

РОД *TRICHAPTUM* В СЕВЕРНОЙ АЗИИ

© 2023 г. В. А. Мухин^{1,2,*}, Х. Кнудсен^{3,***}, П. Корфиксен^{3,****}, Е. В. Жуйкова^{1,**},
И. О. Непряхин^{2,*****}, Д. К. Диярова^{1,*****}

¹Институт экологии растений и животных УрО РАН, 620144 Екатеринбург, Россия

²Уральский федеральный университет, 620002 Екатеринбург, Россия

³Ботанический музей, 1123 Копенгаген, Дания

*e-mail: victor.mukhin@ipae.uran.ru

**e-mail: e.zhuykova@list.ru

***e-mail: hknudsen23@outlook.dk

****e-mail: peerc@snm.ku.dk

*****e-mail: nepriakhin_io@ipae.uran.ru

*****e-mail: dasha_d@ipae.uran.ru

Поступила в редакцию 27.04.2023 г.

После доработки 01.05.2023 г.

Принята к публикации 20.05.2023 г.

Показано, что в Северной Азии (Урал, Сибирь, Дальний Восток) род *Trichaptum* представлен четырьмя широко распространенными симпатрическими видами (*Trichaptum abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum*, *T. laricinum*) и *T. quiescens*, встречающимся на Дальнем Востоке. Ареалы *T. fuscoviolaceum*, *T. abietinum* и *T. biforme* охватывают всю Северную Азию, а *T. laricinum* отсутствует на Дальнем Востоке. Предположение о симпатрии перечисленных видов основывается на преимущественном использовании в качестве питательного субстрата древесных остатков разных видов хвойных (*T. fuscoviolaceum*, *T. abietinum*, *T. laricinum*) и лиственных (*T. biforme*) пород. Наиболее широкая трофическая ниша выявлена у *T. fuscoviolaceum*, которая на 70–80% перекрывается с трофическими нишами *T. abietinum* и *T. laricinum*. Узкая и неперекрывающаяся с остальными видами рода трофическая ниша выявлена у *T. biforme*. Трофические спектры и преферендумы всех четырех видов в Северной Азии близки к таковым в Европе, и это говорит об устойчивости и видовой специфичности этих экологических характеристик ксилотрофных грибов. Филогенетически наиболее близкими по ITS и LSU региону рДНК являются *T. abietinum* и *T. fuscoviolaceum*, а *T. biforme* и *T. laricinum* сильно и в равной степени дистанцированы как от них, так и друг от друга. При кластеризации последовательности ITS и LSU группируются в полном соответствии с особенностями строения гименофора базидиокарпов, из которых они были выделены, в эти же группы входят и соответствующие последовательности грибов из Европы, Китая и Северной Америки. Это показывает, что у *T. fuscoviolaceum*, *T. abietinum*, *T. biforme* и *T. laricinum* строение гименофора является хорошим видовым диагностическим признаком, а также то, что их североазиатские популяции не обнаруживают существенных отличий от европейских и североамериканских. Созданная база данных по разнообразию, распространению, экологии грибов рода *Trichaptum* в Северной Азии доступна в GBIF.

Ключевые слова: биоразнообразие, распространение, экология, *Basidiomycota*

DOI: 10.31857/S0026364823040074, **EDN:** VUZLDI

ВВЕДЕНИЕ

В современной микологии большое внимание уделяется изучению малочисленных, редких видов, составляющих, несомненно, очень важный компонент биологического и генетического разнообразия микобиоты. Их результаты ложатся в основу “красных списков” редких, нуждающихся в охране видов грибов. В то же время, грибам с высокой численностью или обычным видам, играющим в силу этого важную роль в природных процессах, уделяется, как мы считаем, необоснованно мало внимания. К числу таковых, в частности,

относятся грибы рода *Trichaptum* Murrill – космополитного таксона, представленного 20–42 (Farr et al., 1989; Index Fungorum, 2023) видами, из которых четыре встречаются в Евразии и Северной Америке: *Trichaptum abietinum* (Pers. ex J.F. Gmel.) Ryvarden, *T. biforme* (Fr.) Ryvarden, *T. fuscoviolaceum* (Ehrenb.) Ryvarden, *T. laricinum* (P. Karst.) Ryvarden. Они участвуют в процессах биологического разложения как лиственного (*T. biforme*), так и хвойного (*T. abietinum*, *T. fuscoviolaceum*, *T. laricinum*) дебриса (Gilbertson, Ryvarden, 1987; Bondartseva, 1998; Ryvarden, Gilbertson, 1994), имеют большое экологи-



Рис. 1. Физико-географические страны азиатской части России: 1 – Уральская горная страна; 2 – Западная Сибирь; 3 – Центральная Сибирь; 4 – Алтайско-Саянская горная страна; 5 – Забайкалье и Прибайкалье; 6 – Даурия; 7 – Северо-Восточная Сибирь; 8 – Амурсо-Сахалинская страна; 9 – Северо-Притихоокеанская страна (Nizovtsev et al., 2004).

ческое и экономическое значение (Mukhin, 1993; Ko et al., 1997; Vlasák, Vlasák, 2017).

В России специальных работ по изучению грибов рода *Trichaptum* не было и, как результат, мы имеем лишь самые общие данные об их разнообразии, распространении и экологии (Bondartsev, 1953; Bondartseva, 1998). Отчасти это связано с эволюцией взглядов на филогенетические связи *T. fuscoviolaceum* и *T. laricinum* (Bondartseva, 1998). До 70-х гг. прошлого века *T. laricinum* рассматривали не как вид, а как форму *T. fuscoviolaceum* (Bondartsev, 1953; Parmasto, 1977). Поэтому в работах того времени (Kolesnikov, Lyubarsky, 1963; Chelysheva, 1965; Parmasto, 1977; Bondartseva, 1973, 1975) данных о *T. laricinum* нет. Они появляются в более поздних работах (Parmasto, 1977; Vasilyeva, Nazarova, 1977; Bondartseva, Uranchimeg, 1993; Mikhaleva, 1993; Mukhin, 1993; Barsukova, 1998, 1999; Mukhin, Kotiranta, 2001; Mukhin, Ushakova, 2003; Kotiranta et al., 2016). К настоящему времени установлено, что в России род *Trichaptum* представлен *T. abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum*, *T. laricinum* (Bondartseva, 1998; Bolshakov et al., 2022) и *T. quecinum* (Parmasto) D.C. Dai (Parmasto, Parmasto, 1987; Dai, 1996).

В настоящей статье представлены и обсуждаются данные по изучению распространения, экологии и биоразнообразия грибов рода *Trichaptum* в Северной Азии – обширной территории, охватывающей азиатскую часть России от Урала до Дальнего Востока включительно.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалы по биоразнообразию, распространению и экологии грибов рода *Trichaptum* получены в ходе многолетних экспедиционных работ в Северной Азии в Уральской горной стране, Западной Сибири, Центральной Сибири, Алтайско-Саянской горной стране, Забайкалье и Прибайкалье, Амурсо-Сахалинской и Северо-Притихоокеанской странах (рис. 1). Экспедиционные работы в большей части регионов были проведены в одно, наиболее благоприятное для изучения ксилотрофных грибов время: вторую – третью декаду августа и первую декаду сентября.

