

Пространственное распределение видового разнообразия биоты клавариоидных грибов Западной Сибири

А. Г. ШИРЯЕВ¹, О. В. МОРОЗОВА²

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

² *Институт географии РАН
119017, Москва, пер. Старомонетный, 29*

Статья поступила 13.03.2018

Принята к печати 03.04.2018

АННОТАЦИЯ

Обсуждены итоги 20-летнего изучения пространственного распределения клавариоидных грибов Западно-Сибирской равнины. Видовая структура исследована в двух масштабах: региональном (площадью 100 тыс. км²) и локальном (100 км²). На изучаемой территории обнаружен 121 вид клавариоидных грибов. Выявлены закономерности пространственной изменчивости видового разнообразия на равнине. В региональном масштабе максимальное видовое богатство грибов наблюдается в подтаежных лесах (104 вида), тогда как в локальном – в диапазоне от средней тайги до подтайги (54,3–54,5 вида). С ростом пессимальности гидротермического режима в обоих масштабах число видов резко снижается в направлении тундр и степей. При изучении распределения разнообразия среди локалитетов выявлены изменения не только вдоль широтно-зонального градиента, но и долготного: в лесной зоне, наиболее богатые локалитеты расположены на западном и восточном краях равнины, тогда как на обширных болотистых территориях в центре число видов ниже ($p < 0,05$). Построена карта пространственного распределения видового разнообразия для уровня локалитетов. Обсуждается соответствие пространственного распределения изучаемой группы грибов глобальному широтному градиенту. Выявлены основные абиотические факторы, формирующие разнообразие изучаемой группы грибов в регионе.

Ключевые слова: биогеография, широтный градиент, картографирование разнообразия, климат, лесотундра, экология грибов, Basidiomycota.

Выявление закономерностей пространственной дифференциации биологического разнообразия в различных масштабах и от различных факторов – одна из основных проблем современной экологии и биогеографии [Lomolino et al., 2010]. Основные биогеографические правила и районирование основаны на закономерностях распределения объек-

тов флоры и фауны, тогда как представители царства грибов не использовались для подобных построений, несмотря на то, что по общему видовому богатству они не уступают животным [Blackwell, 2011; Peterson, Soberon, 2018].

Включению грибов в подобные исследования препятствует ряд факторов, среди основ-

ных можно назвать слабую таксономическую и региональную изученности: на настоящий момент описано всего только 5–10 % видов грибов от потенциально возможного богатства на планете, и многие регионы не исследованы [Mueller, Schmit, 2007]. Тем не менее изучение пространственного распределения разнообразия отдельных групп грибов в континентальном и глобальном масштабе проводится уже более столетия. К таким группам относятся макромицеты – афиллофоровые грибы, для которых установлено, что их видовое богатство в Голарктике выше в лесных экосистемах, по сравнению с тундровыми и пустынно-степными. Но везде ли в лесной зоне число видов грибов одинаково большое?

Видовое богатство грибов рассмотрено на примере модельной группы – клавариоидных грибов (Fungi, Basidiomycota) – одной из жизненных форм в составе афиллофоровых грибов, являющихся филогенетически гетерогенной группой [Hibbett et al., 2007]. Они характеризуются заметными плодовыми телами, масса которых может достигать 10 кг при диаметре до 60 см. Эти 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, и в результате участвуют в ключевых биосферных процессах – почвообразовании и круговороте основных биогенов [Ширяев, 2014].

Изучение разнообразия клавариоидных в отдельных природных зонах России проводится уже более 20 лет. Показано, что от тундровой зоны в южном направлении число видов возрастает в 27 раз, наибольшее число видов выявлено в подтаежных лесах [Ширяев, 2014]. В целом лесные зоны/подзоны богаче безлесных. Данный результат согласуется с пространственными закономерностями распределения грибов в Европе [Kotiranta et al., 2009; GBIF, 2018]. При использовании “зерна” размером в 100 тыс. км² вывод, полученный для зональных микобиот [Shiryayev, 2007], сохраняется, но выявляются специфические черты внутри лесной микобиоты: наиболее богатыми оказываются приморские подтаежные регионы, а территории, распо-

ложенные в условиях ультраконтинентального климата, существенно беднее [Shiryayev, 2017, 2018].

Расширение исследований до континентального масштаба поставило новый вопрос: соответствует ли распределение клавариоидных грибов глобальному широтному градиенту разнообразия? В глобальном масштабе показано, что распределение разнообразия всех групп грибов на планете, изученное с использованием генетических методов анализа почвенных проб (так называемого “скрытого разнообразия”), в целом подчиняется правилу широтного градиента, но для различных групп грибов тренды и расположение максимумов различаются: макромицетов больше в низких широтах, тогда как для некоторых групп макромицетов пик богатства приходится на средние широты [Tedersoo et al., 2014; Peay et al., 2016]. Недавние исследования клавариоидных грибов, проведенные на трансекте длиной около 6300 км вдоль 58° в. д. от тропических пустынь Аравского полуострова до полярных пустынь о-ва Новая Земля в Северном Ледовитом океане, показали, что пик видового богатства (116–129 видов) для “зерен” площадью 100 тыс. км² приходится на диапазон широт 50–60° с. ш., а севернее и южнее число видов резко сокращается. Схожий результат получен и для “зерен” размером 100 км²: наиболее богатые локалитеты (65,2–74,8) соответствуют диапазону широт 50–65° с. ш., а видовое богатство в полярных и тропических пустынях стремится к нулю, хотя локалитеты в полярных пустынях оказываются статистически достоверно богаче тропических аналогов [Ширяев, 2018]. Эти результаты свидетельствуют о том, что распределение клавариоидных грибов, вероятно, не в полной мере соответствует общим закономерностям широтного градиента видового разнообразия. Однако этот вопрос остается открытым как для клавариоидных, так и для других групп макромицетов. На изученной трансекте рост таксономического разнообразия грибов не следует за ростом терморесурсов, а сильная положительная корреляция найдена со среднегодовым уровнем осадков [Ширяев, 2018]. Возможно, что пространственный охват территории и масштаб рассмотренных данных также влияет на выявленные закономерности: для высоких ши-

рот Евразии обнаружена зависимость видового богатства клавариоидных грибов от среднегодовой температуры для регионального и локального масштабов “зерен”, а значимость осадков снижается с ростом изученного размера “зерна” [Shiryaev, 2017]. Таким образом, пока неясно, от каких именно климатических факторов зависит разнообразие изучаемой группы грибов. Возможно, ответы на эти вопросы будут получены при исследовании проблемы в различных масштабах, или в большем числе регионов планеты.

Западно-Сибирская равнина (далее ЗСР) с хорошо выраженной широтной зональностью и четкими градиентами факторов среды представляет собой удобный полигон для изучения распределения разнообразия. Ранее для территории ЗСР закономерности изменения видового богатства выявлены для сосудистых растений и лишайников [Мальшев, 1994; Седельников и др., 2007; Седельникова, 2017]. Для афиллофоровых грибов, в том числе и клавариоидных, несмотря на длительную историю изучения их разнообразия, результаты исследований ограничены [Мухин, 1993; Ширяев, 2008].

Цели работы: 1) установить изменение видового богатства клавариоидных грибов Западно-Сибирской равнины в различных масштабах на широтном градиенте; 2) создать карту распределения видового разнообразия; 3) установить связь между разнообразием грибов и абиотическими факторами.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

В данной работе границы ЗСР совпадают с картой физико-географического районирования СССР [1967]. Видовое богатство клавариоидных грибов исследовано в девяти широтно-зональных регионах, которые соответствуют основным природным зонам/подзонам, площадь каждого региона составляет в среднем 100 тыс. км². Внутри каждого региона изучено 58 локалитетов (площадью по 100 км²), равномерно распределенных в диапазоне от 73 до 51° с. ш. на протяжении 2400 км от зоны тундр до степей (табл. 1).

В связи с интенсификацией нефте- и газодобычи, роста площадей населенных пунктов, дорог, хозяйственного воздействия на

леса (рубок, распашки и т. д.) локальные биоклиматические условия на равнине меняются со временем. Рассмотрено актуальное состояние микобиоты, т. е. те виды, которые способны формировать плодовые тела “здесь и сейчас” (реализованное разнообразие), в современных природно-климатических и антропогенных условиях. При этом многие виды клавариоидных грибов – признанные индикаторы ненарушенных экосистем [Ширяев, 2014].

