

Широтный градиент разнообразия грибов и сосудистых растений в европейской части России*

А. Г. Ширяев¹, О. В. Морозова²

¹ Институт экологии растений и животных Уральского отделения Российской академии наук, Российская Федерация, 620144, Екатеринбург, ул. 8 марта, 202

² Институт географии Российской академии наук, Российская Федерация, 119017, Москва, Старомонетный пер., 29

Для цитирования: Ширяев, А. Г., Морозова, О. В. (2020). Широтный градиент разнообразия грибов и сосудистых растений в европейской части России. *Вестник Санкт-Петербургского университета. Науки о Земле*, 65 (2), 245–262. <https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.202>

Принципы распределения разнообразия сосудистых растений для больших территорий изучаются давно, но о закономерностях распределения грибов, тесно связанных в своем существовании с флорой, известно крайне мало. Ограниченное число работ о биогеографии грибов в основном базируется на числе видов случайно выбранных территорий произвольного размера, что не позволяет сопоставить эти данные с результатами исследований в локальных флорах, полученными по стандартизированной методике сбора материала. Мы провели полевые исследования модельной группы макромитозов — клавариоидных грибов — в 143 локалитетах, охватывающих все растительные подзоны Восточной Европы. Проверили гипотезу о том, что самая богатая микобиота соответствует наиболее флористически богатым районам. Обнаружили, что наиболее богатые локальные флоры соответствуют лесостепным районам, а в направлении тундр и степей число видов резко снижается. Схожая тенденция выявлена и для локалитетов грибов, но их пик соответствует южно- и подтаежным районам. Для обеих групп наиболее богатые территории соответствуют горным районам, обрамляющим Восточно-Европейскую равнину. Сильная положительная корреляция выявлена между годовой первичной продукцией, запасом надземной фитомассы и мортмассы с богатством растительного покрова и микобиоты. Также положительная связь выявлена между богатством обоих изучаемых компонентов биоты со среднегодовым количеством осадков, тогда как связь с гидротермическим коэффициентом установлена только для локальных флор. Выявлена связь между показателями «энергии» и растительным покровом, тогда как с микобиотой она отсутствует. Пространственные тренды таксономического богатства сосудистых растений и грибов рассмотрены с позиции системной организации биоты. Для микобиоты отмечена большая зависимость от показателей «воды», при этом, как и для растительного покрова таксоны разного иерархического уровня ведут себя каждый как единое отдельное целое. Сделана попытка обсудить применимость «эффекта средней области» к выявленным принципам пространственного распределения видового богатства грибов.

Ключевые слова: разнообразие, биогеография, пространственные градиенты, первичная продукция, масштаб, локальная флора, блочный тип, микобиота, фитомасса, гражданская наука.

* Исследование выполнено при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 18-05-00398) и в рамках государственного задания Института географии РАН (№ 0148-2019-0007).

1. Введение

Взаимосвязь пространственного распределения разнообразия различных компонентов флоры и микобиоты широко известна и давно изучается, однако сопоставление видового богатства этих двух важнейших групп биоты крайне редко является целью исследований (Пармасто, 1969; Kivlin et al., 2017). Грибы-макромицеты выступают деструкторами отмершей растительной органики; формируют микоризу с растениями, что позволяет многим из них расти в пессимальных условиях, например на бедных мерзлотных почвах, где они теоретически не должны выживать. Многие грибы — паразиты травянистых и древесных растений, приносящие существенный экономический ущерб сельскому и лесному хозяйству (Бондарцев, 1953; Ткаченко, 2017). С другой стороны, сосудистые растения — это важнейший субстрат для развития сапротрофных грибов. Известный тезис: «нет необходимого живого или отмершего растительного материала — нет грибов» крайне актуален для макромицетов. Так, в Арктике распространение многих видов грибов в тундру лимитировано отсутствием необходимого растительного субстрата, а не гидротермическими условиями (Бондарцев, 1953; Пармасто, 1969; Shiryaev, 2017). Но также установлено, что на территориях, откуда недавно отступил ледник, грибы могут поселяться на пионерных местообитаниях, и их жизнедеятельность способствует дальнейшему заселению таких местообитаний, например сосудистыми растениями (Delgado-Baquerizo et al., 2019; Dresch et al., 2019). Стоит отметить, что немногочисленные работы по этой тематике проведены, в основном, для небольших участков, тогда как для крупных территорий результаты единичны (Kivlin et al., 2017; Shiryaev, 2017; Shiryaev and Morozova, 2018). Это объясняется рядом причин, среди основных можно перечислить следующие.

Во-первых, существуют значительные трудности в выявлении разнообразия грибов. Известно, что активность плодоношения и таксономическое богатство грибов в конкретной точке зависит от текущих климатических условий: в разных условиях (например, если жарко и сухо или, напротив, прохладно и влажно) будут формироваться плодовые тела разных видов, с различным обилием. При этом если в момент наблюдения вид гриба, регулярно формирующий в какой-то точке плодовые тела, не обнаружен, это не означает, что данный вид исчез, так как мицелий гриба, его тело, существует внутри субстрата (почвы, подстилки, древесины и пр.) и лишь ждет подходящих климатических условий для формирования плодовых тел. Ряд исследований свидетельствует, что в результате многолетних мониторинговых наблюдений на стационарных площадках кривая накопления видового богатства не выходит на плато (Tedersoo et al., 2014). Можно сказать, что грибы относятся к группе «эфемерных» организмов с высоким уровнем «скрытого разнообразия», что существенно затрудняет выявление списков видов даже небольших территорий.

Во-вторых, существуют противоречия между актуальным и «скрытым» разнообразием грибов, поскольку они могут быть сформированы под воздействием различных факторов. «Скрытое» разнообразие — это исторически сложившийся компонент, образованный в природно-климатических условиях, отличных от современных (Delgado-Baquerizo et al., 2019). Но для фиксации происходящих изменений надо установить актуальные принципы распределения флоры и грибов,

факторы, детерминирующие разнообразие и определяющие сходство и различия совместного распределения этих двух групп биоты. Следовательно, если мы зададимся целью установить виды-индикаторы каких-либо современных климатических, антропогенных процессов, генетические исследования по выявлению «скрытого» разнообразия не дадут требуемого результата. Вероятно, в данном случае надо использовать традиционные мониторинговые территории, с большим сроком наблюдений, где можно проследить изменение разнообразия грибов в зависимости от отдельных факторов среды.

В-третьих, слабая изученность закономерностей совместного пространственного распределения растений и грибов также обусловлена тем, что к настоящему моменту описано лишь около 10% от числа потенциально существующих видов грибов на планете. Многие регионы остаются «белыми микологическими пятнами» (Tedersoo et al., 2014), соответственно нельзя составить полноценный список грибов даже небольшой территории. Возможным выходом из данной ситуации может быть использование модельной группы, распределение разнообразия которой хорошо изучено в России и в мире. Подобной группой являются клавариоидные грибы; для нее составлены списки как отдельных регионов, так и стран (Ширяев, 2014). Эти грибы — гетеротрофы, которым для развития нужна отмершая и живая растительная органика.

Для изучения принципов совместного распределения грибов и растений в качестве модельной территории используем Восточную Европу, включающую все зональные подразделения, свойственные Северной Евразии, от тундр до степей и умеренных пустынь. Флористические и микологические исследования на данной территории ведутся уже более двух веков. Основные полученные результаты могут быть экстраполированы на другие крупные регионы Северной Евразии. Флора сосудистых растений Восточно-Европейской равнины достаточно хорошо изучена, в том числе и на уровне локальных флор (ЛФ) (Морозова, 2008; 2011). Самые богатые ЛФ выявлены в лесостепи, им соответствуют наиболее богатые почвы — черноземы (Шоба, 2011).

