

УДК 582.24:574.9

ПРИГОДНОСТЬ МЕСТООБИТАНИЙ И ДИНАМИКА АРЕАЛА РЕДКИХ ПУСТЫННЫХ ВИДОВ МИКСОМИЦЕТОВ РОДА *DIDYMIUM* В УСЛОВИЯХ ГЛОБАЛЬНОГО ИЗМЕНЕНИЯ КЛИМАТА В АЗИИ

© 2024 г. А. В. Власенко[@], В. А. Власенко[@]

Центральный сибирский ботанический сад СО РАН, ул. Золотодолинская, 101, Новосибирск, 630090 Россия

[@]E-mail: vlasenkomyces@mail.ru; anastasiamix81@mail.ru

Поступила в редакцию 02.06.2023 г.

После доработки 22.05.2024 г.

Принята к публикации 22.05.2024 г.

Способность определить пространственное распределение редких видов имеет решающее значение для понимания факторов окружающей среды, влияющих на них. Моделирование пространственного распределения методом максимальной энтропии (MaxEnt) решает эту проблему, позволяя сделать выводы о распределении видов при изменении окружающей среды на основе данных о встречаемости. С помощью этого метода мы построили карту современного и потенциального географического распространения двух редких видов аридных миксомицетов — *Didymium mexicanum* и *Didymium nullifilum*. Были созданы модели потенциального распространения видов в мировом масштабе с использованием биоклиматических данных и программного обеспечения MaxEnt для моделирования пригодности местообитаний видов в текущих условиях (~1950–2000 гг.) и при прогнозируемых изменениях будущего климата (2100 г. н.э.) на основе 18 точек пространственного распространения *D. mexicanum* и 4 точек для *D. nullifilum*. Для видов дано подробное морфологическое описание. Вид *D. mexicanum* выявлен нами впервые в Азии.

Ключевые слова: моделирование распространения видов, редкие виды, *Didymium mexicanum*, *Didymium nullifilum*

DOI: 10.31857/S1026347024060122, **EDN:** ukbzth

Распространение растений, грибов, простейших и видов других организмов претерпевает быстрые изменения в связи с модификацией среды обитания и изменением климата. Это вызывает озабоченность по поводу сохранения редких и исчезающих видов и поднимает экологические вопросы о процессах, которые управляют ареалами и нишами. Модели потенциального распределения, которые сопоставляют данные о видах с абиотическими переменными окружающей среды, стали общепризнанным инструментом в экологии и охране природы (Segurado, Araújo, 2004; Guisan, Thuiller 2005; Chapman, Purse, 2011).

Модели распространения видов (SDM) составляют наиболее распространенный класс моделей в экологии и сохранении биоразнообразия. Новые пакеты программного обеспечения и растущая доступность цифровых ГИС значительно облегчили использование SDM (Zurell *et al.*, 2020). SDM представляют собой эмпирические модели, связывающие полевые наблюдения с переменными-предикторами окружающей среды на основе статистически или теоретически полученных поверхностей отклика (Guisan, Zimmermann, 2000).

MaxEnt — один из наиболее часто используемых методов для определения распределения видов и экологических допусков на основе данных о встречаемости (Phillips, Dudík, 2008). MaxEnt использует принцип максимальной энтропии, основанный на данных только о присутствии, для оценки набора функций, которые связывают переменные окружающей среды и пригодность среды обитания для аппроксимации видовой ниши и потенциального географического распространения (Phillips *et al.*, 2006). Моделирование MaxEnt в последнее время стало активно использоваться для грибов. Например, он используется для определения пространственного распределения экономически значимых видов грибов, чтобы понять факторы окружающей среды, которые на них влияют, а также в случае редких видов для понимания процессов управления, необходимых для их сохранения (Yuan *et al.*, 2015; Guo *et al.*, 2017; Pietras *et al.*, 2018).

Моделирование географического распространения миксомицетов проведено с помощью MaxEnt и Wordclim для темнотелового нивального вида *Physarum albescens* и светлоспоровых миксомицетов *Arcyria cinerea*, *Perichaena depressa*, *Hemitrichia*

serpula на Филиппинском архипелаге, а также для космополитных видов *Diderma hemisphaericum* и некоторых других миксомицетов (Aguilar, Lado, 2012; Almadrones-Reyes, Dagamac, 2018; Limbo-Dizon *et al.*, 2022).

Большинство находок *Didymium mexicanum* происходит из Северной Америки (Мексика, США), известны также находки из Южной Америки (Аргентина). В Евразии вид встречается в засушливых районах, прилегающих к Каспийскому морю (Россия, Казахстан). В целом, в мировом масштабе известно около 100 находок вида, но если исключить повторы, то вид обнаружен только в 18 локалитетах. В 2020 г. *D. mexicanum* был идентифицирован нами в степной зоне Алтайского края, Россия. Это первая находка вида в Азии.

Для вида *Didymium nullifilum* ранее было известно пять находок из типового местонахождения в Йеллоустонском национальном парке, штат Вайоминг, Северная Америка. Всего в мире известно восемь находок из четырех местонахождений, в том числе три наши находки из трех местонахождений в Сибири (Vlasenko *et al.*, 2017; Czernyadjeva *et al.*, 2019).

Первоначально считалось, что *D. mexicanum* и *D. nullifilum* являются эндемиками районов, из которых они были описаны как новые для науки. Новые находки видов из Евразии изменили отношение к видам как к эндемикам. Остается открытым вопрос, всегда ли эти виды обитали в Евразии, или они расширили свою нишу и освоили новые места обитания в Евразии из-за изменения климата и глобального потепления. Не исключено, что *D. mexicanum* и *D. nullifilum* из-за малого размера спорофоров и особенностей субстратной специализации могут остаться незамеченными при культивировании во влажных камерах. Скорее всего, эти виды не ограничены в распространении типовыми местонахождениями. Но тем не менее в связи с изменением климата и глобальным потеплением границы их ареалов могут подвергаться локальным изменениям.