В каждом регионе обследовали наиболее типичные и, по возможности, наименее нарушенные леса. Для выявления видового состава грибов, их субстратной приуроченности и оценки относительного обилия использовали маршрутный ме-

Таблица 1. Физико-географические страны Северной Азии и субъекты Российской Федерации, охваченные экспедиционными исследованиями

Физико-географическая страна, регион (количество обследованных участков)	Субъект РФ
Урал (25)	Республика Башкортостан, Республика Коми, Пермский край, Свердловская обл., Челябинская обл.
Западная Сибирь (30)	Красноярский край (Таймырский Долгано-Ненецкий район), Курганская обл., Свердловская обл., Тюменская обл., Ханты-Мансийский автономный округ, Ямало-Ненецкий автономный округ
Центральная Сибирь (37)	Красноярский край (Таймырский Долгано-Ненецкий район), Республика Саха (Якутия)
Алтайско-Саянская горная страна (40)	Красноярский край (Ермаковский район), Республика Тыва, Республика Алтай
Забайкалье и Прибайкалье (19)	Иркутская обл., Республика Бурятия
Амуро-Сахалинская страна (67)	Амурская обл., Приморский край, Сахалинская обл., Хабаровский край
Северо-Притихоокеанская страна (51)	Камчатский край, Магаданская обл.

тод (Tolmachev, 1974). Продолжительность учетов в зависимости от размера и доступности обследуемого участка варьировала от получаса до нескольких ч, а в среднем составляла один ч. В общей сложности число таких участков, а соответственно и маршрутных учетов, составило 269 (табл. 1). Во время каждого из маршрутных учетов в обязательном порядке брали и гербаризировали по одному образцу базидиокарпов грибов исследуемого рода с разных субстратов. Все маршрутные учеты и сборы выполнены одним человеком, результаты учетов других участников экспедиции не учитывали. Это позволило по соотношению базидиокарпов в сборах охарактеризовать а) относительное обилие исследуемых грибов в том или ином регионе и б) особенности их трофических, субстратных спектров и преферендумов (Vladykina et al., 2020).

Относительное обилие грибов рассчитывали по формуле: $Pr = Sj/ST \times 100\%$, где Pr – относительное обилие анализируемого вида грибов, Sj – количество его находок в регионе, шт., ST – количество находок грибов всех видов рода *Trichaptum* в рассматриваемом регионе, шт.

Трофические особенности грибов оценивали а) по количественному и качественному составу их трофических, или субстратных спектров (на скольких и на каких видах древесных остатков они встречаются) и б) по субстратным, или трофическим преферендумам. Последние рассчитывали по формуле: $Si = Nj/N \times 100\%$, где Si – относительная встречаемость, обилие гриба на данном виде древесных остатков, Nj – количество его находок в регионе на данном субстрате, шт., N – количество его находок в регионе на всех видах древесных остатков, шт.

Для сравнительной оценки трофических особенностей исследуемой группы грибов рассчиты-

вали ширину и перекрывание их трофических ниш (Pianka, 1973). Ширину ниш рассчитывали по формуле: $B = 1/\sum Pi^2$, перекрывание по формуле:

$Ojk = \sum Pij \times Pik / \sqrt{Pij^2 \times Pik^2}$, где Pij и Pik – доля ресурсов (в нашем случае древесных субстратов), используемых j и k видами грибов соответственно.

По результатам экспедиционных работ подготовлена коллекция “Грибы рода *Trichaptum* Северной Азии”, насчитывающая 252 экземпляра базидиокарпов и находящаяся в Гербарии института экологии растений и животных УрО РАН (SVER). Полная информация о ней представлена в базе данных “The genus *Trichaptum* in the Asian part of Russia”, размещенной на сайте GBIF (Mukhin, Nepriakhin, 2022). Видовая диагностика грибов проведена по морфологическим признакам базидиокарпов (Bondartseva, 1998; Ryvardeen, Gilbertson, 1994; Hansen, Knudsen, 1997), их видовые названия сверены с базой данных Index Fungorum (2023).

Диагностика грибов по морфологическим признакам базидиокарпов дополнена их молекулярно-генетическим анализом (табл. 2). У трех видов (*T. abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum*) удалось выделить и секвенировать последовательности внутренних транскрибируемых спейсеров, фланкирующих ген 5.8S рибосомальной ДНК (ITS-1–5.8S–ITS-2), у всех четырех – частичные последовательности гена рДНК большой субъединицы (LSU). В качестве референсных были выбраны последовательности типовых образцов из работ Vlasák, Vlasák (2017), Seierstad et al. (2021), а также последовательности наиболее типичных штаммов (most central strains) из MycoBank.

Выделение ДНК из базидиокарпов проводили с использованием набора для выделения ДНК из растительной ткани (diaGene, Россия). Два прай-

Таблица 2. Список образцов видов рода *Trichaptum*, использованных в филогенетическом анализе

Последовательность, ее номер в GenBank	Вид	Субъект РФ	Субстрат
ITS, OQ534532; LSU, OQ723333	<i>Trichaptum abietinum</i>	Свердловская обл.	5
ITS, OQ534533	<i>T. abietinum</i>	Хабаровский край	4
ITS, OQ534534; LSU, OQ723335	“ ”	Республика Коми	5
LSU, OQ723332	“ ”	Республика Бурятия	7
LSU, OQ723334	“ ”	Хабаровский край	4
ITS, OQ534535	<i>T. fuscoviolaceum</i>	Свердловская обл.	1
ITS, OQ534536	“ ”	“ ”	1
LSU, OQ723340	“ ”	Республика Коми	5
LSU, OQ723341	“ ”	Красноярский край	6
ITS, OQ534538	“ ”	Свердловская обл.	1
ITS, OQ534539	“ ”	“ ”	1
ITS, OQ534540	“ ”	“ ”	1
ITS, OQ534537	<i>T. biforme</i>	“ ”	2
LSU, OQ723336	“ ”	Красноярский край	2
LSU, OQ723337	“ ”	Республика Саха (Якутия)	2
LSU, OQ723338	“ ”	Свердловская обл.	2
LSU, OQ723339	“ ”	Республика Саха (Якутия)	2
LSU, OQ723342	<i>T. laricinum</i>	Иркутская обл.	3

Примечание. 1 – *Abies sibirica* Ledeb.; 2 – *Betula pendula* Roth; 3 – *Larix sibirica* Ledeb.; 4 – *Picea ajanensis* (Lindl. et Gord.) Fisch. ex Carr.; 5 – *P. obovata* Ledeb.; 6 – *P. sylvestris* L.; 7 – *P. pumila* (Pall.) Regel.