В региональном масштабе для тундровой и лесотундровой зон Восточной Европы показано, что чем богаче в видовом отношении ЛФ, тем богаче микобиота ($r_s = 0.93$, $p = 0.00024$), схожий результат получен и для среднетаежной подзоны Урала ($r_s = 0.95$, $p = 0.000051$) (Shiryayev, 2017; 2018). Также известно, что для крупных участков суши в масштабе, сравнимым с континентом, например для восточной части Северного полушария, подобная связь не выявлена ($r_s = -0.033$, $p = 0.912$) (Ширяев, 2014). Корреляция между видовым богатством двух изучаемых биотических групп не найдена и на долготной трансекте, протянувшейся на 6300 км от тропических пустынь Арабского полуострова до Урала и островов Новой Земли (Ширяев, 2018). Вероятно, масштаб влияет на взаимосвязь двух этих групп, или это ошибка метода и сказывается недостаток материала. При этом исследования связи между схожими по площади ЛФ и микобиотами на крупной территории (сравнимых с континентом) не проводились.

Цель данного исследования — протестировать гипотезу, свидетельствующую, что богатство флоры определяет богатство микобиоты или, другими словами, самые богатые локальные и зональные комплексы грибов Восточной Европы развиваются во флористически наиболее богатых районах.

2. Материалы и методы исследований

Модельный регион исследования — Восточная Европа — занимает территорию от побережья Балтийского моря и границы с Финляндией, от западных границ Белоруссии и Украины на западе до Урала на востоке; на севере от тундр побережья Северного Ледовитого океана до степей и пустынь Прикаспийской низменности. Горы Кавказа в исследование не включены. Восточная Европа подразделена на 10 растительных зон/подзон согласно карте (Огуреева, 1999).

Данные по видовому богатству ЛФ региона соответствуют работе (Морозова, 2011). По нашим данным ЛФ Восточной Европы (без учета Кавказа) включают 6556 видов (Морозова, 2008; 2011). Учетные в работе ЛФ насчитывают 3203 вида, что составляет 48.9% от общего числа видов флоры изучаемой территории. Включенные в анализ ЛФ достаточно полно представляют видовой состав региональных флор. Так, ЛФ севера полуострова Канин составляют порядка 71% от флоры Микулинского флористического района, охватывающего север полуострова; ЛФ Неского флористического района включают порядка 80% флоры района, и вместе они составляют 95.6% всей флоры полуострова Канин. Десять ЛФ Псковской области содержат 94.8% региональной флоры, каждая включает 75–90% флоры региона. Пять ЛФ Удмуртии составляют 83% общего числа аборигенной флоры республики. Отдельные лесостепные флоры (Воронежской области) включают 59–65% видового состава флоры области; ЛФ степи составляют 48–52% от числа видов соответствующих флористических районов (Морозова, 2011). В Восточной Европе изучено 220 ЛФ (см. прил. 2.1¹).

В Восточной Европе известно 170 видов клавариоидных грибов (Ширияев, 2014). Таксономическое богатство клавариоидных грибов выше в лесных районах и существенно ниже в безлесных тундровых и пустынно-степных (Corner, 1970; Ширияев, 2014). Наибольшее число видов — 137 и 136 — собрано в подтайге (смешанные хвойно-широколиственные леса) и южной тайге соответственно. При этом в безлесных тундровых и пустынно-степных районах число видов в 4.5 раза меньше (см. прил. 2.2). Число видов в лесостепи близко с соответствующим числом в средней тайге, а в степи схоже с северной тайгой и лесотундрой (Ширияев, 2014).

В Восточной Европе изучено 143 локалитета клавариоидных грибов (ЛКГ) (см. прил. 2.1), каждый из которых имеет площадь 100 км². Методика выбора ЛКГ и сбора материала изложена в статье (Shiryayev and Morozova, 2018). Стоит отметить, что в последнее десятилетие в России активизировалось новое направление исследований — гражданская наука (citizen science), давно и широко распространенное в Европе. Любители изучения природы поставляют большой объем интересного материала из многих районов, которые не всегда получается посетить профессиональным исследователям. В данной работе проанализировано 7436 единиц учета грибов (полевые образцы, фотографии, данные из коллекций и различных баз данных), из которых 35% (2632 единицы учета) собраны непрофессиональными микологами. Некоторые локалитеты посещаются такими исследователями много лет, а собранные данные передаются в Институт экологии растений и животных УрО РАН. Анализ подобной информации и тесное общение с любителями приро-

¹ Здесь и далее приложения 2.1–2.12 можно найти по электронному адресу: <https://escjournal.spbu.ru/article/view/5229/5436>. Приложения даны в авторской редакции.

ды способствуют посещению этих локалитетов профессиональными исследователями, хотя они могут быть расположены в труднодоступных районах, малопосещаемых учеными (особенно микологами). К таким территориям можно отнести тундру и лесотундру Ненецкого автономного округа и Мурманской области, степи Саратовской области, пустыни Калмыкии и Дагестана, леса Калининградской области и пр. Обобщение подобной новой разнообразной информации в дополнение к опубликованным материалам (Ширяев, 2014) позволило скорректировать данные по видовому составу и богатству отдельных ЛКГ. Новая информация представлена в следующих публикациях: (Ширяев, 2016; 2017; Ширяев и Руоколайнен, 2017; Химич и др., 2017; Ширяев и др., 2017; Shiryaev, 2017; 2018; Bolshakov et al., 2018; Shiryaev et al., 2019; Khimich et al., 2020).

Поскольку географическое положение для большинства ЛКГ и ЛФ не совпадает, для сопоставления разнообразия флористические данные были пересчитаны для соответствующих координат ЛКГ. Для территории Восточной Европы проведена интерполяция числа видов крайгинг-методом одним из нелинейных алгоритмов (Burrough, 1987) в системе Surfer 7.0 с разрешением 0.01° широты на 0.01° долготы. После интерполяции значения числа видов были представлены в виде таблицы, в которую вошли географические координаты. Затем точки локалитетов соотнесены с полученными данными по географическим координатам, и для них (локалитетов) выбраны соответствующие значения видового богатства сосудистых растений.

В научной литературе нередко при изучении связи разнообразия криптогамных организмов с биоклиматическими параметрами используют показатель «лесопокрытая площадь» (Ordynets et al., 2018), определяющий число и долю деревообитающих и микоризообразующих видов грибов. Данные по площади леса (%), покрывающего территорию, взяты из работы (Forest of Europe..., 2011), в которой за основу выбраны участки размером 1×1 км. Данные по среднему числу видов древесных пород представлены в работах (Wang et al., 2011; Hansen et al., 2013). Одним из важнейших предикторов видового богатства микобиоты является запас живой фитомассы (т/га), данные по которой взяты из исследования (Виноградова и др., 1994). Показатели мортмассы для коренных экосистем (т/га) известны из работ (Kimble, 2004; Golubyatnikov and Svirezhev, 2008).

В качестве продукционной характеристики использована чистая продукция (NPP, гС/м²/yr), данные по которой, рассчитанные для сетки 0.5×0.5°, взяты с сайта программы NASA Global Primary Production Data Initiative Products (GPPDI) (Olson et al., 2013). Для локалитетов значения NPP получены аналогично видовому богатству растений: сначала проведена интерполяция данных с разрешением 0.01° широты на 0.01° долготы, а затем координаты локалитетов соотнесены с координатами полученных точек NPP.

Изучена связь со следующими параметрами георазнообразия: широтой (° с. ш.), пересеченностью рельефа (средний угол крутизны склонов, %), амплитудой рельефа (м). Координаты и амплитуда высот вычислены во время экспедиционных работ с помощью приемника Garmin Montana 610. Данные по пересеченности рельефа, рассчитанные для сетки 0.5×0.5°, взяты с сайта NASA International Satellite Land Surface Climatology Project (ISLSCP II) (<https://sesda.com>).

Для выявления значимости абиотических факторов на варьирование видового богатства флоры и микобиоты использованы базовые биоклиматические показатели: среднегодовая температура воздуха ($^{\circ}\text{C}$), сумма эффективных температур (выше 10°C), средняя температура вегетационного периода ($^{\circ}\text{C}$), среднегодовое количество осадков (мм), сумма осадков за холодный и теплый периоды года (мм). Вычислен гидротермический коэффициент Селянинова (ГТК), определяющийся как

$$\text{ГТК} = R \times 10 / \Sigma t ,$$

где R — сумма осадков (мм) за период с температурами выше 10°C , Σt — сумма температур ($^{\circ}\text{C}$) за тот же период. Климатические показатели взяты из базы данных WorldClim (Fick and Hijmans, 2017) с дополнением из архива climatebase.ru для некоторых метеостанций.