Каждый широтно-зональный регион изучался в течение приблизительно 20 лет. Локалитеты для исследования выбирались произвольно и имели форму квадрата (10 × 10 км), или круга (радиус 5,6 км). Допускались вариации формы – например, прямоугольник (20 × 5 км). В идеале каждый локалитет исследовался 30 человеко-дней в течение трех лет (за последние 20 лет) разными исследователями. Также некоторые данные заимствованы из опубликованных материалов различных исследователей, привлечена информация из нескольких баз данных и многочисленных гербариев. Параметр “90 % от числа видов” для наиболее изученного локалитета использован как единица измерения для оценки минимально необходимого числа единиц учета (собранные образцы, заметки в дневнике, фотографии и т. д.), выявленных в каждом локалитете. Для тундровых и таежных локалитетов необходимо было собрать различное число единиц учета (т. е. приложить различное выборочное усилие). Например, в “Паюте”, наиболее хорошо изученном локалитете в субарктических тундрах (Ямало-Ненецкий АО, 67°57′ с. ш., 68°33′ в. д.), выявлено 19 видов, представленных 410 единицами учета. В этом случае 90 % от 410 единиц учета составляют 370 единиц учета. Таким образом, в каждом локалитете в субарктических тундрах должно быть собрано не менее 370 единиц. В подтаежных лесах наиболее полно изучен локалитет “Талица” (Свердловская обл., 56°55′ с. ш., 63°40′ в. д.) включающий 66 видов, представленных 820 единицами учета, а 90 % от этого числа составляет 740. Следовательно, в текущем исследовании для подтаежных районов использовали данные по локалитетам, в которых известно не менее 740 единиц учета. Лока-

Исследованные локалитеты на Западно-Сибирской равнине

Природная зона/ широтный зональ- ный регион	Номер	Название локалитета	Географические координаты	Местоположение
1	2	3	4	5
Арктические тунд- ры ($n = 2$)	1	Белый-восток	73°13' с. ш., 71°32' в. д.	Ямало-Ненецкий АО, Ямальский р-н, вос- точная часть о-ва Белый
	2	Белый-запад	73°06' с. ш., 70°03' в. д.	Ямало-Ненецкий АО, Ямальский р-н, запад- ная часть о-ва Белый
Субарктические тундры ($n = 3$)	3	Бованенково	70°27' с. ш., 68°26' в. д.	Ямало-Ненецкий АО, Ямальский р-н, окрест- ности пос. Бованенково
	4	Паюта	67°57' с. ш., 68°33' в. д.	Ямало-Ненецкий АО, Ямальский р-н, 178 км на С от г. Салехард
	5	Находка	67°19' с. ш., 72°10' в. д.	Ямало-Ненецкий АО, Ямальский р-н, окрест- ности пос. Находка
Лесотундра ($n = 4$)	6	Аксарка	66°30' с. ш., 67°47' в. д.	Ямало-Ненецкий АО, Надымский р-н, 52 км на В от г. Салехард
	7	Надым	65°32' с. ш., 72°30' в. д.	Ямало-Ненецкий АО, Надымский р-н, окрест- ности г. Надым
	8	Ямсовей	65°31' с. ш., 75°31' в. д.	Ямало-Ненецкий АО, Пуровский р-н, 81 км на ЮЗ от г. Новый Уренгой
	9	Пангоды	65°53' с. ш., 74°30' в. д.	Ямало-Ненецкий АО, Надымский р-н, 98 км на СВ от г. Надым
Северная тайга ($n = 4$)	10	Ямгорт	64°57' с. ш., 64°21' в. д.	Ямало-Ненецкий АО, Шурышкарский р-н, окрестности пос. Ямгорт
	11	Сорум	64°07' с. ш., 69°08' в. д.	Ханты-Мансийский АО, г. Белоярский, сред- нее течение р. Сорум
	12	Чатылькинское	63°26' с. ш., 80°59' в. д.	Ямало-Ненецкий АО, Красноселькупский р-н, 257 км на Ю от пос. Красноселькуп
	13	Лянтор	61°47' с. ш., 71°43' в. д.	Ханты-Мансийский АО, Сургутский р-н, окрестности пос. Лянтор
	14	Оус	60°53' с. ш., 61°32' в. д.	Свердловская обл., Ивдельский р-н, 62 км на СВ от г. Ивдель
Средняя тайга ($n = 8$)	15	Пелымский Туман	60°05' с. ш., 62°58' в. д.	Свердловская обл., Гаринский р-н, окрест- ности оз. Пелымский Туман
	16	Нягань	62°03' с. ш., 65°32' в. д.	Ханты-Мансийский АО, Октябрьский р-н, окрестности г. Нягань
	17	Ханты-Мансийск	60°59' с. ш., 69°03' в. д.	Ханты-Мансийский АО, окрестности г. Ханты-Мансийск
	18	Уим	58°51' с. ш., 71°07' в. д.	Тюменская обл., Уватский р-н, 164 км на В от г. Тобольск
	19	Усть-Тегусское	58°42' с. ш., 73°57' в. д.	Тюменская обл., Уватский р-н, 318 км на В от г. Тобольск
	20	Александровское	60°25' с. ш., 77°48' в. д.	Томская обл., Александровский р-н, окрест- ности пос. Александровское
Южная тайга ($n = 10$)	21	Сабун	62°24' с. ш., 81°42' в. д.	Ханты-Мансийский АО, Нижневартовский р-н, ПП "Сибирские Увалы"
	22	Бор	62°17' с. ш., 89°07' в. д.	Красноярский край, Туруханский р-н, окрест- ности пос. Бор
	23	Туринск	58°09' с. ш., 63°43' в. д.	Свердловская обл., Туринский р-н, окрест- ности г. Туринск

1	2	3	4	5
	24	Тобольск	58°13' с. ш., 68°31' в. д.	Тюменская обл., окрестности г. Тобольск
	25	Абаул	57°48' с. ш., 70°19' в. д.	Тюменская обл., Вагайский р-н, 122 км на В от г. Тобольск
	26	Западно-Останинское	57°42' с. ш., 79°01' в. д.	Томская обл., Парабельский р-н, 36 км на СЗ от пос. Кедровый
	27	Новый Тевриз	59°08' с. ш., 77°30' в. д.	Томская обл., Карасокский р-н, окрестности пос. Новый Тевриз
	28	Колпашево	58°18' с. ш., 83°05' в. д.	Томская обл., Колпашевский р-н, окрестности пос. Колпашево
	29	Томск	56°29' с. ш., 84°39' в. д.	Окрестности г. Томск
	30	Белый Яр	58°49' с. ш., 84°47' в. д.	Томская обл., Белоярский р-н, окрестности пос. Белый Яр
	31	Улу-Юл	57°54' с. ш., 86°38' в. д.	Томская обл., Первомайский р-н, окрестности пос. Захарково
Подтайга (n = 10)	32	Ирбитское	57°10' с. ш., 62°17' в. д.	Свердловская обл., Ирбитский р-н, окрестности оз. Ирбитское
	33	Талица	56°55' с. ш., 63°40' в. д.	Свердловская обл., Талицкий р-н, окрестности пос. Талица
	34	Леваши	56°48' с. ш., 65°29' в. д.	Тюменская обл., Тюменский р-н, окрестности пос. Леваши
	35	Новый Тап	57°01' с. ш., 67°44' в. д.	Тюменская обл., Юргинский р-н, 100 км на СВ от г. Ялуторовск
	36	Робручи	56°33' с. ш., 67°59' в. д.	Тюменская обл., Омутинский р-н, 23 км на СВ от с. Омутинское
	37	Большое Белое	56°18' с. ш., 81°47' в. д.	Томская обл., Бакчарский р-н, 176 км на З от г. Томск
	38	Колбаса	57°01' с. ш., 76°40' в. д.	Новосибирская обл., Кыштовский р-н, 54 км на С от пос. Кыштовка
	39	Тайга	56°07' с. ш., 85°34' в. д.	Кемеровская обл., Яшкинский р-н, окрестности г. Тайга
	40	Болотное	55°42' с. ш., 84°14' в. д.	Новосибирская обл., Болотнинский р-н, окрестности пос. Болотное
	41	Лебедево	54°55' с. ш., 84°20' в. д.	Новосибирская обл., Тогучинский р-н, окрестности пос. Лебедево
Лесостепь (n = 7)	42	Большие Харлуши	55°11' с. ш., 60°59' в. д.	Челябинская обл., Сосновский р-н, 15 км на СЗ от г. Челябинска
	43	Красный Октябрь	55°36' с. ш., 64°48' в. д.	Курганская обл., Кетовский р-н, 20 км на СЗ от г. Курган
	44	Медвежье	55°13' с. ш., 68°00' в. д.	Курганская обл., Петуховский р-н, окрестности оз. Бол. Медвежье
	45	Татарск	55°15' с. ш., 75°57' в. д.	Новосибирская обл., Татарский р-н, окрестности пос. Татарск
	46	Мальшево	54°59' с.ш., 78°48' в. д.	Новосибирская обл., Здвинский р-н, окрестности пос. Мальшево
	47	Высокая Грива	53°56' с. ш., 80°37' в. д.	Алтайский край, Панкрушихинский р-н, окрестности пос. Панкрушиха