Для решения этих вопросов и установления географических закономерностей распространения изучаемых видов в Евразии на основе объективных данных было проведено моделирование их потенциального распространения с использованием биоклиматических данных (Bioclim) и программы MaxEnt для моделирования пригодности среды обитания видов в условиях современного климата (~1950 г. – 2000 г. н.э.) и в условиях климата будущего (2100 г. н.э.). Для видов также дано подробное морфологическое описание.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Объекты исследования – два редких вида миксомицетов *D. mexicanum* (рис. 1, 2 а, б) и *D. nullifilum* (рис. 2 в–д).

В данное исследование включены образцы *D. mexicanum*, собранные в ходе наших экспедиций в Алтайский край в 2020 г. Местонахождения *D. nullifilum* получены из наших предыдущих статей (Vlasenko *et al.*, 2017; Czernyadjeva *et al.*, 2019). Ваучерные экземпляры изученных видов хранятся в Гербарии им. М.Г. Попова (НСК), Новосибирск, Россия.

Для морфологического анализа использовали стереомикроскоп Carl Zeiss Stemi DV4 и световой микроскоп Carl Zeiss Axiolab. Микроскопическое исследование на свежих препаратах проведено в поливиниллактофеноле. Детальное изучение морфологических особенностей проводили на сканирующем электронном микроскопе Carl Zeiss EVO MA 10. Для этого образцы сушили на воздухе, фиксировали на алюминиевых столиках двусторонней липкой пленкой и проводили напыление золотом.

Были использованы записи, поддерживаемые только конкретными географическими координатами. Всего мы включили 18 местонахождений *D. mexicanum* (18.3019° N, –97.2155° E; 23.3591° N, –65.345° E; 25.62° N, –102.88° E; 25.72° N, –103.64° E; 25.89° N, –103.65° E; 26.2° N, –103.1° E; 26.56° N, –103.96° E; 26.81° N, –103.24° E; 29.5413° N, –104.7143° E; 35.886° N, –112.1166° E; 36.4576° N, –105.635° E; 46.386° N, 47.116° E; 46.4754° N, 49.2351° E; 47.5681° N, 47.1629° E; 48.1381° N, 46.832° E; 49.1558° N, 46.5555° E; 49.3885° N, 46.789° E; 53.2628° N, 80.6799° E) и 4 местонахождения *D. nullifilum* (44.7667° N, –110.2333° E; 50.5033° N, 115.1497° E; 50.9708° N, 106.3761° E; 56.6541° N, 124.755° E).

Для картографирования и анализа географических данных (<https://www.diva-gis.org/>) использовали компьютерную программу DIVA-GIS (Hijmans *et al.*, 2012). Для получения данных о рельефе и высотах изучаемых мест, а также глобальных данных о текущем (~1950–2000 лет) и будущем (климатические условия 2хCO₂, модель CCM3, 2100 г. н.э.) климате (<https://www.diva-gis.org/Data> и <https://www.diva-gis.org/climate>) использовали Worldclim, версия 1.3. Были использованы данные для визуализации о глобальных границах стран WGS 84 (https://hub.arcgis.com/datasets/a21fdb46d23e4ef896f31475217cbb08_1/data?geometry=-99.844%2C-89.998%2C99.844%2C-79.394). Все 19 экологических слоев Bioclim (BIO1–BIO19) созданы с использованием DIVA-GIS с разрешением 2.5 минуты, в мировом масштабе (Hijmans *et al.*, 2005). Данные о наземных экорегионах мира (Olson *et al.*, 2001) получены из интернет-источников (<https://www.worldwildlife.org/publications/terrestrial-ecoregions-of-the-world> и <https://www.arcgis.com/apps/View/index.html?appid=d60ec415febb4874ac5e0960a6a2e448>). Границы биомов уточнены с использованием интернет-