мера – ITS1F и ITS4B (Gardes, Bruns, 1993) – были использованы для амплификации ITS, еще два – LR0R и LR7 (Porter, Golding, 2012) – для амплификации LSU. ПЦР проводили с помощью C1000 Touch Amplifier (Bio-Rad Laboratories, США) в 25 мкл реакционной смеси, содержащей буферный раствор с 2.5 мМ Mg²⁺, 0.2 мМ dNTP, 0.12 мМ прямого и обратного праймеров, 0.12 ед./мкл HS Taq ДНК-полимеразы (ЗАО “Евроген”) и 5 мкл раствора ДНК. Программа ПЦР включала первичную денатурацию при 95°C в течение 5 мин, 35 циклов амплификации и заключительную элонгацию в течение 10 мин при 72°C. Каждый цикл амплификации включал денатурацию 30 с при 95°C, отжиг праймеров при 55°C для ITS и 56°C для LSU в течение 45 с, элонгацию в течение 45 с при 72°C. Результаты ПЦР оценивали визуально методом электрофореза в 1.2%-м агарозном ТАЕ геле, окрашенном бромистым этидием. Длину фрагментов сверяли относительно маркера длин ДНК 100 + bp DNA Ladder (ЗАО “Евроген”, Россия) с помощью системы гель-документирования Gel Doc XR + Gel (Bio-Rad Laboratories, США).

Выравнивание производили методом Muscle; филогенетические деревья построены методом максимального правдоподобия с использованием двухпараметрической модели Kimura (Kimura, 1980) с применением гамма-распределения (+G,

5 категорий скоростей). Исходные деревья для эвристического поиска были получены автоматически с применением метода максимальной экономии. Рядом с ветвями показан процент повторяющихся деревьев, в которых ассоциированные таксоны сгруппированы вместе в бутстреп-тесте (500 повторов). Деревья нарисованы в масштабе, длина ветвей измеряется количеством замен на сайт. Все позиции с охватом сайта менее 95% для последовательностей ITS и 100% для LSU были исключены. Выравнивание, подбор наиболее подходящей модели (Nei, Kumar, 2000) и собственно построения проведены в программе MEGA7 (Kumar et al., 2016). Нуклеотидное разнообразие и нуклеотидная дивергенция были рассчитаны на основе выравнивания, не содержащего неоднозначных позиций, в программе DnaSP v. 6.12 (Rozas et al., 2017).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Биоразнообразие

В Северной Азии род *Trichaptum* представлен четырьмя видами (*T. abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum* и *T. laricinum*) с характерными для них видовыми морфологическими признаками: пластинчатый гименофор у *T. laricinum*, зубчатый у *T. fuscoviolaceum*, трубчатый у *T. abietinum* и трубчато-ирпексовидный у *T. biforme* (рис. 2).

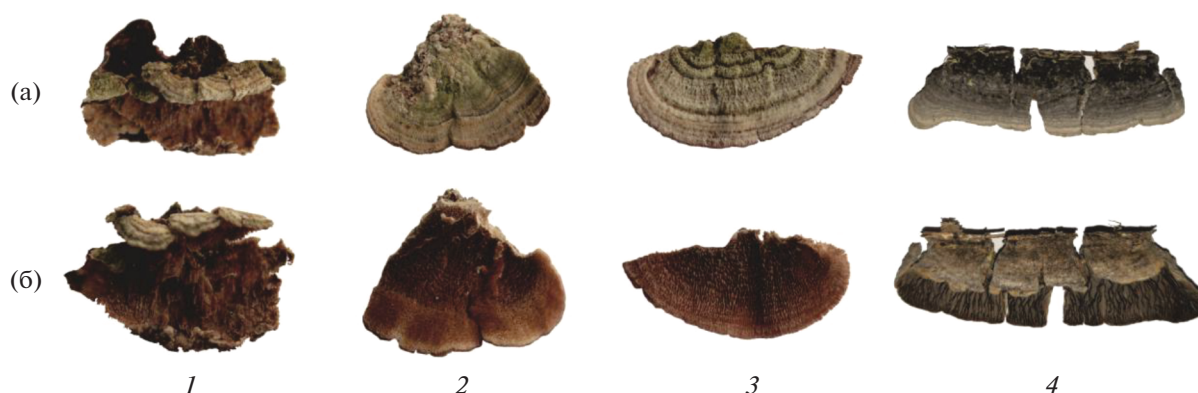


Рис. 2. Базидиокарпы (а — верхняя часть шляпки, б — гименофор): 1 — *Trichaptum abietinum* (ITS — OQ534532); 2 — *T. biforme* (ITS — OQ534537); 3 — *T. fuscoviolaceum* (ITS — OQ534540); 4 — *T. laricinum* (LSU — OQ723342). В скобках указаны номера последовательностей ITS и LSU в GenBank, полученных из данных базидиокарпов.

Молекулярно-генетический анализ последовательностей ITS показывает, что они образуют три кластера в полном соответствии со строением гименофора базидиокарпов, из которых были выделены: I — трубчатый, II — зубчатый, III — трубчато-ирпексовидный. В эти же кластеры входят и референсные изоляты соответствующих видов грибов из Германии, Канады, Китая, Кореи, США и Чехии: I — *T. abietinum*, II — *T. fuscoviolaceum*, III — *T. biforme* (рис. 3). Аналогичные результаты получены и при анализе по LSU региону: последовательности разделяются на кластеры в полном соответствии с морфологией гименофора грибов, из которых они были получены (I — трубчатый, II — зубчатый, III — трубчато-ирпексовидный, IV — пластинчатый) и в эти же клады входят и референсные последовательности LSU соответствующих видов грибов из США и Канады: I — *T. abietinum*, II — *T. fuscoviolaceum*, III — *T. biforme* и IV — *T. laricinum* (рис. 4). Можно видеть, что результаты видовой диагностики грибов и по морфологическим, и по генетическим признакам полностью совпадают. Это показывает, что а) у грибов рода *Trichaptum* строение гименофора является хорошим видовым диагностическим признаком; б) по ITS и LSU регионам рДНК они не отличаются существенно от географически удаленных популяций.

