

УДК 582.281.21:581.9 (476)

Павел Юрьевич Колмаков

канд. биол. наук, доц. каф. фундаментальной и прикладной биологии
Витебского государственного университета имени П. М. Машерова

Pavel Kolmakov

Candidate of Biological Sciences, Associate Professor of the Department
of Fundamental and Applied Biology of Vitebsk State P. M. Masherov University

e-mail: pavel_kolmakov@list.ru

АНАЛИЗ ВИДОВОГО СОСТАВА РОДА *RUSSULA* PERS. В РЕСПУБЛИКЕ БЕЛАРУСЬ

До настоящего времени различными авторами описан 81 вид рода *Russula* Pers., найденных на территории Республики Беларусь. *Russula* spp, образующие облигатные связи с древесными породами с зональными чертами в своем распространении, определяют особенности распределения биоты рода на территории Беларуси. Первичным фактором является взаимосвязь микобионта с экологическими характеристиками дерева-хозяина, а не с составом и структурой растительного сообщества. Природные зоны отражают общую тенденцию формирования видового состава биот агарикоидных базидиомицетов рода *Russula* Pers. на территории Беларуси.

Ключевые слова: *Russula* Pers., Беларусь, видовой состав, природные зоны.

Analysis of the Species Composition of the Genus *Russula* Pers. In the Republic of Belarus

It has been known 81 species of the genus *Russula* Pers., which were found on the territory of the Republic of Belarus, so far. *Russula* spp, which form obligate relationships with tree species possessing zonal features in their distribution, determine the distribution of the biota of the genus on the territory of Belarus. The primary factor is the relationship of the mycobiont with the ecological characteristics of the host tree, and not with the composition and structure of the plant community. Natural zones reflect the general trend in the formation of the species composition of biota of agaricoid basidiomycetes of the genus *Russula* Pers. on the territory of Belarus.

Key words: *Russula* Pers., Belarus, species composition, natural areas.

Введение

Виды рода *Russula* Pers. – это значимый грибной компонент в лесах и арктических экосистемах. Они вносят в немалой степени свой вклад в грибную биомассу биогеоценозов и служат важным пищевым звеном для насекомых и животных [1–4]. Хорошо известно, что виды рода являются эктомикоризными симбионтами древесных растений [5; 6]. Представители рода отличаются разнообразием цветовой гаммы плодовых тел, анатомической неоднородностью и неясностью в своей морфологии. Поэтому часто возникают трудности в изучении их эктомикоризных связей в лесах – этнофармакологии. Сложности в определении видов этого рода являются неоспоримым фактом [7]. *Russula* spp. Беларуси принадлежат к голарктическому, амфиатлантическому, европейскому региональным географическим элементам, имеют миграционное происхождение и бореонеморальный тип ареала [8].

Целью работы являлся анализ видового состава рода *Russula* Pers. в Республике Беларусь в свете современных представлений о формировании, развитии и взаимосвязях исследуемой биоты в зависимости от степени ее изученности на определенной территории, трофической структуры и консортивных взаимоотношений с другими организмами.

Для достижения цели были поставлены следующие задачи:

1) проанализировать ключевые научные работы по видовому составу исследуемого рода на изучаемой территории;

2) привести таксономические единицы в формат, соответствующий современным представлениям;

3) выполнить сравнительный статистический анализ биоты рода Республики Беларусь;

4) сделать выводы о степени и равномерности изученности территорий на предмет наличия видового состава;

5) выявить закономерности распределения видов на изучаемой территории.

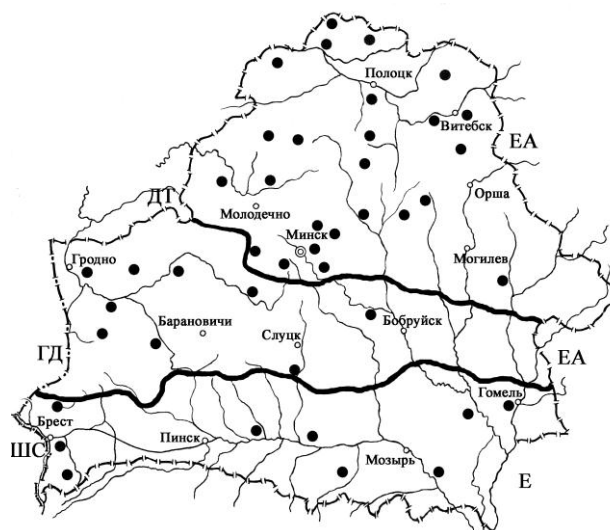
Первые конкретные упоминания о видовом составе видов рода *Russula* Pers. в Беларуси были сделаны в работах польского ботаника Ф. Блонского и являлись результатом его работы в Беловежской пуще в 1888–1889 гг. [9; 10]. В 1924 г. была организована лихеномикологическая экспедиция в Минскую и Могилевскую губернии с участием В. П. Савич, Л. И. Савич, А. Н. Беляева и Г. Н. Высоцкого. Определением материала занималась Л. А. Лебедева. По результатам исследований было опубликовано три списка грибов и миксомицетов Беларуси. В качестве видов рода *Russula* Pers. интересен второй список [11]. В Западной Беларуси (Польская Республика) изучением биоты агариковых в 1930-х гг. занималась Z. Tumiłowiczówna. В районе г. Волковыска ею были собраны некоторые виды рода [12]. С начала 1930-х гг. в Восточной Беларуси (СССР) фундамент микологических исследований был заложен В. Ф. Купревичем, в работах которого упоминались виды рода *Russula* Pers. [13]. В 1962 г. Г. И. Сержанина защитила кандидатскую диссертацию, где было отмечено 18 видов рода [14]. В дальнейшем число известных видов рода стало стремительно нарастать, что было отражено в ряде ключевых научных статей и монографий [15–18].

