

## Пространственно-типологическая дифференциация биоты клавариоидных грибов Северной Евразии

А. Г. ШИРЯЕВ<sup>1</sup>, Ю. С. РАВКИН<sup>2,3</sup>, В. М. ЕФИМОВ<sup>2,3</sup>, И. Н. БОГОМОЛОВА<sup>2</sup>, С. М. ЦЫБУЛИН<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Институт экологии растений и животных УрО РАН  
620144, Екатеринбург, ул. 8 марта, 202  
E-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com*

<sup>2</sup> *Институт систематики и экологии животных СО РАН  
630091, Новосибирск, ул. Фрунзе, 11  
E-mail: zm@eco.nsc.ru*

<sup>3</sup> *Томский государственный университет  
634050, Томск, просп. Ленина, 36*

Статья поступила 20.11.15

Принята к печати 20.01.16

### АННОТАЦИЯ

Изучение пространственной неоднородности видового состава микобиоты существенно отстает от аналогичных исследований флоры и фауны. На примере клавариоидных грибов проведено районирование микобиоты Северной Евразии. Показаны различия в результатах классификации микобиот этих грибов в зависимости от использованных коэффициентов сходства, алгоритмов агрегации и мнения разных интерпретаторов. Предложен способ объединения разных классификаций. Дальнейшие исследования на большем числе групп грибов позволят составить более представительную схему, что будет способствовать созданию единого биогеографического районирования Северной Евразии.

**Ключевые слова:** клавариоидные грибы, микобиота, Северная Евразия, биогеография, пространственная дифференциация, зональность, провинциальность, диагональность, кластерный анализ.

Оценка состояния биологического разнообразия отдельных групп организмов и их приуроченности к конкретным условиям среды – одна из важнейших задач современной биологии [Lomolino et al., 2010]. Анализ этих сведений рассматривают как необходимую основу для разработки принципов и технологии сохранения жизни во всем ее много-

образии. За последние десятилетия накоплены обширные данные, обработка которых возможна благодаря применению компьютерных методов.

Изучение распределения живого на Земле в глобальном масштабе проводят более двух веков, при этом основные выводы получают при анализе неоднородности флоры

и фауны [Holt et al., 2013], тогда как изучение грибов существенно отстает от этих разработок. Исследования микобиоты начаты только в последние два десятилетия [Feuerer, Hawksworth, 2007; Дьяков, 2008; Teder-soo et al., 2014]. В континентальном ранге для подобных работ особенно интересны регионы с широким спектром климатогенных трендов биоразнообразия, к которым, несомненно, относится территория СССР в границах 1991 г. Она включает основные природные зоны и секторы континентальности Северной Евразии, что делает ее пригодной для выявления закономерностей изменений биоты в пространстве. Подобные исследования чаще ведут на примере флоры и фауны [Равкин и др., 1978, 2015], первые итоги стали подводить и по распределению грибов и грибоподобных организмов [Новожилов, 2005; Урбанавичюс, 2011; Ширяев, 2014; и др.]. При этом авторы часто подчеркивают недостаточность фактических данных из многих труднодоступных районов, в силу чего многие подобные исследования в географическом плане носят фрагментарный характер.

В качестве модельной группы для исследования пространственной дифференциации микобиоты использованы клавариоидные грибы (Basidiomycota, Aphyllphorales), которые не образуют таксономическую или филогенетически обособленную группу. Это одна из морфологических групп афиллофоровых грибов [Ширяев, 2014]. Клавариоидные грибы имеют заметные плодовые тела, масса которых достигает 10 кг при диаметре до 60 см. Они распространены на всех материках от полярных ледников и высокогорий до тропических пустынь и экваториальных дождевых лесов. Клавариоидные грибы 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.

Видовое богатство клавариоидных грибов и его неоднородность в Северной Евразии по сравнению с другими группами макромицетов выявлены относительно хорошо, что позволило провести по этому признаку райо-

нирование всей территории России [Ширяев, 2013, 2014]. Продолжение микологических исследований на большем числе групп позволит расширить эти представления и сопоставить их с аналогичными сведениями по флоре и фауне. В результате можно будет составить единую биогеографическую схему неоднородности микобиоты, флоры и фауны [Lomolino et al., 2010].

Выявление пространственной изменчивости разнообразия нередко проводят с помощью различных математических методов, в частности кластерного анализа, который минимизирует субъективизм при сжатии информации, упорядочении представлений о неоднородности классифицируемых объектов и фиксации условий анализа. Однако полностью исключить субъективизм при этом не удастся, так как выбор меры сходства и алгоритма агрегации, как и интерпретация результатов, зависят от мнения исследователя. Количество предложенных коэффициентов и алгоритмов кластеризации чрезвычайно велико. В работе Е. И. Деца и М. М. Деца [2008] собрано около 1500 коэффициентов сходства/различия из разных научных областей. В. И. Шадрин [1980, 1987], сравнивая эффективность некоторых коэффициентов и аналитических программ, проанализировала 10 мер сходства и 20 алгоритмов.

