

МОДЕЛИРОВАНИЕ НИШИ И ОСОБЕННОСТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ КОПРОБИОНТНЫХ ГРИБОВ В АЗИИ НА ПРИМЕРЕ *CYATHUS STERCOREUS*

© 2021

Власенко В.А.¹, Турмунх Д.², Назын Ч.Д.³, Власенко А.В.¹

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (г. Новосибирск, Российская Федерация)

²Научно-исследовательский институт защиты растений Монголии (г. Улан-Батор, Монголия)

³Тувинский государственный университет (г. Кызыл, Российская Федерация)

Аннотация. Распространение видов претерпевает быстрые изменения в связи с модификацией среды обитания и изменением климата. Это вызывает опасения по поводу сохранения исчезающих видов и поднимает экологические вопросы о процессах, регулирующих ареалы и ниши видов. Как следствие, прогностические модели распространения, которые сопоставляют данные о видах с закономерностями в абиотических переменных окружающей среды, стали признанным инструментом в экологии и охране природы. Моделирование пространственного распределения с максимальной энтропией (MaxEnt) решает эту проблему путем определения распределения видов и пригодности окружающей среды на основе данных о встречаемости. Цели этого исследования заключались в создании модели экологической ниши и моделировании пригодности среды обитания для копробионтного вида грибов *Cyathus stercoreus* на основе его биоклиматических характеристик и особенностей субстрата в Азии. Нами построена карта текущего географического распространения копробионтного гриба *Cyathus stercoreus* с использованием метода MaxEnt. В модель включены 19 биоклиматических переменных WorldClim с соответствующими высотными данными и 7 пространственно распределенными записями о встречаемости вида. Несмотря на свою узкую субстратную специализацию, *Cyathus stercoreus* является климатически довольно пластичным и способен развиваться в широком диапазоне варьирования среднегодовых температур и среднегодовых осадков, что следует из анализа двумерной ниши на основе двух климатических переменных с использованием метода Envelope. Моделирование распространения базидиальных копробионтных грибов на примере *Cyathus stercoreus* показало, что область их потенциального распространения с зоной благоприятного климата является очень большой. Большая часть зоны с благоприятным климатом находится в области с вероятностью присутствия видов до 70%. *Cyathus stercoreus* не связан с каким-либо конкретным типом местообитаний. На территории России, на юге Сибири, вид находится на северной границе своего ареала в области с наименее благоприятными биоклиматическими факторами среды.

Ключевые слова: копробионтные грибы; экологическая ниша; распределение; субстратная специфичность; Азия.

MODELING THE ECOLOGICAL NICHE AND FEATURES OF COPROBIONTIC FUNGI DISTRIBUTION IN ASIA BY THE EXAMPLE OF *CYATHUS STERCOREUS*

© 2021

Vlasenko V.A.¹, Turmunkh D.², Nazyn Ch.D.³, Vlasenko A.V.¹

¹Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russian Federation)

²Plant Protection Research Institute of Mongolia (Ulaanbaatar, Mongolia)

³Tuvan State University (Kyzyl, Russian Federation)

Abstract. Species distribution is undergoing rapid changes in the face of habitat modification and climate change. This leads to concerns about the conservation of declining species and raises ecological questions about the processes that govern species ranges and niches. As a consequence, the predictive distribution models which match species records to patterns in abiotic environmental variables have become an established tool in ecology and conservation. Maximum entropy spatial distribution modelling (MaxEnt) solves this problem by inferring species distributions and environmental tolerance based on the occurrence data. The objectives of this research were the ecological niche and running the habitat suitability modelling on dung fungal species *Cyathus stercoreus* based on its bioclimatic and substrate features within Asia. We constructed a map of the current geographical distribution of the dung fungus *Cyathus stercoreus* using MaxEnt method. We included in the model 19 WorldClim bioclimatic variables with the corresponding altitude data, and seven spatially well-dispersed species occurrence records. Despite its narrow substrate specialization, *Cyathus stercoreus* is climatically quite plastic and is able to develop in a wide range of variations in mean annual temperatures and mean annual precipitation, which follows from the analysis of a two-dimensional niche based on two climatic variables using the Envelope method. Modeling the distribution of basidiomycete dung fungi using the *Cyathus stercoreus* as an example showed that the area of their potential distribution with a zone of favorable climate is very large. Most of the zone with a favorable climate is located in the area with the probability of the presence of species up to 70%. *Cyathus stercoreus* is not associated with any particular habitat type. On the territory of Russia, in the south of Siberia, the species is located on the northern border of its range in the area with the least favorable bioclimatic environmental factors.