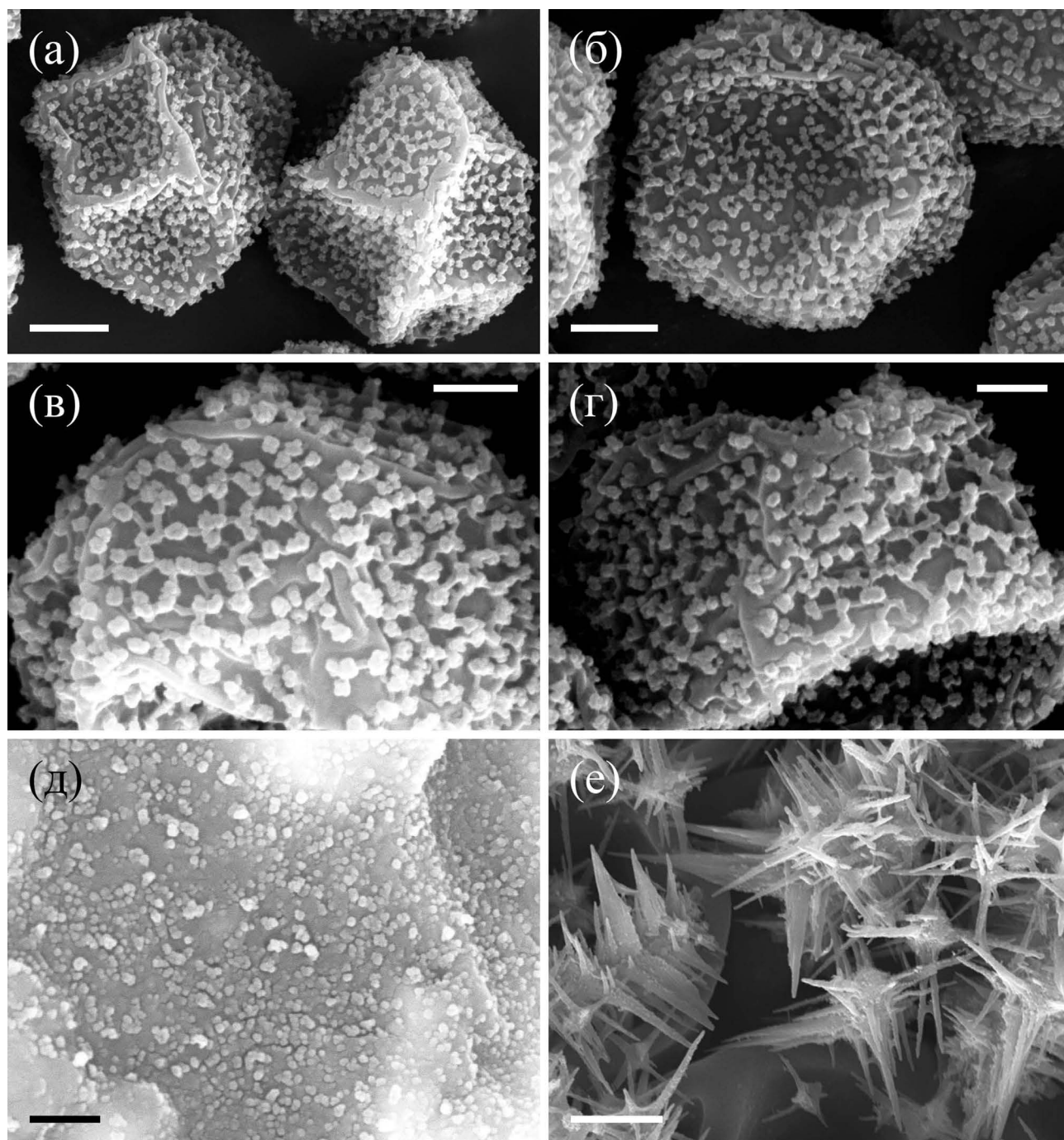


Рис. 1. *Didymium mexicanum* (NSK 1016359): а, б – споры; в, г – поверхность спор; д – орнамент внутренней стороны перидия; е – кристаллы извести на поверхности перидия. Масштаб: а, б – 2 мкм, в–д – 1 мкм, е – 4 мкм.

источника <https://www.arcgis.com/apps/View/index.html?appid=d60ec415febb4874ac5e0960aba2e448>.

Для моделирования пригодности местообитаний видов использовали программу MaxEnt (Phillips, Dudík, 2008). Модель пространственного распределения *Didymium mexicanum* и *D. nullifilum* с использованием метода максимальной энтропии (MaxEnt)

на основе набора данных из 22 записей о встречаемости. Мы использовали программы DIVA-GIS и MaxEnt в соответствии с рекомендациями из руководства по пространственному анализу разнообразия и распространения растений (Scheldeman, Zonneveld, 2010). Методика работы наиболее полно описана в нашей недавней публикации (Vlasenko *et al.*, 2021).