Как правило, авторы считают взятые варианты математического аппарата и результаты их применения лучшими по отношению к ранее использованным методам и реализациям. Однако при анализе сложных (многомерных) совокупностей (статистических ансамблей с внешним ограничением или объектов с корреляционной и компенсаторной многофакторной организацией) целесообразнее считать все коэффициенты и методы взаимодополняющими, поскольку их применение дает возможность проиллюстрировать различные особенности классифицируемых объектов, хотя при этом, несомненно, присутствуют и субъективные элементы. Однако избежать субъективизма, по-видимому, невозможно, так как результаты анализа всегда отражают не только объективные особенности анализируемых совокупностей, но и влияние исходных допущений и ограничений, без которых анализ в принципе не-

мыслим. В связи с этим желательнее дальнейшее обобщение полученных результатов при разработке общей концепции морфологической (территориальной, временной) или функциональной организации сообществ. Для этого целесообразно идеализировать или усреднять (объединять) классификации, выполненные разными приемами и специалистами. В этом случае субъективизм проявляется меньше, а методы получения результата достаточно четко зафиксированы и менее интуитивны. При подобном объединении общее в результатах классификации не изменяется, а частное, специфичное уменьшается. Это, в свою очередь, способствует выявлению главного, основного и элиминации частного, субъективного.

#### МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

На примере видового состава биоты клавариоидных грибов Северной Евразии (территории СССР в границах 1991 г.) показаны результаты усреднения двух классификаций, полученных после разделения этого региона на 92 зонально-провинциальных участка. При построении первой из них использованы коэффициенты сходства Сёренсена – Чекановского и метод Варда (STATISTICA 8) [Ширяев, 2014] (один уровень, семь классов). Вторая классификация составлена по коэффициентам сходства Жаккара [1902] с помощью программы “Факторная классификация” [Трофимов, 1976; Трофимов, Равкин, 1980] (два уровня, пять и девять классов). Первая из исходных классификаций приведена в работе А. Г. Ширяева [2014] и на фоне ее интерпретации дана факторная классификация (см. таблицу). В факторной классификации использованы повторная агрегация после первого разбиения и дополнительная доразбивка крупных классов.

Тест Мантеля показал почти полное соответствие обеих матриц сходства ( $r = 0,985$ ;  $p < 10^{-4}$ ; число пермутаций =  $10^4$ ), а ранговый тест Мантеля – полное совпадение ( $r = 1,000$ ;  $p < 10^{-4}$ ; число пермутаций =  $10^4$ ).

Матрицы коэффициентов сходства Сёренсена – Чекановского и Жаккара усреднены. Это можно делать потому, что дополнение коэффициента сходства Жаккара до едини-

цы является метрикой, что показывалось неоднократно и независимо [Marczewski, Steinhaus, 1958; Levandowsky, Winter, 1971; Dress, Lokot, 2003]. Схема доказательства использует только меры двух множеств и их пересечения. Легко показать, что под эту схему подходит и дополнение коэффициента сходства Чекановского до единицы, поскольку поэлементное вычитание из единицы в матрицах коэффициентов сходства Чекановского и Жаккара всегда приводит к матрицам метрических расстояний. Более того, при обработке рассматриваемых нами матриц расстояний Чекановского и Жаккара методом главных координат [Gower, 1966] не появляется отрицательных собственных чисел, следовательно, вычисленные расстояния в обеих матрицах евклидовы. Поэтому усреднение матриц расстояний/сходства в данном случае абсолютно законно и снова приводит к евклидовым расстояниям или их дополнениям до единицы. Для общего случая вопрос об евклидовости расстояний Чекановского и Жаккара остается открытым. К средней матрице евклидовых расстояний применены методы квазиметрического шкалирования Крускала и минимального покрывающего дерева.

По средней матрице для каждого уровня каждой классификации построена соответствующая матрица коэффициентов сходства/различия по следующему правилу: если объекты относятся к одному классу, то коэффициент сходства/различия между ними равен среднему внутриклассовому; если объекты относятся к разным классам, то коэффициент сходства/различия между ними равен среднему межклассовому.

По всем трем полученным матрицам вычислена матрица, соответствующая усредненной классификации, причем матрица, соответствующая одноуровневой классификации по Сёренсену – Чекановскому – Варду бралась с весом 2, чтобы уравнять ее шансы с двухуровневой классификацией по Жаккару – Трофимову.

На рассчитанной таким образом усредненной матрице провели классифицирование использованными ранее алгоритмами (в нашем случае по Варду и В. А. Трофимову), после чего выбрана лучшая из них класси-

Схематическое расположение семи микogeографических регионов в России (по А. Г. Ширяеву [2014]), а также типов (1–3) и подтипов (1.1–3.3) факторной классификации на исходных данных