1	2	3	4	5
Степь ($n = 10$)	48	Академгородок	54°48' с. ш., 83°08' в. д.	Новосибирская обл., Академгородок г. Новосибирск
	49	Кулевчи	53°07' с. ш., 61°26' в. д.	Челябинская обл., Варненский р-н, 53 км на В от г. Карталы
	50	Надеждинка	53°43' с. ш., 63°42' в. д.	Казахстан, Кустанайская обл., 60 км на С от г. Кустанай, окрестности пос. Надеждинка
	51	Докучаевка	51°35' с. ш., 64°09' в. д.	Казахстан, Кустанайская обл., 181 км на Ю от г. Кустанай, окрестности пос. Докучаевка
	52	Уялы	53°07' с. ш., 69°32' в. д.	Казахстан, Акмолинская обл., 20 км на Ю от г. Кокчетав
	53	Степногорск	52°22' с. ш., 71°47' в. д.	Казахстан, Акмолинская обл., 142 км на СВ от г. Астана, окрестности г. Степногорск
	54	Тамбовка	52°50' с. ш., 70°33' в. д.	Казахстан, Акмолинская обл., 195 км на С от г. Астана
	55	Улькенкарой	53°51' с. ш., 71°46' в. д.	Казахстан, Северо-Казахстанская обл., 199 км на ЮВ от г. Петропавловск
	56	Карасук	53°39' с. ш., 77°59' в. д.	Новосибирская обл., Карасукский р-н, окрест- ности пос. Карасук
	57	Щарбакты	52°32' с. ш., 78°09' в. д.	Казахстан, Павлодарская обл., 77 км на СВ от г. Павлодар, окрестности пос. Щарбакты
58	Алейск	52°26' с. ш., 82°41' в. д.	Алтайский край, окрестности г. Алейск	

Примечание. В скобках – число локалитетов в соответствующей зоне/подзоне.

литеты, не отвечающие перечисленным выше параметрам, исключены из данного исследования. Также не исследовались локалитеты, большая часть которых соответствует интра- и экстрараональным местообитаниям, например еловые леса (острова) в тундре или сосновые боры (островные) в степи.

После составления базового списка видов грибов для каждого локалитета проводилась его верификация. Из списка исключались следующие виды: 1) недавно описанные как новые для науки, т. е. известные только из классического местообитания или крайне ограниченного числа локалитетов, хотя их распространение, потенциально, существенно шире: *Ramaria cistophila*, *Ramariopsis robusta*, *Typhula suecica* и др.; 2) с дискуссионным таксономическим статусом: *Clavariadelphus borealis*, *Ramaria altaica*, *Pterula caricispendulae* и др.; 3) найденные только в интра- и экстрараональных местообитаниях, но не выявленные на плакоре в зональных условиях.

Названия видов грибов соответствуют данным Интернет-портала IndexFungorum ([http://](http://www.indexfungorum.org)

www.indexfungorum.org, дата обращения к ресурсу 14.02.2018).

За двадцатилетний период исследований в регионе накоплен богатый материал, представленный 1173 образцами клавариоидных грибов, депонированных в микологической коллекции Института экологии растений и животных УрО РАН, Екатеринбург (SVER). Порядка 13 000 записей (взятых из полевых дневников, анализа фотографий и данных, опубликованных другими исследователями, on-line баз данных), касающихся обнаружения клавариоидных грибов в изученном регионе, внесены в базу данных CLAVARIA^{WORLD}, которая составляется автором и регулярно пополняется новыми данными на основе анализа всего возможного материала по клавариоидным грибам в мире. К настоящему моменту база данных насчитывает около 79 000 единиц записей.

Построение карты распределения видового богатства грибов проведено на основе интерполяции исходных данных по разнообразию грибов крайгинг-методом, одним из не-

Биоклиматическая характеристика Западно-Сибирской равнины

Параметр	Широтно-зональный регион								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
Среднегодовая температура, °С	-9,8	-8,5	-5,7	-2,9	-0,8	1,2	2,2	2,8	3,5
Средняя температура самого холодного месяца, °С	-24,6	-23,9	-23,2	-20,5	-18,9	-16,8	-16,0	-15,9	-14,5
Абсолютная минимальная температура, °С	-51,7	-50,5	-53,7	-52,6	-49,0	-50,0	-50,4	-46,4	-47,8
Средняя сумма температур выше 10 °С	120	270	380	990	1460	1610	1750	1960	2320
Сезонность температур, °С	31,7	33	38,0	37,8	37,3	35,7	33,8	35,1	35,4
Среднегодовой уровень осадков, мм	245	255	450	490	530	510	478	386	320
Площадь вечной мерзлоты, %	100	100	88	40	5	0	0	0	0
Площадь засоленных почв, %	0	0	0	0	0	0	15	35	45
ГТК	4,0	2,8	1,9	1,7	1,5	1,4	1,2	0,9	0,7

П р и м е ч а н и е. Здесь и далее: 1 – арктические тундры, 2 – субарктические тундры, 3 – лесотундра, 4 – северная тайга, 5 – средняя тайга, 6 – южная тайга, 7 – подтайга, 8 – лесостепь, 9 – степь. ГТК – гидротермический коэффициент Селянинова.

линейных алгоритмов в ГИС системе Surfer 10 с разрешением $0,1^\circ$ широты на $0,1^\circ$ долготы. Подобный метод применен для установления пространственной структуры флоры Восточной Европы [Морозова, 2008]. При визуализации разнообразия грибов выбран шаг между линиями в 10 видов.

Для установления связи разнообразия микобиоты с абиотическими факторами использованы базовые биоклиматические показатели: среднегодовая температура; сезонность изменения температуры, представленная как разница температур самого теплого и холодного месяцев; сумма активных температур выше 10°C , среднегодовое количество осадков (табл. 2). Климатические показатели взяты из базы данных WorldClim [Fick, Hijmans, 2017] с дополнением из climatebase.ru (обращение 22.10.2017) для некоторых метеостанций.

Вычислен гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК), определяющийся как: $\text{ГТК} = R \times 10 / \Sigma t$, где R – сумма (мм) за период с температурами выше $+10^\circ\text{C}$, Σt – сумма температур (град.) за тот же период. Для каждого региона установлена средняя сумма активных температур выше 10°C .

Площадь вечно мерзлотных и засоленных почв приведена согласно работе [Национальный атлас..., 2011].

Традиционно в микологии изучают два уровня инвентаризационного разнообразия: γ -разнообразии и α -разнообразии. В качестве γ -разнообразия использовано число видов в широтно-зональном регионе, α -разнообразии оценено как среднее число видов в локальных точках (локалитетах), изученных внутри соответствующего широтно-зонального региона. Дифференцирующее разнообразие (β -разнообразии) крайне редко рассматривается при исследовании микобиоты. В данной работе оно оценено с помощью индекса Уиттекера как соотношение гамма и альфа разнообразия ($\gamma/\alpha - 1$); также вычислен коэффициент вариации (CV) для среднего числа видов в локалитетах и средний показатель индекса видового сходства Жаккара (J). В виде дополнительных оценок β -разнообразии использовали стандартное отклонение среднего (SD) для числа видов в локалитетах и амплитуду изменения видового богатства, оцененную как разница между самым бедным и богатым локалитетом внутри зонально-секторального региона (D_{RPL}).

Оценка зависимости видового богатства от климата проведена с помощью непараметрического коэффициента корреляции Спирмена (r_s). Достоверность различий в величинах видового богатства между локалитетами оценивали при помощи U -критерия Манна – Уитни с поправкой Бонферрони для множественных сравнений. Сходство между локалитетами изучено с помощью кластерного анализа, проведенного в пакете STATISTICA 8.0 [StatSoft, 2008], с использованием метода Варда и евклидова расстояния. Кривые накопления видового богатства в зависимости от числа собранных образцов построены с помощью программы EstimateS Win 9.10 [Colwell, Elsensohn, 2014].