Keywords: coprobiontic fungi; ecological niche; distribution; substrate specificity; Asia.

Актуальность

Модели экологической ниши (ecological niche models – ENMs) используют данные о встречаемости в сочетании с данными об окружающей среде для создания корреляционной модели условий окружающей среды, которые соответствуют экологическим требованиям видов и предсказывают относительную пригодность среды обитания.

ENM чаще всего используются в одном из следующих случаев: 1) для оценки относительной пригодности среды обитания, которая, как известно, занята видом; 2) для оценки относительной пригодности среды обитания в географической области, которая неизвестна; 3) для оценки изменений пригодности среды обитания в течение определенного периода времени с учетом конкретного сценария изменения окружающей среды; 4) для оценки ниши вида [1].

Экологической нишей часто называют климатический профиль вида, определяемый на основании климатических данных, но такую нишу следует называть эколого-климатической.

Моделирование распределения и ниши обычно проводится для видов, представляющих интерес для сохранения [2], исследователи стремятся более точно фиксировать местонахождения редких видов. Вымирающие и уязвимые виды, особенно специализированные в экологическом плане, могут быть более чувствительны к изменениям окружающей среды. Многие исследования показали, что распределение специализированных видов с ограниченными нишами можно моделировать с большей точностью, чем неспециализированных видов с широкой нишей [3–6].

Узко специализированным, но более широко распространенным видам также нужно уделять внимание, поскольку они могут стать редкими или подвергнуться исчезновению в будущем из-за изменений окружающей среды; они также могут играть важную роль в структуре и функционировании экосистем, хотя эта роль на первый взгляд может быть и не ясна [7].

Моделирование ниши часто может быть связано с моделированием распределения видов (Species distribution models – SDMs), которые представляют собой наиболее распространенный класс моделей в области экологии, эволюции и сохранения биоразнообразия. Новые пакеты программного обеспечения и растущая доступность цифровых ГИС-технологий значительно облегчили использование ENM и SDM моделирования [8].

MaxEnt – один из наиболее часто используемых методов для определения распределения видов и

экологической устойчивости на основе данных о встречаемости [9]. MaxEnt использует принцип максимальной энтропии, основанный на данных только о присутствии, для оценки набора функций, которые связывают переменные окружающей среды и пригодность среды обитания, чтобы определить нишу видов и возможное географическое распространение [10].

Объект исследования

Бокальчик навозный – *Cyathus stercoreus* (Schwein.) De Toni (рис. 1), один из представителей грибов из семейства Гнездовковые (Nidulariaceae). Большинство видов рода произрастает на гнилых древесных остатках и растительном опаде, но *C. stercoreus* отличается от других видов своей экологией, он развивается на навозе растительноядных животных. Вид не является редким и встречается довольно часто в мировом масштабе, он был отмечен на всех континентах, кроме Антарктиды, но в Азии известны лишь единичные находки [11]. В России вид был обнаружен нами в степях Республики Тыва. В связи с особенностями экологии вид был выбран в качестве модельного объекта для моделирования ниши.

Копробионтные грибы представляют собой удивительный пример специализированных микроорганизмов, идеально приспособленных к сложному и экстремальному субстрату. Они важны с точки зрения сохранения биоразнообразия, экологии и биотехнологии [12] и могут выступать модельными объектами в исследованиях в области экологии [13].

Цель работы – моделирование эколого-климатической ниши и установление закономерностей распространения копробионтных грибов в Азии на примере *Cyathus stercoreus*.

Материалы и методы исследований

Мы использовали компьютерную программу DIVA-GIS [14] для картографирования и анализа географических данных (<https://www.diva-gis.org>). Мы загрузили данные о рельефе и высоте изучаемых мест, а также глобальные данные о текущем климате (~1950–2000 гг.) с <https://www.diva-gis.org/Data> и <https://www.diva-gis.org/climate>, источник Worldclim, версия 1.3.

Все 19 экологических слоев Bioclim BIO1–BIO19 [15] использованы для построения модели в DIVA-GIS с разрешением 2,5 минуты (30 угловых секунд на ячейку растра) и охватывают большую часть Азиатского субконтинента.