Изучена связь со следующими эдафическими факторами: площадью вечно мерзлотных грунтов (%), богатством почв — содержанием гумуса (%), содержанием кальция в почве (%), кислотностью почвы (рН). Информация по почвенным показателям взята из работы (Шоба, 2011).

Влияние перечисленных выше факторов рассмотрено в двух масштабах: на уровне локалитетов (ЛФ и ЛКГ) и для природных зон/подзон по усредненным значениям. Связь с эдафическими факторами установлена только для уровня природных зон/подзон, так как для локалитетов недостаточно данных. Расчет статистических показателей проводился с помощью программных пакетов Statistica 8.0, EXCEL 2003.

3. Результаты исследования и их обсуждение

3.1. Связь между видовым богатством в локалитетах грибов и локальных флорах

Пик видового богатства клавариоидных грибов приходится на среднюю часть Восточной Европы (см. прил. 2.3). Это становится особенно заметно при исключении ЛКГ, расположенных в горных районах Карпат и Урала, которые обрамляют Восточно-Европейскую равнину: наиболее богатые ЛКГ (более 60 видов) соответствуют диапазону широт от 51 до 65° с. ш. Если исключить «горные» ЛКГ из обзора, то коэффициент детерминации возрастает с 0.69 до 0.75. Подобный результат не новинка в микологии. Изучение трансекты вдоль 58° в. д., протянувшийся на 6300 км от Аравийского полуострова через Урал и до островов Новая Земля также показал пик видового богатства клавариоидных грибов от 53 до 65° с. ш. (Ширияев, 2018). При этом пики численности для ЛФ расположены южнее и в более узком диапазоне от 49 до 52° с. ш. (Морозова, 2011).

Средний уклон крутизны склонов (%) значим в конкретном регионе или природной зоне (Ширияев, 2015), но с ростом изучаемой территории корреляция не обнаруживается: для Восточной Европы богатые ЛКГ (больше 60 видов) с равным успехом выявлены в горных районах, где средний уклон составляет больше 15° , так и равнинных (меньше 8°) ($r_s = 0.375$, $p > 0.05$) (прил. 2.4). Для ЛФ Восточной Европы корреляция также отсутствует ($r_s = -0.082$, $p > 0.05$). С другой стороны, установле-

на корреляция между амплитудой рельефа и видовым богатством ЛКГ ($r_s = 0.484$, $p < 0.05$) и ЛФ ($r_s = 0.503$, $p < 0.05$). Это подтверждает, что одни из самых богатых ЛКГ и ЛФ соответствуют высокогорным районам Карпат и Южного Урала.

Видовое богатство ЛКГ на равнинных территориях Восточной Европы возрастает от тундр к южнотаежной и подтаежной растительным подзонам (здесь встречаются ЛКГ богаче 70 видов), а южнее в направлении степей и пустынь резко снижается (Ширяев и Морозова, 2016). При этом и в среднетаежной подзоне также есть богатейшие локалитеты — Кваркуш и заповедник Кивач, включающие по 74 вида (Ширяев и Руоколайнен, 2017). Для сосудистых растений в равнинной части Восточной Европы (Морозова, 2011) самые богатые ЛФ соответствуют лесостепным районам: заповедникам Хоперскому (1061 вид) и Воронежскому (959 видов). Таким образом, для Восточно-Европейской равнины пики видового богатства грибов и растений не совпадают. Схожий результат получен и для Западно-Сибирской равнины (Shiryaev and Morozova, 2018).

Однако имеются и общие закономерности распределения двух изучаемых групп организмов. Например, самые бедные ЛКГ и ЛФ соответствуют безлесным тундровым и пустынным районам, а самые богатые — горным районам, обрамляющим Восточно-Европейскую равнину. Так, богатейшие ЛКГ, включающие более 80 видов грибов, выявлены на Карпатах, Южном Урале и на Кавказе (Горганы (85), Верхняя Теберда (82), Мулдакаево (81)), также как и ЛФ — на Кавказе и в Крыму: в Ялтинском и Северо-Осетинском заповедниках (оба по 1367 видов), а также в Тебердинском (1127). В целом, для всей Восточной Европы связь между видовым богатством ЛФ и ЛКГ положительная ($r_s = 0.75$, $p < 0.05$). Следовательно, самые богатые ЛКГ (более 60 видов) соответствуют ЛФ, включающим 360–850 видов цветковых растений (см. прил. 2.5). При этом самые бедные ЛКГ (меньше 10 видов) соответствуют как бедным, так и относительно богатым ЛФ (меньше 300 видов в тундровых и более 550 видов в степных ЛФ соответственно).

На примере всей группы афиллофоровых грибов (частью которой являются клавариоидные) для Европы установлено, что их видовое богатство тесно связано с видовым богатством древесных растений, но в Средиземноморском регионе, где представлено максимальное богатство древесных растений, число видов грибов было меньше по сравнению с неморальными и подтаежными регионами Европы (Ordynets et al., 2018). В нашем случае получен схожий результат: пики богатства клавариоидных грибов (более 60 видов) соответствуют диапазону от 70 до 140 видов древесных растений в ЛФ, а в целом связь имеет параболическую зависимость второго порядка, тогда как со уменьшением числа древесных растений ниже 50 видов богатство грибов резко снижается. При этом в самых богатых локалитетах по числу видов древесных растений максимум богатства грибов тоже не наблюдается (см. прил. 2.6). Также сильная положительная корреляция установлена между видовым богатством древесных растений и богатством ЛФ (прил. 2.4).

Подтверждение того, что клавариоидные грибы — это «лесная» группа, находим и при изучении их связи с другим важнейшим фактором — площадью лесопокрываемой территории — с которым установлена прямая и сильная корреляция ($r_s = 0.928$, $p = 0.00014$) (см. прил. 2.7). Однако с площадью старовозрастных лесов связь оказывается на грани достоверности ($p = 0.048$) ввиду того, что большая часть старовозрастных лесов Восточной Европы уничтожена, а их осколки сохра-

нились преимущественно в средне- и северотаежных горных труднодоступных районах (куда проблематично добраться лесорубам), но в таких лесах видовое богатство грибов не самое высокое. При этом богатейшие южно- и подтаежные леса в настоящий момент сильно пострадали от рубок, и проблематично найти большие площади старовозрастных лесов (только в пределах особо охраняемых природных территорий).

Связь с чистой первичной продукцией (NPP) для сосудистых растений оказывается довольно сильной и положительной ($r_s = 0.819$, $p < 0.0001$). Для микобиоты корреляция также сильная ($r_s = 0.569$, $p < 0.0001$), но ниже по сравнению с сосудистыми растениями. Богатейшие ЛКГ (более 70 видов) соответствуют диапазону от 320 до 560 гС/м²/год, тогда как при показателе больше 600 гС/м²/год число видов в ЛКГ снижается. Схожий уровень положительной сильной связи уставлен и с запасом живой фитомассы для растений ($r_s = 0.825$, $p < 0.0001$) и грибов ($r_s = 0.682$, $p < 0.00001$). С запасом надземной мормассы более сильная корреляция выявлена для грибов ($r_s = 0.835$, $p < 0.00001$) по сравнению с флорой ($r_s = 0.571$, $p < 0.01$), что объясняется необходимостью наличия обильного и разнообразного отмершего древесного и травянистого субстрата для развития сапротрофных грибов.

Не выявлена корреляция среднегодовой температуры с видовым богатством в ЛКГ ($r_s = 0.256$, $p > 0.05$), тогда как положительная связь установлена с богатством ЛФ ($r_s = 0.594$, $p < 0.001$). Близкий результат получен и для средней температуры вегетационного периода, где для грибов корреляция отсутствует ($r_s = 0.119$, $p > 0.05$), а для ЛФ — сильная положительная ($r_s = 0.602$, $p < 0.0001$). То же наблюдается и для суммы эффективных температур (выше 10 °С): для грибов не установлена корреляция ($r_s = 0.068$, $p > 0.05$), а для ЛФ выявлена положительная связь ($r_s = 0.638$, $p < 0.001$) (см. прил. 2.8).