РЕЗУЛЬТАТЫ

За 80 лет исследований в пределах ЗСР выявлено 126 видов клавариоидных грибов [Ширяев, 2014], из которых в течение последних 20 лет собрано 124 вида (актуальное реализованное разнообразие), что составляет 18,5 % от общемирового богатства группы. Для соседних территорий известно 166 видов на Урале, и 101 вид для Средней Сибири [Ширяев, 2014]. Из 124 видов, способных формировать плодовые тела в актуальных природно-климатических и антропогенных условиях равнины, внутри 58 локалитетов и девяти широтно-зональных регионов выявлен 121 вид (96 %). Число видов в

широтно-зональных регионах варьирует от шести до 104, а в локалитетах от четырех до 66.

В арктических тундрах выявлено меньше всего видов (6), наибольшее их число (104) отмечено в подтаежном широтно-зональном регионе, к югу от него видовое богатство снижается до 52 видов в степном регионе. Географический центр подтаежного региона соответствует 55° с. ш., в направлении к северу и югу от него видовое разнообразие уменьшается (рис. 1, а). Для локалитетов в целом выявлена схожая тенденция, однако есть некоторые отличия: пик богатства (более 60 видов/локалитет) расположен между 61 и 56° с. ш., т. е. соответствует не одной природной зоне, а диапазону от средней тайги до подтайги. В обоих случаях, распределение видового разнообразия наилучшим способом описывается полиномиальным уравнением третьего порядка (см. рис. 1, б).

В тундровом локалитете “Паюта” и в подтаежной “Талице” на плато кривая накопления выходит при показателях в 21,2 и 69,4 вида соответственно. Следовательно, в настоящий момент видовое богатство в наиболее изученных локалитетах выявлено на 89,6 и 95,1 % от потенциально возможного (рис. 2).

Оба показателя инвентаризационного разнообразия (α - и γ -разнообразия) возрастают от тундр к средней тайге и подтайге (от 6 и 4,5 до 104 и 54,5 соответственно), но южнее их уровень снижается в направлении степей

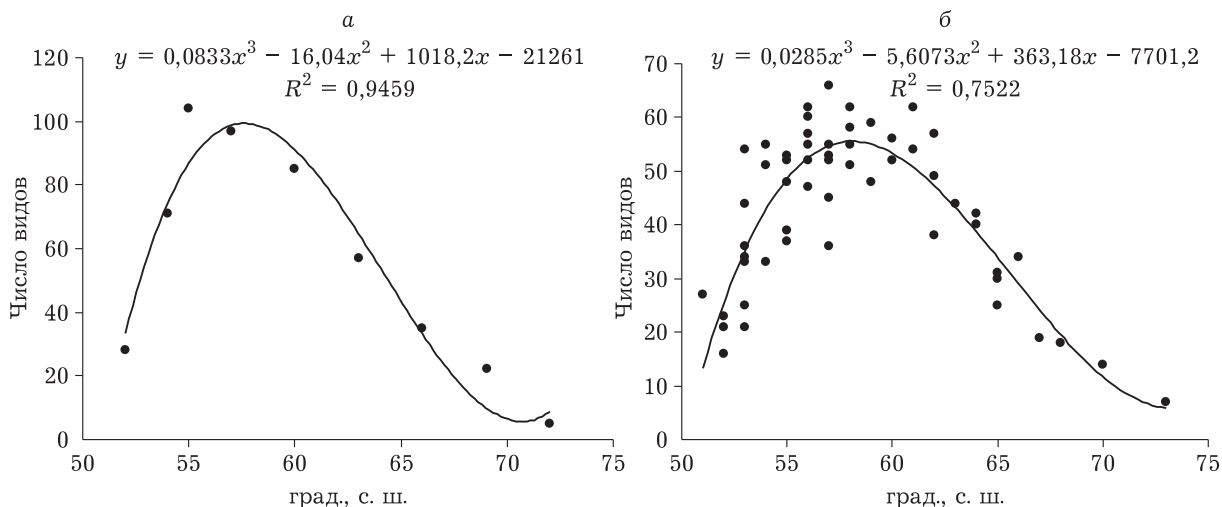


Рис. 1. Изменение видового богатства с широтой для широтно-зональных регионов (а), для локалитетов (б)

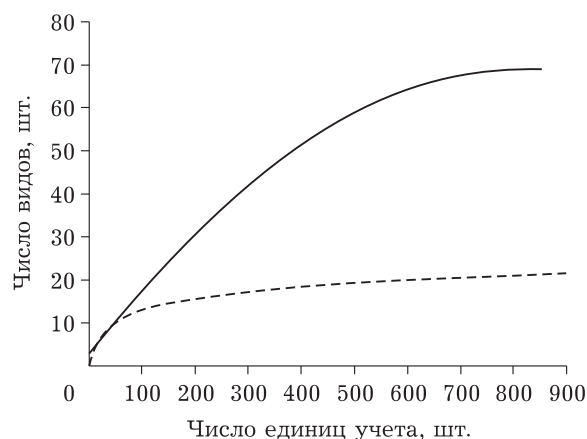


Рис. 2. Кривая накопления Jaccard 1 видового богатства клавариоидных грибов в субарктических тундрах, локалитет “Паюта” (пунктирная линия) и в подтаежном локалитете “Талица” (прямая линия)

(табл. 3). Величины среднего числа видов и медианы в локалитетах оказались близки: так, в подтайге среднее число видов составляет 54,3, а медиана – 54,8 (рис. 3). Дифференцирующее разнообразие, оцененное различными методами, также растет в южном направлении. Например, индекс Уиттекера составляет 0,33 в тундрах и повышается в 3 раза до максимального 0,91 в подтайге, но затем снижается до 0,13 в степях. Средний показатель коэффициента Жаккара (J) максимален в тундрах 0,80, снижаясь до 0,53–

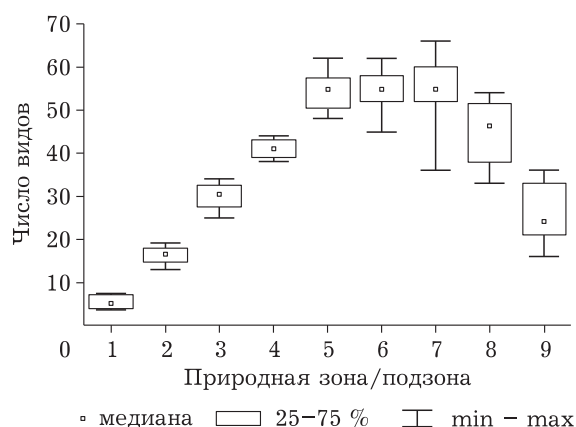


Рис. 3. Видовое разнообразие клавариоидных грибов девяти широтно-зональных регионов Западно-Сибирской равнины

0,58 в подтайге, что также характеризует рост дифференцирующего разнообразия. С другой стороны, коэффициент вариации среднего числа видов в локалитете (CV) в тундре составляет 11,0, повышается в южном направлении достигая максимума в степях (25,2). Другие показатели оценки β -разнообразия (SD и D_{RPL}) также указывают на наибольшее разнообразие в подтаежном регионе. SD имеет минимальное значение в тундрах (0,7) и максимальное – в подтайге (8,4), соотношение между самым бедным и богатым локалитетом в тундрах равно 20 %, а в подтайге – 45 %.

Т а б л и ц а 3

Показатели разнообразия биоты клавариоидных грибов в широтно-зональных регионах Западно-Сибирской равнины

Показатель	Широтно-зональный регион								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9
γ -разнообразие	6	26	35	57	85	97	104	71	29
α -разнообразие	4,5	18,7	30	41	54,5	54,4	54,3	44,7	25,9
Maximum	5	19	34	44	62	62	66	54	36
Minimum	4	14	25	38	48	45	36	33	16
Индекс Уиттекера	0,33	0,39	0,17	0,39	0,56	0,78	0,91	0,59	0,13
SD	0,7	2,1	3,7	2,6	4,7	5,0	8,4	7,7	6,5
CV	11,7	11,0	12,4	6,3	8,7	9,2	15,4	17,3	25,2
D_{RPL} , %	20,0	24,0	26,7	13,6	22,6	27,4	45,4	38,9	37,5
Среднее значение индекса Жаккара	0,80	0,54	0,73	0,71	0,69	0,62	0,58	0,56	0,53
Число локалитетов	2	3	4	4	8	10	10	7	10

П р и м е ч а н и е. Maximum – максимальное число видов в локалитете, minimum – минимальное число видов.

