
ПРИРОДНЫЕ ПРОЦЕССЫ И ДИНАМИКА ГЕОСИСТЕМ

УДК 582.284

ШИРОТНЫЕ ИЗМЕНЕНИЯ РАЗНООБРАЗИЯ ГРИБОВ НА МОДЕЛЬНОЙ ТРАНСЕКТЕ ЕВРАЗИИ

© 2018 г. Антон Г. Ширяев

Институт экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург, Россия

E-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com

Поступила в редакцию 07.12.2016 г.

Аннотация. Рассмотрено изменение таксономической, морфологической и субстратной специфики распространения клавариоидных грибов на оман-уральской меридиональной трансекте, протянувшейся вдоль 58° в.д. на 6300 км., от 20 до 80° с.ш. Работы проведены на примере двух масштабов. Первый – ячейки, по 100 тыс. км² внутри 12 широтных зон (каждая по 5° широты), от тропических пустынь Аравского п-ова до полярных пустынь архипелага Новая Земля. Второй – локалитеты площадью по 100 км², расположенные внутри 12 широтных ячеек; всего 50. Для обоих масштабов установлены пики видового богатства грибов в близких диапазонах широт, от 50 до 60° с.ш. для ячеек (в подтаежных и южнотаяжных лесах), и 50–65° с.ш. Со снижением широты число видов уменьшается почти до нуля. Подобные результаты свидетельствуют о том, что распределение клавариоидных грибов с севера на юг не соответствуют “классическому” широтному градиенту разнообразия. Число видов в ячейках полярных и тропических пустынь – схоже, а среднее число видов в локалитетах, расположенных в тропических пустынях, ниже по сравнению с арктическими аналогами. Наиболее богатые локалитеты соответствуют ячейкам со среднегодовыми температурами 1.1–4.5 °С. Доля видов с мелкими неразветвленными базидиомами положительно коррелирует с широтой, также как доля видов герботрофов. Отрицательная корреляция установлена для видов на листьях, а доля напочвенных видов относительно постоянна на всем протяжении трансекты. Доля широко распространенных видов, для обоих масштабов, максимальна на пустынных “концах” трансекты, тогда как самая низкая – в средних широтах, характеризуемых самым высоким числом видов. Подобное распределение микобиоты отражает биоклиматическую специфику трансекты: широкое распространение крио- и аридных пустынь, а также степей в которых отсутствуют специфичные виды. Распределение грибов в большей степени демонстрирует не закономерность изменения разнообразия с широтой, а правило лимитирования в экстремальных условиях, для которого характерно уменьшение видового богатства с ростом пессимальности условий.

Ключевые слова: пространственное распределение, разнообразие, климат, осадки, температура, широтный градиент, оман-уральская меридиональная трансекта, база данных, биогеография, правило Раппорта, Basidiomycota.

DOI: 10.7868/S258755661803007X

LATITUDINAL CHANGES IN DIVERSITY OF FUNGI AT THE MODEL TRANSECT OF EURASIA

Anton G. Shiryaev

Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch, Russian Academy of Sciences, Yekaterinburg, Russia

E-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com

Received December 07, 2016

Abstract. Changes in taxonomic, morphological and substrate specificity of distribution of clavarioid fungi were studied at the Oman-Ural longitudinal transect covered over 6300 km from 20° to 80° northern latitude, along 58° eastern longitude. The works were carried out in two scales. First of scale is cells by 100000 km² inside 12 latitudinal zones, each by 5° latitude, from the tropical deserts of Arabic Peninsula to the Arctic deserts of Novaya Zemlya Islands. Second scale is 50 localities, by 100 km² area, situated inside 12 latitudinal cells

(as in previous scale). For both scales peaks of species richness of fungi in the close ranges of latitudes, from 50 to 60° N latitude for cells in taiga and south-taiga forests, and 50–65° N latitude, are established. The number of species is reduced to almost zero with decreasing latitude. Such results indicate that the distribution of clavarioid fungi from North to South does not correspond to the “classical” latitudinal gradient of diversity. The number of species in the cells of the Arctic and tropical deserts is similar, and the mean number of species in the localities situated in the tropical deserts is lower than in the Arctic counterparts. The richest localities correspond to cells with average annual temperatures from +1.1 to +4.5 °C. The share of species with small and unbranched fruitbodies positively correlated with latitude, as well as the share of species of saprotrophic grass-inhabited taxons. The negative correlation is established for leaves-inhabited taxons, and the share of ground species is relatively constant throughout the entire transect. The share of widespread species, for both scales, is maximal at the desert “ends” of transect, whereas is minimal in the middle latitudes, characterized by the highest number of species. This distribution of the microbiota reflects the bioclimatic specificity of transect: a wide spreading of cryo- and arid deserts, and steppes, in which there are no specific species. The distribution of fungi in a greater degree demonstrates no pattern of changes in diversity with latitude, but the rule of limiting under extreme conditions, which is characterized by a decrease in species richness with increasing pessimal conditions.

Keywords: spatial distribution, diversity, climate, precipitation, temperature, latitudinal gradient, Oman-Ural longitudinal transect, database, biogeography, Rapoport’s rule, Basidiomycota.

Введение. Широтный градиент разнообразия, известный как правило Уоллеса, — одна из самых ярких закономерностей пространственного распределения видов в современной биосфере, которая предполагает максимальное видовое богатство близ экватора, снижающееся по мере приближения к полюсам [18]. Подобные биогеографические построения преимущественно базируются на примерах распределения животных и растений, различных групп организмов распространенных на суше и в море [24]. Существование широтного градиента часто связывают с неравномерностью распределения тепла по поверхности планеты, тем не менее общепринятого объяснения этому феномену не существует [22]. Это отражается в том, что для некоторых групп организмов отмечена обратная тенденция, или же пик богатства приходится на средние широты.

Однако данные о закономерностях распределения представителей Царства Грибов, одной из крупнейших групп организмов планеты, не учитываются в подобных исследованиях [14], хотя изучение данной проблемы в микологии проводится давно [12, 23]. За последнее десятилетие, благодаря использованию генетических методов было установлено, что грибам в целом характерен широтный градиент разнообразия с пиком видового богатства в тропиках [27]. Эта закономерность касается, преимущественно микромицетов, тогда как иные тенденции установлены для многих групп макромицетов [13, 25, 27], а также других групп криптогамных организмов: лишайников и мохообразных [17, 19]. В связи с изложенным выше исследование пространственной изменчивости разнообразия различных групп грибов представляет значительный интерес.