Мы использовали MaxEnt [9] для моделирования пригодности местообитаний и создания SDM-модели вида.

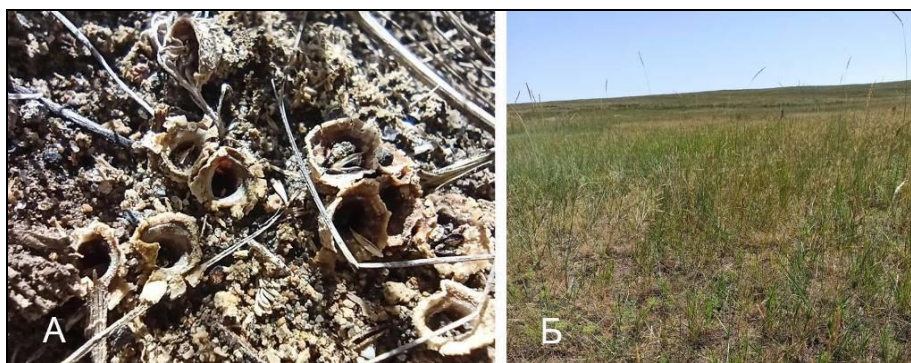


Рисунок 1 – А – плодовые тела *C. stercoreus* на старом помете лошади на почве;
Б – местообитание вида, степь в Республике Тыва (фото А.В. Власенко)

Статистическая достоверность построенных SDM-моделей характеризуется коэффициентом AUC – это оценка способности модели указывать присутствие вида в той точке раstra, где он с высокой долей вероятности должен находиться. AUC модели рассчитывается в MaxEnt. AUC измеряет способность модели различать ячейки раstra, где вид присутствует и где он отсутствует, обеспечивая измерение общей точности, не зависящее от порога. Учитывается AUC начиная от 0,5 (случайная точность) до 1 (идеальная дискриминация). В случае если AUC равна или ниже 0,5, модель не имеет никакой прогностической ценности. Например, значение 0,900 для AUC означает 90%-ную вероятность того, что там, где предсказано нахождение вида, он действительно будет находиться. Интерпретируют AUC для полученных моделей в пределах 0,8–0,9 как хорошую, свыше 0,9 – как отличную дискриминацию. AUC менее 0,5 – недействительная, так как вероятность присутствия вида равна 1:1 [16]. При анализе MaxEnt использует 10-процентный обучающий порог присутствия, который генерируется в таблице пороговых значений, созданной MaxEnt. Вероятность нахождения вида в области присутствия вида ниже порогового значения крайне маловероятна.

Мы использовали программы DIVA-GIS и MaxEnt в соответствии с рекомендациями Руководства по пространственному анализу разнообразия и распространения растений [16].

Эколого-климатическая ниша вида основывается на выявлении климатических характеристик мест появления изучаемого вида. Климатические данные отражают только общие тенденции влияния основных факторов окружающей среды и не учитывают характеристики отдельных местообитаний [16].

Для визуализации двумерной ниши *Cyathus stercoreus* использовался метод Конверта (Envelope) на основе двух климатических переменных (Среднего-

довой температура (BIO1), Годовые осадки (BIO12)) в программе DIVA-GIS, вне зависимости от вклада данных переменных в построенную модель географического распределения вида.

Графическое отображение модели: «Синий прямоугольник» – климатическая ниша. «Зеленые» точки представляют собой точки присутствия с климатическим профилем в пределах диапазона всех 19 биоклиматических переменных. «Красные» точки в синем прямоугольнике включают точки присутствия с климатическим профилем в пределах значенных пределов диапазона для выбранных переменных (среднегодовая температура и годовые осадки), но с одним или несколькими значениями, лежащими за пределами диапазона других 17 переменных Bioclim. «Красные» точки за пределами синих прямоугольников включают точки присутствия с климатическим профилем с одним или несколькими значениями, лежащими за пределами диапазона 19 биоклиматических переменных.

Климатическая ниша смоделирована в пределах А–Е. Предел А – для всех видов составляет 0,000. Предел Б – хотя бы одна из точек «красная». Предел В – хотя бы одна из точек присутствия «зеленая». Предел Г – все точки присутствия «красные». Предел Д – хотя бы одна из точек присутствия находится в климатической нише. Предел Е – все точки присутствия находятся за пределами климатической ниши. Ширина ниши корректируется путем изменения значений процентилей.