В 2000–2010-х гг. началось время целенаправленного изучения разнообразия видов рода. В 2003 г. Я. А. Шапорова защитила тематическую кандидатскую диссертацию «Систематика и таксономические особенности грибов порядка *Russulales*», а также издала ряд значимых монографий, где отражено наиболее полное видовое разнообразие рода в Беларуси [8; 19–21]. В начале нынешнего столетия происходило целенаправленное изучение агарикоидных базидио-мицетов Белорусско-Валдайского Поозерья. По результатам исследований в 2006 г. была защищена кандидатская диссертация «Агарикоидные базидиомицеты Белорусско-Валдайского Поозерья (в пределах Республики Беларусь и Псковской области России), а также издана в 2013 г. монография «Микобиота Белорусско-Валдайского поозерья» [22; 23]. В данных работах приводится значительный объем информации по видовому составу рода *Russula* Pers. северной части Республики Беларусь.

В классической научной литературе указывается, что распространение *Russula* spp. зависит в большей степени от состава и условий роста насаждений. Специфика развития прослеживается на основе структурной единицы фитоценоцикла – типа леса. Виды рода встречаются преимущественно в сосняках, ельниках, дубравах и в производных мелколиственных лесах. Ограничивающие факторы развития – напочвенный покров, степень увлажнения почвогрунтов [8].

При сравнительно небольшой протяженности с севера на юг территория Беларуси характеризуется четкой географической зональностью природных условий, значительно более выраженной, чем на таких же и даже больших пространствах к западу или востоку (рисунок 1).

Зональные черты обусловлены географическим положением между приморскими и континентальными, северными хвойно-лесными и южными широколиственными территориями Восточной Европы [24]. Беларусь благодаря особенностям географического положения, отличается аномальным для своей широты, более теплым и мягким климатом [25]. Основные термические параметры на территории страны изменяются с юго-запада на северо-восток [24].



Примечание – • – места сбора гербарного материала
разными коллекторами.

**Рисунок 1 – Места сбора гербарного материала
в Республике Беларусь**

Зональность растительности Беларуси характеризуется двумя геоботаническими зонами: Евразийская таежная (ЕА) с двумя подзонами дубово-темнохвойных подтаежных лесов (ДТ) и грабово-дубово-темнохвойных подтаежных лесов (ГД); Европейская широколиственно-лесная (Е) с подзоной широколиственно-сосновых лесов (ШС). Подзоны отличаются составом формаций лесной растительности или климатически замещающими типами леса тех формаций, у которых зональные элементы растительного покрова входят в состав содоминантов. Это ведущие признаки при определении границ подзон. В Беларуси ими являются границы сплошного распространения граба и ели [24].

Подзона дубово-темнохвойных подтаежных лесов (ДТ) характеризуется плакорными еловыми лесами кисличного и неморально-травяного типов. Дубравные элементы представлены в покрове, подлеске и встречаются в примеси к древесному ярусу, а также в поймах и долинах рек [24]. Южная граница подзоны проходит сразу за Минском. Севернее подзона распространяется далее на территорию Российской Федерации.

Подзона грабово-дубово-темнохвойных (ГД) лесов представлена типами еловых лесов с дубравными элементами во всех ярусах со значительной примесью широколиственных пород в древостое. Дубравы расположены в поймах рек и обычны на плакорах. В древостое дубрав, кроме ели, клена, липы, растет граб, который образует хорошо выраженный второй ярус. Дубравы здесь – полноправные компоненты лесных массивов [24].

Подзона широколиственно-сосновых (ШС) лесов характеризуется сочетанием дубовых лесов с грабом, кленом, липой, ясенем с сосновыми и широколиственно-сосновыми лесами [24]. Северная граница подзоны проходит сразу за Гомелем и Брестом. Южнее подзона распространяется на территорию Украины.

Границы геоботанических подзон характеризуют общие хронологические закономерности флоры Беларуси: вблизи них сосредоточены южные и северные границы ареалов многих видов растений [26]. Геоботанические подзоны и округа Беларуси могут быть вполне интерпретированы как флористические регионы [24].

Особенности природной зональности территории страны дают уникальные возможности для всестороннего сравнительного анализа видового состава биот, который

поможет в более полном объеме получить представление о закономерностях распределения живых организмов на исследуемой территории.

Для грибного компонента из эколого-трофической группы «Микоризообразователи» первичным фактором является взаимосвязь с экологическими характеристиками дерева-хозяина, а не составом и структурой растительного сообщества [27]. При анализе видового состава рода *Russula* Pers. нужно ориентироваться на границы ареалов пространственных древесных растений, формирующих первый ярус древостоя и являющихся эдификаторами лесных сообществ.

Материалы и методы

Обзор основан на анализе всех ключевых работ различных авторов за весь период изучения *Russula* Pers. в Беларуси, а также на сопредельных территориях [8; 15; 16; 18; 20; 21; 23; 28–31]. Использовался сравнительно-сопоставительный метод исследований. Названия видов приведены в современной интерпретации по *Index Fungorum* [32]. Материал хранится в гербариях Ботанического института имени В. Л. Комарова РАН (LE) (Санкт-Петербург), Института экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича НАН Беларуси (MSK-F) и Витебского государственного университета имени П. М. Машерова (Беларусь). Значительный гербарный материал был собран и определен в подзоне дубово-темнохвойных подтаежных лесов (ДТ) автором статьи.

Для сравнения видового состава агарикоидных базидиомицетов использовался индекс Шимкевича – Симпсона (I_{SZS}), поскольку сравниваемые биоты значительно отличаются друг от друга по количеству выявленных видов. Для построения дендрограммы в пакете программ «Statistica» методом полной связи использовалось евклидово расстояние (D_{jk}) между объектами в многомерном пространстве [33].

Результаты и обсуждения

До настоящего времени различными авторами опубликован 81 вид рода *Russula* Pers., найденных на территории Республики Беларусь (таблица).