Несомненно, важным фактором формирования разнообразия микобиоты и флоры являются осадки. Сильная положительная корреляция установлена между среднегодовым количеством осадков и видовым богатством ЛКГ ($r_s = 0.836$, $p < 0.0001$), также и с ЛФ ($r_s = 0.743$, $p < 0.0001$). Схожий тренд существует между суммой осадков за теплый период с ЛКГ ($r_s = 0.889$, $p < 0.0001$) и ЛФ ($r_s = 0.411$, $p < 0.0001$). С другой стороны, для суммы осадков за холодный период и с гидротермическим коэффициентом Селянинова для ЛКГ корреляция не выявлена ($r_s = 0.543$, $p > 0.05$ и $r_s = -0.073$, $p > 0.05$ соответственно), тогда как для ЛФ в обоих случаях корреляция достоверна ($r_s = 0.311$, $p < 0.05$) и ($r_s = -0.565$, $p < 0.01$).

3.2. Связь между средними показателями в зональных микобиотах и флорах

По среднему числу видов в ЛКГ и ЛФ пики богатства в зональных подразделениях не совпадают (см. прил. 2.9). Для грибов пик соответствует подтаежной микобиоте (69.2 вида), а для сосудистых растений — лесостепи (759.3 видов), и для обеих групп показатели резко снижаются в направлении тундр и умеренных пустынь (Морозова, 2011). Схожий результат получен и для медианы видового богатства. Для ЛКГ максимальный уровень медианы видового богатства выявлен в подтайге (70.2), тогда как богатейшие ЛКГ встречаются в диапазоне от средней тайги до подтайги (см. прил. 2.10). В лесостепи выявлено наибольшее число богатейших ЛФ

(822.3), а в целом ЛФ, включающие более 800 видов, встречаются в диапазоне от широколиственных лесов до степи (см. прил. 2.10 Б). Для среднего числа видов в зональных/подзональных ЛФ и ЛКГ корреляция на грани достоверности ($r_s = 0.66$, $p = 0.0498$). Для аналогичных по идее исследований Западно-Сибирской равнины связь между флорой и микобитой не выявлена (Shiryaev and Morozova, 2018).

На примере всей Европы показано, что в районах с максимальной площадью лесных экосистем (в %) в отдельных регионах развиваются наиболее богатые комплексы деревообитающих грибов (Пармасто, 1969; Ordynets et al., 2018). Результаты нашего исследования подтверждают этот вывод для территории Восточной Европы: в южнотаежных, подтаежных и неморальных лесах, где наибольшие территории покрыты лесами, выявлено самое высокое число видов деревообитающих грибов, а в безлесных крио- и аридных районах такие грибы единичны (см. прил. 2.11).

Уровень видового богатства сосудистых растений положительно коррелирует с содержанием гумуса в весовом составе верхнего слоя почвы ($p < 0.001$): в лесостепных районах с преобладанием богатейших черноземных почв (и в некоторых ЛФ северной части степной зоны) отмечены наиболее богатые ЛФ. При этом больше половины клавариоидных грибов Восточной Европы формируют плодовые тела на почве (Ширяев, 2014), и, следовательно, можно предположить, что на черноземах могут развиваться самые богатые зональные микокомплексы. Однако наше исследование не подтверждает это предположение. Максимум видов грибов выявлен в южно- и подтаежных районах (см. прил. 2.9), где доля гумуса составляет 3–6%, тогда как в лесостепных районах с показателем «10% гумуса и более» видовое богатство грибов существенно ниже (см. прил. 2.2).

При изучении отдельных субстратных групп грибов можно рассмотреть следующую ситуацию. Тело (мицелий) гумусовых сапротрофов и микоризообразователей развивается в почве, и, вероятно, была бы логична следующая закономерность: чем богаче почва, тем больше видов грибов этих субстратных групп должно здесь существовать. Для Восточной Европы наибольшие уровни видового богатства напочвенных видов грибов выявлены в широколиственных и лесостепных районах (т. е. соответствуют наиболее богатым черноземным почвам; $p < 0.001$), следовательно, тестируемая гипотеза подтверждается (см. прил. 2.11). Но для напочвенных микоризообразователей, симбиотически связанных с корнями древесных растений, пик приходится на подтаежные районы, характеризующиеся максимальным покрытием (%) лесных экосистем, а не богатейшими почвами. Здесь можно указать, что в глобальном масштабе пик видового богатства эктомикоризных грибов в целом и клавариоидных в частности приходится на средние широты планеты, тогда как именно в тропиках развивается максимальное число древесных растений (Tedersoo et al., 2014).

Корреляция между площадью распространения многолетней мерзлоты и видовым богатством клавариоидных грибов в целом и напочвенных видов в частности не выявлена ($p > 0.05$), хотя в масштабе Евразии мерзлота — это один из важнейших факторов, определяющий уровень видового богатства изучаемой группы грибов (Shiryaev, 2017; 2018). Для растений связь с мерзлотой также не выявлена ($p > 0.05$).

Для другой субстратной группы — подстилочных сапротрофов (развивающихся на отмерших травах и листьях) — наибольшая доля соответствует тундровым

районам, где основная часть растительности представлена кустарниковой и травянистой, а также подтаежным и широколиственным регионам с максимальным разнообразием разнотравья и богатого опада листовенных древесных (см. прил. 2.11).

3.3. Тренды распределения таксономических групп

Одна из гипотез, описывающих пространственные тренды разнообразия, постулирует, что биологические системы в той или иной степени обладают модульной организацией, т.е. состоят из блоков или модулей. Применительно к флоре и микобиоте, вероятно, стоит говорить о композиции таксонов. Блочный принцип организации подразумевает наличие свойства целостности у таксонов надорганизменного уровня (рода, семейства и другие таксоны), которые могут различаться по характеру изменения разнообразия (Чернов, 2008).

Одно из проявлений блочной организации биоты — индивидуальные широтные тренды у таксонов надвидового ранга как результат адаптивной целостности, следствием чего является их индивидуальная зависимость от факторов среды и в первую очередь климата. В ЛФ Восточной Европы на фоне устойчивого увеличения общего таксономического богатства с севера на юг ведущие семейства ЛФ равнинной части демонстрируют индивидуальные широтные тренды по изменению доли семейств от общего видового богатства ЛФ (Морозова, 2008). Схожие изменения выявлены и для микобиоты (Ширяев, 2014).

Также установлено, что отдельные таксономические группы грибов и растений имеют похожие пространственные тренды в изменении разнообразия. Принципы распространения афиллофоровых грибов на больших территориях изучал известный миколог Э. Пармасто (1969), показавший, что ареалы видов грибов шире таковых у растений, и, вероятно, можно говорить о сопоставлении ареалов семейств у сосудистых растений и родов у грибов. Для ряда таких таксонов в пределах изучаемой территории, вероятно, можно выделить следующие широтные тренды (прил. 2.12):

- 1) некоторые семейства растений (*Scrophulariaceae*, *Polygonaceae* и др.) имеют более или менее равномерное распределение долей на всем рассмотренном широтном градиенте; у клавариоидных грибов схожее распространение имеет род *Clavaria* s. l.;
- 2) доля некоторых семейств (*Asteraceae*, *Lamiaceae*, *Fabaceae*) в ЛФ увеличивается с севера на юг, а у грибов такая же тенденция отмечена для родов *Clavulina*, *Pterula*;
- 3) у ряда семейств (*Ranunculaceae*, *Salicaceae*, *Ericaceae*, *Cyperaceae*) происходит снижение удельного веса семейств в южном направлении, у грибов аналогичный тренд наблюдается для рода *Multiclavula*;
- 4) бимодальный характер тренда с повышением удельного веса таксонов в экстремальных условиях (в арктических и аридных областях) характерен для семейств *Brassicaceae* и *Roaceae*, у грибов — для рода *Typhula* s. l.;
- 5) противоположный «горбатый» унимодальный тренд имеют *Rosaceae* и *Orchidaceae*, у которых до определенной широты сначала происходит нарастание доли семейства в ЛФ, а затем ее постепенное снижение, у грибов — это род *Ramaria* s. l.

Стоит отметить, что близкие по идее работы на примере макромицетов до сих пор крайне редки (Kivlin et al., 2017; Ordynets et al., 2018).