Широтная зона		Долготный сектор							
1 ЕС	1а КК	2 ЕВ	3 УР	3а АС	4 СЗ	5 СС	6 СВ	7 ДвК	8 Дво
АВ	1.1	-	1.1	1.1	1.2	1.2	1.2	-	-
АН	2.1	2.1	2.1	2.1 I	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1
ЛГ	-	2.1	2.1	-	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1
СвТ	-	2.1	2.1	-	2.1	2.1	2.1	2.1	2.1
СрТ	-	2.2	2.2	2.1	2.1 II	2.1	2.1	2.1	2.1
ЮжТ	-	2.2	2.2	2.2	2.2	2.2	2.1	2.2	2.2
ГБ	2.2	2.2 III	2.2	2.2	2.3	2.3	2.2	2.4	2.4
НЕ	2.5 VII	2.3	2.3	-	-	-	-	2.4 IV	2.4
ЛС	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3	2.3 II	2.3	2.3	-
СТ	2.3	2.3	2.3	3.1	3.1 V	3.1	3.2 VI	-	-
ПУ	-	3.1	3.1	3.2 VI	3.2	-	3.2	-	-
Сред	2.5 VII	-	-	-	-	-	-	-	-

П р и м е ч а н и е. Регионы: I – арктический; II – таежный; III – евро-сибирский; IV – восточно-азиатский; V – степной; VI – пустынный; VII – альпийско-кавказский. ЕС и ЕВ – Средняя и Восточная Европа, КК – Крым, Кавказ, УР – Урал, АС – Алтае-Саянская горная страна, СЗ, СС и СВ – Сибирь Западная, Средняя и Восточная, ДвК и Дво – Дальневосточная часть континентальная и приокеаническая. Прочерк означает, что регион не существует. АВ и АН – соответственно высокая и низкая Арктика, ЛГ – лесотундра, СвТ – северная тайга, СрТ – средняя тайга, ЮжТ – южная тайга, ГБ – гемибореальные леса, НЕ – неморальные леса, ЛС – лесостепь, СТ – степь, ПУ – пустыни, Сред – средиземноморская.

фикация по следующим критериям: 1) большему значению информативности (учтенной ими дисперсии усредненной матрицы); 2) большей дробности при условии равного ранга (в нашем случае для подтипа микобиот); 3) наиболее четкому совпадению классификации с результатами максимальной идеализации, т. е. с делением территории на природно-географические зоны, подзоны, провинции и наибольшей демонстрации диагональности, т. е. интегральных изменений по зональности и провинциальности [Равкин и др., 2015]. В результате, выбранная так классификация лучше по трем различающимся параметрам: мере сходства; алгоритму агрегирования; различиям авторской интерпретации. Влияние последней сказывается на выборе меры сходства, алгоритма кластеризации, дробности классификации, ее иерархичности и степени идеализации.

Оценка связи неоднородности факторов среды и биоты клавариоидных грибов проведена с помощью линейной качественной аппроксимации выделенными грациями (качественный аналог регрессионной модели) [Равкин и др., 1978].

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

### Дифференциация биот клавариоидных грибов Северной Евразии по объединенной матрице сходства методом Варда.

I. Надтип биот пессимальных территорий.

1. Арктический тундровый евразийский тип.

Подтипы:

1.1. Северо-западный (АВ<sup>1</sup> – ЕС, КК, УР, АС).

1.2. Северо-восточный (АВ – СЗ, СС, СВ).

2. Лесотундрово-субарктический евразийский тип (АН – ЕС, ЕВ, КК, УР, АС, СЗ, СС, СВ, ДвО, ДвК; ЛТ – СЗ, СС, СВ, ДвО, ДвК).

3. Пустынно-степной южный тип.

Подтипы:

3.1. Евразийский (СТ – АС, СЗ, СС; ПУ – ЕВ, КК, УР).

<sup>1</sup> Расшифровку обозначений в обеих классификациях см. в примечании к табл. 1. При этом следует учитывать, что весь Крымско-Кавказский ряд условно отнесен к западной и европейской частям.

3.2. Азиатский (СТ – СВ; ПУ – АС, СЗ, СВ).

II. Надтип биот оптимальных территорий.

4. Лесотундрово-степной тип (от лесотундры до степей включительно)

Подтипы:

4.1. Лесотундрово-таежный евразийский (ЛТ – ЕС, ЕВ, УР; СвТ – ЕВ, УР, СЗ, СС, СВ, ДвО, ДвК; СрТ – АС, СЗ, СС, СВ, ДвО, ДвК; ЮжТ – СВ).

4.2. Таежный евразийский (СвТ – ЕС; СрТ – ЕС, ЕВ, УР; ЮжТ – СЗ, СС, ДвК, ДвО).

5. Подтаежно-степной тип (от подтаежных лесов до степей включительно с проникновением в южную тайгу).

Подтипы:

5.1. Подтаежный европейский с проникновением на Алтай (ЮжТ – ЕС, ЕВ, УР, АС; ГБ – ЕС, ЕВ, КК, УР, АС).

5.2. Подтаежно-лесостепной сибирский (ГБ – СЗ, СС, СВ; ЛС – СЗ, СС, СВ).

5.3. Подтаежно-широколиственнолесной дальневосточный с проникновением в лесостепь (ГБ и НЕ – ДвО, ДвК; ЛС – ДвК).

5.4. Средиземноморско-широколиственнолесной европейский (НЕ – ЕС, КК; Сред – ЕС, КК).

5.5. Широколиственно-лесостепной европейско-уральский с проникновением на Алтай (НЕ – ЕВ, УР; ЛС – ЕС, ЕВ, КК, УР, АС).