ОБСУЖДЕНИЕ

Соответствие распределения разнообразия широтному градиенту. На территории ЗСР наибольшее γ -разнообразие клавариоидных грибов отмечено в подтаежном регионе, а в направлении к северу и югу оно уменьшается (см. табл. 3; рис. 1, а). Схожий результат получен и для соседней долготной трансекты, протянувшейся на 6500 км от архипелага Новая Земля (75° с. ш.) и Полярного Урала вдоль 58° в. д. через Среднюю Азию и Иран к тропическим пустыням Арабского полуострова (20° с. ш.), где пик видового богатства приходится на южнотаежный и подтаежный регион (53 – 60° с. ш.), тогда как пустынно-степные регионы крайне бедны [Ширяев, 2018].

Изменение α -разнообразия имеет схожую тенденцию: в локалитетах видовое богатство растет со снижением широты к средней, южной тайге и подтайге (56 – 61° с. ш.), а южнее, в направлении степей, снижается (см. рис. 3). На долготной трансекте “Новая Земля – Урал – Арабский полуостров” пик богатства приходится на схожий диапазон широт от 50 до 65° с. ш., а в пустынно-степных районах Средней Азии и в тропических пустынях число видов снижается почти до нуля [Ширяев, 2018]. Таким образом, тенденции изменений с широтой обоих показателей инвентаризационного разнообразия не соответствуют общепринятому широтному градиенту видового богатства ($p > 0,05$).

Дифференцирующее разнообразие меняется аналогично инвентаризационному: пик β -разнообразия приходится на подтаежный регион, а в направлении степей оно снижается. Только один показатель – коэффициент вариации – увеличивается от тундр до степей (см. табл. 3).

Картографирование видового разнообразия. По видовому составу изученные в пределах ЗСР локалитеты можно подразделить на два базовых кластера, первый можно назвать “тундрово-степной”, а второй – “суббореальный” (рис. 4). Первый кластер включает локалитеты из тундрового, лесотундрового, северотаежного и степного регионов, тогда как второй – южнотаежные и подтаежные. Лесостепные локалитеты присутствуют в обоих кластерах. Наибольшее сходство

выявлено между соседними локалитетами или находящимися в схожих биоклиматических условиях. Можно сказать, что “тундрово-степной” кластер объединяет бедные по числу видов локалитеты, тогда как “суббореальный” – богатые.

Локалитеты внутри широтно-зональных регионов неоднородны как по видовому составу, так и по числу видов. Среди средне-таежных локалитетов, которые в основном относятся к “тундрово-степному” кластеру, два (Ханты-Мансийск и Бор) отнесены к “суббореальной” группе, где преобладают южнотаежные, подтаежные и лесостепные локалитеты. К “тундрово-степному” кластеру по сходству видового состава отнесены некоторые южнотаежные (Абаул, Западно-Останинское, Новый Тевриз), подтаежные (Новый Тап, Робручи, Большое Белое, Колбаса) и лесостепные (Медвежье, Татарск, Малышево) локалитеты. Этот результат можно назвать неожиданным ввиду того, что на соседней долготной трансекте “Новая Земля – Урал – Арабский полуостров” подобное смешение локалитетов не наблюдалось [Ширяев, 2018]. Такая инверсия некоторых зональных локалитетов находится в связи с особенностями природных условий центральной части ЗСР, для которой характерны большие площади болот, перемежающиеся низкорослыми и непродуктивными лесами на кислых торфянистых почвах. Локалитеты, расположенные в этой части равнины, существенно беднее своих “лесных” аналогов (содержат не более 50 видов/локалитет), и к тому же в них преобладают широко распространенные виды (65 %), обычные в тундровых, степных и болотных экосистемах (из рода *Typhula*) [Shiryaev, Mukhin, 2010]. Доля специфичных “тундрово-степных”, или в целом “южных” видов, в этих локалитетах крайне низка (менее 10 %). Для “суббореальных” локалитетов количество убиквистических видов также существенно (35 %), однако здесь значительна доля и специфичных таежных и неморальных видов (около 50 %) из родов *Clavaria*, *Ramaria*, *Ramariopsis* и др., что объясняет специфику лесных локалитетов. Неморально-бореальные виды, как правило, не встречаются в болотистой местности, а также в тундровых и степных биотопах.

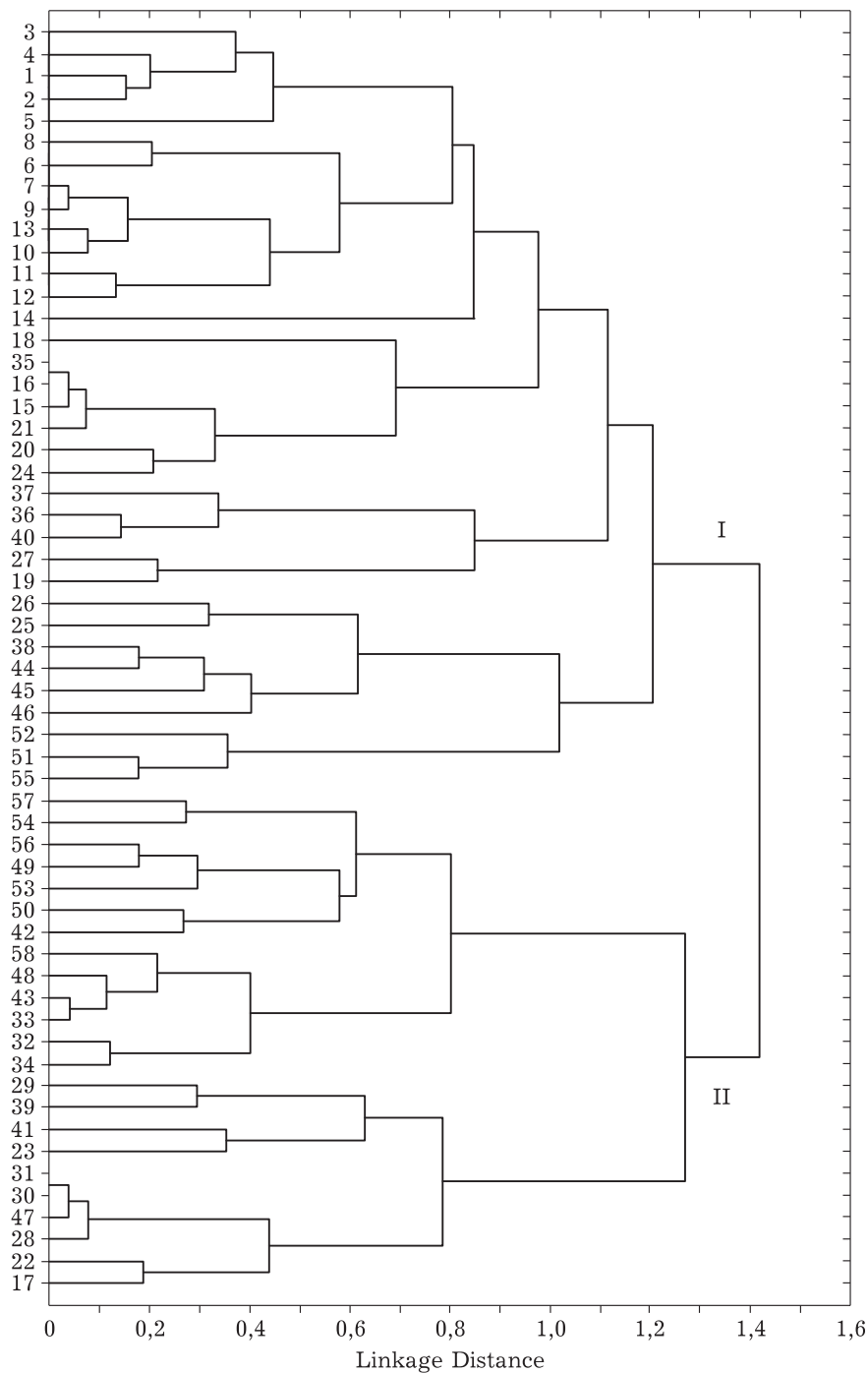


Рис. 4. Сходство видового состава 58 локалитетов клавариоидных грибов, расположенных на Западно-Сибирской равнине. Номера локалитетов см. табл. 1