Возможно обсудить и еще один момент. Разносторонний анализ данных, представленных в данной работе, в сочетании с результатами исследования флоры и микобиоты Евразии вообще и России в частности (Ширяев, 2014), наводит на мысль, что изученное распределение видового богатства грибов вдоль широтного градиента Восточной Европы может соответствовать и другой биогеографической гипотезе пространственных трендов разнообразия — эффекту «середины области» (mid-domain effect). В основу этой гипотезы положено простое предположение: в отсутствии градиентов окружающей среды случайное размещение ареалов видов в ограниченной области приведет к наибольшему перекрытию ареалов в середине и, следовательно, к богатству в центре домена (Colwell and Lees, 2000). Смысл этих рассуждений состоит в том, что обычную нулевую модель равного видового богатства независимо от широты, высоты или глубины следует заменить тем, где таксономическое богатство достигает пика в некоторой средней точке географического пространства. В случае с клавариоидными грибами пик видового богатства в Восточной Европе приходится на южно- и подтаежные леса (на уровне локалитетов и растительных подзон), т. е. широтный тренд имеет «горбовидную» форму в центре изучаемой территории, тогда как к ее краям (если говорить о лесной зоне, исключая безлесные и горные), лесотундровым и лесостепным районам видовое богатство резко снижается (прил. 2.2, 2.3, 2.10). При этом, как нам видится, богатство в «середина области» складывается из довольно четкого подразделения видового состава в этой области на три географические группы видов. Первая — это таежные виды с центром ареалов в тайге, вторая — виды, свойственные широколиственным лесам. Еще примерно треть видов — это убиквисты, распространенные во всем диапазоне географических условий региона. В «середина области» происходит механическое наложение ареалов этих трех групп, за счет чего формируется повышенный уровень видового богатства. В целом, для «середины области» характерны климатические, эдафические и растительные условия, удовлетворяющие потребностям всех трех вышеперечисленных групп грибов.

Для «средней части» лесной зоны Восточной Европы характерны следующие «средние» показатели многих обсуждаемых абиотических и биотических параметров: среднегодовая температура, средняя температура вегетационного периода, сумма активных температур, содержания гумуса в почве, сумма осадков за холодный и теплый периоды года, амплитуда рельефа и средний угол крутизны склонов. В глобальном масштабе выявлены схожие результаты: пик видового богатства клавариоидных грибов соответствует средним широтам, среднему уровню годовой температуры, осадков, средней амплитуде рельефа и уклону склонов, среднему видовому богатству сосудистых растений (в том числе древесных растений), средним уровням первичной продукции, запасам фитомассы и мортмассы и пр. В целом, изучение эффекта «середины области» для различных биотических групп в разных пространственных масштабах крайне актуально (Colwell and Lees, 2000). Обсуждение соответствия распределения грибов гипотезе «середины области» будет продолжено в наших следующих исследованиях.

4. Заключение

Вопрос изучения связи разнообразия растений и грибов в континентальном масштабе имеет несколько аспектов. Одним из важнейших является выбор единиц сравнения, которые в наиболее адекватной форме отражали бы как биотическую составляющую, так и факторы среды. В связи с этим, как нам кажется, наиболее подходящим при исследовании пространственной дифференциации растительного покрова является использование локальных флор, а для грибов — выявление видового состава для стандартной площади, схожей по размеру с локальными флорами. В связи с этим нами разработан метод отбора локалитетов (каждый площадью 100 км²) и унифицированный способ сбора информации по видовому богатству. Это дало возможность сопоставить богатство сосудистых растений и грибов в конкретных локалитетах, что впервые позволило протестировать гипотезу о том, что богатство флоры определяет богатство микобиоты.

Результаты исследования свидетельствуют, что гипотеза подтвердилась лишь частично. Среди различий в принципах распределения двух изучаемых групп стоит отметить несовпадение пиков: для ЛФ максимум выявлен в лесостепи, а также в широколиственных и степных районах, тогда как в ЛКГ — от среднетаежных до подтаежных лесов. Корреляция между богатством ЛФ и ЛКГ положительная достоверная, при этом богатейшие ЛКГ (более 60 видов) соответствуют ЛФ со средним уровнем видового богатства (числом видов от 360 до 850). С уменьшением числа видов в ЛФ, а также с ростом от этих показателей, видовое богатство в ЛКГ снижается. Но есть и сходство — беднейшие ЛФ и ЛКГ выявлены в тундровых и пустынно-степных пессимальных условиях, а богатейшие (для ЛФ — более 1100 видов, а для ЛКГ — более 80) соответствуют горным районам, обрамляющим Восточно-Европейскую равнину. Установлена немонотонная унимодальная форма связи между разнообразием древесных растений и грибов: богатейшие ЛКГ выявлены в среднем диапазоне видового богатства древесных в ЛФ, тогда как в ЛФ с максимальным числом видов древесных растений грибов оказывалось меньше. Схожая немонотонная унимодальная зависимость между богатством ЛФ и ЛКГ выявлена для площади лесопокрытой территории, первичной продукции, запасом надземной фитомассы и мортмассой. Самые богатые равнинные ЛФ выявлены на богатейших зональных черноземных почвах, тогда как самые богатые ЛКГ соответствуют среднему уровню богатства зональных почв (3–6 % гумуса). Для видового богатства ЛФ выявлена сильная корреляция со среднегодовой температурой, а для ЛКГ нет. Для этого параметра характерна немонотонная унимодальная зависимость с пиком в средних показателях для ЛКГ. С гидротермическим коэффициентом не выявлена связь с ЛКГ, тогда как с ЛФ она существует.

В общем, частичное несоответствие, а иногда и разнонаправленные тренды пространственного распределения видового богатства грибов и сосудистых растений также показаны на примере Китая (Hu et al., 2019) и Европы (Ordynets et al., 2018). Можно констатировать, что, вероятно, достоверность тестируемой гипотезы изменяется с размером изученной территории: для небольших участков Арктики или таежных районов России установлено большое число факторов, одинаково определяющих видовое богатство грибов и растений, для Восточной Европы больше половины факторов по-разному связаны с актуальным разнообразием двух из-

учаемых групп биоты. В глобальном масштабе для протестированных факторов схожая реакция микобиоты и растительного покрова не выявлена. В общем, можно констатировать, что для растений свойственен широтный градиент, а для клавариоидных грибов пик наблюдается в средних частях долготной и экологической шкал. Это подтверждает блочный характер биоты и действие различных механизмов в пространственной дифференциации биоты в разных масштабах.

Литература

- Бондарцев, А. С. (1953). *Трутовые грибы Европейской части СССР и Кавказа*. Москва и Ленинград: Изд-во АН СССР.
- Виноградов, В. Г., Мартынов, А. С., Тишков, А. А. (1994). Первичная продуктивность растительного покрова. В: *Состояние биологических ресурсов и биоразнообразия России и ближнего зарубежья (1988–1993 гг.)*. Приложение к Государственному докладу о состоянии окружающей природной среды Российской Федерации в 1993 году. Москва, 9–10.
- Морозова, О. В. (2008). *Таксономическое богатство флоры Восточной Европы. Факторы пространственной дифференциации*. Москва: Наука.
- Морозова, О. В. (2011). Пространственные тренды таксономического богатства флоры сосудистых растений. *Биосфера*, 3 (2), 190–207.
- Огуреева, Г. Н. (ред.) (1999). *Зоны и типы пояса растительности России. Карта на 2 листах. Пояснительный текст и легенда к карте. М. 1:8000000*. Москва: Экор.
- Пармасто, Э. Х. (1969). *Исследование по афиллофоровым грибам (Aphyllorphorales) Советского Союза*. Диссертация ... доктора биологических наук. Университет Тарту.
- Ткаченко, О. Б. (2017). *Снежные плесени (история изучения, возбудители, их биологические особенности)*. Москва: РАН.
- Химич, Ю. Р., Ширияев, А. Г., Исаева, Л. Г., Берлина, Н. Г. (2017). Напочвенные афиллофоровые грибы Лапландского заповедника. *Труды Карельского научного центра РАН. Сер. Биогеография*, (1), 50–61. <http://dx.doi.org/10.17076/bg457>
- Чернов, Ю. И. (2008). *Экология и биогеография. Избранные работы*. Москва: Товарищество научных изданий КМК.
- Ширияев, А. Г. (2014). *Пространственная дифференциация биоты клавариоидных грибов России: эколого-географический аспект*. Диссертация ... доктора биологических наук. Московский государственный университет имени М. В. Ломоносова.
- Ширияев, А. Г. (2015). Пространственная дифференциация таксономической и морфологической структуры биоты афиллофороидных грибов: предварительные результаты изучения средней тайги Евразии. *Вестник Оренбургского государственного педагогического университета. Электронный научный журнал*, 3 (15), 39–50.
- Ширияев, А. Г. (2016). Новые сведения о клавариоидных грибах (Basidiomycota) окрестностей Звенигородской биологической станции имени С. Н. Скадовского. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 121 (2), 81–86.
- Ширияев, А. Г. (2017). Дополнение к списку видов афиллофоровых грибов Ильменского государственного заповедника. *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический*, 122 (5), 50–59.
- Ширияев, А. Г. (2018). Широтные изменения разнообразия грибов на модельной трансекте Евразии. *Известия РАН. Серия географическая*, (3), 56–66. <https://doi.org/10.7868/S258755661803007X>
- Ширияев, А. Г., Морозова, О. В. (2016). Закономерности распределения видового богатства макромикетов (Fungi, Agaricomycetes) в мелком масштабе. В: *Сохранение растительного мира в Ботанических садах: традиции, современность, перспективы*. Новосибирск: Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, 334–336.
- Ширияев, А. Г., Ребриев, Ю. А., Кнудсен, Х. (2017). Дополнение к микобиоте Ростовского заповедника и прилегающих территорий. *Растительный мир Азиатской России*, 4 (28), 3–10. [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2017-4\(3-10\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2017-4(3-10))