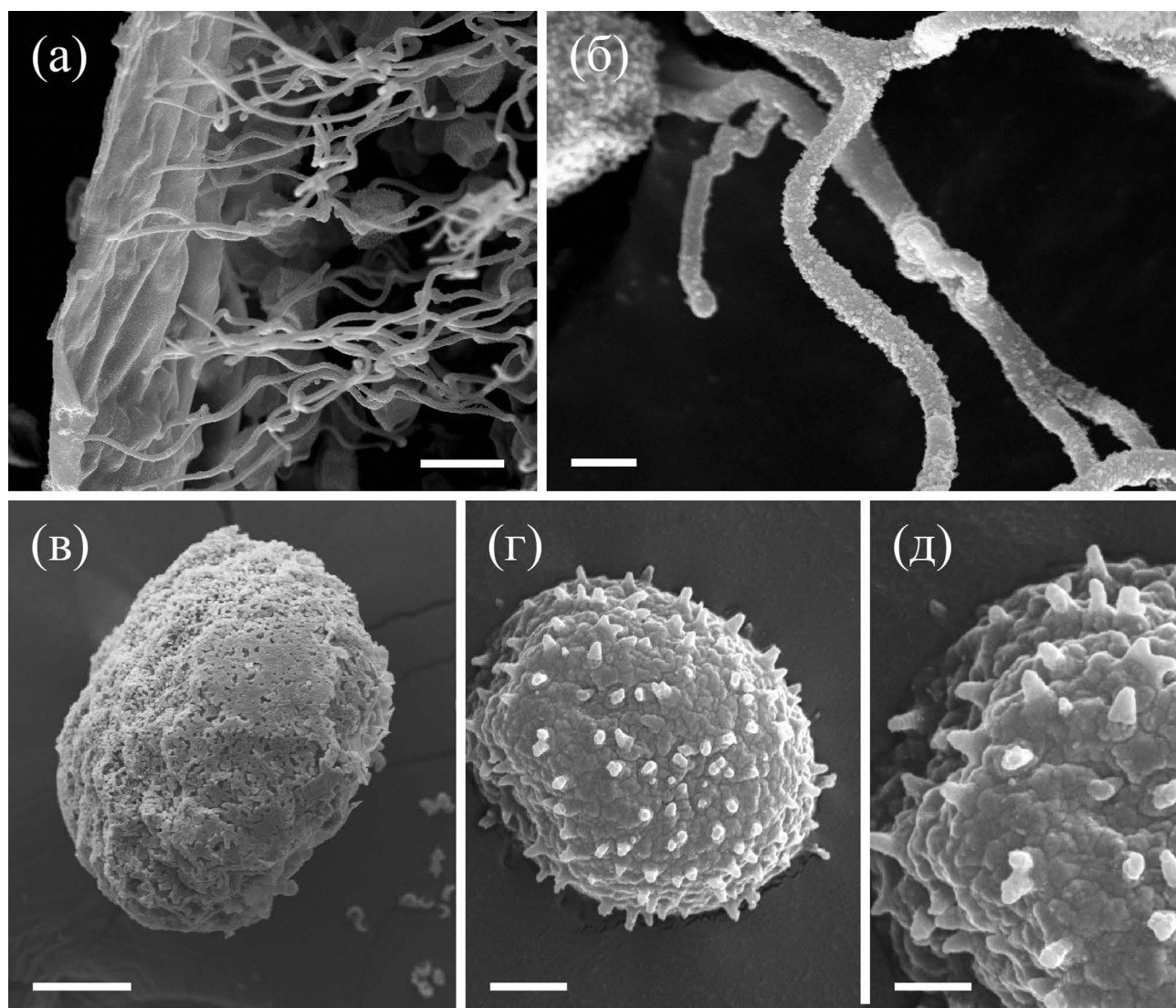


Рис. 2. *Didymium mexicanum* (NSK 1016359): а — нити капилиция, прикрепляющиеся к перидию; б — нити капилиция. *Didymium nulliflum* (NSK 1016358): в — спорокarp; г — спора; д — поверхность споры. Масштаб: а — 10 мкм, б, в — 2 мкм, г — 50 мкм, д — 1 мкм.

Модель MaxEnt для текущего и будущего климата для двух модельных видов имеет высокий уровень статистической достоверности, о чем свидетельствует показатель AUC (Area Under Receiver Operating Characteristic Curve). Для оценки модели использовалась тестовая выборка, включающая 25% всех записей о распространении. Значение AUC для тестовых данных также было высоким. Все значения AUC попадают в диапазон 0.8–0.9 и 0.9–1, что соответствует хорошей и отличной дискриминации соответственно (Scheldeman, Zonneveld, 2010). При анализе использовали 10-процентный обучающий порог присутствия, найденный в таблице порогов, сгенерированных MaxEnt. AUC, и пороговые значения для видов показаны в табл. 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Морфологическое описание и моделирование распространения Didymium mexicanum

Плазмодиокарпы *D. mexicanum* (рис. 1, 2 а, б) извилистые, удлинённые, дисковидные с небольшой вдавленностью по центру, реже — сидячие спорангии или спорангии на приподнятом основании, ножка отсутствует, разбросанные или собранные в небольшие группы без налегания друг на друга. Удлиненные плазмодиокарпы — до 20 мм в длину, дисковидные — 0.2–1.5 мм в диаметре. Гипоталлус необыкновенно светлый, светло-коричневый, коричнево-фиолетовый,

Таблица 1. Пороговые значения, AUC и вклад биоклиматических переменных Bioclim (в %, вклад более 10%) для *Didymium mexicanum* и *Didymium nullifilum*

Вид	Текущий климат			Будущий климат		
Didymium mexicanum	AUC	AUC (25%)	10-процентильный порог обучения	AUC	AUC (25%)	10-процентильный порог обучения
	0.989	0.979	0.046	0.991	0.975	0.026
	Непосредственная оценка вклада		При перестановке	Непосредственная оценка вклада		При перестановке
	BIO2 (22.5), BIO 12 (19.7), BIO 1 (19.1), BIO 18 (11.6)		BIO 12 (62.6), BIO 8 (12.2), BIO 18 (10.3)	BIO6 (39.9), BIO 2 (21.3), BIO 7 (13.4), BIO 11 (13)		BIO 6 (70.3), BIO 2 (28)
Didymium nullifilum	AUC	AUC (25%)	10-процентильный порог обучения	AUC	AUC (25%)	10-процентильный порог обучения
	0.924	0.887	0.118	0.915	0.880	0.119
	Непосредственная оценка вклада		При перестановке	Непосредственная оценка вклада		При перестановке
	BIO2 (32.3), BIO 16 (19.9), BIO 17 (10.4), BIO 18 (10.1)		BIO 16 (48.2), BIO 18 (15.1), BIO 12 (12.5)	BIO7 (57.3), BIO 6 (15.2), BIO 2 (12.9)		BIO 6 (43.6), BIO 2 (40.5), BIO 7 (15.9)

прозрачный, тонкий, почти незаметный, часто общий для соседних спорангиев или плазмодиокарпов. Перидий тонкий, одинарный, когда без извести — радужный, с зеленовато-коричневым оттенком, покрыт звездчатыми кристаллами извести, меньшего размера, чем споры. Расхождение нерегулярное. Колумелла отсутствует. Капиллий обильный, нити тонкие и свободные, шириной до 1 мкм, волнистые, разветвленные, коричневые, светло-коричневые, концы нитей светлые, на нитях капилиция коричневые шаровидные вздутия диаметром до 3 мкм. Споры в массе коричневые, в проходящем свете коричневые, шаровидные, свободные 12–15 мкм в диаметре, плотно орнаментированы бородавками. Споры в СЭМ выглядят как многоугольные за счет выраженных линий растрескивания на оболочке споры. При изучении в СЭМ поверхность споры покрыта бородавочками, соединенными в линии и незавершенную сетку. Плазмодий неизвестен.