5.6. Степной европейско-уральский (СТ – ЕС, ЕВ, КК, УР).

### Дифференциация биот клавариоидных грибов по объединенной матрице сходства при факторной классификации.

I. Северный надтип.

1. Арктический тундрово-полярнопустынный тип (лидируют, % – *Multiclavula corynoides* и *M. vernalis* (по 11)<sup>2</sup>, *Typhula lutescens* (8), *T. crassipes* и *T. culmigena* (по 6); встречено 22 вида / суммарная встречаемость – 9 участков)<sup>3</sup>.

Подтипы:

1.1. Северо-западный с проникновением в высокогорья Кавказа и Алтае-Саянской горной страны (АВ – ЕС, КК, УР, АС) (*M. cory-*

<sup>2</sup> При равной доле виды перечислены в алфавитном порядке.

<sup>3</sup> Далее эти показатели приводятся в том же порядке без наименования.

*noides*, *M. vernalis*, *T. crassipes*, *T. culmigena* и *T. hyalina* (по 7); 22/14).

1.2. Северо-восточный (АВ – СЗ, СС, СВ) (*M. corynoides* и *M. vernalis* (по 43), *T. lutescens* (14); 3/2).

II. Срединный надтип.

2. Тундрово-лесотундровый евразийский тип с проникновением в субальпийские редколесья Кавказа и Алтае-Саянской горной страны (*Clavaria argillacea*, *C. falcata*, *C. sphagnicola*, *Clavulina cinerea* и *C. coralloides* (по 3); 52/34);

2.1. Тундровый евразийский (АН – ЕС, КК, ЕВ, УР, АС, СЗ, СС, СВ, ДвО, ДвК) (*C. argillacea*, *C. falcata*, *C. sphagnicola*, *C. cinerea* и *C. coralloides* (по 3); 46/32).

2.2. Лесотундровый дальневосточно-сибирский (ЛТ – СЗ, СС, СВ, ДвО, ДвК) (*C. argillacea*, *C. falcata*, *C. fragilis*, *C. sphagnicola*, *Clavariadelphus sachalinensis* (по 3); 47/39).

3. Лесотундрово-степной евразийский тип (от лесотундры до степей включительно) (*C. argillacea*, *C. falcata*, *C. fragilis*, *C. cinerea* и *C. coralloides* (по одному); 219/85).

Подтипы:

3.1. Лесотундрово-таежный евразийский (*Artomyces pyxidatus*, *C. argillacea*, *C. falcata*, *C. fragilis* и *Clavariadelphus ligula* (по 2); 103/63).

Классы:

3.1.1. Лесотундрово-северотаежный европейско-уральский (ЛТ – ЕС, ЕВ, УР; СвТ – ЕВ, УР) (*A. pyxidatus*, *Ceratellopsis sagittiformis*, *C. argillacea*, *C. falcata* и *C. fragilis* (по 2); 73/61),

3.1.2. Сибирский таежный (СвТ – СЗ, СС, СВ; СрТ – АС, СВ) (*A. pyxidatus*, *C. argillacea*, *C. falcata*, *C. fragilis*, *C. sphagnicola* (по 2); 81/54).

3.1.3. Дальневосточно-сибирский таежный (СвТ – ДвК, ДвО; СрТ – СЗ, СС, ДвК, ДвО; ЮжТ – СВ) (*A. pyxidatus*, *C. argillacea*, *C. falcata*, *C. fragilis*, *C. fumosa* (по одному); 89/70).

3.2. Таежно-подтаежный евразийский с проникновением в аналогичные ландшафты Кавказа и Алтае-Саянской горной страны (*A. pyxidatus*, *Ceratellopsis sagittiformis*, *C. argillacea*, *C. falcata* и *C. fragilis* (по 0,9); 189/107).

Классы:

3.2.1. Евразийский таежный (СвТ – ЕС; СрТ – ЕС, ЕВ, УР; ЮжТ – СЗ, СС, ДвК, ДвО; Гб – СВ) (*A. pyxidatus*, *C. sagittiformis*, *C. argillacea*, *C. falcata* и *C. fragilis* (по одному); 127/88).

3.2.2. Европейский южнотаежно-подтаежный (ЮжТ – ЕС, ЕВ, УР, АС; Гб – ЕС, ЕВ, КК, АС, УР) (*A. pyxidatus*, *Ceratellopsis equiseticola*, *C. sagittiformis*, *C. argillacea*, *C. falcata* по (0,8); 181/126).

3.3. Подтаежно-лесостепной сибирский (Гб – СЗ, СС; ЛС – СЗ, СС, СВ) (*A. pyxidatus*, *C. argillacea*, *C. falcata*, *C. fragilis* и *C. cinerea* (по одному); 101/69).

3.4. Широколиственно-лесостепной европейско-уральский с проникновением на Кавказ и Алтай (НЕ – ЕВ, УР; ЛС – ЕС, ЕВ, КК, УР, АС) (*A. pyxidatus*, *C. argillacea*, *C. falcata*, *C. fragilis* и *C. incarnata* (по одному); 127/94).