Для грибов-макромицетов многие результаты, полученные за последнее десятилетие, выявлены на основе анализа “невидимого, подземного” разнообразия (below ground): мицелия, различных покоящихся стадий, тогда как о распределении плодовых тел (above ground diversity) пока проблематично делать однозначные выводы [16, 27]. До сих пор неизвестно, как изменяется видовое богатство (базиდიом) грибов-макромицетов на различных пространственных градиентах и при изменении площади исследования.

В данной работе изучение широтного градиента разнообразия в континентальном масштабе проводится на примере модельной группы базидиальных макромицетов (Basidiomycota) — клавариоидных (рогатиковых) грибов. Клавариоидные — это не таксономическая или филогенетически обособленная группа, а одна из морфологических групп (жизненная форма) афиллофоровых грибов [8]. Они имеют заметные плодовые тела, масса которых достигает 10 кг при диаметре до 60 см. Клавариоидные грибы распространены на всех материках от полярных ледников и высокогорий до тропических пустынь и экваториальных дождевых лесов. Они играют важную роль в большинстве биомов суши, входя в состав трех основных функциональных групп — сапротрофов, паразитов и симбионтов, тем самым они участвуют в ключевых биосферных процессах: почвообразовании и круговороте основных биогенов.

Многолетние исследования географического распределения видового богатства этой группы грибов в 12 широтных зонах (каждая в 5° широты) от Атлантического до Тихого океана в пределах Евразии и Африки севернее экватора (ЕАСЭ) позволили установить, что максимум видового богатства соответствует диапазону широт 40–55° с.ш.,

снижаясь на треть к экватору [8], при этом в природно-зональном отношении пик приходится на подтаежные леса. Т.е. распределение разнообразия клавариоидных грибов не соответствует правилу Уоллеса в классическом виде. Но как изменятся распределение видового богатства в отдельных секторальных частях ЕАСЭ, на модельных меридиональных трансектах? Изменится ли распределение видового богатства при изменении площади исследованной территории?

В ЕАСЭ, первые итоги исследования ячеек (площадью 100 тыс. км²), проведенные в пределах Новоземельско-уральской горной страны (от 48 до 80° с.ш.), свидетельствуют, что пик видового богатства приходится на регионы в пределах $56 \pm 2^\circ$ с.ш., в подтаежных и южнотайжных экосистемах [4]. Исходя из географического положения Урала, протянувшегося узкой полосой вдоль 58° в.д., эта широтная трансекта была продолжена до Омана (самой близкой к экватору территории суши). При увеличении длины трансекты результат остается таким же: распределение видового богатства грибов не соответствует правилу Уоллеса в классическом виде, так как пики видового богатства приходятся на диапазоны широт 50–60° с.ш. для крупных ячеек и 52–59° с.ш. для отдельных локалитетов (на подтаежные и южнотайжные леса), где выявлено 116–129 и 75–79 видов, соответственно [11]. Данная работа является

продолжением исследований на меридиональной трансекте Оман–Урал.

Цель работы — изучение характера изменения таксономической и эколого-морфологической структуры клавариоидных грибов в двух разных масштабах вдоль оман-уральской меридиональной трансекты, протянувшейся от тропических до арктических пустынь. Данное исследование позволит установить природно-климатические факторы детерминирующие разнообразие микобиоты.

Район исследования. Оман-уральская меридиональная трансекта протянулась вдоль 58° в.д. почти на 6300 км, от 20 до 80° с.ш., от аридных тропических пустынь Омана, расположенных на восточной оконечности Аравийского п-ова, до арктических пустынь северной оконечности Северного острова Новой Земли (рис. 1). Она пересекает области с Тропическим, Субтропическим, Умеренным, Субарктическим и Арктическим типами климата в пределах Омана, Ирана, Туркменистана, Узбекистана, Казахстана и России. Исследование клавариоидных грибов на трансекте проводилось в течение 20 лет [11].

Изучено распределение разнообразия грибов в 2-х масштабах. В первом — рассмотрены ячейки, встроенные в широтные зоны по 5° широты, в среднем размерами 555.5×180 км. Площадь каждой ячейки около 100 тыс. км². Изучены 12 широтных ячеек, расположенных с юга на север, от 20

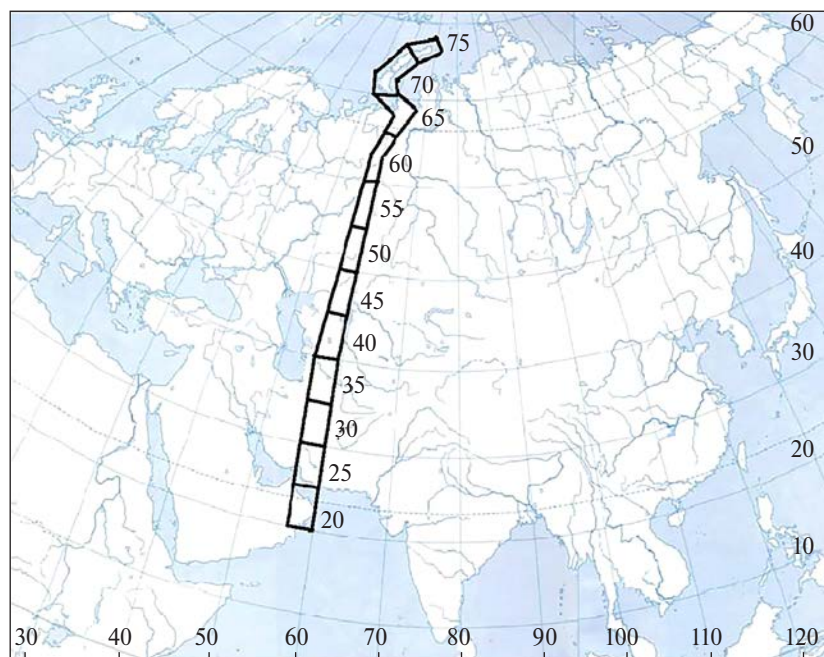


Рис. 1. Схематическое изображение оман-уральской трансекты подразделенной на 12 ячеек (по 5° широты), от 20 до 80° северной широты.

до 80° с.ш. Обозначения ячеек в тексте даны по начальному градусу широты (с юга на север), например, ячейка 60° с.ш. соответствует диапазону широт от 60°00' с.ш. до 64°59' с.ш. Во втором масштабе — изучены 50 локалитетов площадью 100 км² каждый, распределенных внутри 12 ячеек (из предыдущего масштаба). В горных районах Урала локалитеты строго вписаны в границы высотных поясов (например, среднетаежного, подтаежного и т.п.). Перечень ячеек и локалитетов, список видов грибов, видовое богатство в каждом локалитете и принципы сбора материала подробно изложены в работе [11].