Большинство находок *D. mexicanum* в Северной Америке сделано в среднегорьях на высоте 800–2000 м над уровнем моря (рис. 3). Вид здесь тяготеет к пустынным районам, прилегающим к горным хребтам Кордильер — пустыне Чиуауа, а также к пустынным районам Гранд-Каньона и к районам к югу от Скалистых гор. Остальные 2 находки, а также одна из Южной Америки, были сделаны в высокогорьях на высоте 2000–3000 м н.у.м. Большая часть находок в Евразии, в Прикаспии, сделана на высотах до 0 м н.у.м. Наши находки вида из Алтайского края также были сделаны в низменности на высотах 0–200 м н.у.м. Находки *D. nullifilum* в Северной Америке были сделаны в высокогорьях на высоте 2000–3000 м н.у.м. Все

находки в Евразии — в Сибири, сделаны в низкогорьях на высотах 500–800 м н.у.м.

Большинство участков суши не подходят для *D. mexicanum*. Они находятся как за границей порога возможного присутствия вида в 10%, так и за порогом с вероятностью присутствия вида в 50%. Благоприятные климатические зоны вытянуты в широтном направлении и расположены как в северном, так и в южном полушариях. В Северной Америке точки присутствия вида на северной границе ареала расположены в США, в пустынных районах гор Колорадо, южнее Тисаяна (Tusayan), а также в пустынной межгорной котловине южнее Скалистых гор, в район Таос (Taos).

Вероятность присутствия вида в этих районах составляет более 50% и достигает 90% в районе Гранд-Каньона в штатах Аризона и Юта. Потенциальный ареал с 90–100% вероятностью присутствия вида находится в пустыне Чиуауа в США, в штате Нью-Мексико. Большинство выявленных точек присутствия вида в Мексике расположены южнее и восточнее гор Колорадо в среднегорных районах в пустыне Чиуауа. Вероятность присутствия вида здесь составляет от 70% до 100%. Одна точка обнаружена также в межгорной котловине в районе Сан-Себастьян Зинакатепек (San Sebastian Zinacatepec). В Южной Америке известна одна точка в Боливии, в межгорной котловине в районе Сукре (Sucre). Таким образом, пустыня Чиуауа является зоной наиболее благоприятного климата для вида.

Благоприятные климатические зоны с 50–90% вероятностью присутствия вида отмечены на юге Африки в Намибии, Ботсване и в ЮАР в пустынях Карру и Калахари, в то время как весь

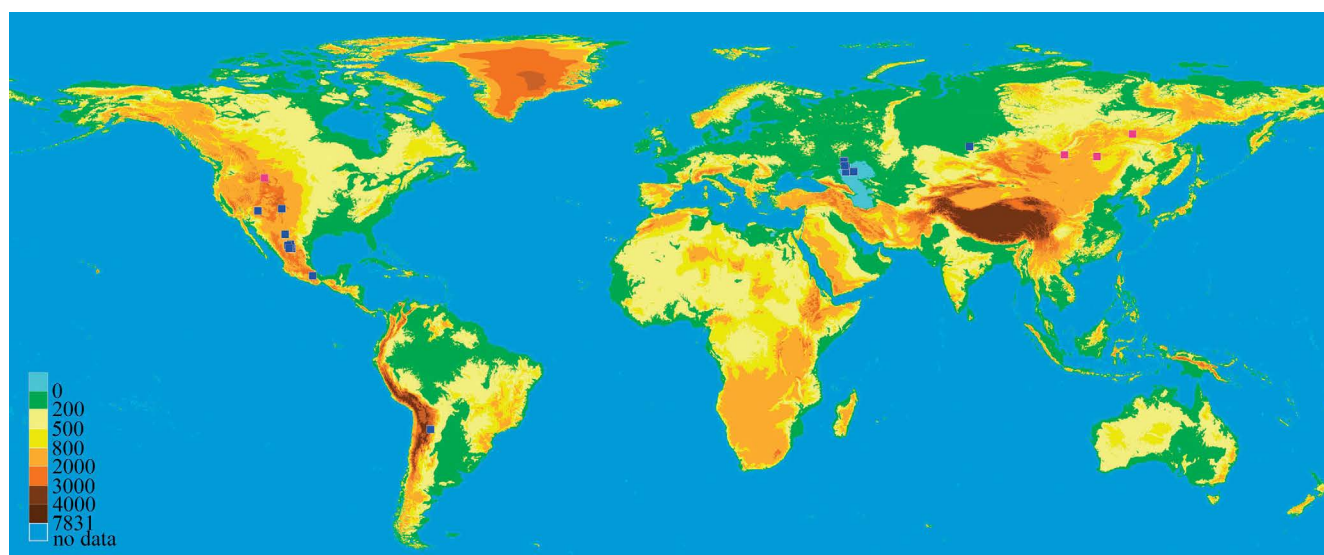


Рис. 3. Местонахождения *Didymium mexicanum* (синие точки) и *Didymium nulliflum* (красные точки) в мировом масштабе. Цвета соответствуют высоте над уровнем моря. В легенде показана шкала высот от минимальной до максимальной в метрах над уровнем моря. Градация высот: 0–200 м — низменности, 200–500 м — возвышенности, 500–800 м — низкогорья, 800–2000 м — среднегорья, более 2000 м — высокогорья.

африканский континент, включая пустыни Намиб и Сахара, является территорией, где этот вид потенциально встречаться не может.

Зоны с относительно благоприятным климатом для вида с вероятностью присутствия 50–80% встречаются в пустынях Южной Австралии. Но, как и в Африке, здесь вид не был выявлен.