Таблица – Виды рода *Russula* Pers., известные в Республике Беларусь

Виды	Геоботанические зоны			Виды	Геоботанические зоны		
	ЕА		Е		ЕА		Е
	п/зоны		п/зона		п/зоны		п/зона
	ДТ	ГД	ШС		ДТ	ГД	ШС
<i>R. acrifolia</i> Romagn.	*+			<i>R. maculata</i> Quél.	+	+	
<i>R. adusta</i> (Pers.) Fr.	+	+	○+	<i>R. melliolens</i> Quél.		+	○+
<i>R. aeruginea</i> Lindbl. ex Fr.	*+	+	○+	<i>R. minutula</i> Velen.	+	+	
<i>R. albonigra</i> (Krombh.) Fr.	*+	+	○	<i>R. mustelina</i> Fr.	+	+	
<i>R. alutacea</i> (Fr.) Fr.	+	+	○+	<i>R. nauseosa</i> (Pers.) Fr.	*+	+	+
<i>R. amethystina</i> Quél.	+	+	+	<i>R. nitida</i> (Pers.) Fr.	*+	+	+
<i>R. aquosa</i> Leclair	+			<i>R. ochroleuca</i> Fr.	+	+	+
<i>R. atropurpurea</i> (Krombh) Britzelm.	*	+	○+	<i>R. olivacea</i> (Schaeff.) Fr.	+	+	
<i>R. aurantiaca</i> (Jul. Schäff.) Romagn.	+	+		<i>R. pallidospora</i> J.Blum ex Romagn.	+	+	
<i>R. aurea</i> Pers.	+			<i>R. paludosa</i> Britzelm.	*+	+	○+
<i>R. aurora</i> Krombh.	+	+	○	<i>R. pectinata</i> Fr.	+		○
<i>R. azurea</i> Bres.	+	+		<i>R. pectinatoides</i> Peck	+		
<i>R. badia</i> Quél.	+		○	<i>R. pelargonica</i> Niolle	+	+	
<i>R. betularum</i> Hora	+	+		<i>R. pseudodelica</i> J. E. Lange	+		

Окончание таблицы

<i>R. brunneoviolacea</i> Crawshay	+		○+	<i>R. pseudointegra</i> Arnould & Goris	+		
<i>R. caerulea</i> Fr.	+	+		<i>R. pseudo-olivascens</i> Kärcher	+	+	+
<i>R. claroflava</i> Grove	*+	+	○+	<i>R. puellaris</i> Fr.	*+	+	○
<i>R. clavipes</i> Velen.	+			<i>R. puellula</i> Ebbesen, F. N. Møller & Jul. Schäff.	+	+	
<i>R. consobrina</i> (Fr.) Fr.	*+	+	○+	<i>R. queletii</i> Fr.	*+	+	○
<i>R. cyanoxantha</i> (Schaeff.) Fr.	*+	+	○+	<i>R. rhodopus</i> Zvára	+		
<i>R. curtipes</i> F.H. Møller & Jul. Schäff.			○	<i>R. risigallina</i> (Batsch) Sacc.	*+	+	
<i>R. decolorans</i> (Fr.) Fr.	*+	+	○+	<i>R. rosea</i> Pers.	+	+	+○
<i>R. delicata</i> Fr.	*+	+	○+	<i>R. roseipes</i> Secr. ex Bres.	+	+	+
<i>R. densifolia</i> Secr. ex Gillet	+	+	○+	<i>R. rubra</i> (Lam.) Fr.			○
<i>R. emetica</i> (Schaeff.) Pers.	*+	+	○+	<i>R. sanguinaria</i> (Schumacher.) Rauschert		+	
<i>R. exalbicans</i> (Pers.) Melzer & Zvára	*+	+	○+	<i>R. sanguinea</i> Fr.	*+	+	○
<i>R. farinipes</i> Romell	+		○	<i>R. sardonica</i> Fr.	+	+	○
<i>R. favrei</i> M.M. Moser	+			<i>R. seperi</i> Dupain	*		
<i>R. fellea</i> (Fr.) Fr.	+		○	<i>R. silvestris</i> (Singer) Reumaux		+	
<i>R. formula</i> Jul. Schäff.	+	+	○	<i>R. solaris</i> Ferd. & Winge	+		+
<i>R. foetens</i> Pers.	*+	+	○+	<i>R. sororia</i> (Fr.) Romell	+	+	
<i>R. fragilis</i> Fr.	*+	+	○+	<i>R. sphagnophila</i> Kauffman	+		
<i>R. grata</i> Britzelm.	+	+		<i>R. turci</i> Bres.	+	+	
<i>R. graveolens</i> Romell	+			<i>R. velenovskyi</i> Melzer & Zvára	*+	+	+
<i>R. grisea</i> Fr.	+	+	○+	<i>R. versicolor</i> Jul. Schäff.	+	+	○
<i>R. griseascens</i> (Bon&Gaugué) Marti	+	+		<i>R. vesca</i> Fr.	*+	+	○+
<i>R. heterophylla</i> (Fr.) Fr.	*+	+	○+	<i>R. vinosa</i> Lindblad	*+	+	+○
<i>R. innocua</i> (Singer) Romagn. ex Bon	+			<i>R. violacea</i> Qué. l.	*+	+	○+
<i>R. integra</i> (L.) Fr.	*+	+	○	<i>R. violeipes</i> Qué. l.		+	
<i>R. ionochlora</i> Romagn.		+		<i>R. virescens</i> (Schaeff.) Fr.	+		○+
<i>R. laeta</i> Jul. Schäff.	*+	+	○+	<i>R. viscida</i> Kudřna		+	○
<i>R. lilacea</i> Qué. l.	+	+	○	<i>R. xerampelina</i> (Schaeff.) Fr.	*+	+	○+
<i>R. luteotacta</i> Rea			○	Достоверные находки	74	62	34
Достоверные / Провизорные виды / Уникальные провизорные виды					81/1/1		32/18/3
Достоверные / Уникальные провизорные виды					81/4		

Примечание – + – виды, достоверно известные в Республике Беларусь; * – виды, выявленные в подзоне дубово-темнохвойных подтаежных лесов (ДТ) в южной части Псковской области России; ○ – виды, известные в подзоне широколиственно-сосновых лесов (ШС) Украинского Полесья.