3.5. Средиземноморско-широколиственно-лесной (НЕ и Сред – ЕС, КК) (*A. pyxidatus*, *C. argillacea*, *C. falcata*, *C. fragilis* и *C. incarnata* (по 0,8); 165/123).

3.6. Степной европейско-уральский (СТ – ЕВ, УР, ЕС, КК) (*C. argillacea*, *C. falcata*, *C. fragilis*, *C. incarnata* и *C. zollingeri* (по 2); 63/52).

4. Подтаежно-широколиственнолесной дальневосточный тип с проникновением в лесостепь (Гб и НЕ – ДвО, ДвК; ЛС – ДвК) (*A. pyxidatus*, *C. amoenoides*, *C. argillacea*, *C. falcata* и *C. fragilis* по (0,7); 212/140).

III. Южный надтип.

5. Пустынно-степной тип (*C. cinerea*, *C. coralloides*, *T. culmigena*, *T. micans* (по 7), *Ramariopsis biformis* (5); 33/15).

Подтипы:

5.1. Евразийский (СТ – АС, СЗ, СС; ПУ – ЕВ, КК, УР) (*C. cinerea*, *C. coralloides*, *C. rugosa*, *Clavulinopsis corniculata* и *R. biformis* (по 5); 33/22).

5.2. Азиатский (СТ – СВ; ПУ – АС, СВ, СЗ) (*C. cinerea*, *C. coralloides*, *C. rugosa*, *T. culmigena*, *T. micans* (по 5); 9/5).

Следует отметить, что значительная часть таксонов этой классификации, положенной в основу районирования, анклавна, т. е. представлена разобщенными выделами, хотя и они находятся в пределах одних и тех же









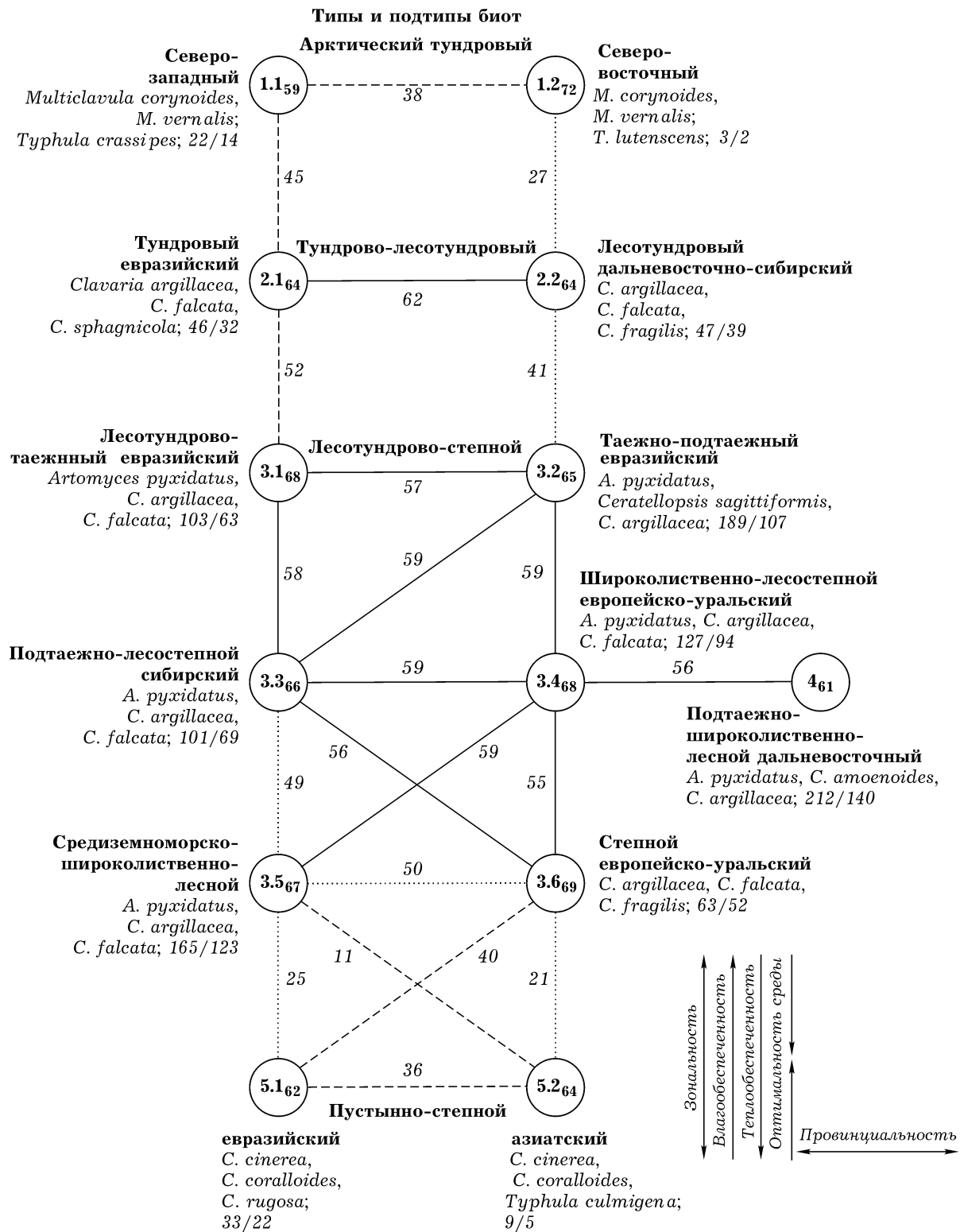


Рис. 3. Сходство типов и подтипов биот факторной классификации клавариоидных грибов Северной Евразии (по объединенной матрице сходства)