В Евразии благоприятная для вида климатическая зона с 50–90% вероятностью присутствия вида расположена в пустынных районах Каспийского моря. Здесь выявлено большинство точек присутствия вида. Небольшой участок с вероятностью присутствия вида в 50–80% расположен в районе Черного моря. Но большая часть территории с вероятностью присутствия вида в 50–80% простирается от Каспийского моря на восток, вдоль границы России и Казахстана, по полупустынным и степным районам. Самая крайняя, восточная точка, выявленная нами в степях Алтайского края, находится в зоне с вероятностью присутствия вида менее 50%.

На рис. 4, 5 представлена карта потенциального распространения *D. mexicanum*, вероятность присутствия показана цветом.

К 2100 г. ареал благоприятного климата вида существенно не изменится и его ареал не уменьшится, за исключением сокращения площади от порога возможного присутствия вида в 10% до границы с вероятностью присутствия в 50%. В некоторых пустынных районах США вероятность присутствия вида, наоборот, возрастет до 60–70%. Наиболее благоприятные местообитания сохранятся, как и прежде, в пустыне Чиуауа в Северной Америке. Район пустыни Сонора станет более благоприятным

для вида, и вероятность его присутствия там увеличится до 90–100%. В Южной Америке появится достаточно большая зона благоприятного климата с вероятностью присутствия вида до 90–100% в Боливии, к северо-западу от озера Поопо (Рооро), а также в Чили, в районе природного парка Льялльяйко (Llullaillaco).

На юге Африки вероятность присутствия вида также увеличится, достигая в некоторых районах 90–100%. В Австралии районы благоприятного климата для вида будут уменьшаться, и даже в южных районах вероятность присутствия вида не превысит 60%, в некоторых точках — 70%.

В Евразии область благоприятного климата для вида будет сокращаться на западе, и будет сосредоточена вокруг Каспийского моря. Зона к востоку от Каспия, в полупустынях и степях Казахстана, также будет благоприятной для вида, вероятность его присутствия здесь в 70–80% не увеличится, но расширится площадь самой зоны.

Самая крайняя, восточная точка, выявленная нами в степях Алтайского края, будет располагаться в зоне с вероятностью присутствия вида ниже порогового значения присутствия.

Анализ распространения *D. mexicanum* в России, в границах наземных экорегионов (рис. 6), показывает, что в районе Каспийского моря вид ассоциирован с экорегионом Понтийская степь с вероятностью присутствия здесь в 50–90%, Казахская степь (части биома Умеренные луга, саванны и кустарники) с вероятностью присутствия вида 50–60% и Прикаспийская низменная пустыня (часть биома Пустыни и ксерические кустарники)

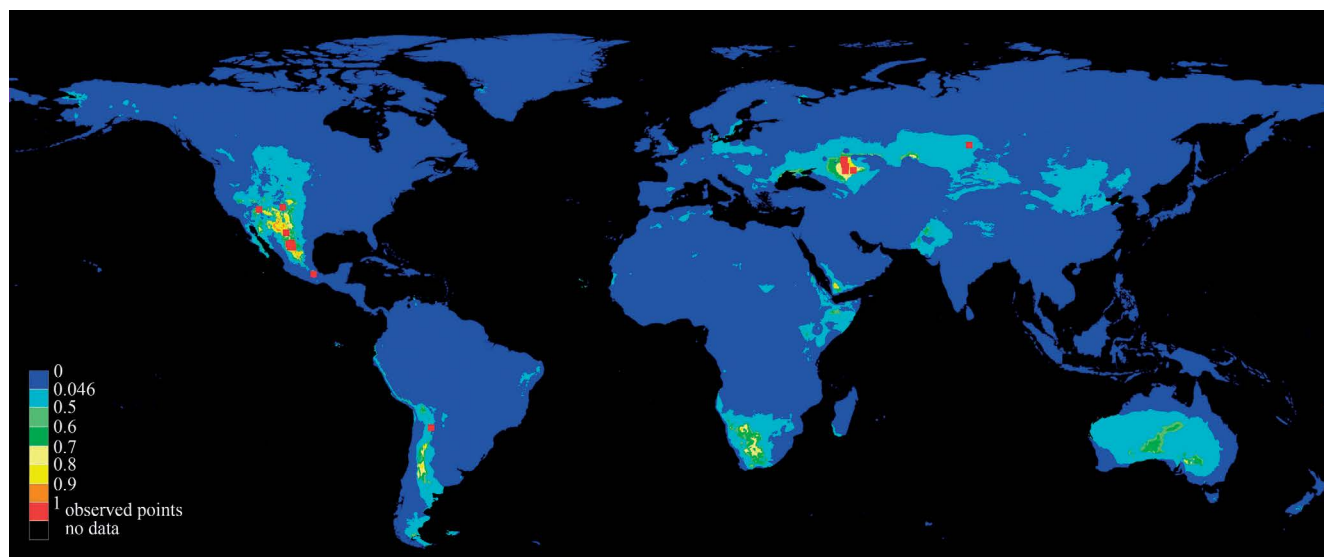


Рис. 4. Потенциальное географическое распространение *Didymium mexicanum* в условиях современного климата (~1950–2000 лет) в глобальном масштабе. Результаты MaxEnt представлены в логистическом формате (значения в легенде от 0 до 1). 1 – наблюдаемые точки присутствия.