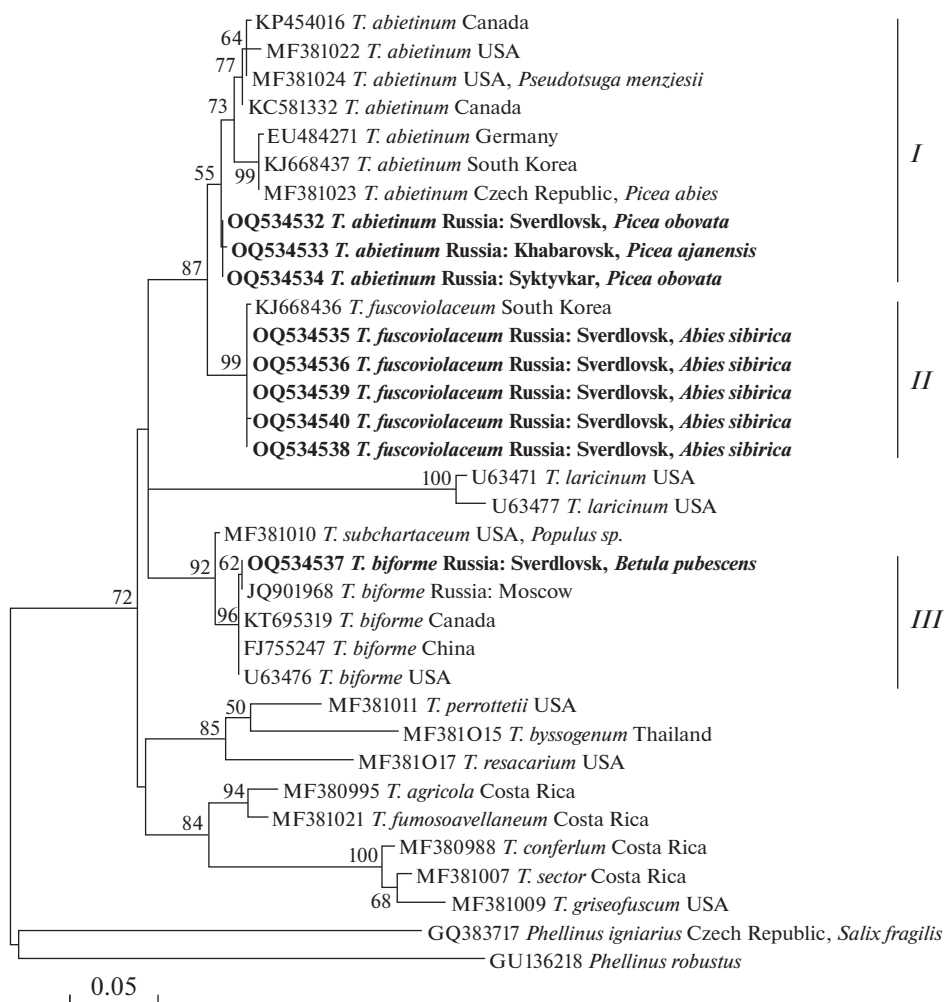
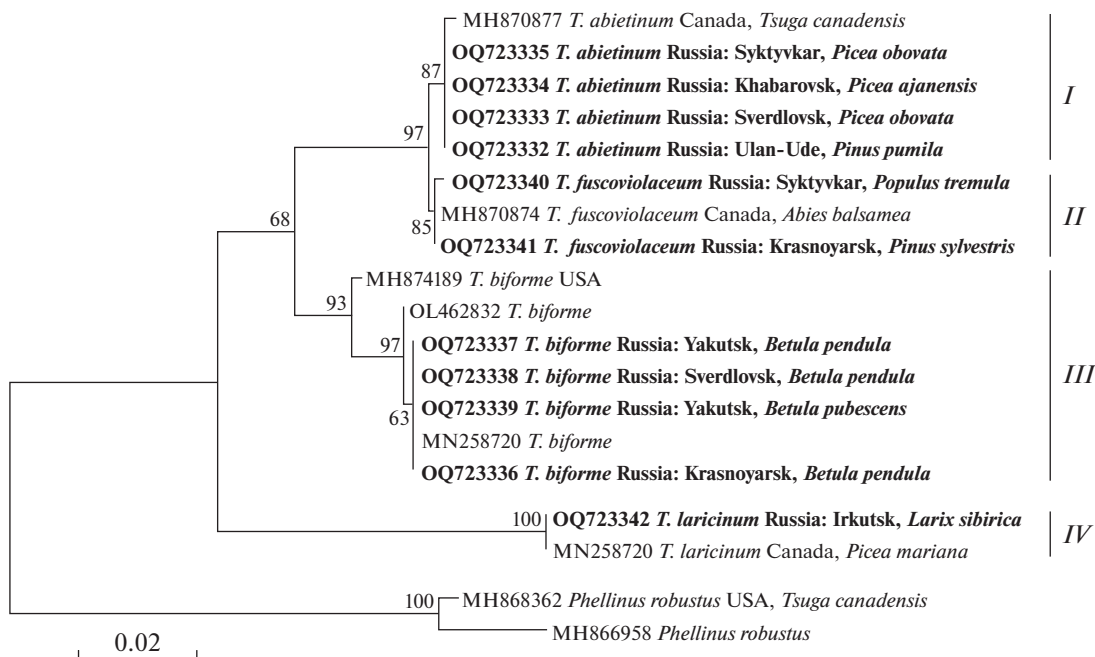
Филогенетический анализ по ITS региону показывает, что уровень дивергенции ниже всего между *T. abietinum* и *T. fuscoviolaceum*: в среднем 22.4 п.о., или 3.33%. Это соответствует среднему значению внутривидовой изменчивости ITS базидиальных грибов — 3.33% (Nilsson et al., 2008). Скорее всего, *T. abietinum* и *T. fuscoviolaceum* — это филогенетически близкие, сестринские таксоны с взаимосвязанной эволюционной историей (Kause-ruud, Schumacher, 2003). В 2–4 раза более высокая дивергенция регистрируется у *T. abietinum* и *T. fuscoviolaceum* с *T. biforme*: с *T. abietinum* она составля-

ет в среднем 61 п.о. или 9.2%, а с *T. fuscoviolaceum* — в среднем 73.4 п.о., 10.25%.

Аналогичные результаты дает и анализ последовательностей LSU: минимальная нуклеотидная дивергенция отмечается между *T. abietinum* и *T. fuscoviolaceum* (в среднем 4.5 п.о., 0.75%). Между ними и *T. biforme* она существенно более выражена: в среднем 23 п.о., 3.76% и 24.5 п.о., 4.07% с *T. abietinum* и *T. fuscoviolaceum* соответственно. Максимально и практически в равной степени от всех трех видов в филогенетическом отношении обособлен *T. laricinum*. Его дивергенция с *T. abietinum* составляет в среднем 48 п.о., 7.82%, с *T. fuscoviolaceum* — 45.5 п.о., 7.49%, а с *T. biforme* — 42 п.о., 6.53%.

В юго-восточной части Северной Азии (Амурская обл., Приморский край) Parmasto, Parmasto (1987) нашли и описали еще один вид рода *Trichaptum* — *T. quercinum* (Parmasto) Y.C. Dai. Морфологически и анатомически он очень близок к *T. biforme* и, по мнению Dai (1996), необходимы дополнительные исследования для выяснения их филогенетических связей. Основным и наиболее очевидным видовым признаком *T. quercinum*, по-видимому, является его приуроченность к *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.

В наших сборах по итогам трехлетних экспедиционных работ на Дальнем Востоке есть всего шесть базидиокарпов, собранных на *Q. mongolica* в Хабаровском и Приморском краях, которые по морфологическим признакам можно диагностировать как *Trichaptum* cf. *quercinum* (рис. 5). Это со всей очевидностью говорит о том, что данный гриб крайне редкий для Дальнего Востока. Как редкий он отмечен и в Северо-Восточном Китае (Changbai Mts.), где также встречается на *Quercus* (Dai, 1996). Учитывая крайне ограниченное количество его находок, отсутствие четких анатомо-морфологических различий с *T. biforme*, мы рассматриваем наши данные о находках этого гриба на Дальнем Востоке как предварительные, нуждающиеся в

Рис. 3. Филогенетическое дерево последовательностей ITS видов рода *Trichaptum*.Рис. 4. Филогенетическое дерево последовательностей LSU видов рода *Trichaptum*.