Плодовые тела грибов собраны нами в процессе экспедиционных исследований в Республике Тыва в 2021 г. Также были использованы данные о местонахождениях *C. stercoreus* из Глобального информационного фонда по биоразнообразию [11], подтвержденные данными геопривязки (рис. 2). Образцы изучаемого вида депонированы в Гербарий им. М.Г. Попова (NSK), г. Новосибирск.

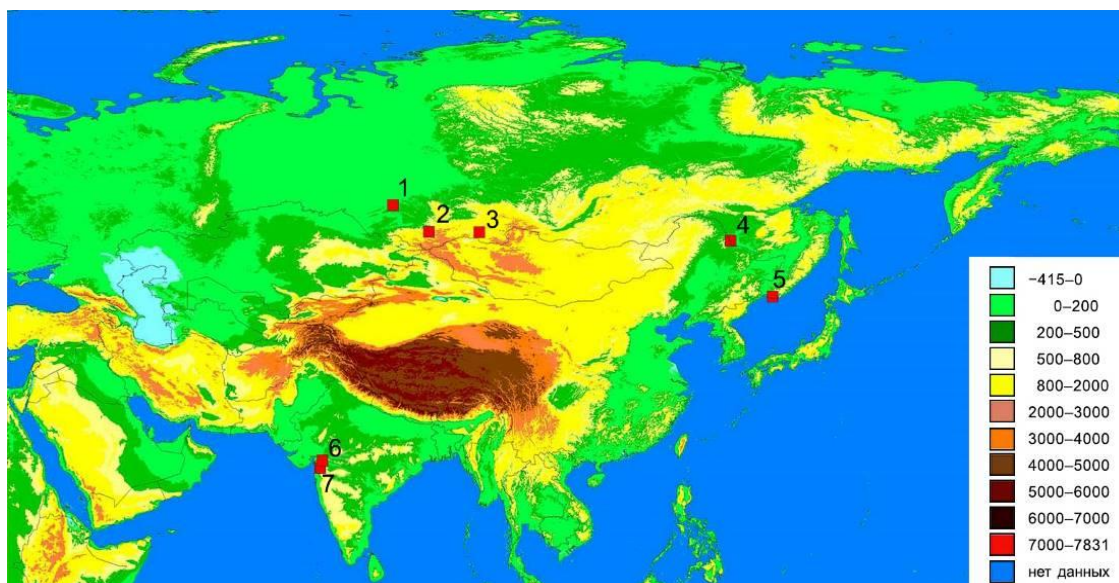


Рисунок 2 – Местонахождения *Cyathus stercoreus* в Азии. Россия:

- 1 – Новосибирская область, г. Новосибирск, 54,8854° с.ш., 83,0708° в.д., 107 м (GBIF);
2 – Республика Горный Алтай, Улаганский район, оз. Телецкое, 51,402476° с.ш., 87,809474° в.д., 607 м (GBIF);
3 – Республика Тыва, Тандинский кожуун, оз. Сватиково (Дус-Холь), степь, 09.07.2021, 51,3563° с.ш., 94,4466° в.д., 703 м, собр. и опред. А.В. Власенко, NSK 1014811; 4 – Амурская область, Благовещенск, прим. 50,25° с.ш., 127,666° в.д., 120 м (GBIF); 5 – Приморский край, Перетино, 42,9938° с.ш., 133,0975° в.д., 22 м (GBIF);
6 – Индия, Гуджарат, Навсари, Вансда, 20,7586° с.ш., 73,4748° в.д., 154 м (GBIF); 7 – там же, Нармада, Сагаи, 21,6912° с.ш., 73,7756° в.д., 333 м (GBIF). Цвета соответствуют высоте над уровнем моря (расшифровка в легенде)

Результаты исследования и их обсуждения

Полученная модель MaxEnt потенциального распространения *Cyathus stercoreus* в современном климате имеет высокое значение статистической достоверности на основе критерия AUC (Area Under Receiver Operating Characteristic Curve), имеющем значение 0,796. Для оценки модели мы использовали тестовую выборку, которая включала 25% всех точек присутствия. Значение AUC для тестовых данных составляло 0,801. Оба значения AUC находятся в диапазоне 0,8–1, что соответствует хорошей дискриминации [16].

При анализе мы использовали 10-процентный обучающий порог присутствия, найденный в таблице по-

роговых значений, созданной MaxEnt. Пороговое значение для вида составляет 0,381.