Картографическая визуализация выявленного выше результата подтверждает предположение авторов. В центре равнины локалитеты, расположенные на территориях с преобладанием болотистой местности, характеризуются невысоким видовым богатством (менее 50 видов/локалитет), а при прибли-

жении к Уральским горам и Среднесибирскому плоскогорью лесистость территории возрастает, и здесь видовое богатство в локалитетах составляет более 60 видов (рис. 5). В некоторых регионах Урала, Среднесибирского плоскогорья и в Алтае-Саянских горах отмечены локалитеты, в которых выявлено

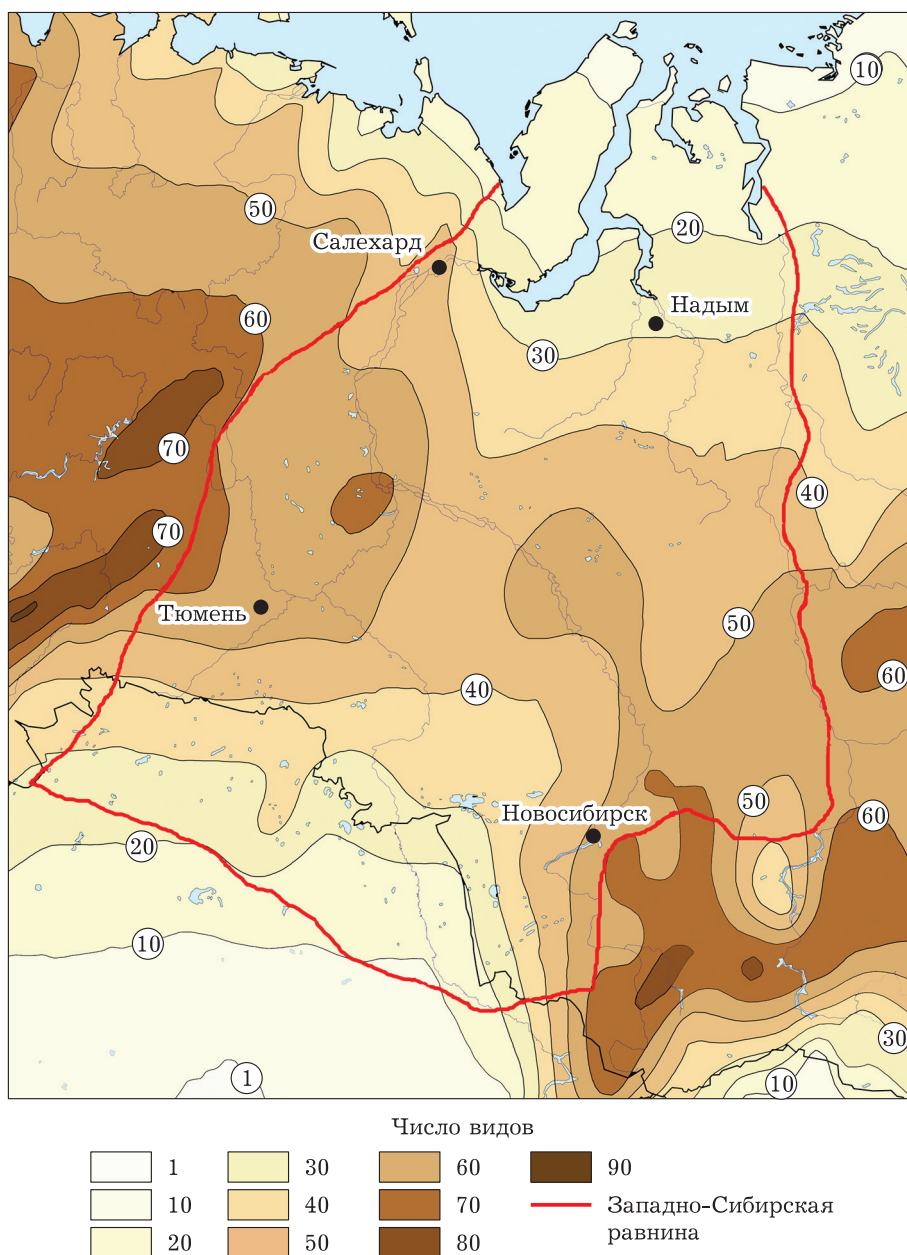


Рис. 5. Распределение видового разнообразия клавариоидных грибов Западно-Сибирской равнины

более 70 видов, а в двух локалитетах Южного Урала известно даже более 80. Можно констатировать, что в средней части ЗСР располагается территория бедная клавариоидными грибами. Выявленный здесь уровень видового разнообразия соответствует лесотундровым и степным районам европейской части страны (см. рис. 5).

Большой интерес представляет распределение видового богатства грибов вдоль южной границы леса (в лесостепи и подтайге), которая на территории Европейской России

и на Урале характеризуется одним из самых высоких показателей видового разнообразия клавариоидных грибов [Ширяев, 2018]. На ЗСР локалитеты, находящиеся в схожих широтно-зональных регионах, расположились вдоль линии соответствующей уровню 40 видов/локалитет. Это невысокий уровень видового богатства, который по величине соответствует средней тайге, а некоторые локалитеты из этой полосы даже близки по уровню данного показателя с лесотундровыми (Татарск, Большое Белое, Колбаса), что не-

Т а б л и ц а 4

Корреляция показателей видового разнообразия клавариоидных грибов и биоклиматических факторов Западно-Сибирской равнины

Параметр	γ -разнообразии	α -разнообразии	Индекс Уиттекера	SD	CV	D_{RPL} , %	J
Среднегодовая температура, °С	0,55	0,48	0,42	0,91****	0,57	0,83***	-0,92****
Средняя температура самого холодного месяца, °С	0,55	0,48	0,28	0,91****	0,57	0,83***	-0,91****
Абсолютная минимальная температура, °С	0,33	0,4	0,32	0,67*	0,22	0,5	-0,81***
Средняя сумма температур выше 10 °С	0,55	0,48	0,28	0,92***	0,57	0,83***	-0,9****
Сезонность температур, °С	0,32	0,45	-0,15	0,08	-0,06	0,1	0,17
Среднегодовой уровень осадков, мм	0,82***	0,92****	0,52	0,35	-0,4	-0,01	-0,03
Вечная мерзлота, %	-0,72***	-0,64*	-0,48	-0,93****	-0,41	-0,78**	0,82***
Засоленные, %	0,14	0,1	0,1	0,76**	0,84***	0,82***	-0,84****
ГТК	-0,55	-0,48	-0,28	-0,92****	-0,57	-0,83***	0,9****
Мерзлота + засоление, %	-0,93****	-0,96****	-0,73 *	-0,66 *	0,21	-0,27	-0,40

* $p < 0,05$, ** $p < 0,01$, *** $p < 0,001$, **** $p < 0,0001$.

характерно для западных по отношению к равнине регионов. Вероятно, такие показатели можно объяснить локальными биоклиматическими условиями локалитетов и преобладанием в них местообитаний с болотистыми или засоленными почвами. В европейской части страны, линия в 40 видов/локалитет преимущественно соответствует северной (арктической) и южной (степной) границе леса, тогда как аналогичная линия на территории ЗСР – северной границе средней тайги и средней части южной тайги. Гигантский “разрыв” разнообразия в центральной части лесной зоны дополняет вышеописанную картину. В целом на уровне локалитетов, микобиота равнины оказывается значительно беднее ($p < 0,01$) по сравнению с горным окружением – Уралом, Среднесибирским плоскогорьем и Алтае-Саянским регионом, – что, вероятно, можно расценивать как ведущую роль фактора георазнообразия.

Анализ карт распределения видового богатства других групп криптогамных организмов, таких как мохообразные и лишайники, обнаруживает схожую “сдавленность” равнины с севера и юга, а для лишайников также снижение уровня разнообразия внутри лесной зоны в юго-восточной части

региона в районе Васюганских болот [Ignatov, 1993; Урбанавичюс, 2011].

Таким образом, кажущаяся простота и понятность распределения видового богатства клавариоидных грибов с севера на юг на территории ЗСР оказывается более сложной по сравнению со средними данными, представленными выше в таблицах.