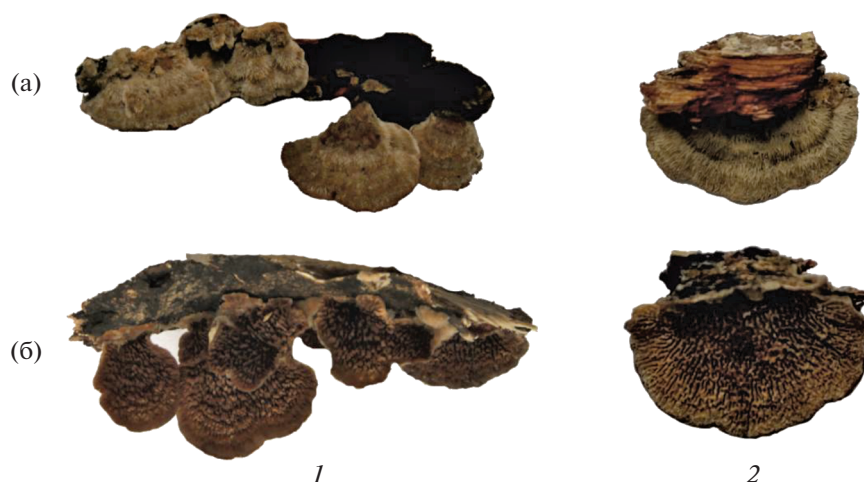


Рис. 5. Базидиокарпы *Trichaptum* cf. *quercinum* (а – верхняя часть шляпки, б – гименофор): 1 – образец, собранный с *Quercus mongolica*, Хабаровский край, окр. п. Чирки (15.08.1998), 2 – образец, собранный с *Q. mongolica*, окр. п. Лазо (6.08.2003).

уточнении с использованием молекулярно-генетических методов.

Распространение

В Северной Азии *T. abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum*, *T. laricinum* имеют широкое распространение и их ареалы в значительной степени перекрываются (табл. 3). Наибольшим относительным обилием отличается *T. fuscoviolaceum*, особенно часто он встречается на Урале, в Западной Сибири, на Алтае и Саянах. В более восточных регионах (Центральная Сибирь, Забайкалье и Прибайкалье, Амуро-Сахалинский, Северо-Притихоокеанский) количество его находок существенно (в 2–4 раза) меньше, но и здесь это самый обильный вид рода.

Как и *T. fuscoviolaceum*, *T. abietinum* и *T. biforme* представлены во всех регионах Северной Азии, но их относительное обилие заметно ниже и, в зави-

симости от региона, варьирует от 11 до 39%, а в среднем составляет около 20% (табл. 3). Наиболее часто *T. abietinum* встречается в Западной Сибири (около половины всех находок в Северной Азии), а также на Урале, Алтае и Саянах. В Центральной Сибири, Прибайкалье и Забайкалье, в Амуро-Сахалинском и Северо-Притихоокеанском регионах это уже редкий вид, представленный в наших сборах единичными экземплярами. Его нет в списке трутовых грибов Якутии (Центральная Сибирь), подготовленном Parmasto (1977), а в Магаданской обл. (Северо-Притихоокеанский регион) он как редкий вид включен в региональную Красную книгу (Sazanova, 2009).

Редким во многих регионах Северной Азии видом является и *T. biforme*. Так, он представлен единичными находками в сборах из Забайкалья и Прибайкалья, Алтайско-Саянского, Амуро-Сахалинского и Северо-Притихоокеанского регионов (табл. 3). В последнем он встречается только на

Таблица 3. Распространение и относительное обилие грибов рода *Trichaptum* в разных регионах азиатской части России: количество находок, шт./относительное обилие, %

Физико-географическая страна, регион (находок, шт.)	Виды			
	1	2	3	4
Урал (54)	8/14.8	14/25.9	29/53.7	3/9.4
Западная Сибирь (104)	25/24.0	17/16.3	44/42.3	18/56.3
Центральная Сибирь (31)	5/16.1	12/38.8	9/29.0	5/15.6
Забайкалье и Прибайкалье (18)	2/11.1	2/11.1	13/72.2	1/3.1
Алтайско-Саянская (38)	9/23.7	3/7.9	22/57.9	4/12.5
Амуро-Сахалинская (15)	5/33.3	3/20.0	6/40.0	–
Северо-Притихоокеанская (17)	4/23.6	1/5.8	12/70.6	1/3.1
Азиатская часть России в целом	58/20.9	52/18.8	135/48.7	32/11.6

Примечание. 1 – *T. abietinum*; 2 – *T. biforme*; 3 – *T. fuscoviolaceum*; 4 – *T. laricinum*; прочерк – вид не обнаружен.

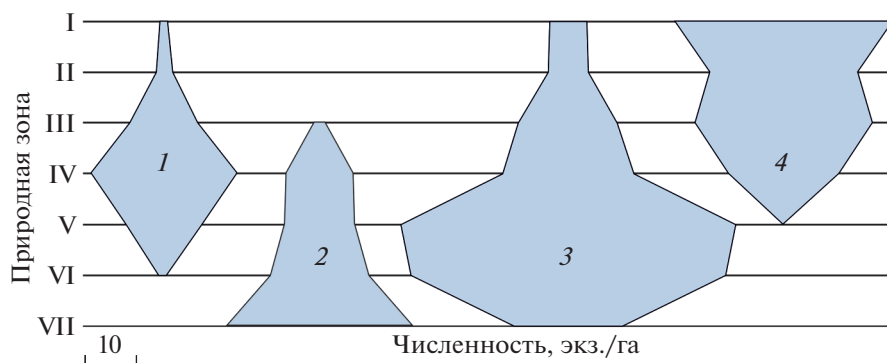


Рис. 6. Широтная динамика численности *T. abietinum* (1), *T. biforme* (2), *T. fuscoviolaceum* (3), *T. laricinum* (4) в Западной Сибири: I — лесотундра, II — предлесотундровые редколесья, III — северная тайга, IV — средняя тайга, V — южная тайга, VI — подтайга, VII — лесостепь (Mukhin, 1993).

полуострове Камчатка, а в Магаданской обл., по нашим, а также данным Sazanova (2009), отсутствует. К исключительно редким для Центральной и Северной Якутии (Центральная Сибирь) видам трутовых грибов его относит Parmasto (1977). Однако, по нашим данным, полученным через четверть века после работ Э. Пармасто, Центральная Якутия — один из тех регионов, где *T. biforme* отличается относительно высоким обилием (табл. 3).

Относительное обилие *T. laricinum* в среднем около 10% и в Северной Азии он встречается в 5 раз реже, чем *T. fuscoviolaceum* и 2 раза, чем *T. abietinum* и *T. biforme*. Более половины всех его находок приходится на Западную Сибирь, а в сборах из всех других регионов Северной Азии он представлен единичными находками (табл. 3). Наши оценки обилия *T. laricinum* в Центральной Якутии (Центральная Сибирь) и в Магаданской обл. (Северо-Притихоокеанский регион) расходятся с таковыми Parmasto (1977), Mikhaleva (1993), Sazanova (2009), которые характеризуют его как обычный для этих регионов вид. В Амуро-Сахалинском регионе *T. laricinum* нами не обнаружен, и это подтверждает данные М.А. Бондарцевой (Bondartseva, 1989), согласно которым на Дальнем Востоке этот вид не встречается.

Помимо отмеченных особенностей регионального распространения, каждый из четырех рассматриваемых видов, как было показано нами на примере Западной Сибири, имеет значительные и, как мы считаем, видоспецифичные паттерны широтного распространения (рис. 6). В соответствии с ними, *T. fuscoviolaceum* мы относим к полизональным бореально-лесостепным, *T. laricinum* — бореально-гипоарктическим, *T. abietinum* — бореальным, а *T. biforme* — бореально-лесостепным видам ксилотрофных грибов (Mukhin, 1993).