Оценка вклада переменных с помощью MaxEnt показала, что для вида наибольшее значение имеют переменные BIO8 (56,0), BIO19 (34,6), BIO13 (9,5), в процентном отношении при прямой оценке вклада; BIO8 (64,2), BIO19 (35,8) при пермутации. Остальные переменные не имеют его. На рис. 3 и 4 представлена карта потенциального распространения вида, цветом показана вероятность присутствия.

Двумерная ниша *Cyathus stercoreus* построена с использованием метода Конверта (Envelope) на основе двух климатических переменных Среднегодовая температура – BIO1 и Годовые осадки – BIO12 представлена на рис. 5.

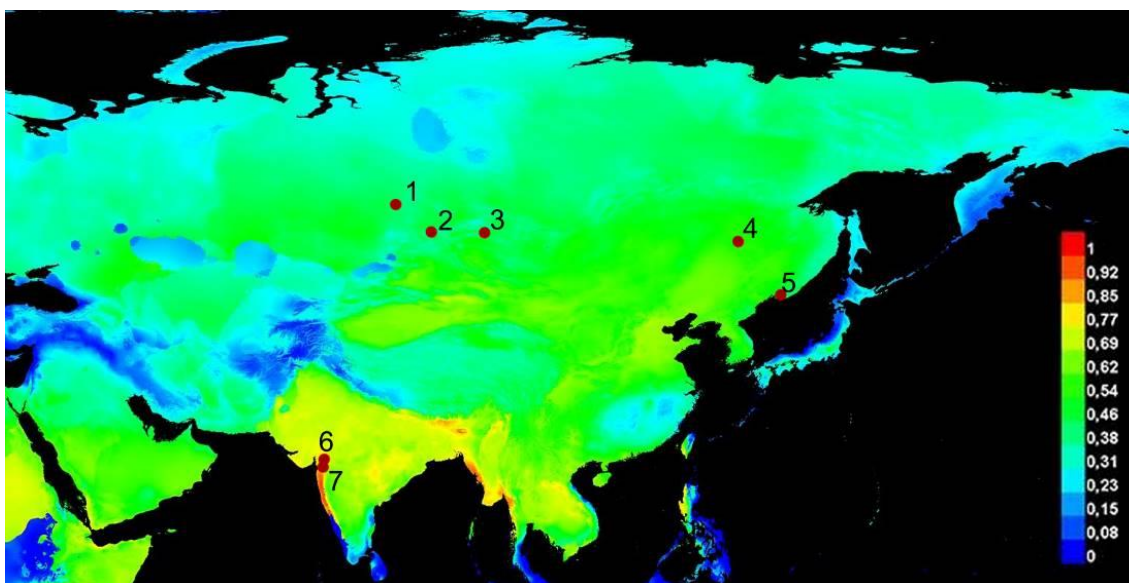


Рисунок 3 – Модель MaxEnt. Наблюдаемые точки присутствия и потенциальное распространение *C. stercoreus* в современном климате (~1950–2000 гг.). Значения в легенде даны от 0 до 1, что соответствует вероятности присутствия 0–100%