Индекс доминирования Шимкевича – Симпсона (I_{szs}) равен 30 % сходства по видовому составу агарикоидных базидиомицетов из рода *Russula* Pers. и, скорее, характеризует различия между двумя биотомами Европейской широколиственно-лесной (Е) зоны с Евразийской таежной (ЕА). Практически все виды, найденные в подзоне широ-

колиственно-сосновых лесов (ШС), являются общими с таковыми других подзон (ДТ, ГД). В основном это те виды, которые не имеют зональных черт в своем распространении. Индекс Шимкевича – Симпсона (I_{SzS}) отображает степень включения «бедной» биоты в более «богатую» и самое минимальное значение сходства 30 % имеет между подзонами широколиственно-сосновых (ШС) и дубово-темнохвойных подтаежных лесов (ДТ). Микобиота грабово-дубово-темнохвойных (ГД) лесов по индексу доминирования (I_{SzS}) наиболее подобна с таковой (43 %) дубово-темнохвойных подтаежных лесов (ДТ) нежели с микобиотой (34 %) широколиственно-сосновых лесов (ШС). На рисунке 2 представлена дендрограмма сходства видового состава рода по геоботаническим подзонам.

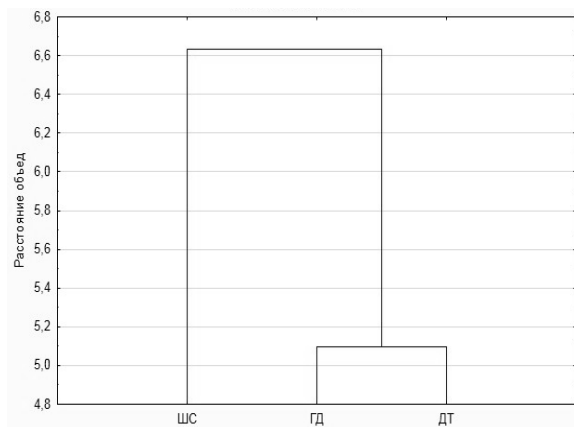


Рисунок 2 – Дендрограмма сходства видового состава агарикоидных базидиомицетов из рода *Russula Pers.* по природным подзонам (ГД, ШС, ДТ)

Различия в видовом составе более очевидны при сравнении между собой природных зон (ЕА, Е). *Russula spp.*, которые образуют облигатные связи с породами, имеющие зональные черты в своем распространении на изучаемой территории и определяют своеобразие видового состава рода.

Евразийская таежная (ЕА) зона занимает значительную часть территории Беларуси и является самой изученной в плане количества выявленных видов и наличия точек сбора гербарного материала различными коллекторами. Отличия в видовом составе рода между подзонами (ДТ и ГД) не столь ярко выражены и не так существенны. Это говорит о том, что главенствующую роль в формировании биоты рода играет состав древостоя, а не структура сообществ.

Европейская широколиственно-лесная зона (Е) занимает самую южную часть Беларуси и является своеобразной по природно-климатическим условиям, составу и структуре древостоя. Вблизи этой зоны сосредоточены южные и северные границы ареалов большого числа видов растений, и ее можно рассматривать как наиболее перспективную в плане дальнейших микологических исследований. Видовой состав рода в Европейской широколиственно-лесной зоне (Е) явно отличается и, очевидно, далеко не полностью изучен.

Наличие небольшого количества точек сбора гербарного материала коллекторами, незначительное число выявленных видов только подтверждают эти предположения. Недостаточная изученность видового состава рода на территории Украинского Полесья не дает возможности спрогнозировать присутствие провизорных видов.

Зональными чертами в своем распространении на территории Беларуси имеют ряд видов: *R. azurea* Bres., *R. caerulea* Fr., *R. favrei* M. M. Moser, *R. integra* (L.) Fr., *R. mustelina* Fr., *R. turci* Bres., *R. firmula* Jul. Schäff., *R. rhodopus* Zvára, *R. sardonina* Fr., проявляющие предпочтение к одной лесобразующей породе, имеющей зональные черты в своем распространении на территории Беларуси.

К. А. Каламээс отмечает, что *Rusula queletii* Fr. наряду с другими видами микоризообразователями встречается в районе ельников и елово-смешанных лесов восточной и центральной частей Эстонии и практически отсутствует в южной части, где распространены сухие сосновые боры [35]. В нашем случае в Беларуси *Rusula queletii* Fr. практически отсутствует в Европейской широколиственно-лесной зоне (Е), где нет сплошного распространения ели. *Russula azurea* Bres., *Russula caerulea* Fr., *Russula integra* (L.) Fr., *Russula mustelina* Fr., *Russula turci* Bres. являются микоризообразователями ели и найдены пока только в Евразийской таежной зоне (ЕА) со сплошным ареалом распространения ели в Беларуси [36]. Отсутствие таких видов, как *Russula firmula* Jul. Schäff., *Russula rhodopus* Zvára, *Russula sardonina* Fr., южнее ареала сплошного распространения ели в Беларуси отмечала Я. А. Шапорова [8]. *Russula favrei* M. M. Moser – редкий вид в Центральной Европе и встречается там преимущественно в горах и Северной Европе со сплошным ареалом распространения видов рода *Larix* [36]. В Беларуси найден только в подзоне дубово-темнохвойных подтаежных лесов (ДТ).