Связь разнообразия грибов с биоклиматическими параметрами. Как установлено в данном исследовании, распределение клавариоидных грибов равнины (и соседних регионов) не соответствует общеизвестному широтному градиенту разнообразия. При этом широко известно, что еще первые исследователи (Г. Форстер и А. Гумбольдт) связывали существование этого градиента с неравномерностью распределения тепла по поверхности Земли [Lomolino et al., 2010]. Однако для клавариоидных грибов не обнаружена достоверная зависимость числа видов в широтно-зональных регионах и локалитетах со среднегодовой температурой ($r_s = 0,55$; $p > 0,12$ и $r_s = 0,48$; $p > 0,05$ соответственно) (табл. 4). Для соседней трансекты “Новая Земля – Урал – Арабский полуостров” связь разнообразия с температурой также отсутствует ($p > 0,01$) в обоих масштабах [Ширяев, 2018].

Стоит отметить, что для группы лишенизированных грибов Западно-Сибирской равнины [Седелникова, 2017] установлена сильная отрицательная связь со среднегодовой температурой ($r_s = -0,77$; $p = 0,01$), т. е. видовое разнообразие этой группы снижается с ростом терморесурсов. Данный показатель широтно-зональных регионов и локалитетов равнины клавариоидных грибов зависит только от среднего уровня осадков ($r_s = 0,82$; $p < 0,001$ и $r_s = 0,92$; $p < 0,001$), а также от площади, занятой вечной мерзлотой ($r_s = -0,72$; $p < 0,001$ и $r_s = -0,64$; $p < 0,05$).

В работе уже указывалось, что болотистые и засоленные почвы крайне бедны клавариоидными грибами. По отдельности для них не установлено связи с разнообразием грибов в обоих масштабах ($p > 0,05$), однако рассмотрение данных факторов вместе (мерзлота + засоление) дает статистически значимую зависимость ($r_s = -0,93$; $p < 0,0001$ и $r_s = -0,96$; $p < 0,0001$). Корреляция этих факторов отмечена и с некоторыми показателями дифференцирующего разнообразия: значимые величины получены для индекса Уиттекера ($r_s = -0,73$; $p < 0,05$) и стандартного отклонения ($r_s = -0,66$; $p < 0,05$).

На дифференцирующее разнообразие влияет среднегодовая температура: отмечена положительная корреляция со стандартным отклонением ($r_s = 0,91$; $p < 0,0001$), разницей между бедным и богатым локалитетом ($r_s = 0,83$; $p < 0,0001$) и средним индексом Жаккара ($r_s = -0,92$; $p < 0,0001$). Для других температурных показателей также выявлена связь с этими двумя показателями дифференцирующего разнообразия, тогда как со среднегодовым уровнем осадков зависимость не установлена (см. табл. 4). Площадь занятая вечной мерзлотой коррелирует со стандартным отклонением ($r_s = -0,93$; $p < 0,0001$), разницей между бедным и богатым локалитетом ($r_s = -0,78$; $p < 0,01$) и средним индексом Жаккара ($r_s = 0,82$; $p < 0,001$). Для стандартного отклонения и коэффициента вариации установлена сильная положительная корреляция с площадью засоленных земель ($r_s = 0,76$; $p < 0,01$ и $r_s = 0,82$; $p < 0,001$) соответственно. Гидротермический коэффициент обнаруживает положительную связь со стандартным отклонением ($r_s = -0,92$; $p < 0,0001$),

разницей между бедным и богатым локалитетом ($r_s = -0,83$; $p < 0,001$) и средним индексом Жаккара ($r_s = -0,90$; $p < 0,0001$).

Только для одного фактора, изученного в данной работе – сезонности температур, не выявлено достоверной связи ни с одним показателем разнообразия.

При установлении связи β -разнообразия с факторами среды нередко используют и другие методики, например, с использованием уравнения Михаэлиса – Ментена, интерпретируемого как константа скорости выхода на плато такого количества единиц учета, при котором выявляется половина всех видов (т. е. чем она выше, тем больше β -разнообразие) от максимально возможного предсказанного [Gotelli, Chao, 2013; Shiryaev, 2017]. Для тундрового локалитета “Паюта” по данному методу предсказано нахождение в локалитете 21,2 вида на кривой накопления (см. рис. 2), 50 % от этого видового богатства (10,6 вида) достигнуто при обработке 71 единицы учета, а для подтаежного локалитета “Талица” необходимо собрать 223 единицы учета, чтобы выявить 34,7 вида (половина от 69,4 вида). Следовательно, β -разнообразие в подтайге более чем в 3 раза выше по сравнению с тундрой.

На территории ЗСР изменение видового разнообразия для широтно-зональных регионов и локалитетов южнее подтайги несомненно отражает специфику исследуемого региона, где на юге представлены аридные степи, а южнее – за пределами равнины – пустыни, характеризующиеся крайне пессимальными климатическими условиями по отношению к клавариоидным грибам. В степях при крайне низком уровне осадков и наличии больших площадей с засоленными почвами видовое богатство клавариоидных грибов снижается до уровня тундр. В подобных условиях они способны формировать базидиомы исключительно в интра- и экстразональных, а также в антропогенно-измененных местобитаниях, где присутствует доступная пресная вода или же на каменистых склонах гор около ручьев с временным водотоком, или на склонах, где конденсируется роса. На таких же широтах в более западных (на Урале и в Европейской России) и восточных (на Алтае и в Саянах) регионах существуют бо-

гатые грибами мезофильные смешанные леса. Ведущая роль уровня осадков по сравнению с температурными показателями для объяснения закономерностей разнообразия микобиоты отмечена и в других исследованиях [Tedersoo et al., 2014; Peay et al., 2016]. Также большая значимость осадков по сравнению с температурой в пределах Северной Евразии указывается для других групп криптогамных организмов – мхов и лишайников [Ignatov, 1993; Урбанавичюс, 2011].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Какие регионы планеты наиболее богаты по числу видов биоты и с чем это связано – эти вопросы давно интересуют человечество. Результаты данного исследования в пределах одной из крупнейших в мире равнин – Западно-Сибирской – демонстрируют, что для модельной группы макромицетов – клавариоидных грибов – наиболее богатые широтно-зональные регионы (104 вида) соответствуют диапазону широт 55–60° с. ш., т. е. подтаежным лесам, тогда как регионы расположенные южнее и севернее – субарктические тундры и степи – характеризуются более низким видовым богатством (26 и 29 видов соответственно). Среднее число видов в локалитетах также имеет пик в близком диапазоне широт, но с более широкой амплитудой 50–65° с. ш. (54,3–54,5), от средней тайги до подтайги, и снижается до минимума в безлесных регионах – тундре и степи (18,7 и 25,9 видов соответственно). Таким образом, величина эффекта устойчива с изменением масштаба исследования. Следовательно, для обоих масштабов распределение числа видов не соответствует широтному градиенту (правилу Уоллеса) в классическом понимании, отмеченному для многих групп живых организмов.

Уровень видового богатства микобиоты как всей территории ЗСР в целом, так и ее отдельных широтно-зональных регионов занимает промежуточное положение между Уралом и Средней Сибирью, что можно объяснить ростом континентальности климата. В локальном масштабе микобиота Западно-Сибирской равнины беднее, чем соседних с ней горных территорий – Урала, Сред-

несибирского плоскогорья и Алтае-Саянского региона.

Для обоих изученных масштабов установлена линейная положительная зависимость видового богатства грибов от количества среднегодовых осадков. Зависимость от среднегодовой температуры не наблюдается: для широтно-зональных регионов максимальное число видов грибов соответствует температурам от +1,2 до +2,2 °С, тогда как для локалитетов диапазон несколько шире (от –0,8 до +2,2 °С), но при дальнейшем увеличении температуры видовое богатство существенно снижается, достигая минимального уровня в наиболее теплообеспеченной части региона. Аналогичные результаты получены для уральского региона [Ширяев, 2018].

Отличительная особенность ЗСР от соседних – это гигантский “разрыв” разнообразия (менее 50 видов/локалитет) проходящий с севера на юг сквозь всю среднюю часть лесной зоны равнины. Внутри этого коридора, видовое богатство в локалитетах соответствует показателям лесотундры и лесостепи. При этом в европейской части страны подобный уровень данного показателя характерен локалитетам, расположенным на арктической и степной границе леса. Локалитеты, находящиеся в западной и восточной частях равнины, рядом с Уралом и Среднесибирским плоскогорьем, соответственно, оказываются существенно богаче (более 50 и даже 60–70 видов) своих аналогов, изученных в заболоченном центре равнины.