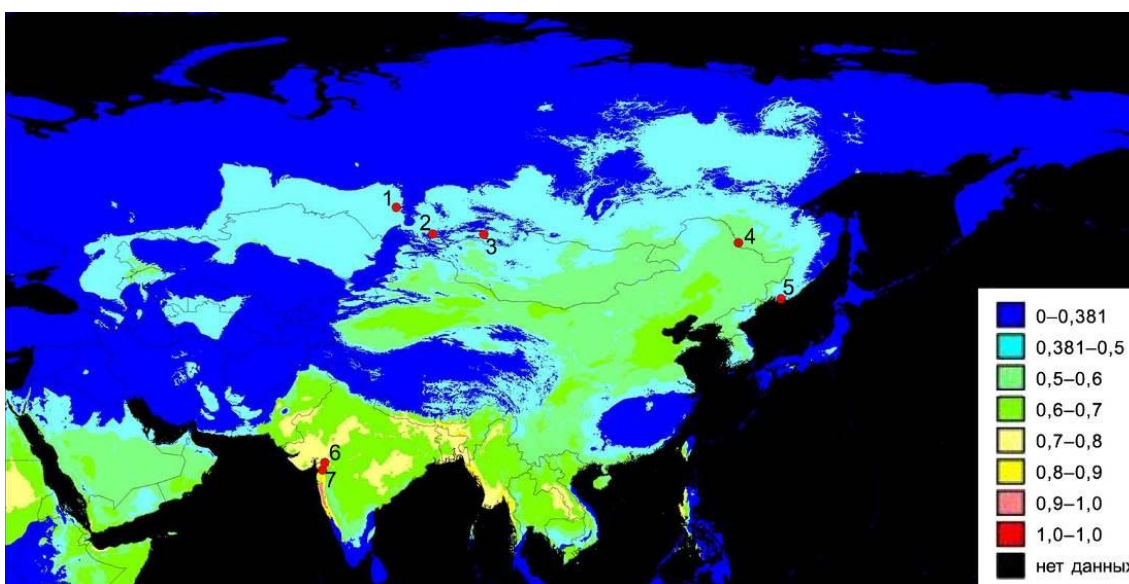


Рисунок 4 – Модель потенциального распространения *C. stercoreus* в современном климате (~1950–2000 гг.). Значения в легенде даны от 0 до 1, что соответствует вероятности присутствия 0–100%. Пороговые значения в легенде: 0–0,381 – вид присутствовать не может; 0,381–0,5 – вероятность присутствия вида 50%; 0,5–1 – вероятность присутствия вида 50–100%; 1–1 – наблюдаемые точки присутствия