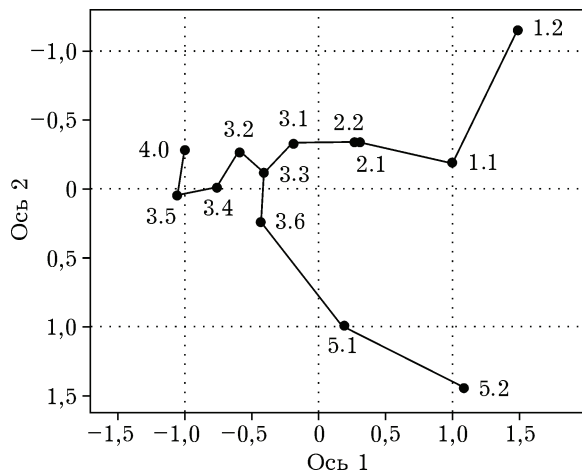


Рис. 4. Сходство типов и подтипов биот клавариоидных грибов Северной Евразии, отраженное методами главных координат и минимального покрывающего дерева по результатам факторной классификации на объединенной матрице сходства.

1–5 – типы биот; 1.1–5.2 – подтипы.

Первый из представленных графов сходства, построенный по результатам факторной классификации, лучше отражает зональность, второй и третий – интегральное влияние зональности и провинциальности, а также последней, взятой отдельно (рис. 1–3). Состав лидеров четко совпадает с делением на три типа (см. рис. 1, 3). В первом из них лидирует *Multiclavula corynoides*, во втором – *Artomyces pyxidatus*, в третьем – *Clavulina cinerea*.

Результаты квазиметрического шкалирования и использование метода минимального покрывающего дерева показывают, что граф 1 почти соответствует вычисленной ориентации в пределах первой и второй осей. Отличие его заключено в положении типа 2, который в соответствии с формализованным подходом должен быть перенесен из правой части графа в левую. На рис. 2 и 3 отличия больше: на них подтипы 1.1, 1.2, 5.1 и 5.2 (на графе 2 последние обозначены как 3.1 и 3.2) должны быть смещены вправо, иллюстрируя тренд по ухудшению условий среды по направлениям к северу и югу от температурной полосы (ось 1). Однако мы оставляем прежнюю ориентацию графов для демонстрации хронологического расположения таксонов с

севера на юг и с запада на восток (сверху вниз и слева направо).

Следует отметить, что показатели видового богатства и суммарной встречаемости видов клавариоидных грибов, судя по графу сходства (см. рис. 3), с севера на юг сначала возрастают до лесной зоны, а потом уменьшаются в степной и пустынной частях. Уменьшение значений прослежено и с запада на восток, за исключением территории подтаежно-широколиственных дальневосточных лесов. Этот тренд связан с континентальностью климата. Почти тот же характер изменений прослежен и по значениям в пересчете на один участок по каждому таксону.

Структурообразующие факторы, выделенные с помощью всех классификаций, тоже одинаковы: с зональностью можно связать 78 % дисперсии объединенной матрицы сходства, с провинциальностью – 5 %, вместе – 81 % (на исходных матрицах коэффициентов Жаккара и Сёренсена – Чекановского соответственно – 75; 5; 79 и 74; 6; 78 %). Эти расчеты проведены с парными сочетаниями отдельно по подзонам и провинциям. Если оценку провести без сочетаний, то она существенно ниже (9; 0,9; 10 %). Тогда в первом случае на долю диагональности приходится примерно 2 % по отношению к общей информативности факторной классификации и графа, что явно занижено. Во втором варианте (без парных сочетаний) – значения по диагональности, несомненно, завышены (73 % дисперсии). Разброс оценок, скорее всего, связан с корреляцией зональности и диагональности, т. е. с низкой степенью дифферентности (незначительным углом наклона границ в распространении грибов и зональной растительности).