- Ширяев, А. Г., Руоколайнен, А. В. (2017). Клавариоидные грибы заповедника «Кивач»: изменение разнообразия среднетаежной микобиоты в долготном градиенте. *Труды Карельского научного центра РАН. Сер. Биогеография*, (6), 48–60. <http://dx.doi.org/10.17076/bg548>
- Шоба, С. А. (ред.) (2011). *Национальный атлас почв Российской Федерации*. Москва: Астрель.
- Bolshakov, S. Yu., Volobuev, S. V., Potapov, K. O., Shiryaev, A. G., Shiryaeva, O. S., Ezhov, O. N., Rebriv, Yu. A., Palamarchuk, M. A., Khimich, Yu. R., Borovichov, E. A., Zmitrovich, I. V. (2018). New species for regional mycobiotas of Russia. 3. Report 2018. *Микология и фитопатология*, 52 (6), 386–397. <https://doi.org/10.1134/S0026364818060028>
- Burrough, P. A. (1987). Spatial aspects of ecological data. In: R. H. Jongman, C. J. F. ter Braak, O. F. R. van Tongeren, ed., *Data analysis in community and landscape ecology*. Wageningen: Pudoc, 213–251.
- Colwell, R. K. and Lees, D. C. (2000). The mid-domain effect: geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15 (2), 70–76. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01767-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01767-X)
- Corner, E. J. H. (1970). Supplement to “A monograph of Clavaria and allied Genera”. *Nova Hedwigia*, 33, 1–299.
- Delgado-Baquerizo, M., Bardgett, R. D., Vitousek, P. M., Maestre, F. T., Williams, M. A., Eldridge, D. J., Lambers, H., Neuhauser, S., Gallardo, A., García-Velázquez, L., Sala, O. E., Abades, S. R., Alfaro, F. D., Berhe, A. A., Bowker, M. A., Currier, C. M., Cutler, N. A., Hart, S. C., Hayes, P. E., Hseu, Z.-Y., Kirchmair, M., Peña-Ramírez, V. M., Pérez, C. A., Reed, S. C., Santos, F., Siebe, C., Sullivan, B. W., Weber-Grullon, L. and Fierer, N. (2019). Changes in belowground biodiversity during ecosystem development. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 116 (14), 6891–6896. <https://doi.org/10.1073/pnas.1818400116>
- Dresch, P., Falbesoner, J., Ennemoser, C., Hittorf, M., Kuhnert, R. and Peintner, U. (2019). Emerging from the ice-fungal communities are diverse and dynamic in earliest soil developmental stages of a receding glacier. *Environmental Microbiology*, 21 (5), 1864–1880. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14598>
- Fick, S. E. and Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37 (12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Forest of Europe, UNECE and FAO 2011: *States of Europe's forests*. (2011). Oslo: Groset Trykk AS.
- Golubyatnikov, L. L. and Svirezhev, Y. M. (2008). Life-cycle model of terrestrial carbon exchange. *Ecological Modelling*, 213 (2), 202–208. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.12.001>
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V., Goetz, S. J., Loveland, T. R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C. O. and Townshend, J. R. G. (2013). High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, 342, 850–853. <https://doi.org/10.1126/science.1244693>
- Hu, Y., Veresoglou, S. D., Tedersoo, L., Xu, T., Ge, T., Liu, L., Chen, Y., Hao, Z., Su, Y., Rillig, M. C. and Chen, B. (2019). Contrasting latitudinal diversity and co-occurrence patterns of soil fungi and plants in forest ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 131, 100–110. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.01.001>
- Kimble, J. M. (ed.) (2004). *Cryosols. Permafrost-Affected Soils*. Berlin and New York: Springer.
- Khimich, Yu. R., Shiryaev, A. G., Volobuev, S. V. (2020). Some Noteworthy Findings of Aphylloroid Fungi in the North of Eastern Fenoscandia (Murmansk Region, Russia). *Botanica*, 26 (1), 49–60. <https://doi.org/10.2478/botlit-2020-0005>
- Kivlin, S. N., Lynn, J. S., Kazanel, M. R. Beals, K. K. and Rudgers, J. A. (2017). Biogeography of plant-associated fungal symbionts in mountain ecosystems: A meta-analysis. *Diversity and Distribution*, 23 (9), 1067–1077. <https://doi.org/10.1111/ddi.12595>
- Olson, R. J., Scurlock, J. M. O., Prince, S. D., Zheng, D. L. and Johnson, K. R. (eds.) (2013). *NPP Multi-Biome: Global Primary Production Data Initiative Products, R2. Data set*. [online]. Available at: https://daac.ornl.gov/cgi-bin/dsviewer.pl?ds_id=617 [Accessed 3 Jun. 2020].
- Ordynets, A., Heilmann-Clausen, J., Savchenko, A., Bässler, C., Volobuev, S., Akulov, O., Karadelev, M., Kotiranta, H., Saitta, A., Langer, E. and Abrego, N. (2018). Do plant-based biogeographical regions shape aphylloroid fungal communities in Europe? *Journal of Biogeography*, 45 (5), 1182–1195. <https://doi.org/10.1111/jbi.13203>
- Shiryaev, A. G. (2017). Longitudinal change of clavarioid funga (Basidiomycota) diversity in the tundra zone of Eurasia. *Mycology*, 8 (3), 135–146. <https://doi.org/10.1080/21501203.2017.1345801>
- Shiryaev, A. G. (2018). Spatial diversity of clavarioid mycota (Basidiomycota) at the forest-tundra ecotone. *Mycoscience*, 59 (4), 310–318. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2018.02.007>

- Shiryayev, A. G. and Morozova, O. V. (2018). Spatial distribution of species diversity of clavarioid mycobiota in West Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*, 11 (5), 514–526. <https://doi.org/10.1134/S1995425518050098>
- Shiryayev, A. G., Moiseev, P. A., Peintner, U., Devi, N. M., Kukarskih, V. V. and Elsakov, V. V. (2019). Arctic Greening Caused by Warming Contributes to Compositional Changes of Mycobiota at the Polar Urals. *Forests*, 10 (12), 1112. <https://doi.org/10.3390/f10121112>
- Tedersoo, L., Bahram, M., Põlme, S., Kõljalg, U., Yorou, N. S., Wijesundera, R., Ruiz, L. V., Vasco-Palacios, A. M., Thu, P. Q., Suija, A., Smith, M. E., Sharp, C., Saluveer, E., Saitta, A., Rosas, M., Riit, T., Ratkowsky, D., Pritsch, K., Põldmaa, K., Piepenbring, M., Phosri, C., Peterson, M., Parts, K., Pärtel, K., Otsing, E., Nouhra, E., Njouonkou, A. L., Nilsson, R. H., Morgado, L. N., Mayor, J., May, T. W., Majukim, L., Lodge, D. J., Lee, S. S., Larsson, K.-H., Kohout, P., Hosaka, K., Hiiesalu, I., Henkel, T. W., Harend, H., Guo, L., Greslebin, A., Gretlet, G., Geml, J., Gates, G., Dunstan, W., Dunk, C., Drenkhan, R., Dearnaley, J., De Kesel, A., Dang, T., Chen, X., Buegger, F., Brearley, F. Q., Bonito, G., Anslan, S., Abell, S. and Abarenkov, K. (2014). Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 346 (6213), 1256688. <https://doi.org/10.1126/science.1256688>
- Wang, Z., Fang, J., Tang, Z. and Lin, X. (2011). Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278 (1715), 2122–2132. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1897>

Статья поступила в редакцию 6 июня 2019 г.
Статья рекомендована в печать 10 февраля 2020 г.