В географически удаленных монодоминантных дубравах, в разных подзонах и зонах, могут встречаться виды, нехарактерные для той или иной подзоны, зоны. Так, в старовозрастных разнотравно-злаковых дубравах в Евразийской таежной зоне (ЕА) были найдены виды *R. graveolens* Romell, *R. pseudointegra* Arnould & Goris, *R. seperi* Durain, которые характерны для таких же дубрав южной части Европы.

R. amethystina Quél. в хвойных лесах под елями изредка отмечен в Казахстане, Западной Европе, Дальнем Востоке, Северной Америке. В Беларуси встречается во всех зонах, подзонах. Скорее всего, в Европейской широколиственно-лесной зоне (Е) образует консорции в островных локализациях ели европейской.

Облигатность связей микоризообразователей достигает своего максимума в смешанных лесах [34]. Среди эктомикоризных базидиомицетов виды рода *Russula* spp. являются одними из наиболее распространенных. Часть видов встречается на нескольких континентах, тогда как другие – географически специфичны. Исследования показали, что *Russula* spp. могут образовывать эктомикоризу со многими видами растений из широкого спектра семейств: *Leguminosae*, *Fagaceae*, *Dipterocarpaceae*, *Pinaceae*. Таким образом, выводы о распределении, обилии и ареалах распространения растений-хозяев *Russula* spp. показывают важную роль рода в глобальном лесном массиве [37]. Из вышеизложенного следует, что подавляющее большинство видов обладают широкими ареалами распространения, и многие географические области Земли все еще остаются неизученными по распространению и видовому составу. Поэтому географические элементы, выделяемые для видов рода, далеко не всегда могут отражать реальную их стратегию распространения. Все еще огромные территории Африки, Южной Америки и Восточной Азии остаются неизученными. Скорее всего, для видовой характеристики важно в настоящее время придерживаться особенностей микоризного статуса лесов, их таксономического компонента в географическом аспекте. Известное видовое богатство рода превалирует в Северном полушарии Земли, где распространена эктомикориза, бореальные леса и доминируют деревья из семейства *Pinaceae* [38]. Экология микоризообразователей рассматривается через призму их взаимоотношений с фитобиотом [34]. Оптимум и пессимум в распространении видов рода *Russula* характеризуется в первую очередь способностью образовывать консортивные связи с фитобиотом. Чем более облигатными такие связи являются, тем более оптимальны условия их существования.

В разных географически удаленных точках Земли один и тот же микобионт ведет себя экологически по-разному и образует облигатные связи с разными фитобионтами.

Экологическую стратегию поведения микобионта можно понять, анализируя его генетическую структуру. Такие исследования могут оценить размер и постоянство отдельных генов, отношения между соседними генами и их плотность, модель пространственного распределения [37].

Таким образом, точно можно сказать, что распространение видов рода *Russula* сначала контролируется типом образуемой микоризы, консортивными взаимоотношениями с определенным кругом фитобионтов, а потом уже структурой растительных сообществ. Видовой состав глобально может отличаться только при сравнении более крупных геоботанических единиц, например как сравнение грибной биоты микоризообразователей геоботанических зон, где флористический состав древесной растительности может уже существенно различаться. В удаленных районах Земли один и тот же вид *Russula* с возможной сменой фитобионта меняет и экологические условия своего существования, тем самым обеспечивая выживаемость вида.

Заключение

Итак, видовой состав рода *Russula* Pers. на территории Беларуси изучен неравномерно, хотя отличается внушительным количеством выявленных видов. Наиболее изучена Евразийская таежная (ЕА) зона, менее – Европейская широколиственно-лесная (Е). Отличия в видовом составе рода между подзонами (ДТ и ГД) не столь ярко выражены и не так существенны по сравнению с зонами. Дальнейшее выявление видового состава рода не потеряло своей актуальности.

Практически все виды, найденные в подзоне широколиственно-сосновых лесов (ШС), являются общими с таковыми видами других подзон (ДТ, ГД). В основном это те виды, которые не имеют зональных черт в своем распространении.

В географически удаленных монодоминантных сообществах, в разных природных зонах могут встречаться нехарактерные виды, поскольку первичным фактором является взаимосвязь микобионта с экологическими характеристиками дерева-хозяина, а не с составом и структурой растительного сообщества.

Russula spp, образующие облигатные связи с древесными породами с зональными чертами в своем распространении, определяют особенности распределения биоты рода на территории Беларуси.

Распространение видов рода *Russula* сначала контролируется типом образуемой микоризы, консортивными взаимоотношениями с определенным кругом фитобионтов, а потом уже структурой растительных сообществ.

Изучение агарикоидных базидиомицетов из эколого-трофической группы «Микоризообразователи» могут быть исследованы в функциональной структуре экосистемы через консорции.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Richardson, M. J. Studies of *Russula emetica* and other agarics in a Scots pine plantation / M. J. Richardson // Transactions of the British Mycological Society. – 1970. – № 55. – P. 217–229.
2. Fogel, R. Insect Mycophagy: a preliminary bibliography (USDA Forest Service General Technical Report PNW-36.) / R. Fogel. – Portland (Oregon) : Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, 1975. – 21 p.
3. Fogel, R. Fungus consumption (mycophagy) by small animals / R. Fogel, J. M. Trappe // Northwest Science. – 1978. – № 52. – P. 1–31.