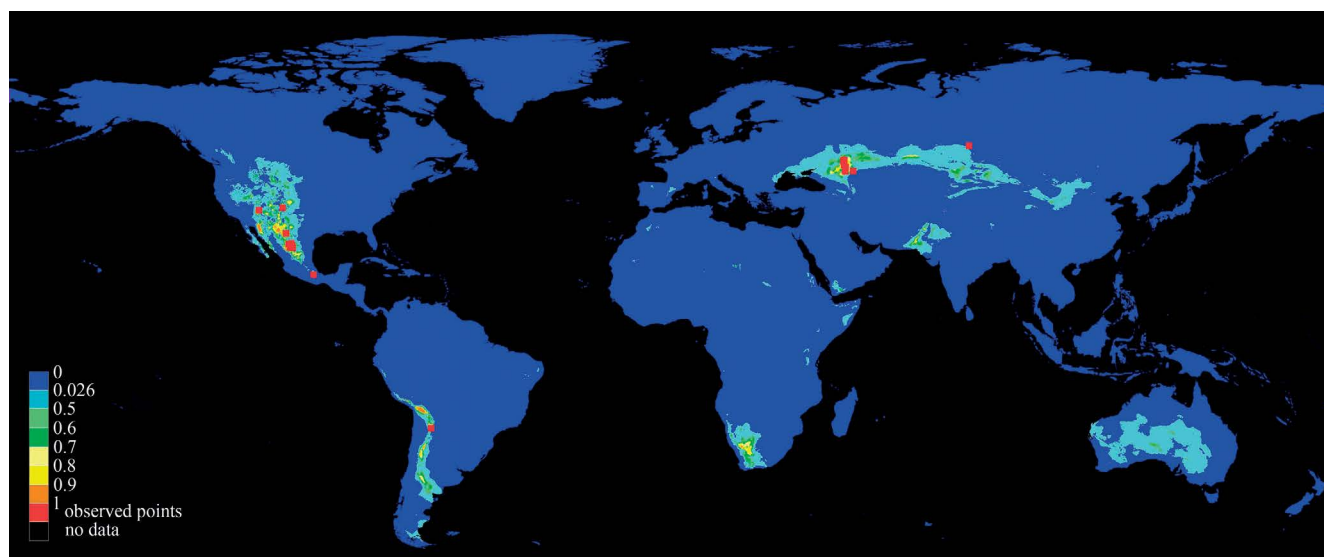


Рис. 5. Потенциальное географическое распространение *Didymium mexicanum* в условиях будущего климата (~1950–2000 лет) в глобальном масштабе. Результаты MaxEnt представлены в логистическом формате (значения в легенде от 0 до 1). 1 – наблюдаемые точки присутствия.

с вероятностью присутствия вида в 50–90%. Местонахождение в казахской степи выявлено нами впервые. Местонахождение *D. mexicanum* в казахской степи Алтайского края расположено на границе с казахской лесостепью в зоне с вероятностью присутствия вида менее 50 %.

До 2100 года площадь благоприятного для вида климата в Прикаспийском регионе будет уменьшаться, но восточнее Каспия, в районах казахской

степи и казахских полупустынь, вероятность присутствия вида возрастет; а в местах за границей порога возможного присутствия вида в 10% приблизится к 50%, а в некоторых областях достигнет 50–80%.

На востоке зона за границей порога возможного присутствия вида в 10% сместится к югу и полностью охватит зону казахской лесостепи.

Самая крайняя, восточная точка, выявленная нами в степях Алтайского края, будет располагаться