Контактная информация:

Ширяев Антон Григорьевич — anton.g.shiryayev@gmail.com
Морозова Ольга Васильевна — olvasmor@mail.ru

Latitudinal gradient of diversity of macromycetes and vascular plants in the European part of Russia*

A. G. Shiryayev¹, O. V. Morozova²

¹ Institute of Plant and Animal Ecology of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences, 202, ul. 8 Marta, Yekaterinburg, 620144, Russian Federation

² Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences, 29, Staromonetnyi per., Moscow, 119017, Russian Federation

For citation: Shiryayev, A. G., Morozova, O. V. (2020). Latitudinal gradient of diversity of macromycetes and vascular plants in the European part of Russia. *Vestnik of Saint Petersburg University. Earth Sciences*, 65 (2), 245–262. <https://doi.org/10.21638/spbu07.2020.202> (In Russian)

Principles for the distribution of vascular plant diversity for large areas have been studied for a long time, but very little is known about distribution patterns of macromycetes, which are closely related in their existence to flora. The limited number of works on the biogeography of macromycetes are mainly based on the number of species of randomly selected territories of arbitrary size, which makes it impossible for us to compare these data with the results of studies in local flora obtained using a standardized method for collecting material. We conducted field studies of a model group of macromycetes — clavarioid fungi — in 143 localities, covering all vegetation subzones of Eastern Europe. The hypothesis that the richest mycobiota correspond to the most floristically rich regions was tested. We found that the richest local

* This research was supported by the Russian Foundation for Basic Research (project no. 18-05-00398) and carried out within the state assignment of Institute of Geography of the Russian Academy of Sciences (no. 0148-2019-0007).

flora corresponds to forest-steppe regions, and in the direction of the tundra and steppes the number of species decreases sharply. A similar trend was also revealed for the macromycetes localities, but the peak of their richness corresponds to the south and hemiboreal regions. For both groups, the richest territories correspond to the mountainous areas framing the East European Plain. A strong positive correlation was found between the annual primary production, the stock of aboveground phytomass and mortmass, and the richness of vegetation and mycobiota. A positive relationship was also found between the richness of both biota components with the average annual rainfall, while a relationship with the hydrothermal coefficient was established only for local flora. A connection was found between the indicators of “energy” and vegetation cover, while this was absent with the mycobiota. The spatial trends of the taxonomic wealth of vascular plants and fungi are examined from the perspective of the systematic organization of biota. For mycobiota, there is a strong dependence on the “water” indicators, while, like for vegetation cover, taxa of different hierarchical levels behave each as a single separate whole. An attempt is made to discuss the applicability of the “mid-domain effect” to the revealed principles of the spatial distribution of the species richness of fungi.

Keywords: biodiversity, biogeography, spatial gradients, primary productivity, scale, local flora, block principle, mycobiota, phytomass, citizen science.

References

- Bolshakov, S. Yu., Volobuev, S. V., Potapov, K. O., Shiryaev, A. G., Shiryaeva, O. S., Ezhov, O. N., Rebriev, Yu. A., Palamarchuk, M. A., Khimich, Yu. R., Borovichov, E. A. and Zmitrovich, I. V. (2018). New species for regional mycobiotas of Russia. 3. Report 2018. *Mikologiya i Fitopatologiya*, 52 (6), 386–397. <https://doi.org/10.1134/S0026364818060028>
- Bondartsev, A. S. (1953). *Poroid fungi of the European part of the USSR and the Caucasus*. Moscow and Leningrad: USSR Academy of Sciences Publ. (In Russian)
- Burrough, P. A. (1987). Spatial aspects of ecological data. In: R. H. Jongman, C. J. F. ter Braak, O. F. R. van Tongeren, ed., *Data analysis in community and landscape ecology*. Wageningen: Pudoc, 213–251.
- Chernov, Yu. I. (2008). *Ecology and biogeography. Selected works*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd. (In Russian)
- Colwell, R. K. and Lees, D. C. (2000). The mid-domain effect: Geometric constraints on the geography of species richness. *Trends in Ecology & Evolution*, 15 (2), 70–76. [https://doi.org/10.1016/S0169-5347\(99\)01767-X](https://doi.org/10.1016/S0169-5347(99)01767-X)
- Corner, E. J. H. (1970). Supplement to “A monograph of Clavaria and allied Genera”. *Nova Hedwigia*, 33, 1–299.
- Delgado-Baquerizo, M., Bardgett, R. D., Vitousek, P. M., Maestre, F. T., Williams, M. A., Eldridge, D. J., Lambers, H., Neuhauser, S., Gallardo, A., García-Velázquez, L., Sala, O. E., Abades, S. R., Alfaro, F. D., Berhe, A. A., Bowker, M. A., Currier, C. M., Cutler, N. A., Hart, S. C., Hayes, P. E., Hseu, Z.-Y., Kirchmair, M., Peña-Ramírez, V. M., Pérez, C. A., Reed, S. C., Santos, F., Siebe, C., Sullivan, B. W., Weber-Grullon, L. and Fierer, N. (2019). Changes in belowground biodiversity during ecosystem development. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 116 (14), 6891–6896. <https://doi.org/10.1073/pnas.1818400116>
- Dresch, P., Falbesoner, J., Ennemoser, C., Hittorf, M., Kuhnert, R. and Peintner, U. (2019). Emerging from the ice-fungal communities are diverse and dynamic in earliest soil developmental stages of a receding glacier. *Environmental Microbiology*, 21 (5), 1864–1880. <https://doi.org/10.1111/1462-2920.14598>
- Fick, S. E. and Hijmans, R. J. (2017). WorldClim 2: new 1-km spatial resolution climate surfaces for global land areas. *International Journal of Climatology*, 37 (12), 4302–4315. <https://doi.org/10.1002/joc.5086>
- Forest of Europe, UNECE and FAO 2011: States of Europe's forests*. (2011). Oslo: Groset Trykk AS.
- Golubyatnikov, L. L. and Svirezhev, Y. M. (2008). Life-cycle model of terrestrial carbon exchange. *Ecological Modelling*, 213 (2), 202–208. <https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2007.12.001>
- Hansen, M. C., Potapov, P. V., Moore, R., Hancher, M., Turubanova, S. A., Tyukavina, A., Thau, D., Stehman, S. V., Goetz, S. J., Loveland, T. R., Kommareddy, A., Egorov, A., Chini, L., Justice, C. O. and Townshend, J. R. G. (2013). High-Resolution Global Maps of 21st-Century Forest Cover Change. *Science*, 342, 850–853. <https://doi.org/10.1126/science.1244693>