Все данные внесены в базу данных CLAVARIA^{WORLD}, которая составляется автором и регулярно пополняется новыми данными на основе анализа всего возможного материала по клавариоидным мира (изучение гербарных образцов, он-лайн баз данных, различные публикации, экспедиции автора). База данных насчитывает более 74000 единиц записей, среди которых, порядка 12000 записей касаются клавариоидных грибов на изученной трансекте.

Методы исследований. Основные исследования проведены для ячейки площадью в 100 тыс. км², тогда как изучение локалитетов в 100 км² — вспомогательные [11]. Число видов в ячейках — это общее число видов, которое выявлено во всех локалитетах, расположенных внутри соответствующей ячейки. Для установления связи между видовым богатством и климатическими параметрами рассчитан коэффициент корреляции Спирмена (r_s). Оценка различий богатства локалитетов проведена по U-критерию Манна-Уитни. Сходство ячеек изучено с помощью кластерного анализа, проведенного в пакете STATISTICA 8.0, использован метод Варда и Евклидово расстояние. Оценки средней годовой температуры и количество осадков получены из базы данных WorldClim (www.worldclim.org).

Широтное изменение микобиоты рассмотрено по трем группам показателей, традиционно применяемых при исследовании клавариоидных грибов [8, 26]: таксономические, морфологические и субстратные. Таксономические показатели включают изменение числа видов и родов; видовую насыщенность рода; долю двух крупнейших родов клавариоидных в мире — *Typhula* (таежный, или аркто-бореальный род) и *Ramaria* (неморальный, неморально-субтропический); соотношение числа видов родов *Typhula* и *Ramaria*. В последнем случае, если преобладают тифуловые грибы, соотношение принято выше нуля, если рамариевые — ниже нуля (например, 3.5 и –2.1, соответственно). Из морфологических показателей рассмотрены: 1) изменение

долей двух форм роста клавариоидных (с неразветвленными, т.е. простыми (*Cl*), и разветвленными, т.е. коралловидными (*Co*), базидиомами); 2) их соотношение (морфологический коэффициент, *MC*); 3) доля мелко- (0.01–3 см в высоту) и крупноплодных (3–50 см) видов и 4) их соотношение (коэффициент размера базидиом, *BSC*). Субстратные показатели включают изменение долей видов объединенных в следующие группы: виды формирующие плодовые тела на почве (s), подстилке (p), травах (g), листьях (l), древесине (w), мхах (m).

Результаты и обсуждение. Таксономическое богатство. Наиболее высокие показатели видового богатства (116–129 видов) соответствуют ячейкам, расположенным в диапазоне широт 50–60° с.ш., тогда как южнее и севернее показатели резко снижаются (таблица). Для тропических и арктических пустынь установлено минимальное число видов (3 и 4, соответственно).

По результатам кластерного анализа очевидны различия между (суб)тропическими и умеренно-арктическими микобиотами (рис. 2). В общий “тропический” кластер объединились три самые южные ячейки (20, 25 и 30° с.ш.), характеризующиеся схожим набором видов грибов ассоциированных с аридно-пустынной (суб)тропической растительностью. Ячейка 35° с.ш. входит в один кластер с 50° с.ш., благодаря отсутствию типично-северных и большому числу неморальных видов, развивающихся во фрагментах широколиственных гирканских лесов на восточной оконечности хр. Эльбурс (в Северо-восточном Иране) и хр. Копетдаг, а также в широколиственных лесах и степях Южного Урала. Отдельную группу образуют три “арктические” ячейки (75, 70 и 65° с.ш.), включающие

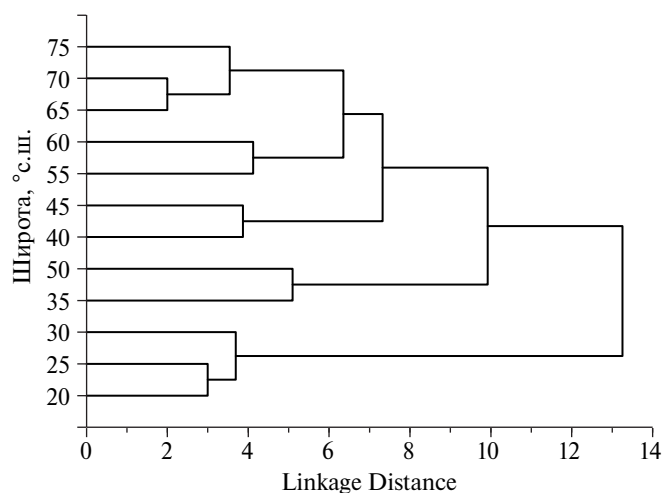


Рис. 2. Сходство видового состава клавариоидных грибов 12 широтных ячеек.

Таблица. Таксономические, морфологические и субстратные параметры клавариоидных грибов для 12 широтных ячеек на оман-уральской трансекте

Параметр	Широтные ячейки, ° с.ш.											
	75	70	65	60	55	50	45	40	35	30	25	20
число видов (S), шт.	4	22	50	91	129	116	48	20	41	12	7	3
число родов (G), шт.	2	5	13	14	18	16	11	8	13	10	6	3
S/G	2.0	4.4	3.8	6.5	7.2	7.2	4.4	2.5	3.1	1.2	1.2	1.0
Typhula/Ramaria	10	10	4.8	1.2	1.2	−1.2	2.1	9	1.1	1.5	10	10
видов с простыми плт. (Cl), %	100	88	78	58	57	48	50	67	45	36	50	33
разветвленными (Co), %	0	12	22	42	43	52	50	33	55	64	50	67
MC	10	7.5	3.5	1.4	1.3	−1.1	±1.0	2.0	−1.2	−1.8	±1.0	−2.0
видов мелкоплодных, %	100	77	52	42	53	38	42	42	33	36	33	33
крупноплодных, %	0	23	48	58	57	62	58	58	66	64	67	67
BSC	10	3.2	1.1	−1.4	−1.1	−1.6	−1.4	−1.4	−4.8	−1.8	−3.0	−2.0
видов на почве, %	50	32	32	39	43	50	41	42	48	55	62	67
травах, %	50	42	39	24	14	15	30	38	11	0	0	0
листьях, %	0	9	9	9	12	11	11	10	12	15	12	33
древесине, %	0	6	6	12	15	12	9	0	10	12	12	0
подстилке, %	0	6	8	12	15	11	10	10	12	14	12	0
мхах, %	0	6	6	4	2	0	0	0	0	0	0	0
среднее число видов в локалитете	2.4	13.4	27.4	65.2	74.8	66.8	19.0	6.2	15.5	4.7	3.3	1.3
число локалитетов	3	5	5	5	5	5	4	4	4	3	3	4

комплексы видов грибов, адаптированные к существованию севернее арктической границы леса.

