромицетов в широколиственно-еловых лесах Подмосковья // Микология и фитопатология. 1978б. Т. 12. № 5. С. 369–371.

Бурова Л.Г. (Burova) Экология грибов макромицетов. М.: Наука, 1986. 223 с.

Бурова Л.Г., Второва В.Н. (Burova, Vtorova) Роль экологических факторов в деструкции лесного опада // Изв. АН СССР. Сер. биол. 1980. № 3. С. 331–342.

Великанов Л.П., Успенская Г.Д. (Velikanov, Uspenskay) Некоторые вопросы экологии грибов (пути формирования основных экологических групп грибов, их место и роль в биогеоценозах) // Итоги науки и техники. Ботаника. Т. 4. М.: ВИНИТИ, 1980. С. 49–105.

Ганжа Р.В. (Ganga) К флоре грибов порядка Agaricales долины р. Ворсклы на Полтавщине. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. Киев, 1962.

Иванов А.И. (Ivanov) Агарикомицеты Приволжской возвышенности. Порядок Boletales. Пенза: РИО ПГСХА, 2014.

Иванов А.И. (Ivanov) Биота макромицетов лесостепи Правобережного Поволжья. Дисс. ... докт. биол. наук. Москва, 1992.

Иванов А.И. (Ivanov) Макромицеты ивняков и ольшаников поймы реки Суры // Микология и фитопатология. 1989. Т. 23. № 4. С. 322–327.

Иванов А.И., Чернышов Н.В., Кузин Е.Н. (Ivanov et al.) Природные условия Пензенской области. Современное состояние. Т. 1. Геологическая среда, рельеф, климат, поверхностные воды, почвы, растительный покров. Пенза: РИО ПГСХА, 2017. 235 с.

Калинина Л.Б. (Kalinina) Агарикоидные грибы широколиственных лесов Северо-Запада европейской части России (Ленинградская, Новгородская и Псковская области): Автореф. ... дисс. канд. биол. наук. СПб., 2021.

Коваленко А.Е. (Kovalenko) Экологический обзор грибов из порядков Polyporales s.str., Boletales, Agaricales s. str., Russulales в горных лесах центральной части Северо-Западного Кавказа // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14. № 4. С. 300–314.

Красная книга Пензенской области (Red data book). Том 1. Грибы, лишайники, мхи, сосудистые растения. Пенза, 2013. 226 с.

Красная книга Российской Федерации (растения и грибы) (Red data book). М., 2008. 620 с.

Малышева Е.Ф., Малышева В.Ф. (Malysheva, Malysheva) Влияние эдафических характеристик на трофический состав агарикоидных базидиомицетов в микоценозах Жигулей // Вестник Санкт-Петербургского университета. Серия 3. Биология. 2007. № 1. С. 132–136.

Морозова О.В. (Morozova) Агарикоидные базидиомицеты подзоны южной тайги Ленинградской области. Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. СПб., 2001.

Нездойминого Э.Л. (Nezdoyminogo) Семейство паутинниковые. Определитель грибов России. Вып. 1. Порядок агариковые. СПб.: Наука, 1996. 408 с.

Ребриев Ю.А., Булгаков Т.С., Светашева Т.Ю. и др. (Rebriev et al.) Микобиота аридных территорий юга-запада России. Ростов-на-Дону, 2011.

Ремезов Н.П., Погребняк П.С. (Remezov, Pogrebnayk) Лесное почвоведение. М.: Лесная промышленность, 1965. 324 с.

Томилин Б.А. (Tomilin) Факторы внешней среды, влияющие на распространение грибов в растительных сообществах // Ботанический журнал. 1964. Т. 49. Вып. 2. С. 230–239.

Шаталов В.Г., Трещевский И.В., Якимов И.В. (Shatalov et al.) Пойменные леса. М.: Лесная промышленность, 1984. 153 с.

Шубин В.И. (Shubin) Микотрофность древесных пород. Л.: Наука, 1973. 263 с.

Influence of Environmental Factors on the Spatial Distribution of Soil *Agaricomycetes* in Floodplain Habitats

A. I. Ivanov[a,#] and A. A. Ermolaeva[a]

[a] *Penza State Agrarian University, Penza, Russia*

[#]*e-mail: rcgkim@mail.ru*

A total of 209 species of soil *Agaricomycetes* have been identified in the Sura river floodplain within Penza Region. They belong to 4 orders, 23 families and 67 genera. The position of the leading families *Inocybaceae* and *Hymenogastraceae* and the high species richness of the genera *Agaricus*, *Inocybe*, *Hebeloma*, and *Naucoria* determine the specific taxonomic structure of the agaricomycete biota of floodplain habitats. The plant communities where agaricomycetes have been studied are influenced by alluvial-pore processes, which consist of periodic inundation and deposition of sandy sediments. The willow forests of the floodplain are the most affected. Sixty-two species of *Agaricomycetes* have been identified in these, the spatial distribution of which is primarily determined by the wetting factor. Species such as *Cortinarius uliginosus*, *Hebeloma pusillum*, *Inocybe salicis*, *Naucoria salicis* etc. inhabit conditions of constant overwatering, while *Cortinarius urbicus*, *Inocybe serotina* and *Tulostoma fimbriatum* inhabit conditions of extreme dryness. In alder forests, 33 species of *Agaricomycetes* were identified and in aspen forests 33 species as well. The spatial distribution of fungi of the studied group in these forests primarily depends on the soil moisture factor. Among the studied plant communities, floodplain oak forests have the richest species composition of *Agaricomycetes*, where they are represented by 126 species. In these conditions, along with the moistening factor, the soil acidity factor has a significant influence on the spatial distribution of fungi of this group. The maximum abundance and diversity of agaricomycetes are characteristic of soils with a pH of 5.9–6.8 or higher. A group of stenotopic basophilic species, which do not occur at lower pH values, is distinguished. These include *Caloboletus radicans*, *Cortinarius caesiocortinatus*, *C. sodagnitus*, *Rubroboletus satanas*, *R. legaliae* etc.

Keywords: basophiles, environmental factors, floodplain, soil moisture, soil acidity, soil saprotrophs, symbiotrophs