Превышение показателей информативности по зональности и провинциальности за счет диагональности, учитываемой при факторной классификации и в графе сходства (иерархической классификацией и ею же с учетом межтиповых и межподтиповых связей) составляет 11 % дисперсии. По-видимому, этот показатель можно считать более адекватной оценкой силы связи с диагональностью, правда без учета части, скоррели-

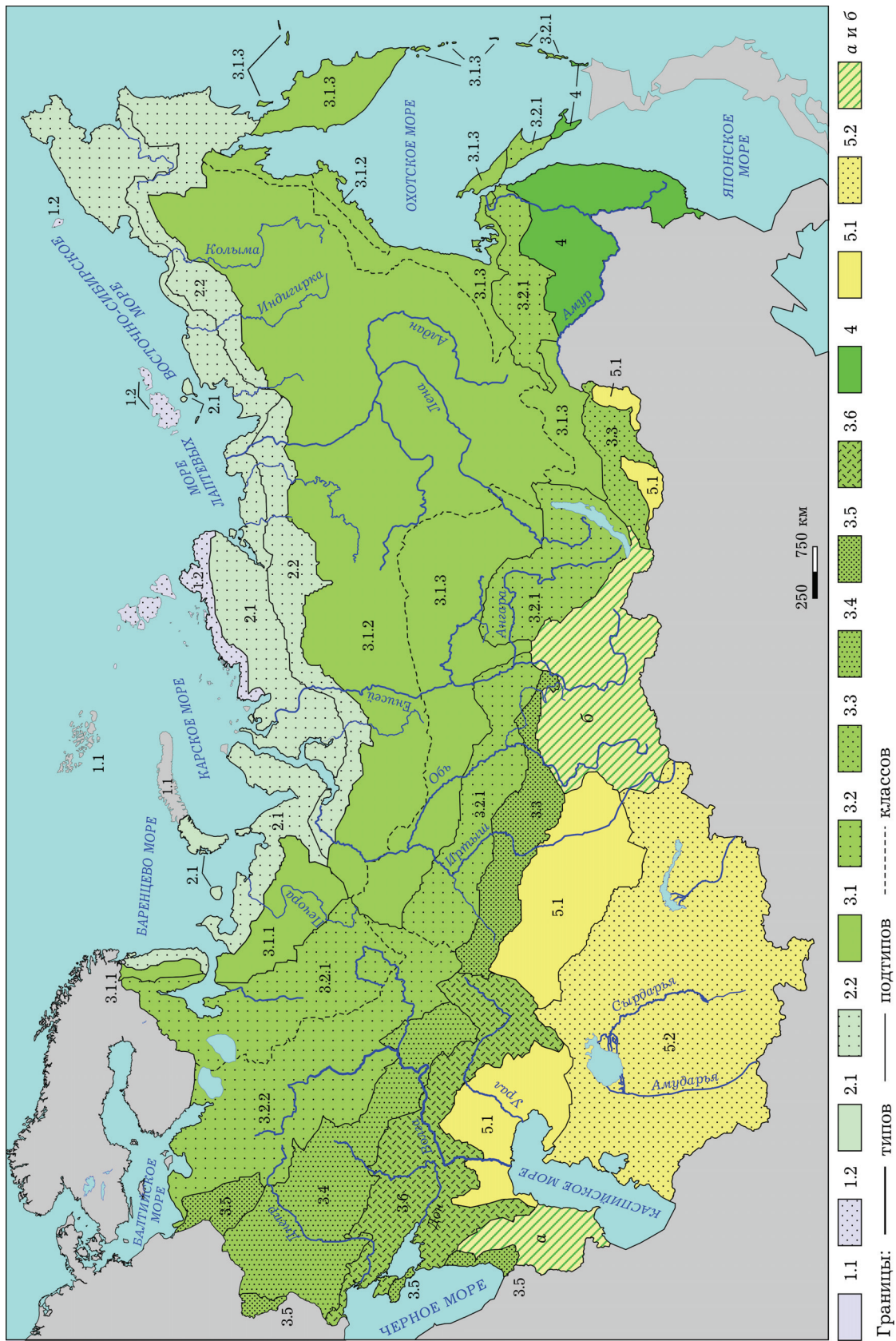


Рис. 5. Районирование Северной Евразии по клаварионидным грибам.

Характеристики см. в разделе “Дифференциация биот клаварионидных грибов по объединенной матрице сходства при факторной классификации”. Проникновения в высокогорья Кавказа и Алтае-Саянской горной страны отражены выделами а и б.

рованной с зональностью и провинциальностью, и при внутренних парных сочетаниях выделенных градаций.

В итоге для районирования выбраны представления, полученные при факторной классификации по объединенной матрице сходства (рис. 4, 5).

#### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Объединение двух классификаций, выполненных независимо разными авторами по двум не имеющим принципиальных различий коэффициентам сходства, двумя различными, но близкими по сути алгоритмами кластеризации на исходных матрицах связи, дали неоднозначные результаты, в основном за счет разницы в интерпретации. По усредненным мерам сходства и результатам выполненных агрегаций получены сходные представления с явным преимуществом использования метода факторной классификации. Предлагаемый способ объединения классификаций принципиально применим и к большему их числу, что позволяет надеяться на возможность дальнейших обобщений, сжатия информации и минимизации описаний. При этом следует использовать обобщенную и вновь составленную классификации с учетом их веса по числу усредняемых классификаций.

Авторы искренне признательны В. В. Боброву, О. В. Бурскому и Б. Н. Фомину за конструктивную критику статьи при ее подготовке.