При изучении крупных территорий Северной Евразии показано, что таксономическое богатство многих групп макромицетов, в большей степени зависит от уровня увлажнения по сравнению с температурой [15]. На изучаемой трансекте установлен высокий уровень линейной зависимости ($r_s = 0.95$; $p < 0.0001$) между числом видов грибов и среднегодовым количеством осадков для ячеек (рис. 3): богатство грибов составляет минимальные 3 вида при 89 мм/год осадков в Омани, возрастая до максимальных 129 видов при 680 мм/год. Получена параболическая зависимость между числом видов и среднегодовой температурой, ее пик приходится на диапазон среднегодовых температур от 1.1 до 4.5 °С. Исследованная зависимость статистически незначима ($r_s = -0.35$; $p > 0.05$). При рассмотрении по отдельности “южных” (суб)тропических и “северных” умеренно-арктических районов

оказывается, что для “южных” регионов, фактор увлажнения более значим ($r_s = 0.98$; $p < 0.0001$), по сравнению с температурой ($r_s = -0.74$; $p < 0.05$), тогда как для “северных”, оба фактора статистически значимы: количество осадков ($r_s = 0.89$; $p < 0.001$) и температура ($r_s = 0.89$; $p < 0.01$).

Среди 50 исследованных локалитетов наиболее богатыми оказались те, которые расположены в двух самых богатых ячейках (50 и 55° с.ш.), а также в ячейке 60° с.ш.: среднее число видов в них составляет 65.2–74.8 (см. таблицу, рис. 4). Минимальное среднее число видов отмечено в арктических криофильных и тропических/умеренных аридных пустынях. В арктических пустынях нет локалитетов, где не были бы выявлены клавариоидные (среднее число видов 2.4), тогда как в аридных пустынях Омани половина изученных локалитетов характеризуются нулевым видовым богатством (среднее число видов 1.3). Схожее число и набор видов грибов выявлены в локалитетах, соответствующих

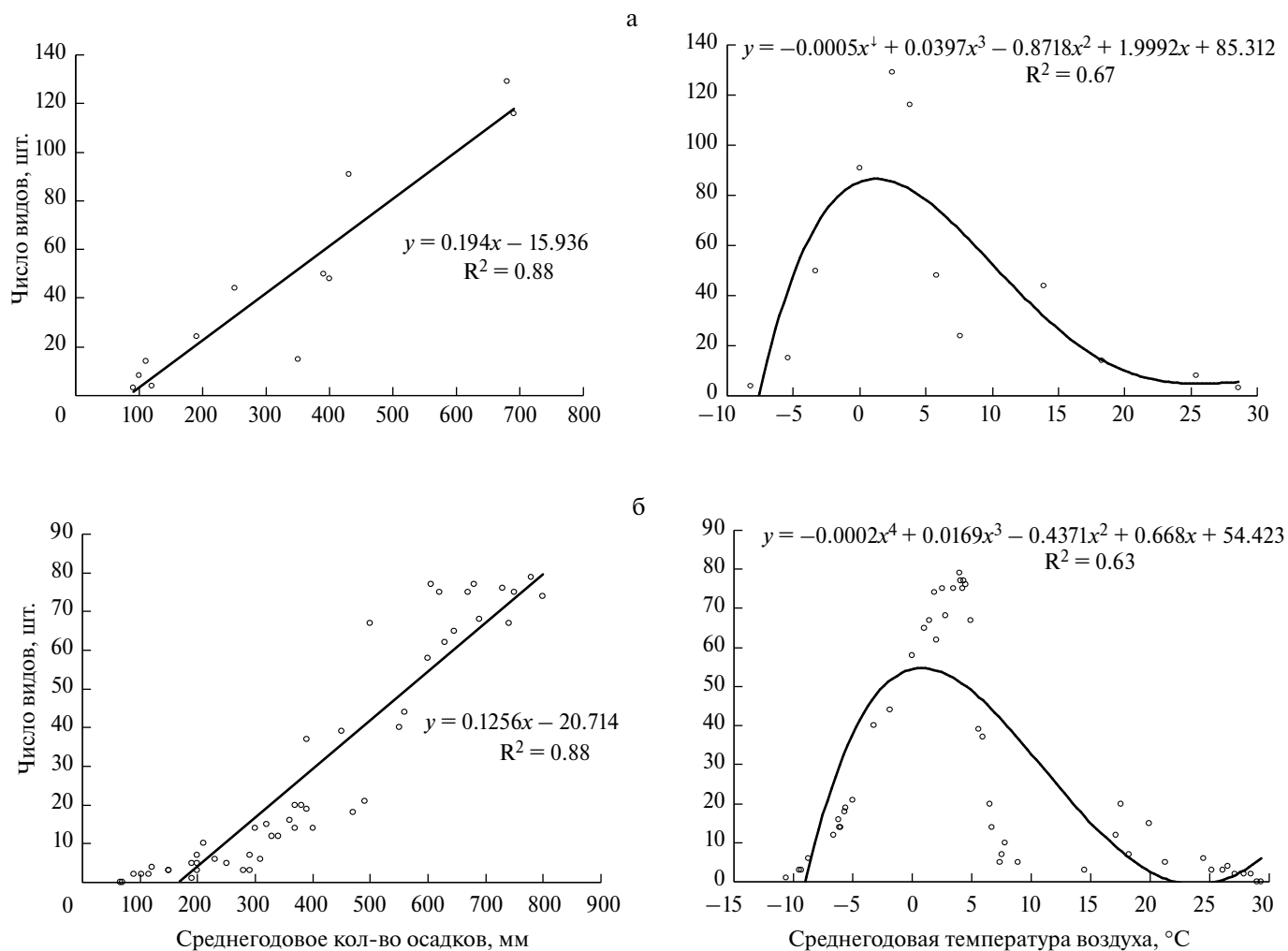


Рис. 3. Связь видового богатства клавариоидных грибов со среднегодовым количеством осадков (а) и температурой воздуха (а) для ячеек ($n = 12$) и (б) локалитетов ($n = 50$).

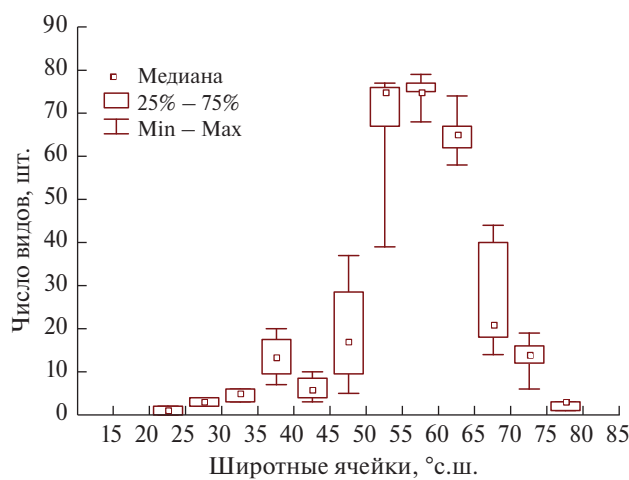


Рис. 4. Диапазон значений видового богатства клавариоидных грибов в различных широтных ячейках на оман-уральской меридиональной трансекте.