4. Rimšaitė, J. Trophic relations of fungus gnats (*Diptera*, *Mycetophilidae*) with fungi of the order *Russulales* (*Basidiomycotina*) / J. Rimšaitė // *Botanica Lithuanica*. – 2007. – № 13 (4). – P. 293–297.
5. Garders, M. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views / M. Garders, T. D. Bruns // *Canadian Journal of Botany*. – 1996. – Nr 74. – P. 1572–1583.
6. Buyck, B. Ectomycorrhizal fungi of the Guinea-Congo Region / B. Buyck, D. Thoen, R. Watling // *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*. – 1996. – Nr 104 B. – P. 313–333.
7. Miller, L. Molecular phylogeny of the genus *Russula* in Europe with a comparison of modern infrageneric classifications / L. Miller, B. Buyck // *Mycological Research*. – 2002. – Nr 106 (3). – P. 259–276.
8. Шапорова, Я. А. Руссуляльные грибы Беларуси: *Lactarius* и *Russula* (млечники и сыроежки) / Я. А. Шапорова. – Минск : Белорус. наука, 2007. – 276 с.
9. Błoński, F. Spis roślin skrytokwiatowych, zebranych w r. 1887 w Puszczy Byałowieskiej / F. Błoński // *Pam. fizjograf.* – 1888. – T. 8, cz. 3. – S. 75–119.
10. Błoński, F. Spis roślin skrytokwiatowych, zebranych lub zanotowanych w lecie w r. 1887 w Puszczy Byałowieskiej, Swisłckiej i Ladskiej / F. Błoński // *Pam. fizjograf.* – 1889. – T. 9, cz. 3. – S. 63–101.
11. Лебедева, Л. А. Второй список грибов и миксомицетов Белоруссии / Л. А. Лебедева // *Тр. Мин. болот. станции*. – 1925. – № 10. – 31 с.
12. Tumiłowiczówna, Z. 1935: Spis grzybów z okolicy Wólkowyska / Z. Tumiłowiczówna // *Pr. Zakł. systematyki roślin i Ogrodu botanicznego Univ. Stefana Batorego w Wilnie*. – 1935. – T. 8. – S. 1–19.
13. Купрэвіч, В. Ф. Грыбы Смалявіцкага раёну (Меншчына) / В. Ф. Купрэвіч // *Матэр’ялы да вывучэння флэры і фауны Беларусі*. – 1931. – № 6. – С. 3–24.
14. Сержанина, Г. И. Съедобные и ядовитые грибы БССР порядка *Agaricales* и их хозяйственное значение : автореф. ... канд. биол. наук / Г. И. Сержанина. – Минск, 1962. – 23 с.
15. Сяржаніна, Г. І. Сыраежкавыя грыбы Беларускай ССР / Г. І. Сяржаніна, З. В. Захарава // *Вес. АН БССР. Сер. біял. навук*. – 1974. – № 2. – С. 55–64.
16. Сержанина, Г. И. Шляпочные грибы Белоруссии. Определитель и конспект флоры / Г. И. Сержанина. – Минск : Наука и техника, 1984. – 407 с.
17. Сержанина, Г. И. Грибы / Г. И. Сержанина, И. Я. Яшкин. – Минск : Наука и техника, 1986. – 232 с.
18. Сяржаніна, Г. І. Базідыяльныя грыбы Беларусі: балетальныя, агарыкальныя, руссуляльныя / Г. І. Сяржаніна. – Мінск : Навука і тэхніка, 1994. – 558 с.
19. Шапорова, Я. А. Систематика и таксономические особенности грибов порядка *Russulales* : автореф. ... канд. биол. наук : 03.00.05 ; 03.00.24 / Я. А. Шапорова. – Минск, 2003. – 20 с.
20. Макромицеты, микромицеты и лишенизированные грибы Беларуси. Гербарий Института экспериментальной ботаники имени В. Ф. Купревича (MSK-F, MSK-L) / О. С. Гапиенко [и др.]. – Минск : ИВЦ Минфина, 2006. – 501 с.
21. Флора Беларуси. Грибы : в 7 т. / О. С. Гапиенко, Я. А. Шапорова – Минск : Беларус. навука, 2012. – Т. 1 : *Boletales*, *Amanitales*, *Russulales*. – 199 с.
22. Колмаков, П. Ю. Агарикоидные базидиомицеты Белорусско-Валдайского Поозерья (в пределах Республики Беларусь и Псковской области России) : автореф. дис. ... канд. биол. наук : 03.00.24 / П. Ю. Колмаков. – СПб., 2005. – 22 с.
23. Микобиота Белорусско-Валдайского поозерья / Е. С. Попов [и др.]. – М. ; СПб. : КМК, 2013. – 399 с.