Исследования, послужившие основой для настоящей статьи, выполнены при финансовой поддержке РФФИ (проект № 16-35-60093 мол\_а\_дк.), Программы ФНИ государственных академий наук на 2013–2020 гг. (проект № VI.51.1.8) и частично в рамках “Программы повышения конкурентоспособности ТГУ”.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Деца Е. И., Деца М. М. Энциклопедический словарь растений. М.: Наука, 2008. 444 с.
- Дьяков Ю. Т. Грибы: индивидуумы, популяции, видообразование // Журн. общ. биологии. 2008. Т. 69, вып. 1. С. 10–18.
- Новожилов Ю. К. Миксомицеты (класс Мухомycetes) России: таксономический состав, экология и география: дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2005. 377 с.
- Равкин Ю. С., Богомолова И. Н., Цыбулин С. М. Фаунистическое районирование Северной Евразии // Изв. РАН. Сер. геогр. 2015. № 3. С. 29–40.
- Равкин Ю. С., Куперштох В. Л., Трофимов В. А. Пространственная организация населения птиц // Птицы лесной зоны Приобья / под ред. Ю. С. Равкина. Новосибирск: Наука, 1978. С. 253–269.
- Трофимов В. А. Качественный факторный анализ матриц связей в пространстве разбиений со структурой // Модели агрегирования социально-экономической информации. Новосибирск, 1978. С. 91–106.
- Трофимов В. А., Равкин Ю. С. Экспресс-метод оценки связи пространственной неоднородности животного населения и факторов среды // Количественные методы в экологии. Л., 1980. С. 113–115.
- Урбанавичюс Г. П. Особенности разнообразия лишенофлоры России // Изв. РАН. Сер. геогр. 2011. № 1. С. 66–78.
- Шадрин В. И. Автоматическая классификация в зоогеографических исследованиях // Проблемы зоогеографии и истории фауны. Новосибирск: Наука, 1980. С. 13–14.
- Шадрин В. И. Экспериментальное сопоставление индексов сходства, используемых в экологии и зоогеографии // Фауна, таксономия, экология млекопитающих и птиц. Новосибирск: Наука, 1987. С. 128–141.
- Ширяев А. Г. Пространственная гетерогенность видовой состава комплекса клавариоидных грибов евразийской Арктики // Сиб. экол. журн. 2013. Т. 20, № 4. С. 495–505 [Shiryaev A. G. Spatial heterogeneity of the species composition of clavarioid fungi's complexes in the Eurasian Arctic // Contempor. Probl. Ecol. 2013. Vol. 6, N 4. P. 381–389].
- Ширяев А. Г. Пространственная дифференциация биоты клавариоидных грибов России: эколого-географический аспект: дис. ... д-ра биол. наук. М.: МГУ, 2014. 304 с.
- Dress A., Lokot T. A simple proof of the triangle inequality for the NTV metric // Appl. Mathem. Lett. 2003. Vol. 16(6). P. 809–813.
- Feurerer T., 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.
- Gower J. C. Some distance properties of latent root and vector methods used in multivariate analysis // Biometrika. 1966. Vol. 53, N 3–4. P. 325–338.
- Holt B. G., Lessard J.-Ph., Borregaard M. K. et al. An update of Wallace's zoogeographic regions of the world // Science. 2013. N 4. P. 74–79.
- Levandowsky M., Winter D. Distance between sets // Nature. 1971. Vol. 234, N 5323. P. 34–35.
- Lomolino M., Riddle B., Whittaker R., Brown J. Biogeography. 4th ed. Sinauer Associates, Inc., 2010. 764 p.

Marczewski E., Steinhaus H. On a certain distance of sets and the corresponding distance of functions // *Colloquium Mathematicae*. 1958. Vol. 1(6). P. 319–327.

Tedersoo L., Bahram M., Pxlme S. et al. Global diversity and geography of soil fungi // *Science*. 2014. Vol. 346, N 6213.

## Spatial-Typological Differentiation of Clavarioid Mycobiota in Northern Eurasia

A. G. SHIRYAEV<sup>1</sup>, Yu. S. RAVKIN<sup>2,3</sup>, V. M. YEFIMOV<sup>2,3</sup>, I. N. BOGOMOLOVA<sup>2</sup>, S. M. TSYBULIN<sup>2</sup>

<sup>1</sup> *Institute of Plant and Animal Ecology, UrB RAS  
620144, Ekaterinburg, 8 March str., 202  
E-mail: anton.g.shiryaev@gmail.com*

<sup>2</sup> *Institute of Systematic and Animal Ecology, SB RAS  
630091, Novosibirsk, Frunze str., 11  
E-mail: zm@eco.nsc.ru*

<sup>3</sup> *Tomsk State University  
634050, Tomsk, Lenina ave., 36*

Spatial heterogeneity of mycobiota species composition has been studied. There are clavarioid fungi used as a model group for mycobiota zonation of Northern Eurasia. The differences in the classification results of these fungi depending on used coefficients of similarity, aggregation algorithms and opinions of different interpreters are shown. A combining method of different classifications is proposed. Further study on a larger number of fungal groups will allow a more representative circuit that will help to create a unified biogeographic zonation of Northern Eurasia.

**Key words:** clavarioid fungi, mycobiota, Northern Eurasia, biogeography, spatial differentiation, zonation, longitudinal sector, diagonality, cluster analysis.