арктическим пустыням архипелага Земля Франца-Иосифа [9]. Самые богатые локалитеты расположены в наиболее богатых ячейках и соответствуют диапазону широт от 53 до 59° с.ш. [11]. Для ячеек по числу видов арктические и тропические пустынные области близки (4 и 3 вида соответственно), а для уровня локалитетов они различаются (критерий Манна-Уитни, $U = 3.0$, $p < 0.05$). Высокий уровень положительной корреляции выявлен между числом видов в локалитетах и среднегодовым количеством осадков ($r_s = 0.96$, $p < 0.001$), а также среднегодовой температурой воздуха ($r_s = -0.37$, $p < 0.001$). Это косвенно подтверждает большую значимость уровня влажности по сравнению с температурным фактором для дифференциации уровня видового богатства клавариоидных грибов.

Отмеченные изменения числа видов клавариоидных грибов для обоих масштабов, не соответствует широтному градиенту в классическом виде: увеличению видового богатства от полюсов к экватору. Схожий результат недавно был получен и для более крупных территорий – на примере 12 широтных зон по 5° широты от Атлантического до Тихого океана в пределах ЕАСЭ, где богатейшие зоны соответствуют 40–55° с.ш., тогда как к экватору число видов снижается на треть [8].

Несомненно, стоит отметить специфику исследуемой трансекты, которая характеризуется континентальными условиями. Здесь, аридные степи и пустыни простираются от тропических районов до 50° с.ш., а, как известно, аридные районы крайне бедны клавариоидными, которых можно считать гигрофилами, так как пики их богатства

приходятся на гумидные регионы [8]. Среди изучаемой группы грибов нет специфических видов для пустынь и тундр.

Ни один вид клавариоидных грибов не выявлен во всех 12 ячейках. 95% видов собраны не более чем в 8 ячейках, а в половине ячеек собрано 87.5% видов. 63% (101) видов характеризуются узким распространением – выявлены не более чем в 3 ячейках, а 20% (32) видов – широким, собраны более чем в 6 ячейках. При этом на широтном градиенте доля видов-убиквистов (выявленных в 6–11 ячейках) оказывается максимальной на “краях” трансекты, а доля узко распространенных видов (выявленных в 1–3 ячейках) в этих ячейках минимальна (рис. 5). Самый низкий уровень доли убиквистов (28%) соответствует наиболее богатым и сложно устроенным микобиотам (от 50 до 60° с.ш.). В аридных условиях способны существовать исключительно виды-убиквисты. Доля узко распространенных видов достигает максимального уровня в диапазоне широт 50–60° с.ш., снижаясь до нуля в тропических районах. Таким образом, распределение клавариоидных грибов на изучаемой трансекте (в рассмотренных масштабах) не соответствует правилу Рапопорта, постулирующему, что в высоких широтах преобладают виды широкого распространения, а в низких – ограниченного, эндемичные для небольших физико-географических тропических районов. Однако для более крупных территорий, в пределах ЕАСЭ, при изучении широтных зон в 5° широты от Атлантического до Тихого океанов, для клавариоидных установлена применимость правила Рапопорта [8].

Если рассматривать только “умеренно-лесную” часть трансекты, то распределение клавариоидных соответствует правилу Рапопорта: доля убиквистов возрастает линейно с 28 до 59%, от 50 к 70° с.ш. ($r_s = 0.96$, $p < 0.00001$), а доля видов узкого распространения снижается до минимума. Со снижением размера изученной площади выше описанная схема не меняется, лишь в локалитетах, расположенных в центральных ячейках несколько возрастает доля убиквистов (до 37%), за счет видов рода *Typhula*, широко распространенных во всех природных зонах Северной Евразии [8, 9].

Схожая тенденция установлена и для показателей родового богатства в ячейках, где пик также соответствует диапазону широт от 50 до 60° с.ш. (см. таблицу). В направлении Арктики и экватора число родов снижается. Аналогичные результаты выявлены и при изучении распределения локалитетов – пик родового богатства приходится на 53 и 56° с.ш., т.е. на гемибореальную и южно-таежную подзоны. Видовая насыщенность рода также

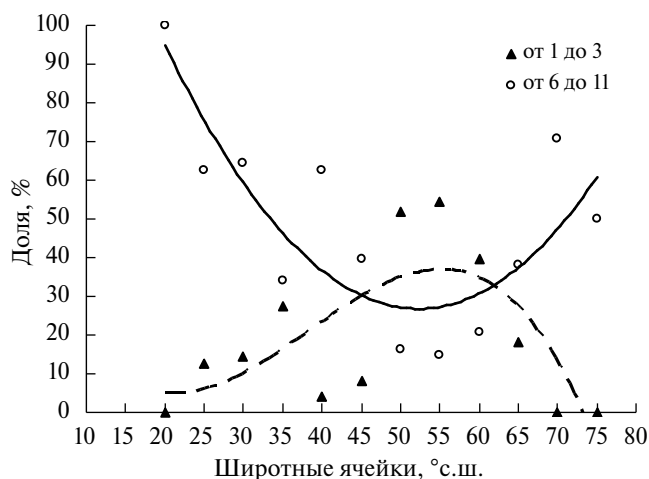


Рис. 5. Изменение доли видов клавариоидных грибов широкого распространения (выявлены в 6–11 ячейках) и узкого (в 13 ячейках) с широтой.

достигает максимального уровня (6.5–7.2) в тех же ячейках (см. таблицу), что и пик видового богатства, тогда как в пустынных и тундровых районах оказывается в 2.5–6.6 раза ниже, варьируя в диапазоне 1.0–3.4.

Соотношение двух крупнейших родов *Typhula*/*Ramaria* также существенно варьирует на изучаемой трансекте (см. таблицу). Максимальная доля тифуловых выявлена на краях трансекты (+10), в пустынных регионах, тогда как в самой богатой ячейке численно преобладают рамариевые грибы (–1.2). Стоит отметить, что представители обоих родов крайне редки в пустынно-аридном климате. Причем если в умеренных пустынях виды обоих родов способны выживать в оазисах и поймах рек, то в тропиках – практически полностью отсутствуют, и есть лишь единичные виды убиквисты, которые присутствуют только в роде *Typhula*. Именно один из таких видов – *T. micans* (Pers.) Berthier – выявлен нами в горно-пустынных районах Ирана и Омана. В целом тифуловые отсутствуют в зональных местообитаниях в тропиках, но встречаются в антропогенно-измененных и высокогорных районах [8].