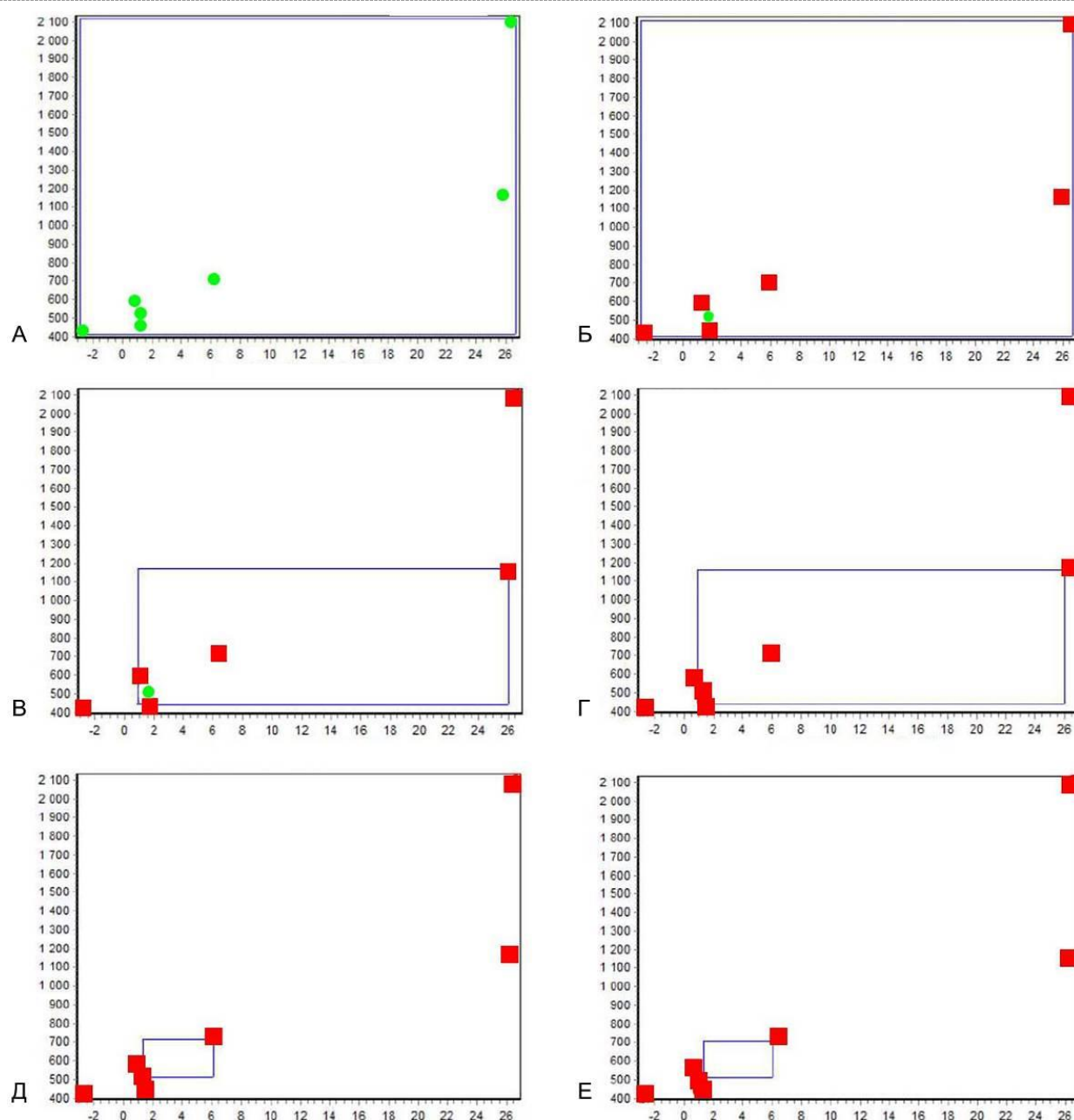


Рисунок 5 – Визуализация двумерной ниши *C. stercoreus* на основе двух климатических переменных с использованием метода Envelope. Число локалитетов, использованных программой для построения ниши – 7. Пределы двумерной ниши: А – 0,000; Б – 0,001; В – 0,166; Г – 0,167; Д – 0,333; Е – 0,334.

По оси абсцисс – среднегодовая температура, °С – BIO1; по оси ординат – годовые осадки, мм – BIO12

Выводы

Анализ двумерной ниши на основе двух климатических переменных с использованием метода Envelope показал, что вид *C. stercoreus*, несмотря на свою узкую субстратную специализацию, является климатически довольно пластичным и способен развиваться в широком диапазоне варьирования среднегодовых температур и среднегодовых осадков. Наибольшее влияние на распределение вида в Азии, судя по построенной модели MaxEnt, оказывают средняя температура наиболее влажного квартала (BIO8) и осадки самого холодного квартала (BIO19).

Моделирование распространения базидиальных копробионтных грибов на примере *Cyathus stercoreus*, которые существуют лишь в стадии телеоморфы, показало, что эти грибы значительно менее требовательны к биоклиматическим факторам местообитаний, чем виды сумчатых грибов, например *P. punc-*

tata, у которых на одном субстрате проходит не только телеоморфа, но и анаморфная стадия жизненного цикла. Также они менее требовательны к субстрату и его состоянию, способны развиваться не только на выветрившемся навозе растительноядных животных, но и на навозной почве, что сближает их с гумусовыми сапротрофами. Область их потенциального распространения с зоной благоприятного климата является очень большой. В свою очередь, большая часть зоны с благоприятным климатом находится в области с вероятностью присутствия видов до 70%, что делает карту потенциального распространения довольно «размытой». Для *C. stercoreus* области наиболее вероятного присутствия вида находятся не только в зонах, непосредственно близких к установленным точкам присутствия вида в Азии, но и могут находиться на значительном удалении от них. Также *C. stercoreus* не обнаруживает приуроченно-

сти к какому-либо конкретному типу местообитаний. В местах обнаружения *C. stercoreus* на территории России, на юге Сибири, вид находится на северной границе своего ареала в области с наименее благоприятными биоклиматическими факторами среды.

Список литературы:

1. Warren D.L., Seifert S.N. Ecological niche modeling in MaxEnt: the importance of model complexity and the performance of model selection criteria // Ecological Applications. 2011. Vol. 21, № 2. P. 335–342.
2. Wright R.N., Westerhoff D.V. New Forest SAC Management Plan. Lyndhurst: English Nature, 2001. 15 p.
3. Hepinstall J.A. et al. Effects of niche width on the performance and agreement of avian habitat models // Scott J.M. et al (eds.). Washington: Island Press, 2002. P. 593–606.
4. Brotons L., Thuiller W., Araújo M.B., Hirzel A.H. Presence-absence versus presence-only modelling methods for predicting bird habitat suitability // Ecography. 2004. Vol. 27. P. 437–448.
5. Hernandez P.A., Graham C.H., Master L.L., Albert D.L. The effect of sample size and species characteristics on performance of different species distribution modeling methods // Ecography. 2006. Vol. 29, № 5. P. 773–785.
6. Tsoar A., Allouche O., Steinitz O., Rotem D., Kadmon R. A comparative evaluation of presence-only methods for modelling species distribution // Diversity and distributions. 2007. Vol. 13, № 4. P. 397–405.
7. Gaston K.J., Fuller R.A. Biodiversity and extinction: losing the common and the widespread // Progress in Physical Geography. 2007. Vol. 31. P. 213–225.
8. Zurell D., Franklin J., König C., Bouchet P.J., Dormann C.F., Elith J., Fandos G., Feng X., Guillera-Aroita G., Guisan A., Lahoz-Monfort J.J., Leitão P.J., Park D.S., Town-