Экология

Как показывают материалы табл. 4, в Северной Азии грибы рода *Trichaptum* встречаются на дре-

весных остатках как хвойных (*Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*), так и лиственных (*Alnus*, *Betula*, *Populus*, *Salix*) деревьев. Однако преимущественно (в 78% случаев) в трофических спектрах грибов данного таксона преобладают древесные остатки хвойных, лиственная древесина в них представлена в основном *Betula* (19%), единично — *Alnus*, *Populus*, *Salix*.

Для каждого из видов рода характерен свой особый в качественном и количественном отношении спектр используемых им в качестве трофического ресурса древесных остатков. Наиболее сильно по этим характеристикам отличается *T. biforme*: его трофический спектр наиболее узкий и включает древесные остатки *Betula* и *Alnus*. У *T. laricinum* в трофическом спектре присутствуют только древесина *Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*. Основы трофических спектров *T. abietinum* и *T. fuscoviolaceum* также составляют хвойные древесные остатки, но в них присутствует и лиственный древесный дебрис. Последнее особенно выражено у *T. fuscoviolaceum*, трофический спектр которого наиболее широкий и включает как хвойную (*Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus*), так и лиственную (*Betula*, *Alnus*, *Populus*, *Salix*) древесину.

В пределах трофического спектра у каждого из видов есть древесные остатки, на которых они чаще всего встречаются — трофические преферендумы. Так, *T. abietinum* преимущественно развивается на древесных остатках *Picea* (54% находок), *T. biforme* — *Betula* (96% находок), *T. laricinum* — *Larix* (56% находок), а *T. fuscoviolaceum* с одинаковой частотой (22–27%) встречается на древесных остатках *Abies*, *Larix*, *Picea*, *Pinus* (табл. 4). Трофические спектры и преферендумы *T. abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum* и *T. laricinum* в Северной Азии близки или соответствуют таковым в Европе, и это говорит об их устойчивости и видовой специфичности.

Наиболее полно в количественном выражении эколого-трофические особенности рассматриваемой группы грибов характеризуют ширина и перекрывание их трофических ниш. Самая узкая,

Таблица 4. Трофические спектры и преферендумы (выделены жирным шрифтом) грибов рода *Trichaptum* в азиатской части России: относительная встречаемость, %

Древесные остатки (находок, шт.)	Виды			
	1	2	3	4
<i>Abies</i> (42)	17.2 (*)	—	23.0 (*)	3.1 (*)
<i>Alnus</i> (4)	— (*)	3.8	1.5	—
<i>Betula</i> (53)	1.7 (*)	96.2 (**)	1.5 (*)	—
<i>Larix</i> (57)	5.2 (*)	—	26.7 (*)	56.2 (*)
<i>Picea</i> (72)	53.5 (**)	—	23.0 (*)	31.3 (*)
<i>Pinus</i> (46)	22.4 (*)	—	22.1 (**)	9.4 (*)
<i>Populus</i> (2)	— (*)	— (*)	1.5 (*)	—
<i>Salix</i> (1)	—	—	0.7	— (*)

Примечание. 1 — *T. abietinum*; 2 — *T. biforme*; 3 — *T. fuscoviolaceum*; 4 — *T. laricinum*; (*) — древесные остатки, на которых гриб отмечен и (**) преимущественно встречается в Европе (по: Jülich, 1984; Ryvarden, Gibertson, 1994; Hansen, Knudsen, 1997).

практически минимально возможная, трофическая ниша у *T. biforme*: $B = 1.09$. Она не перекрывается или перекрывается крайне слабо с трофическими нишами других видов рода: $Ojk = 0-0.03$. В 3–5 раз более широкие трофические ниши у *T. abietinum*, *T. fuscoviolaceum* и *T. laricinum* и они существенно (на 70–80%) перекрываются (табл. 4). Коэффициент перекрывания ниш, как известно, является показателем возможной интенсивности межвидовой конкуренции (Levins, 1968; MacArthur, 1972; Vandermeer, 1972; Pianka, 1973). Соответственно этому, высокий уровень конкуренции за трофические ресурсы можно предполагать между *T. abietinum*, *T. fuscoviolaceum* и *T. laricinum*, входящих в “*Polyporus abietinus*-complex” (Burnett, 1983), и отсутствие таковой между ними и *T. biforme*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В Северной Азии род *Trichaptum* представлен четырьмя широко распространенными симпатрическими видами (*T. abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum*, *T. laricinum*) и одним редким дальневосточным видом *T. quercinum*. Они отличаются уровнем филогенетической дивергенции, паттернами географического распространения, видоспецифичными трофическими спектрами и преферендумами. Ареалы *T. abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum* охватывают Урал, Сибирь и Дальний Восток, а *T. laricinum* — Урал и Сибирь. Наиболее обычным, массовым для Северной Азии является *T. fuscoviolaceum* — эвритрофный вид, одинаково успешно развивающийся на древесине всех видов хвойных и встречающийся на лиственной древесине. *T. abietinum*, *T. laricinum* не только более редкие, но и более специализированные, нежели *T. fuscoviolaceum* в трофическом отношении виды, однако трофические ниши всех трех

видов существенно перекрываются и это позволяет предполагать активную между ними конкуренцию за трофические ресурсы. *T. biforme* — существенно обособленный в экологическом отношении вид с узкой, не перекрывающейся с другими видами рода трофической нишей.

Исследование выполнено при поддержке Российского научного фонда (проект № 22-24-00970).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Barsukova T.N. Xylotrophic basidiomycetes of the Altai State Reserve. Mikologiya i fitopatologiya. 1998. V. 32 (5). P. 11–17 (in Russ.).
- Barsukova T.N. Addition to the flora of xylotrophic basidiomycetes of the Altai State Reserve. Mikologiya i fitopatologiya. 1999. V. 33 (5). P. 319–321 (in Russ.).
- Bolshakov S.Yu., Volobuev S.V., Ezhov O.N. et al. Aphyllophoroid fungi of the European part of Russia: an annotated list of species. S.Yu. Bolshakov, S.V. Volobuev (eds.). SPbETU “LETI”, SPb., 2022 (in Russ.).
- Bondartsev A.S. Polypore fungi of the European part of the USSR and the Caucasus. Publishing House of the Academy of Sciences of the USSR, Moscow, Leningrad, 1953 (in Russ.).
- Bondartseva M.A. Definitorium fungorum Rossiae. Ordo Aphyllophorales. Fasc. 2. Familiae Albatrellaceae, Aporiaceae, Boletopsidaceae, Bondarzewiaceae, Corticiaceae (genera tubuliferae), Fistulinaceae, Ganodermataceae, Lachnocladiaceae (genus tubiliferus), Phaeolaceae, Polyporaceae (genera tubuliferae), Poriaceae, Rigidoporaaceae. Nauka, SPb., 1998 (in Russ.).
- Bondartseva M.A. To the flora of tinder fungi of Siberia. 1. Tinder fungi of Altai. Novosti sistematiki nizshikh rasteniy. 1973. V. 10. P. 127–133 (in Russ.).
- Bondartseva M.A. To the flora of tinder fungi of Siberia. 2. Tinder fungi of the Irkutsk region. Novosti sistematiki nizshikh rasteniy. 1975. V. 12. P. 192–196 (in Russ.).