Со снижением площади исследования возрастает доля видов рода *Typhula*, что наиболее характерно для таежной и тундровой зон Евразии [5, 6, 9]. Так, в единственной широтной ячейке, где число видов рамариевых оказывается больше тифуловых (50° с.ш.; *Typhula*/*Ramaria* = –1.2), при изучении локалитетов, средний показатель этого параметра оказывается положительным (+1.5). В целом во всех ячейках, в масштабе локалитетов, доля тифуловых оказывается на 15–25% выше по сравнению с более крупными ячейками.

Для других групп макромицетов в схожих масштабах подобные исследования крайне немногочисленны. Для кортициоидной жизненной формы афиллофоровых грибов, существуют данные для широтных микобиот, соответствующих зонам ЕАЭС в 5° широты от Атлантического до Тихого океана, косвенно позволяющие предположить, что видовое богатство группы характеризуется общей тенденцией снижения от экватора к полюсам, с пиком богатства в средних широтах – в хвойно-широколиственных лесах, развивающихся в зоне “гидротермического оптимума” [1, 20]. Видовое богатство пороидных (трутовых) грибов, вероятно, максимально в широком диапазоне, от средних широт до экватора [21]. С другой стороны, видовое богатство другой жизненной формы афиллофоровых – кантареллоидных (лисичковых) грибов, по-видимому, возрастает к экватору [16].

Морфологическая структура. Все виды, выявленные в ячейках севернее 75° с.ш., характеризуются простыми (неразветвленными) базидиомами (C1), тогда как на крайнем юге трансекты, к этой группе, относятся лишь треть выявленных видов (см. таблицу). С ростом широты снижается доля разветвленных (коралловидных) видов (Co). Соответственно, морфологический коэффициент (MC) возрастет с широтой ($r_s = 0.83$, $p < 0.001$). С уменьшением площади, для локалитетов, изменения морфологического коэффициента аналогичны, лишь еще больше возрастает доля видов с простыми плодовыми телами, особенно в аридных районах. Следовательно, значимость морфологического коэффициента также возрастает ($r_s = 0.91$, $p < 0.0001$). Севернее в арктических пустынях архипелага Земля Франца-Иосифа, для клавариоидных грибов выявлены схожие морфологические параметры, что и для Новой Земли [7]. Как было показано, в экстремальных условиях ЕАСЭ (тундрах, пустынях), в зонах шириной 5° с.ш. преобладают виды с простыми базидиомами, тогда как в оптимальных (гемибореальных лесах) – со сложными, разветвленными [8].

Для ячеек, с увеличением широты линейно возрастет доля видов с мелкими плодовыми телами ($r_s = 0.81$, $p < 0.001$), тогда как доля крупноплодных – снижается ($r_s = -0.79$, $p < 0.001$). Таким образом, соотношение видов мелко- и крупноплодных (BSC) характеризуется прямой зависимостью и положительно коррелирует с широтой ($r_s = 0.75$). Более того, с уменьшением изученной площади, доля мелкоплодных видов возрастает, а следовательно – достоверность коэффициента BSC [10].

Изучение морфологических особенностей биоты клавариоидных грибов на исследуемой трансекте свидетельствует, что с широтой возрастает доля видов с простыми (неразветвленными) мелкими базидиомами, которые составляют 100% видов на Крайнем Севере трансекты. Схожий тренд установлен в ЕАСЭ для зон в 5° широтой [8].

Субстратная структура. Виды грибов, формирующие плодовые тела на почве, образуют наиболее богатую субстратную группу клавариоидных в Северной Евразии [8]. Для изученной трансекты, отсутствует явный широтный тренд (см. таблицу) этой группы. В пустынях (арктических и умеренных) эта группа составляет половину от числа видов, в тропических районах – 67%, при этом минимальный уровень (32–39%) свойственен ячейкам с наибольшим видовым богатством (от 60 до 70° с.ш.). Для других субстратных групп на трансекте установлены отчетливые широтные тренды. Например, группа видов, формирующая плодовые

тела на травах (герботрофы) достигает максимального уровня на севере (50%), однако отсутствует в тропических районах (0%). В противоположность этому, группа видов “на листьях” характеризуется максимальной долей на юге трансекты (33%), исчезая на ее полярном конце ($r_s = -0.74$, $p < 0.001$). Доля видов на подстилке и древесине имеют схожую широтную тенденцию, с пиком на 55° с.ш. и во всех лесных районах, включая ячейку 35° с.ш. (крайний восток гирканских лесов северо-восточного Ирана и хр. Копетдаг), тогда как почти отсутствует в безлесных районах.

Ячейки с наибольшим числом субстратных групп клавариоидных грибов соответствует районам с максимальным видовым богатством грибов, которые приходятся на 50–65° с.ш. (см. таблицу). На краях трансекты, в арктических и тропических пустынях, выявлены представители лишь двух групп: на севере отмечены виды с плодовыми телами на почве и травах, а на юге — на почве и листьях. Для зон ЕАСЭ в 5 градусов широты, на севере установлены схожие результаты, тогда как для зон 20 и 25° с.ш. — иные [8], что, несомненно, отражает специфику исследуемой трансекты, где на юге представлены исключительно аридные тропические пустыни, характеризующиеся крайне пессимальными климатическими условиями по отношению к клавариоидным грибам. Здесь, при минимальном уровне осадков, с ростом засоленности почв видовое богатство клавариоидных стремится к нулю. В подобных условиях они способны формировать плодовые тела исключительно в оазисах, где присутствует доступная пресная вода, или же на каменистых склонах гор около ручьев с временным водоотокм или на склонах, где конденсируется роса. При этом на этих широтах в Восточной и Юго-Восточной Азии существуют богатые грибами влажные тропические леса с крайне разнообразной таксономической, морфологической и субстратной структурой микобиоты.

Результаты исследования пространственной неоднородности клавариоидных грибов оказались схожими с результатами исследований, постулирующих ведущую роль уровня осадков, а не среднегодовой температуры в формировании разнообразия микобиоты [15, 25, 27]. Большая значимость осадков по сравнению с температурой указывалась также и для других групп криптогамных организмов (мхов и лишайников) [2, 19].