send Peterson A., Rapacciuolo G., Schmatz D.R., Schröder B., Serra-Diaz J.M., Thuiller W., Yates K.L., Zimmermann N.E., Merow C. A standard protocol for reporting species distribution models // Ecography. 2020. Vol. 43, № 9. P. 1261–1277.

9. Phillips S.J., Dudík M. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation // Ecography. 2008. Vol. 190. P. 231–259.

10. Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // Ecological Modelling. 2006. Vol. 190. P. 231–259.

11. GBIF. 2021 [Internet]. – <https://www.gbif.org>.

12. Fernandez A., Sanchez S., Garcia P., Sanchez J. Macrofungal diversity in an isolated and fragmented Mediterranean forest ecosystem // Plant Biosystems. 2020. Vol. 154, № 2. P. 139–148.

13. Krug J.C., Benny G.L., Keller H.W. Coprophilous fungi // Biodiversity of fungi: inventory and monitoring methods / eds. Mueller G.M., Bills G.F., Foster M.S. Burlington (MA): Elsevier Academic Press, 2004. P. 467–501.

14. Hijmans R.J., Guarino L., Mathur P. DIVA-GIS Version 7.5. 2012 [Internet]. – http://diva-gis.org/docs/DIVA-GIS_manual_7.pdf.

15. Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A. Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // International Journal of Climatology. 2005. Vol. 25. P. 1965–1978.

16. Scheldeman X., Van Zonneveld M. Training manual on spatial analysis of plant diversity and distribution. Rome: Biodiversity International, 2010. 179 p.

Работа В.А. Власенко, А.В. Власенко и Д. Турмунх выполнена в рамках проекта РФФИ и МКОНСМ № 19–54–44002 Монг_Т.

Информация об авторе(-ах):	Information about the author(-s):
Власенко Вячеслав Александрович , кандидат биологических наук, старший научный сотрудник лаборатории микологии, альгологии и лишенологии; Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (г. Новосибирск, Российская Федерация). E-mail: vlasenkomyces@mail.ru.	Vlasenko Vyacheslav Aleksandrovich , candidate of biological sciences, senior researcher of Mycology, Algology and Lichenology Laboratory; Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russian Federation). E-mail: vlasenkomyces@mail.ru.
Турмунх Дэжидмаа , PhD, старший научный сотрудник лаборатории патологии растений; Научно-исследовательский институт защиты растений Монголии (г. Улан-Батор, Монголия). E-mail: dejidmaa.chag@gmail.com.	Turmunkh Dejidmaa , PhD, senior researcher of Plant Pathology Laboratory; Plant Protection Research Institute of Mongolia (Ulaanbaatar, Mongolia). E-mail: dejidmaa.chag@gmail.com.
Назын Чечекмаа Дембиреловна , кандидат биологических наук, доцент кафедры биологии и экологии; Тувинский государственный университет (г. Кызыл, Российская Федерация). E-mail: nazynch@mail.ru.	Nazyn Chechekmaa Dembirelovna , candidate of biological sciences, associate professor of Biology and Ecology Department; Tuvan State University (Kyzyl, Russian Federation). E-mail: nazynch@mail.ru.
Власенко Анастасия Владимировна , кандидат биологических наук, заведующий лабораторией микологии, альгологии и лишенологии; Центральный сибирский ботанический сад СО РАН (г. Новосибирск, Российская Федерация). E-mail: anastasiyamix81@mail.ru.	Vlasenko Anastasia Vladimirovna , candidate of biological sciences, head of Mycology, Algology and Lichenology Laboratory; Central Siberian Botanical Garden of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences (Novosibirsk, Russian Federation). E-mail: anastasiyamix81@mail.ru.

Для цитирования:

Власенко В.А., Турмунх Д., Назын Ч.Д., Власенко А.В. Моделирование ниши и особенности распространения копробионтных грибов в Азии на примере *Cyathus stercoreus* // Самарский научный вестник. 2021. Т. 10, № 3. С. 41–46. DOI: 10.17816/snv2021103105.