- Hu, Y., Veresoglou, S. D., Tedersoo, L., Xu, T., Ge, T., Liu, L., Chen, Y., Hao, Z., Su, Y., Rillig, M. C. and Chen, B. (2019). Contrasting latitudinal diversity and co-occurrence patterns of soil fungi and plants in forest ecosystems. *Soil Biology and Biochemistry*, 131, 100–110. <https://doi.org/10.1016/j.soilbio.2019.01.001>
- Khimich, Yu. R., Shiryayev, A. G., Isaeva, L. G. and Berlina, N. G. (2017). Ground-dwelling aphylloroid fungi of the Lapland Reserve. *Transactions of the Karelian Research Centre of RAS. Ser. Biogeography*, (1), 50–61. <http://dx.doi.org/10.17076/bg457> (In Russian)
- Khimich, Yu. R., Shiryayev, A. G., Volobuev, S. V. (2020). Some Noteworthy Findings of Aphylloroid Fungi in the North of Eastern Fenoscandia (Murmansk Region, Russia). *Botanica*, 26 (1), 49–60. <https://doi.org/10.2478/botlit-2020-0005>
- Kimble, J. M. (ed.) 2004. *Cryosols. Permafrost-Affected Soils*. Berlin and New York: Springer.
- Kivlin, S. N., Lynn, J. S., Kazenel, M. R., Beals, K. K. and Rudgers, J. A. (2017). Biogeography of plant-associated fungal symbionts in mountain ecosystems: A meta-analysis. *Diversity and Distribution*, 23 (9), 1067–1077. <https://doi.org/10.1111/ddi.12595>
- Morozova, O. V. (2008). *Taxonomic richness of East European flora. Factors of spatial differentiation*. Moscow: Nauka Publ. (In Russian)
- Morozova, O. V. (2011). Spatial trends of taxonomic richness of vascular plants floras. *Biosphera*, 3 (2), 190–207. (In Russian)
- Ogureeva, G. N. (ed.) (1999). *Zones and types of vegetation in Russia. Map on the 2 pages. Legend for the map. M. 1:8000000*. Moscow: Ekor Publ. (In Russian)
- Olson, R. J., Scurlock, J. M. O., Prince, S. D., Zheng, D. L. and Johnson, K. R. (eds.) (2013). *NPP Multi-Biome: Global Primary Production Data Initiative Products, R2. Data set*. [online] Available at: https://daac.ornl.gov/cgi-bin/dsvviewer.pl?ds_id=617 [Accessed 3 Jun. 2020].
- Ordynets, A., Heilmann-Clausen, J., Savchenko, A., Bässler, C., Volobuev, S., Akulov, O., Karadelev, M., Kotiranta, H., Saitta, A., Langer, E. and Abrego, N. (2018). Do plant-based biogeographical regions shape aphylloroid fungal communities in Europe? *Journal of Biogeography*, 45 (5), 1182–1195. <https://doi.org/10.1111/jbi.13203>
- Parmasto, E. (1969). *Studies of aphylloroid fungi (Aphyllorales) of the USSR*. Dr. Sci. Tartu University. (In Russian)
- Shiryayev, A. G. (2014). *Spatial differentiation of clavarioid mycobiota in Russia: ecologo-morphological aspect*. Dr. Sci. Lomonosov Moscow State University. (In Russian)
- Shiryayev, A. G. (2015). Spatial differentiation of the taxonomic and morphological structures of aphylloroid mycobiota: preliminary results for the study of middle boreal subzone of Eurasia. *Vestnik of Orenburg State Pedagogical University. Electronic Scientific Journal*, 3 (15), 39–50. (In Russian)
- Shiryayev, A. G. (2016). New data on clavarioid fungi (Basidiomycota) of S.N. Skadovsky Zvenigorod biological station surrounds. *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 121 (2), 81–86. (In Russian)
- Shiryayev, A. G. (2017). New data on aphylloroid fungi of the Ilmensk state nature reserve (Chelyabinsk Province, Russia). *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*, 122 (5), 50–59. (In Russian)
- Shiryayev, A. G. (2017). Longitudinal change of clavarioid funga (Basidiomycota) diversity in the tundra zone of Eurasia. *Mycology*, 8 (3), 135–146. <https://doi.org/10.1080/21501203.2017.1345801>
- Shiryayev, A. G. (2018). Spatial diversity of clavarioid mycota (Basidiomycota) at the forest-tundra ecotone. *Mycoscience*, 59 (4), 310–318. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2018.02.007>
- Shiryayev, A. G. (2018). Latitudinal changes of fungal diversity on the model transect of Eurasia. *Izvestiia RAN. Seriya geograficheskaya*, (3), 56–66. <https://doi.org/10.7868/S258755661803007X> (In Russian)
- Shiryayev, A. G. and Morozova, O. V. (2016). Principles of the species richness distribution of macromycetes (Fungi, Agaricomycetes) in small scale. In: *Sokhraneniye rastitel'nogo mira v Botanicheskikh sadakh: traditsii, sovremennost', perspektivy*. Novosibirsk: Central Siberian Botanical Garden SB RAS, 334–336. (In Russian)
- Shiryayev, A. G. and Morozova, O. V. (2018). Spatial distribution of species diversity of clavarioid mycobiota in West Siberia. *Contemporary Problems of Ecology*, 11 (5), 514–526. <https://doi.org/10.1134/S1995425518050098>
- Shiryayev, A. G., Moiseev, P. A., Peintner, U., Devi, N. M., Kukarskih, V. V. and Elsakov, V. V. (2019). Arctic Greening Caused by Warming Contributes to Compositional Changes of Mycobiota at the Polar Urals. *Forests*, 10 (12), 1112. <https://doi.org/10.3390/f10121112>

- Shiryayev, A. G., Rebriyev, Yu. A. and Knudsen, H. (2017). Addition to mycobiota of the Rostov State Nature Reserve and adjacent territories. *Rastitel'nyj Mir Aziatskoj Rossii (Plant Life of Asian Russia)*, 4 (28), 3–10. [https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2017-4\(3-10\)](https://doi.org/10.21782/RMAR1995-2449-2017-4(3-10)) (In Russian)
- Shiryayev, A. G. and Ruokolainen, A. V. (2017). Clavarioid fungi of the Kivach strict nature reserve: changes in the diversity of the middle boreal mycobiota along longitudinal gradient. *Transactions of the Karelian Research Centre of RAS. Ser. Biogeography*, (6), 48–60. <http://dx.doi.org/10.17076/bg548> (In Russian)
- Shoba, S. A. (ed.) (2011). *National atlas of soils of Russian Federation*. Moscow: Astrel' Publ. (In Russian)
- Tedersoo, L., Bahram, M., Pölmä, S., Kõljalg, U., Yorou, N.S., Wijesundera, R., Ruiz, L.V., Vasco-Palacios, A.M., Thu, P.Q., Suija, A., Smith, M.E., Sharp, C., Saluveer, E., Saitta, A., Rosas, M., Riit, T., Ratkowsky, D., Pritsch, K., Põldmaa, K., Piepenbring, M., Phosri, C., Peterson, M., Parts, K., Pärtel, K., Otsing, E., Nouhra, E., Njouonkou, A.L., Nilsson, R.H., Morgado, L.N., Mayor, J., May, T.W., Majukim, L., Lodge, D.J., Lee, S.S., Larsson, K.-H., Kohout, P., Hosaka, K., Hiiesalu, I., Henkel, T.W., Harend, H., Guo, L., Greslebin, A., Gretlet, G., Geml, J., Gates, G., Dunstan, W., Dunk, C., Drenkhan, R., Dearnaley, J., De Kesel, A., Dang, T., Chen, X., Buegger, F., Brearley, F.Q., Bonito, G., Anslan, S., Abell, S. and Abarenkov, K. (2014). Global diversity and geography of soil fungi. *Science*, 346 (6213), 1256688. <https://doi.org/10.1126/science.1256688>
- Tkachenko, O.B. (2017). *Snow molds (history, studies, biological specific)*. Moscow: Russian Academy of Sciences. (In Russian)
- Vinogradov, V.G., Martynov, A.S. and Tishkov, A.A. (1994). Primary land cover productivity. In: *Sostoianie biologicheskikh resursov i bioraznootvornosti Rossii i blizhnego zarubezh'ia (1988–1993 gg.)*. Prilozhenie k Gosudarstvennomu dokladu o sostoianii okruzhaiushchei prirodnoi sredy Rossiiskoi Federatsii v 1993 godu. Moscow, 9–10. (In Russian)
- Wang, Z., Fang, J., Tang, Z. and Lin, X. (2011). Patterns, determinants and models of woody plant diversity in China. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 278 (1715), 2122–2132. <https://doi.org/10.1098/rspb.2010.1897>

Received: June 6, 2019

Accepted: February 10, 2020

Contact information:

Anton G. Shiryayev — anton.g.shiryayev@gmail.com

Olga V. Morozova — olvasmor@mail.ru