Заключение. На оман-уральской меридиональной трансекте наиболее богатые ячейки (129–116 видов) соответствуют диапазону широт 50–60° с.ш., т.е. южно-таежным и подтаежным лесам, тогда как регионы расположенные южнее

и севернее, в тропических и арктических пустынях, имеют схожее малое число видов (3 и 4 вида, соответственно). Среднее число видов в локалитетах также имеет пик в диапазоне 50–65° с.ш. (65.2–74.8), и снижается до минимума на краях трансекты. Арктические пустыни оказываются статистически достоверно богаче по сравнению с тропическими аналогами (2.4 и 1.3 видов, соответственно). Аналогичная тенденция характерна и для родового уровня. Таким образом, величина эффекта устойчива с изменением масштаба исследования. Следовательно, для обоих масштабов, распределение видов не соответствует правилу Уоллеса в классическом понимании, отмеченному для многих групп живых организмов.

Изменение видового богатства клавариоидных грибов на широтном градиенте можно объяснить правилом лимитирования в экстремальных условиях, для которого характерен общий тренд — уменьшение видового богатства с ростом пессимальности условий (понижением температуры и влажности). Вероятно, это подтверждает идеи Ю.И. Чернова [3] относительно блочной структуры биоты и процветании одних групп организмов при снижении позиций других. Дальнейшие исследования, с привлечением большего числа групп грибов, позволят подтвердить или опровергнуть данное предположение.

Для обоих масштабов установлена линейная положительная зависимость между видовым богатством грибов на трансекте от количества осадков. Зависимость от среднегодовой температуры не наблюдается: максимальное число видов грибов соответствует диапазону температур в 1.1–4.5°С, тогда как с увеличением этого показателя видовое богатство существенно снижается, достигая минимального уровня в наиболее теплообеспеченной части трансекты.

Как было показано раньше для крупных территорий, на изученной трансекте, с широтой возрастает доля видов с неразветвленными мелкоплодными плодовыми телами, тогда как в наиболее богатых зонах, на широтах 50–60° с.ш., преобладают виды коралловидно-разветвленные крупноплодные. Самая крупная субстратная группа клавариоидных в Евразии, формирующая плодовые тела на почве, не имеет выраженной тенденции к изменению с широтой. Среди субстратных групп с увеличением широты увеличивается доля видов “на травах” и “мхах”, а доля видов с плодовыми телами “на листьях” уменьшается в том же направлении.

Благодарности. Автор признателен О.В. Морозовой (ИГ РАН, Москва) за обсуждение статьи и ценные комментарии. Сбор полевого материала выполнен в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН, лабораторная работа с образцами произведена при поддержке программы развития биоресурсных коллекций ФАНО, статистическая обработка данных и написание рукописи произведено при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-05-00398).

Acknowledgments. The author is grateful to O.V. Morozova (Institute of Geography, Russian Academy of Sciences, Moscow) for discussion and fruitful comments. Collection of field material was performed within Scientific Research Plan of the Institute of Plant and Animal Ecology, UB RAS; sample laboratory work was supported by FASO Program for bioresources collection development; statistical work and text preparation were supported by the Russian Foundation for basic research, project no. 18-05-00398.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Змитрович И.В. Определитель грибов России. Пор. Aphyllophorales. Вып. 3. / отв. ред. М.А. Бондарцева. М.; СПб.: КМК, 2008. 278 с.
2. Урбанавичюс Г.П. Особенности разнообразия лишайнофлоры России // Изв. РАН. Сер. геогр. 2011. № 1. С. 66–78.
3. Чернов Ю.И. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: КМК, 2008. 580 с.
4. Ширияев А.Г. Клавариоидные грибы Урала. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 193 с.
5. Ширияев А.Г. Клавариоидные грибы полуострова Ямал // Новости сист. низш. раст. 2008. Т. 42. С. 130–141.
6. Ширияев А.Г. Клавариоидные грибы тундровой и лесотундровой зоны Кольского полуострова (Мурманская область) // Новости сист. низш. раст. 2009. Вып. 43. С. 134–149.
7. Ширияев А.Г. Пространственная гетерогенность видового состава комплекса клавариоидных грибов евразийской Арктики // Сиб. экол. журн. 2013. Т. 20, № 4. С. 495–505.
8. Ширияев А.Г. Пространственная дифференциация биоты клавариоидных грибов России: эколого-географический аспект. Автореф. дисс. ... д-ра биол. наук. М., 2014. 304 с.
9. Ширияев А.Г. Афиллофороидные грибы / В кн.: Растения и грибы полярных пустынь северного полушария / под ред. Н.В. Матвеевой. СПб.: МАРАФОН, 2015а. С. 229–241.
10. Ширияев А.Г. Пространственная дифференциация таксономической и морфологической структуры биоты афиллофороидных грибов: предварительные результаты изучения средней тайги Евразии // Вестн. ОГПУ. 2015б. № 3. С. 39–50.
11. Ширияев А.Г. Широтные изменения видового богатства биоты клавариоидных грибов на трансекте Оман-Урал // Вестн. ОГПУ. 2016. Вып. 4. С. 38–49.
12. Ячевский А.А. Основы микологии. Л.: Ленсельхозгиз, 1933. 1038 с.
13. Amend A.S., Seifert K.A., Samson R. and Bruns T.D. Indoor fungal composition is geographically patterned and more diverse in temperate zones than in the tropics // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 2010. Vol. 107(31). P. 13748–53.
14. Beck J., Ballesteros-Mejia L., Buchmann C.M., et al. What's on the horizon for macroecology? // Ecography. 2012. Vol. 35. P. 673–683.
15. Boddy L., Buntgen U., Egli S., et al. Climate variation effect on fungal fruiting // Fungal Ecology. 2014. Vol. 10. P. 20–33.
16. Buyck B. Towards completing the world inventory for Cantharellus // Cryptogamie, Mycologie. 2016. Vol. 37(3). P. 255–258.
17. Feuerer T. and Hawksworth D.L. Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of checklist data based on Takhtajan's floristic regions // Biodivers. Conserv. 2007. Vol. 16. P. 85–98.
18. Gaston K.J., Blackburn T.M. Pattern and process in macroecology. Oxford: Blackwell Publ., 2000. 392 p.
19. Geffert J.L., Frahm J.-P., Bartholott W., Mutke J. Global moss diversity: spatial and taxonomic patterns of species richness // J. Bryology. 2013. Vol. 35(1). P. 1–11.
20. Ginns J. How many species are there? // Folia Crypt. Est. 1998. Fasc. 33. P. 29–33.
21. Hattori T. Biogeography of polypores in Malesia, South-east Asia // Mycoscience. 2016. Vol. 57(6). P. 63–80.
22. Hawkins B.A., Field R., Cornell H.V., et al. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness // Ecology. 2003. Vol. 84. P. 3105–3117.
23. Lodge D.J., Chapela I., Samuels G., et al. A survey of patterns of diversity in non-lichenized fungi // Mitt. Eidgenoss. Forsch.anst. Wald Schnee Landsch. 1995. Vol. 70(1). P. 157–173.
24. Mittelbach G., Schemske D.W., Cornell H.V., et al. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography // Ecology Letters. 2007. Vol. 10(4). P. 315–331.
25. Peay K.G., Kennedy P.G., and Talbot J.M. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome // Nature. July 2016. Vol. 14. P. 434–447.
26. Shiryayev A.G. and Mukhin V.A. Clavarioid-type fungi of Svalbard: their spatial structure in the European High Arctic // North American Fungi. 2010. Vol. 5(5). P. 67–84.
27. Tedersoo L., Bahram M., Pölme S., et al. Global diversity and geography of soil fungi // Science. 2014. Vol. 346. Issue: 6213. 1256688.