- Bondartseva M.A., Uranchimeg G. Aphyllophoroid fungi of the Khentei region of Mongolia. *Novosti sistematiки nizshikh rasteniy*. 1993. V. 29. P. 41–44 (in Russ.).
- Burnett J.H. Speciation in fungi. *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1983. V. 81 (1). P. 1–14.
- Chelysheva L.P. The most important wood-decaying fungi in the drying spruce forests of Northern Sikhote-Alin. *Trudy Dalnevostochnogo nauchno-issledovatel'skogo instituta lesnogo khozyaystva*. 1965. № 7. P. 345–355 (in Russ.).
- Dai Y.C. Changbai wood-rotting fungi. 7. A checklist of the polypores. *Fung. Sci.* 1996. V. 11 (3, 4). P. 79–105.
- Farr D.F., Bills G.F., Chamuris G.P. et al. Fungi on plants and plant products in the United States. St. Paul, Minnesota, The American Phytopathological Society (APS) Press, 1989.
- Gardes M., Bruns T.D. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes – application to the identification of mycorrhizae and rusts. *Molecular Ecology*. 1993. V. 2 (2). P. 113–118.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.1993.tb00005.x>
- Gilbertson R.L., Ryvarden L. North American Polypores, vol. 2: *Megasporenia–Wrightoporia*. Oslo, Fungiflora A/S, 1987.
- Hansen L., Knudsen H. Nordic macromycetes. Vol. 3. Heterobasidioid, aphyllophoroid and gastromycetoid basidiomycetes. Copenhagen, Nordsvamp, 1997.
- Index Fungorum. CABI Bioscience, 2023. <http://www.indexfungorum.org>. Accessed 23.03.2023.
- Jülich W. Kleine Kryptogamenflora. Band IIb/1. Basidiomyceten 1. Teil. Die Nichtblätterpilze, Gallertpilze und Bauchpilze. Jena, VEB Gustav Fischer Verlag, 1984.
- Kauserud H., Schumacher T. Ribosomal DNA variation, recombination and inheritance in the basidiomycete *Trichaptum abietinum*: implications for reticulate evolution. *Heredity* (Edinb). 2003. V. 91 (2). P. 163–172.
- Kimura M. A simple method for estimating evolutionary rate of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *Journal of Molecular Evolution*. 1980. V. 16. P. 111–120.
- Ko K.S., Hong S.G., Jung H.S. Phylogenetic analysis of *Trichaptum* based on nuclear 18S, 5.8S and ITS ribosomal DNA sequences. *Mycologia*. 1997. V. 89 (5). P. 727–734.
<https://doi.org/10.2307/3761129>
- Kolesnikov B.P., Lyubarsky L.V. Wood-decaying fungi of the Eastern slopes of the middle Sikhote-Alin. *Trudy Sikhote-Alinskogo gosudarstvennogo zapovednika*. 1963. № 3. P. 59–70 (in Russ.).
- Kotiranta H., Shiryayev A.G., Spirin V. Aphyllophoroid fungi (Basidiomycota) of Tuva Republic, southern Siberia, Russia. *Folia Cryptog. Estonica*. 2016. Fasc. 53. P. 51–64.
<https://doi.org/10.12697/fce.2016.53.07>
- Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0 for bigger datasets. *Molec. Biol. Evol.* 2016. V. 33 (7). P. 1870–1874.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msw054>
- Levins R. Evolution in changing environments. Princeton Univ. Press, Princeton, 1968.
- MacArthur R.H. Geographical ecology: Patterns in the distribution of Species. New York, Harper and Row, 1972.
- Mikhaleva L.G. Preliminary materials for the study of wood-decaying aphyllophoroid fungi in Yakutia. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1993. V. 27 (5). P. 16–25 (in Russ.).
- Mukhin V., Nepriakhin I. The genus *Trichaptum* in the Asian part of Russia. Occurrence dataset accessed via GBIF.org on 2022-08-17.
<https://doi.org/10.15468/g9uf65>
- Mukhin V.A. Biota of xylotrophic basidiomycetes of the West Siberian Plain. Ural publishing company “Nauka”, Ekaterinburg, 1993 (in Russ.).
- Mukhin V.A., Kotiranta H. Wood-decaying fungi of northernmost forests in river Khatanga basin. *Mikologiya i fitopatologiya*. 2001. V. 35 (5). P. 41–47.
- Mukhin V.A., Ushakova N.V. Geoelemental composition of xylotrophic polypore fungi in Central Yakutia. In: Flora and vegetation of the cryolithozone. Part 1. Flora of permafrost: Materials of scientific and practical conference. Yakutsk, 2003, pp. 90–105 (in Russ.).
- Nei M., Kumar S. Molecular evolution and phylogenetics. Oxford University Press, N.Y., 2000.
- Nilsson R.H., Kristiansson E., Ryberg M. et al. Intraspecific ITS variability in the kingdom *Fungi* as expressed in the international sequence databases and its implications for molecular species identification. *Evolutionary Bioinformatics*. 2008. V. 4. P. 193–201.
- Nizovtsev V.A., Marchenko N.A., Prokhorov B.B. Physical-geographical natural zoning. Great Russian Encyclopedia: site [Electronic resource]. 2004–2017. www.old.bigenc.ru/geography/text/11315 Accessed 18.04.2023 (in Russ.).
- Parmasto E. Studies on Yakutian fungi. III. *Izvestiya Akademii nauk Estonskoy SSR*. 1977. P. 15–28.
- Parmasto E., Parmasto I. Variation of basidiospores in the *Hymenomycetes* and its significance to their taxonomy. *Bibi. Mycol.* 1987. V. 115. P. 1–168.
- Pianka E.R. The structure of lizard communities. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* 1973. V. 4. P. 53–74.
- Porter T.M., Golding G. Factors that affect large subunit ribosomal DNA amplicon sequencing studies of fungal communities: Classification method, primer choice, and error. *PLoS One*. 2012. 7 (4). e35749.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0035749>
- Rozas J., Ferrer-Mata A., Sánchez-Del Barrio J.C. et al. DnaSP 6: DNA Sequence polymorphism analysis of large datasets. *Mol. Biol. Evol.* 2017. V. 34 (12). P. 3299–3302.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msx248>
- Ryvarden L., Gilbertson R.L. European polypores. V. 7. Pt 2: *Meruliopsis – Tyromyces*. Fungiflora, Oslo, 1994.
- Sazanov N.A. Macromycetes of the Magadan region. North-Eastern Scientific Center FEB RAS, Magadan, 2009 (in Russ.).
- Seierstad K.S., Fossdal R., Miettinen O. et al. Contrasting genetic structuring in the closely related basidiomycetes *Trichaptum abietinum* and *Trichaptum fuscoviolaceum* (*Hymenochaetales*). *Fungal Biol.* V. 125 (4). 2021. P. 269–275.
<https://doi.org/10.1016/j.funbio.2020.11.001>
- Tolmachev A.I. Introduction to plant geography. Publishing house of LSU, Leningrad, 1974 (in Russ.).