Однако результат, полученный для ЗСР в обоих масштабах, вероятно, демонстрирует не закономерность изменения разнообразия с широтой, а правило лимитирования в экстремальных условиях, для которого характерен общий тренд – уменьшение видового богатства с ростом пессимальности условий (с понижением температуры и влажности), что, скорее всего, подтверждает идеи Ю. И. Чернова [2008] относительно блочной структуры биоты и процветании одних групп организмов при снижении позиций других. Схожие выводы получены и для долготной трансекты “Новая Земля – Урал – Арабский полуостров”. Дальнейшие исследования с привлечением большего числа групп грибов позволят подтвердить или опровергнуть дан-

ное предположение. Но, вероятно, разным группам грибов-макромицетов характерны разные принципы широтного распределения. Косвенным подтверждением этого предположения является итог изучения одной из хорошо изученных микологических групп – лишенизированных грибов, для которой установлена отрицательная корреляция видового разнообразия на территории ЗСР со среднегодовой температурой, следовательно, можно сказать, что видовое богатство данной группы увеличивается с увеличением широты т. е. наблюдается тенденция изменения видового богатства, обратная широтно-му градиенту.

Математическая обработка данных, их анализ и подготовка рукописи выполнены при финансовой поддержке РФФИ (проект № 18-05-00398). Сбор полевого материала и подготовка баз данных проведены А. Г. Ширияевым в рамках государственного задания Института экологии растений и животных УрО РАН. Построение карты осуществлено О. В. Морозовой в рамках программы “Выявление биотических индикаторов устойчивого развития и оптимизации природопользования, создание биогеографических основ территориальной охраны природы” (0148-2014-0017, ИГ РАН).

ЛИТЕРАТУРА

- Малышев Л. И. Флористическое богатство СССР // Актуальные проблемы сравнительного изучения флор: мат-лы III раб. совещ. по сравнительной флористике. Кунгур, 1988. СПб.: Наука, 1994. С. 34–87.
- Морозова О. В. Таксономическое богатство флоры Восточной Европы. Факторы пространственной дифференциации. М.: Наука, 2008. 328 с.
- Мухин В. А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской равнины. Екатеринбург: Наука, 1993. 232 с.
- Национальный Атлас почв Российской Федерации / под ред. С. А. Шоба. М.: Моск. гос. ун-т; Астрель, 2011. 632 с.
- Седелникова В. П., Науменко Ю. В., Седелникова Н. В., Горбунова И. А., Писаренко О. Ю., Шауло Д. Н. Биоразнообразие и пространственная организация растительного мира Сибири // Сиб. экол. журн. 2007. Т. 14, № 2. С. 159–168.
- Седелникова Н. В. Видовое разнообразие лишенобиоты Западной Сибири и оценка участия видов лишайников в основных ее горных и равнинных фитоценозах. Новосибирск: Изд-во “Гео”, 2017. 612 с.
- Урбанавичюс Г. П. Особенности разнообразия лишенофлоры России // Изв. РАН. Сер. геогр. 2011. № 1. С. 66–78.
- Физико-географическое районирование СССР. Главное управление геодезии и картографии при совете Министров СССР / ред. Н. А. Гроздецкий и др. М., 1967. М-6 1 : 10 000 000.
- Чернов Ю. И. Экология и биогеография. Избранные работы. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2008. 580 с.
- Ширияев А. Г. Клавариоидные грибы полуострова Ямал // Новости систематики низших растений. 2008. Т. 42. С. 130–141.
- Ширияев А. Г. Пространственная дифференциация биоты клавариоидных грибов России: эколого-географический аспект: дис. ... д-ра биол. наук. М., 2014. 304 с.
- Ширияев А. Г. Широтные изменения разнообразия биоты клавариоидных грибов на модельной трансекте Евразии // Изв. РАН. Сер. геогр. 2018. № 3. С. 53–61.
- Blackwell M. The Fungi: 1, 2, 3 ... 5.1 million species? // Am. Journ. Bot. 2011. Vol. 98 (3). P. 426–438.
- Colwell R. K., Elsensohn J. E. EstimateS turns 20: Statistical estimation of species richness and shared species from samples, with non-parametric extrapolation // Ecography. 2014. Vol. 37. P. 609–613.
- Fick S. E., Hijmans R. J. Worldclim 2: New 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas // Intern. Journ. Climat. 2017. Vol. 37 (12). P. 4302–315.
- GBIF (Global Biodiversity Information Facility). Copenhagen, 2018. URL: <https://www.gbif.org/> (дата обращения 27.02.2018).
- Gotelli N. J., Chao A. Measuring and Estimating Species Richness, Species Diversity, and Biotic Similarity from Sampling Data // Encyclopedia of Biodiversity, 2nd edition / ed. S. A. Levin. Waltham, MA: Academic Press, 2013. Vol. 5. P. 195–211.
- Hibbett D. S., Binder M., Bischoff J. F., Blackwell M., Cannon P. F., Eriksson O. E. et al. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi // Mycol. Res. 2007. Vol. 111 (5). P. 509–547.
- Ignatov M. I. Moss diversity patterns on the territory of the former USSR // Arctoa. 1993. Vol. 2. P. 13–47.
- Kotiranta H., Saarenoksa R., Kytovuori I. Aphyllophoroid fungi of Finland. A check-list with ecology, distribution and threat categories // Norrlinna. 2009. Vol. 19. P. 1–223.
- Lomolino M., Riddle B., Whittaker R., Brown J. Biogeography. 4th ed. Sunderland (MA): Sinauer Associates Inc., 2010. 764 p.
- Mueller G. M., Schmit J. P. Fungal biodiversity: What do we know? What can we predict? // Biodivers Conserv. 2007. Vol. 16. P. 1–5.
- Peay K. G., Kennedy P. G., Talbot J. M. Dimensions of biodiversity in the Earth mycobiome // Nature Rev. Microbiol. 2016. Vol. 14. P. 434–447.
- Peterson A. T., Soberon J. Essential biodiversity variables are not global // Biodivers Conserv. 2018. Vol. 27. P. 1277–1288.
- Shiryayev A. G. Clavarioid fungi of the Urals. III. The nemoral zone // Karstenia. 2007. Vol. 47. P. 5–16.
- 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). P. 67–84.

Shiryayev A. G. Longitudinal changes of clavarioid funga (Basidiomycota) diversity in the tundra zone of Eurasia // *Mycology*. 2017. Vol. 8 (3). P. 135–146.
Shiryayev A. G. Spatial diversity of clavarioid mycota (Basidiomycota) at the forest-tundra ecotone // *Mycoscience*. 2018. URL: <https://doi.org/10.1016/j.myc.2018.02.007>

StatSoft. Statistica, version N 8. Oklahoma: StatSoft Inc., 2008.

Tedersoo L, Bahram M, Põlme S, Kõljalg U, Yorou S. N., Wijesundera R., et al. Global diversity and geography of soil fungi // *Science*. 2014. Vol. 346, Iss.: 6213. 1256688.

Spatial Distribution of Species Diversity of Clavarioid Mycobiota in West Siberia

A. G. SHIRYAEV¹, O. V. MOROZOVA²

¹ *Institute of Plant and Animal Ecology, Ural Branch of the Russian Academy of Sciences*
620144, Ekaterinburg, 8 march str., 202
E-mail: anton.g.shiryayev@gmail.com

² *Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences*
119017, Moscow, Staromonetny lane, 29

The results of a 20-year study of spatial distribution of clavarioid mycobiota in the West Siberian Plain are discussed. The species structure was studied at two scales: a regional (an area of 100,000 km²) and a local (100 km²) ones. One hundred twenty one species of clavarioid fungi were found in the study area. The patterns of spatial variability of species diversity on the plain were revealed. At the regional scale, the maximum species richness of fungi is observed in hemiboreal forests (104 species), while at the local scale it ranges from the middle boreal to hemiboreal (54.3–54.5 species). With the increasing pessimality of the hydro-thermal regime, at both scales, the number of species decreases sharply in the direction of the tundra and steppes. When studying the distribution of diversity among the localities, changes are observed not only along the latitudinal gradient, but also in the longitude sectors: in the forest zone, the richest localities are located on the western and eastern edges of the plain, while in the extensive marshy areas in the center the number of species is lower ($p < 0.05$). A map of the spatial distribution of species diversity for the local scale is constructed. The correspondence of the spatial distribution of the studied group of fungi to a global latitudinal gradient is discussed. The main abiotic factors forming a variety of the studied group of fungi in the region are revealed.

Key words: biogeography, longitudinal gradient, mapping, climate, forest-tundra, fungal ecology, Basidiomycota.