24. Гельтман, В. С. Географический и типологический анализ лесной растительности Белоруссии / В. С. Гельтман. – Минск : Наука и техника, 1982. – 326 с.
25. Шкляр, А. Х. Климатические ресурсы Белоруссии и их использование в сельском хозяйстве / А. Х. Шкляр. – Минск : Выш. шк., 1973. – 432 с.
26. Парфенов, В. И. Обусловленность распространения и адаптация видов растений на границах ареалов / В. И. Парфенов. – Минск : Наука и техника, 1980. – 208 с.
27. Колмаков, П. Ю. Эколого-ценотическая характеристика *Russula exalbicans* (Pers.) Melzer & Zvára в растительных сообществах дубово-темнохвойных лесов Белорусско-Валдайского Поозерья / П. Ю. Колмаков, О. В. Созинов // Весн. Гродз. дзярж. ун-та імя Янкі Купалы. Сер. 5, Эканоміка. Сацыялогія. Біялогія. – 2023. – Т. 13, № 1. – С. 98–106.
28. Зерова, М. Я. Визначник грибів України. Базидіоміцети: екзобазидіальні, афілофоральні, кантарелальні / М. Я. Зерова, Г. Г. Радзієвський, С. В. Шевченко. – Київ : Наук. думка, 1972. – Т. 5, кн. 1. – 240 с.
29. Fungi of Ukraine: taxonomic index [Электронный ресурс] // Cybertruffle Foundation. – 2023. – Режим доступа: <http://www.cybertruffle.org.uk>.
30. Шабашова, Т. Г. Видовое разнообразие и таксономическая структура грибов в дубравах Припятского Полесья / Т. Г. Шабашова, А. О. Антонович, Д. Б. Беломесяцева // Ботаника : сб. науч. тр. – Минск, 2022. – Вып. 51. – С. 160–169.
31. Антонович, А. О. Таксономический анализ и встречаемость эколого-трофических групп агарикоидных базидиомицетов, произрастающих в условиях заповедного режима (на примере Королево-Мостовского лесничества, Национальный парк «Беловежская пуца») / А. О. Антонович // Ботаника : сб. науч. тр. – Минск, 2022. – Вып. 51. – С. 136–145.
32. Index Fungorum [Электронный ресурс] // Index Fungorum Partnership. – 2023. – Режим доступа: <http://www.indexfungorum.org>.
33. Еремеев, Е. А. Математические методы в фаунистических исследованиях : метод. пособие / Е. А. Еремеев. – Бийск : Бия, 2020. – 67 с.
34. Бурова, Л. Г. Экология грибов макромикетов / Л. Г. Бурова. – М. : Наука, 1986. – 215 с.
35. Каламээс, К. А. Экология и ресурсы пластинчатых грибов в различных типах леса Восточной Эстонии : автореф. дис. ... канд. биол. наук / К. А. Каламээс. – Тарту, 1965. – 32 с.
36. Courtecuisse R. Mushrooms and Toadstools of Britain and Europe. Lausanne (Switzerland) / R. Courtecuisse, B. Duhem. – Paris : Harper Collins, 1995. – 480 p.
37. Recent advances in population genetics of ectomycorrhizal mushrooms *Russula* spp. / P. Wang [et al.] // Mycology. – 2015. – Vol. 6, nr 2. – P. 110–120.
38. Read, D. J. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes / D. J. Read, J. R. Leake, J. Peres-Moreno // Canadian Journal of Botany. – 2004. – Vol. 82, nr 8. – P. 1243–1263.

REFERENCES

1. Richardson, M. J. Studies of *Russula emetica* and other agarics in a Scots pine plantation / M. J. Richardson // Transactions of the British Mycological Society. – 1970. – Nr 55. – P. 217–229.
2. Fogel, R. Insect Mycophagy: a preliminary bibliography (USDA Forest Service General Technical Report PNW-36.) / R. Fogel. – Portland (Oregon) : Pacific Northwest Forest and Range Experiment Station, 1975. – 21 p.
3. Fogel, R. Fungus consumption (mycophagy) by small animals / R. Fogel, J. M. Trappe // Northwest Science. – 1978. – № 52. – P. 1–31.

4. Rimšaitė, J. Trophic relations of fungus gnats (*Diptera*, *Mycetophilidae*) with fungi of the order *Russulales* (*Basidiomycotina*) / J. Rimšaitė // *Botanica Lithuanica*. – 2007. – № 13 (4). – P. 293–297.
5. Garders, M. Community structure of ectomycorrhizal fungi in a *Pinus muricata* forest: above- and below-ground views / M. Garders, T. D. Bruns // *Canadian Journal of Botany*. – 1996. – Nr 74. – P. 1572–1583.
6. Buyck, B. Ectomycorrhizal fungi of the Guinea-Congo Region / B. Buyck, D. Thoen, R. Watling // *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*. – 1996. – Nr 104 B. – P. 313–333.
7. Miller, L. Molecular phylogeny of the genus *Russula* in Europe with a comparison of modern infrageneric classifications / L. Miller, B. Buyck // *Mycological Research*. – 2002. – Nr 106 (3). – P. 259–276.
8. Shaporova, Ya. A. Russulial'nyje griby Bielarusi: *Lactarius* i *Russula* (mlichechniki i syrojezhki) / Ya. A. Shaporova. – Minsk : Bielorus. nauka, 2007. – 276 s.
9. Błoński, F. Spis roślin skrytokwiatowych, zebranych w r. 1887 w Puszczy Byałowieskiej / F. Błoński // *Pam. fizjograf.* – 1888. – T. 8, cz. 3. – S. 75–119.
10. Błoński, F. Spis roślin skrytokwiatowych, zebranych lub zanotowanych w lecie w r. 1887 w Puszczy Byałowieskiej, Swisłckiej i Ladskiej / F. Błoński // *Pam. fizjograf.* – 1889. – T. 9, cz. 3. – S. 63–101.
11. Liebiebieva, L. A. Vtoroj spisok gribov i miksomycetov Bielorusii / L. A. Liebiebieva // *Tr. Min. bolot. stancii*. – 1925. – № 10. – 31 s.
12. Tumiłowiczówna, Z. 1935: Spis grzybów z okolicy Wólkowyska / Z. Tumiłowiczówna // *Pr. Zakł. systematyki roślin i Ogrodu botanicznego Univ. Stefana Batorego w Wilnie*. – 1935. – T. 8. – S. 1–19.
13. Kuprevich, V. F. Hryby Smaliavickaha rajonu (Mienshchyna) / V. F. Kuprevich // *Mater'jaly da vyvuchennia flyory i fauny Bielarusi*. – 1931. – № 6. – S. 3–24.
14. Sierzhanina, G. I. Sjedobnyje i jadovityje griby BSSR poriadka Agaricales i ikh khoziajstviennoje znachienije : avtorief. ... kand. biol. nauk / G. I. Sierzhanina. – Minsk, 1962. – 23 s.
15. Sierzhanina, H. I. Syrajezhkavyja hryby Bielaruskaj SSR / H. I. Sierzhanina, Z. V. Zakharava // *Vies. AN BSSR. Sier. bijal. navuk.* – 1974. – № 2. – S. 55–64.
16. Sierzhanina, G. I. Shliapochnyje griby Bielorusii. Opriedielitel' i konspekt flory / G. I. Sierzhanina. – Minsk : Nauka i tiekhnika, 1984. – 407 s.
17. Sierzhanina, G. I. Griby / G. I. Sierzhanina, I. Ya. Yashkin. – Minsk : Nauka i tiekhnika, 1986. – 232 s.
18. Sierzhanina, H. I. Bazidyjal'nyja hryby Bielarusi: balietal'nyja, aharykal'nyja, russulial'nyja / H. I. Sierzhanina. – Minsk : Navuka i tekhnika, 1994. – 558 s.
19. Shaporova, Ya. A. Sistematika i taksonomichieskije osobienności gribov poriadka *Russulales* : avtorief. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.05 ; 03.00.24 / Ya. A. Shaporova. – Minsk, 2003. – 20 s.
20. Makromicety, mikromicety i likhienizirovannyje griby Bielarusi. Gierbarij Instituta ekspierimental'noj botaniki im. V. F. Kuprievicha (MSK-F, MSK-L) / O. S. Gapijenko [i dr.]. – Minsk : IVC Minfina, 2006. – 501 s.
21. Flora Bielarusi. Griby : v 7 t. – Minsk : Bielorus. navuka, 2012. – T. 1 : *Boletales*, *Amanitales*, *Russulales* / O. S. Gapijenko, Ya. A. Shaporova. – 199 s.
22. Kolmakov, P. Yu. Agarikoidnyje bazidiomicety Bielorusko-Valdajskogo Poozier'ja (v priedielakh Riestpubliki Bielarus' i Pskovskoj oblasti Rossii) : avtorief. dis. ... kand. biol. nauk : 03.00.24 / P. Yu. Kolmakov. – SPb., 2005. – 22 s.
23. Mikobiota Bielorusko-Valdajskogo Poozier'ja / Ye. S. Popov [i dr.]. – M. ; SPb. : KMK, 2013. – 399 s.