- Vandermeer J.H. Niche theory. Ann. Rev. Ecol. Syst. 1972. V. 3. P. 107–132.
- Vasák J., Vlasák J.Jr. *Trichaptum* (Basidiomycota) in tropical America: a sequence study. Mycosphere. 2017. V. 8 (6). P. 1217–1227.
<https://doi.org/10.5943/MYCOSPHERE/8/6/8>
- Vasilyeva L.N., Nazarova M.M. Fungi of the station “Snow Valley”. In: Components of biogeocoenoses of tundra-forests of the Northern Sea of Okhotsk. Vladivostok, DVNTs AN SSSR, 1977. P. 57–61 (in Russ.).
- Vladykina V.D., Mukhin V.A., Badalyan S.M. *Daedaleopsis* genus in Siberia and the Far East of Russia. In: III Russian National Conference “Information Technology in Biodiversity Research”, vol. 2: Proceedings. Ekaterinburg, 2020. P. 17–26.
- Барсукова Т.Н. (Barsukova) Ксилотрофные базидиомикеты Алтайского государственного заповедника // Микология и фитопатология. 1998. Т. 32. № 5. С. 11–17.
- Барсукова Т.Н. (Barsukova) Дополнение к флоре ксилотрофных базидиомикетов Алтайского государственного заповедника // Микология и фитопатология. 1999. Т. 33. № 5. С. 319–321.
- Большаков С.Ю., Волобуев С.В., Ежов О.Н. и др. (Bolshakov et al.) Афиллофороидные грибы европейской части России: аннотированный список видов. С.Ю. Большаков, С.В. Волобуев (отв. ред.) СПб.: Изд-во СПбЭТУ “ЛЭТИ”, 2022. 578 с.
- Бондарцев А.С. (Bondartsev) Трутовые грибы европейской части СССР и Кавказа. М.; Л., Изд-во АН СССР, 1953. 1106 с.
- Бондарцева М.А. (Bondartseva) К флоре трутовых грибов Сибири. 1. Трутовики Алтая // Новости систематики низших растений. 1973. Т. 10. С. 127–133.
- Бондарцева М.А. (Bondartseva) К флоре трутовых грибов Сибири. 2. Трутовики Иркутской области // Новости систематики низших растений. 1975. С. 192–196.
- Бондарцева М.А. (Bondartseva) Определитель грибов России. Порядок Афиллофоровые. Вып. 2. СПб.: Наука, 1998. 391 с.
- Бондарцева М.А., Уранчимэг Г. (Bondartseva, Uranchimeg) Афиллофоровые грибы Хэнтэйского района Монголии // Новости систематики низших растений. 1993. Т. 29. С. 41–44.
- Васильева Л.Н., Назарова М.М. (Vasilyeva, Nazarova) Грибы стационара “Снежная долина”. Компоненты биогеоценозов тундролесий Северного Охотоморья. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1977. С. 57–61.
- Колесников Б.П., Любарский Л.В. (Kolesnikov, Lyubarsky) Дереворазрушающие грибы Восточных склонов среднего Сихотэ-Алиня // Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповедника. 1963. Вып. 3. С. 59–70.
- Михалева Л.Г. (Mikhaleva) Предварительные материалы к изучению дереворазрушающих афиллофоровых грибов Якутии // Микология и фитопатология. 1993. Т. 27. № 5. С. 16–25.
- Мухин В.А. (Mukhin) Биота ксилотрофных базидиомикетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: УИФ “Наука”, 1993. 231 с.
- Мухин В.А., Ушакова Н.В. (Mukhin, Ushakova) Геоэлементный состав ксилотрофных трутовых грибов центральной Якутии. Флора и растительность криолитозоны. Ч. 1. Флора криолитозоны: Мат-лы научно-практической конф. Якутск, ЯФ ГУ “Изд-во СО РАН”, 2003. С. 90–105.
- Низовцев В.А., Марченко Н.А., Прохоров Б.Б. (Nizovtsev et al.) Физико-географическое (природное) районирование. Большая Российская энциклопедия: сайт [Электронный ресурс]. 2004–2017. www.old.bigenc.ru/geography/text/11315. Просмотрено 18.04.2023.
- Сазанова Н.А. (Sazanova) Макромицеты Магаданской области. Магадан: СВНЦ ДВО РАН, 2009. 197 с.
- Толмачев А.И. (Tolmachev) Введение в географию растений. Л., Изд-во ЛГУ, 1974. 124 с.
- Челышева Л.П. (Chelysheva) Важнейшие дереворазрушающие грибы в усыхающих ельниках Северного Сихотэ-Алиня // Тр. ДальНИИЛХ. 1965. Вып. 7. С. 345–355.

The genus *Trichaptum* in North Asia

V. A. Mukhin^{a,b,#}, H. Knudsen^{c,###}, P. Corfixen^{c,####}, E. V. Zhuykova^{a,##},
I. O. Nepriyakhin^{a,#####}, and D. K. Diyarova^{a,#####}

^aInstitute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 620144 Ekaterinburg, Russia

^bUral Federal University, 620002 Ekaterinburg, Russia

^cBotanical Museum, 1123 Copenhagen, Denmark

[#]e-mail: victor.mukhin@ipae.uran.ru

^{##}e-mail: e.zhuykova@list.ru

^{###}e-mail: hknudsen23@outlook.dk

^{####}e-mail: peerc@snm.ku.dk

^{#####}e-mail: nepriyakhin_io@ipae.uran.ru

^{#####}e-mail: dasha_d@ipae.uran.ru

It is shown that in North Asia (Urals, Siberia, Far East) the genus *Trichaptum* is represented by four widespread sympatric species (*Trichaptum abietinum*, *T. biforme*, *T. fuscoviolaceum*, *T. laricinum*) and *T. quercinum* found in the Far East. The geographic range of *T. fuscoviolaceum*, *T. abietinum*, *T. biforme* cover the whole of North Asia, whereas *T. laricinum* is absent in the Far East. The revealed sympatric nature of species is based on their predominant use of wood various coniferous (*T. fuscoviolaceum*, *T. abietinum*, *T. laricinum*) and deciduous (*T. biforme*)

tree species. The widest trophic niche is in *T. fuscoviolaceum* and it overlaps by 70–80% with the niches of *T. abietinum*, *T. laricinum*. The narrowest trophic niche that does not overlap with other species of the genus is in *T. biforme*. The trophic spectra and preferences of all species in North Asia are close to those in Europe, and it shows stability and species specificity of these ecological characteristics. Phylogenetically, *T. abietinum* and *T. fuscoviolaceum* are the closest in ITS and LSU rDNA regions, while *T. biforme* and *T. laricinum* are strongly and equally distant from each other and from *T. abietinum* and *T. fuscoviolaceum*. During ITS and LSU clustering, the sequences are grouped in full accordance with the hymenophore structure of the fungi from which they were isolated; the same groups also include sequences of the corresponding fungi from Europe, China, and North America. This shows that in *T. fuscoviolaceum*, *T. abietinum*, *T. biforme*, *T. laricinum*, the structure of the hymenophore is a good diagnostic species character, and also that their North Asian populations do not show significant differences from European and North American populations. A database on diversity, distribution, ecology of fungi of the genus *Trichaptum* in North Asia has been uploaded to GBIF for public access.

Keywords: Basidiomycota, biodiversity, distribution, ecology