REFERENCES

1. Zmitrovich I.V. *Opredelitel' gribov Rossii. Porjadok Aphyllophorovyae. Vyp. 3. Semeistva Atheliaceae i Amylocorticiaceae* [The Key Book of Fungi of Russia. Ordo Aphyllophorales. Fasc. 3. Familia Atheliaceae and Amylocorticiaceae]. Moscow; St. Petersburg: KMK Publ., 2008. 278 p.
2. Urbanavichus G.P. Specific of diversity of lichenflora in Russia. *Izv. Akad. Nauk, Ser. Geogr.*, 2011, no 1, pp. 66–78. (In Russ.).
3. Chernov Yu. I. *Ekologiya i biogeografia. Izbrannye trudy* [Ecology and Biogeography. Special Articles]. Moscow: KMK Publ., 2008. 580 p.
4. Shiryayev A.G. Clavarioid fungi of the Urals. *Cand. Sci. (Biol.) Dissertation*. St. Petersburg: Botanical Institute, 2006. 196 p.
5. Shiryayev A.G. Clavarioid fungi of the Yamal peninsula. *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*, 2008, no. 42, pp. 130–141. (In Russ.).
6. Shiryayev A.G. Clavarioid fungi of the tundra and forest-tundra zones of the Kola peninsula (Murmansk region). *Novosti Sistematiki Nizshikh Rastenii*, 2009, no. 43, pp. 134–149. (In Russ.).
7. Shiryayev A.G. Spatial heterogeneity of species composition of clavarioid fungi's complex if the Eurasian Arctic. *Sibirskii Ecol. Zhurnal*, 2013, no. 20 (4), pp. 495–505. (In Russ.).
8. Shiryayev A.G. Spatial differentiation of clavarioid mycobiota in Russia: ecologo-geographical aspect. *Dr. Sci. (Biol.) Dissertation*. Moscow: Moscow State University, 2014. 304 p.
9. Shiryayev A.G. Aphyllophoroid fungi. In *Rasteniya I griby polarnykh pustyn severnogo polushariya* [Plant and Fungi of the Polar Deserts of the Northern Hemisphere]. Matveeva N.V., Ed. St. Petersburg: MARATHON Publ., 2015a, pp. 229–241. (In Russ.).
10. Shiryayev A.G. Spatial differentiation of the taxonomic and morphological structures of aphyllophoroid fungi: first results of investigations in the middle boreal subzone of Eurasia. *Vestn. OGPU*, 2015b, no. 3, pp. 39–50. (In Russ.).
11. Shiryayev A.G. Latitudinal changes of species richness of clavarioid mycobiota at the Oman-Urals transect. *Vestn. OGPU*, 2016, no. 4, pp. 38–49. (In Russ.).
12. Yachevsky A.A. *Osnovy mikologii* [The Base of Mycology]. Leningrad: Lensekhogziz Publ., 1933. 1038 p.
13. Amend A.S., Seifert K.A., Samson R., Bruns T.D. Indoor fungal composition is geographically patterned and more diverse in temperate zones than in the tropics. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 2010, vol. 107 (31), pp. 13748–53.
14. Beck J., Ballesteros-Mejia L., Buchmann C.M., Dengler J., Fritz S.A., Gruber B., Hof C., Jansen F., Knapp S., Kreft H., Schneider A.-K., Winter M., Dormann C.F. What's on the horizon for macroecology? *Ecography*, 2012, vol. 35, pp. 673–683.
15. Boddy L., Buntgen U., Egli S., Gange A.C., Heegaard E., Kirk P.M., Mohammad A., Kauserud H. Climate variation effect on fungal fruiting. *Fungal Ecology*, 2014, vol. 10, pp. 20–33.
16. Buyck B. Towards completing the world inventory for Cantharellus. *Cryptogamie, Mycologie*, 2016, vol. 37 (3), pp. 255–258.
17. Feuerer T., Hawksworth D.L. Biodiversity of lichens, including a world-wide analysis of checklist data based on Takhtajan's foristic regions. *Biodivers. Conserv.*, 2007, vol. 16, pp. 85–98.
18. Gaston K.J., Blackburn T.M. *Pattern and process in macroecology*. Oxford: Blackwell Publ., 2000. 392 p.
19. Geffert J.L., Frahm J.-P., Bartholott W., Mutke J. Global moss diversity: spatial and taxonomic patterns of species richness. *J. Bryology*, 2013, vol. 35 (1), pp. 1–11.
20. Ginns J. How many species are there? *Folia Crypt. Est.*, 1998, Fasc. 33, pp. 29–33.
21. Hattori T. Biogeography of polypores in Malesia, South-east Asia. *Mycoscience*, 2016, vol. 57 (6), pp. 63–80.
22. Hawkins B.A., Field R., Cornell H.V. et al. Turner J.R.G. Energy, water, and broad-scale geographic patterns of species richness. *Ecology*, 2003, vol. 84, pp. 3105–3117.
23. Lodge D.J., Chapela I., Samuels G. Et al. A survey of patterns of diversity in non-lichenized fungi. *Mitt. Eidgenöss. Forsch.anst. Wald Schnee Landsch*, 1995, vol. 70 (1), pp. 157–173.
24. Mittelbach G., Schemske D.W., Cornell H.V. et al. Evolution and the latitudinal diversity gradient: speciation, extinction and biogeography. *Ecology Letters*, 2007, vol. 10 (4), pp. 315–331.
25. Peay K.G., Kennedy P.G., Talbot J.M. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome. *Nature*, July 2016, vol. 14, pp. 434–447.
26. Shiryayev A.G., Mukhin V.A. Clavarioid-type fungi of Svalbard: their spatial structure in the European High Arctic. *North American Fungi*, 2010, vol. 5 (5), pp. 67–84.
27. Tedersoo L., Bahram M., Põlme S., and others. Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 2014, vol. 346, Issue: 6213. 1256688.