24. Giel'tman, V. S. Gieografichieskij i tipologichieskij analiz liesnoj rastitel'nosti Bielorusii / V. S. Giel'tman. – Minsk : Nauka i tiekhnika, 1982. – 326 s.
25. Shkliar, A. Kh. Klimatichieskije riesursy Bielorusii i ikh ispol'zovanie v siel'skom khoziajstvie / A. Kh. Shkliar. – Minsk : Vysh. shk., 1973. – 432 s.
26. Parfionov, V. I. Obuslovliennost' rasprostranienija i adaptacija vidov rastenij na granicakh ariealov / V. I. Parfionov. – Minsk : Nauka i tiekhnika, 1980. – 208 s.
27. Kolmakov, P. Yu. Ekologo-cenotichieskaja kharakteristika *Russula exalbicans* (Pers.) Melzer & Zvara v rastitel'nykh soobshchestvakh dubovo-tiemnokhvojnykh liesov Bielorusko-Valdajskogo Poozier'ja / P. Yu. Kolmakov, O. V. Sozinov / Viesn. Grodzien. dziarzh. un-ta imia Yanki Kupaly. Sier. 5, Ekanomika. Sacyjalohija. Bijalohija. – 2023. – T. 13, № 1. – S. 98–106.
28. Zierova, M. Ya. Vyznachnyk hrybiv Ukrainy. Bazidiomicety: ekzobazidial'ni, afiloforal'ni, kantarelal'ni / M. Ya. Zierova, H. H. Radzijejs'kyj, S. V. Shevchenko. – Kijiv : Nauk. dumka, 1972. – T. 5, kn. 1. – 240 s.
29. Fungi of Ukraine: taxonomic index [Elektronnyj riesurs] // Cybertruffle Foundation. – 2023. – Riezhim dostupa: <http://www.cybertruffle.org.uk>.
30. Shabashova, T. G. Vidovoje raznoobrazije i taksonomichieskaja struktura gribov v dubravakh Pripiatskogo Polies'ja / T. G. Shabashova, A. O. Antonovich, D. B. Bielomiesiceva // Botanika : sb. nauch. tr. – Minsk, 2022. – Vyp. 51. – S. 160–169.
31. Antonovich, A. O. Taksonomichieskij analiz i vstriechajemost' ekologo-trofichieskikh grupp agarikoidnykh bazidiomicetov, proizrastajushchikh v uslovijakh zapovednogo riezhimu (na primierie Koroliovo-Mostovskogo liesnichiestva, Nacionalnyj park «Bieloviezhskaja pushcha») / A. O. Antono-vich // Botanika : sb. nauch. tr. – Minsk, 2022. – Vyp. 51. – S. 136–145.
32. Index Fungorum [Elektronnyj riesurs] // Index Fungorum Partnership. – 2023. – Riezhim dostupa: <http://www.indexfungorum.org>.
33. Yeriemiejev, Ye. A. Matematichieskije mietody v faunistichieskiih issliedovanijakh : mietod. posobije / Ye. A. Yeriemiejev. – Bijsk : Bija, 2020. – 67 s.
34. Burova, L. G. Ekologija gribov makromicetov / L. G. Burova. – M. : Nauka, 1986. – 215 s.
35. Kalamees, K. A. Ekologija i riesursy plastinchatykh gribov v razlichnykh tipakh liesa Vostochnoj Estonii : avtorief. dis. ... kand. biol. nauk / K. A. Kalamees. – Tartu, 1965. – 32 s.
36. Courtecuisse R. Mushrooms and Toadstools of Britain and Europe. Lausanne (Switzerland) / R. Courtecuisse, B. Duhem. – Paris : Harper Collins, 1995. – 480 p.
37. Recent advances in population genetics of ectomycorrhizal mushrooms *Russula* spp. / P. Wang [et al.] // Mycology. – 2015. – Vol. 6, nr 2. – P. 110–120.
38. Read, D. J. Mycorrhizal fungi as drivers of ecosystem processes in heathland and boreal forest biomes / D. J. Read, J. R. Leake, J. Peres-Moreno // Canadian Journal of Botany. – 2004. – Vol. 82, nr 8. – P. 1243–1263.

Рукапіс паступіў у рэдакцыю 16.11.2023