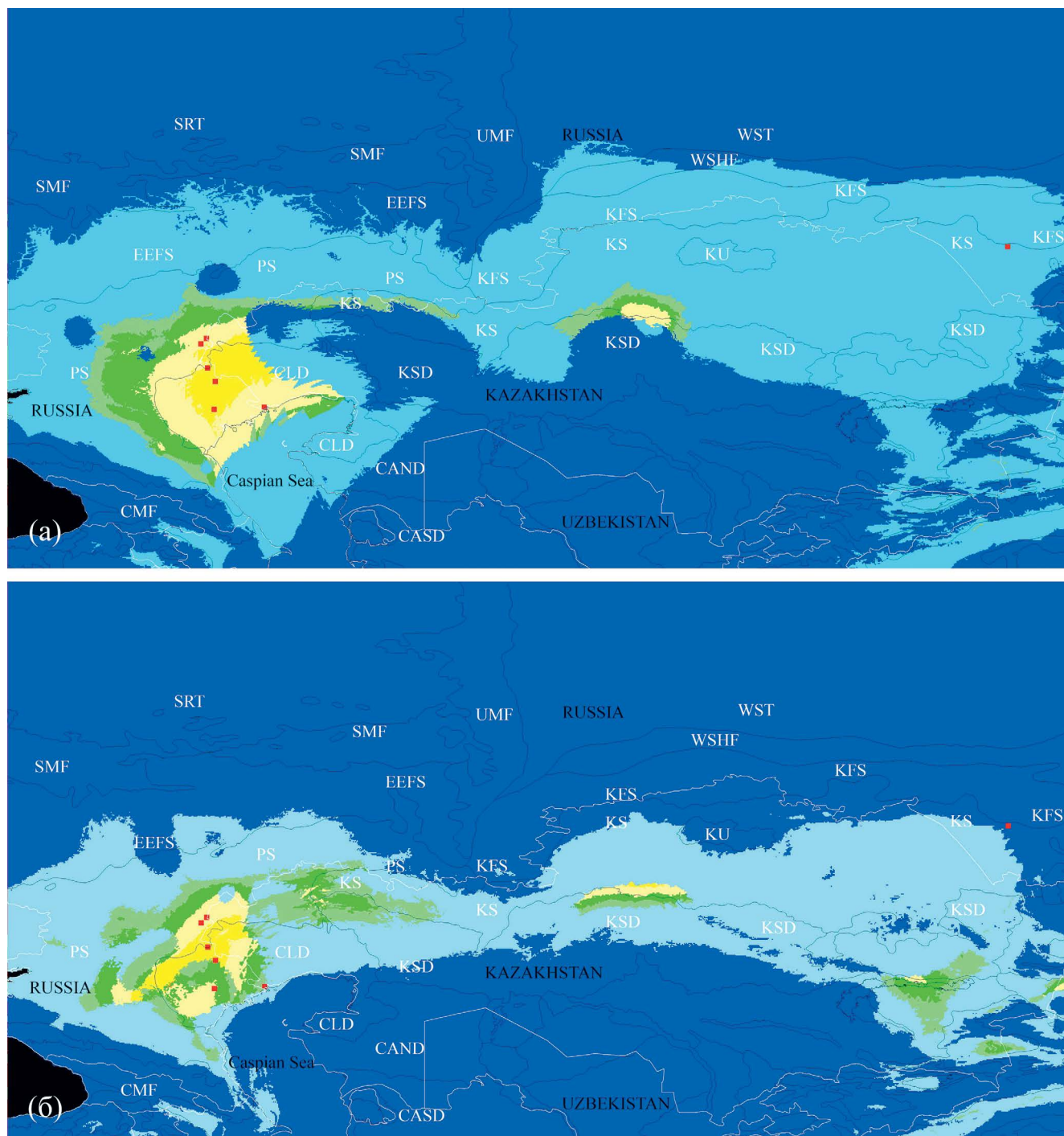


Рис. 6. Потенциальное географическое распространение *Didymium mexicanum* в границах наземных экорегионов в пределах ареала вида в Азии в условиях современного и будущего климата: а – современный климат; б – будущий климат. Красные квадраты – наблюдаемые точки присутствия. Обозначения экорегионов: CLD – Прикаспийская низменная пустыня; KSD – Казахская полупустыня; CAND – северная пустыня Центральной Азии; CASD – южная пустыня Центральной Азии (части биома Пустыни и ксерические кустарники); EEFS – Восточноевропейская лесостепь; SMF – смешанные леса Кавказа; SMF – Сарматские смешанные леса; WSHF – Гемибореальные леса Западной Сибири (части биома Широколиственные и смешанные леса умеренного пояса); PS – Понтийская степь; KS – Казахская степь; KFS – Казахская лесостепь; Казахское нагорье (части биома Умеренные луга, саванны и кустарники); SRT – Скандинавская и Русская тайга; UMF – Уральские горные леса и тундра; WST – Западно-Сибирская тайга (части биома Бореальные леса/Тайга). Вероятность присутствия вида в условиях текущего и будущего климата указана аналогично рис. 4 и 5. Черная линия – границы экорегионов. Белая линия – границы стран.

в зоне с вероятностью присутствия вида ниже границы порога возможного присутствия вида в 10%. При этом южнее границы Алтайского края появится ареал в районе Казахских полупустынь и Среднеазиатских северных пустынь в районе оз. Балхаш с вероятностью присутствия вида 50–80%.

Морфологическое описание и моделирование распространения *Didymium nullifilum*

Спорангии *D. nullifilum* (рис. 2 в–д) рассеянные, сидячие, расположенные на широком или суженном основании, полусферические, реже слегка удлинённые, 0.1–0.3 мм в диаметре. Гипоталлус незаметный. Перидий очень тонкий, прозрачный, покрыт плотно спрессованными и очень мелкими чешуйками извести, чаще белого или светло-серого цвета, иногда светло-бежевыми, округлыми, угловатыми до 15 мкм в диаметре. Колонка отсутствует. Капиллиций отсутствует. Споры в массе темно-коричневые, в проходящем свете фиолетово-коричневые, свободные, шаровидные, 8–10 мкм в диаметре. В проходящем свете споры выглядят неравномерно окрашенными, одна из сторон более светлая, орнаментированы колючкоподобными бородавками. При изучении в СЭМ поверхность споры покрыта бородавочками, имеющими широкое основание и острую вершину. Фанероплазмодий бесцветный. Вид хорошо культивируется в лабораторных условиях на различных питательных средах. В 2014–2025 гг. нами были проведены опыты по культивированию *D. nullifilum* методом «spore-to-spore» на голодном агаре, а также на агаре с добавлением различных

экстрактов древесных растений. Культивирование данного вида на вышеуказанных средах в лаборатории косвенно доказывает, что вид не является облигатным копробионтом.

На рис. 7, 8 представлена карта потенциального распространения *D. nullifilum*, вероятность присутствия показана цветом.

Большинство территорий, как и для предыдущего вида, не пригодны для *D. nullifilum*, они находятся за границей порога присутствия вида в 50%. Зоны благоприятного климата расположены локально, но более благоприятные районы находятся в северном полушарии.

В Северной Америке вид был обнаружен только в одном типовом местонахождении в США, в Йеллоустонском национальном парке. В целом, территория Северной Америки неблагоприятна для вида. Зоны с вероятностью присутствия 50–80% разбросаны по территории США и Канады, в основном они связаны с таежной зоной, как на равнинах, так и в горных системах, где вероятность присутствия вида максимальна.

В Южной Америке вид не выявлен, но в некоторых горных районах Анд вероятность присутствия вида достигает 50–80%. Вид не был выявлен в Африке и Австралии. Большинство территорий этих континентов находится в зоне неблагоприятного для вида климата.

В Евразии благоприятная для вида климатическая зона с вероятностью присутствия вида 50–90% расположена в Восточной Сибири. Здесь выявлены все точки присутствия вида в Евразии. Небольшой ареал с 50–80% вероятностью присутствия вида расположен на Тибетском нагорье.

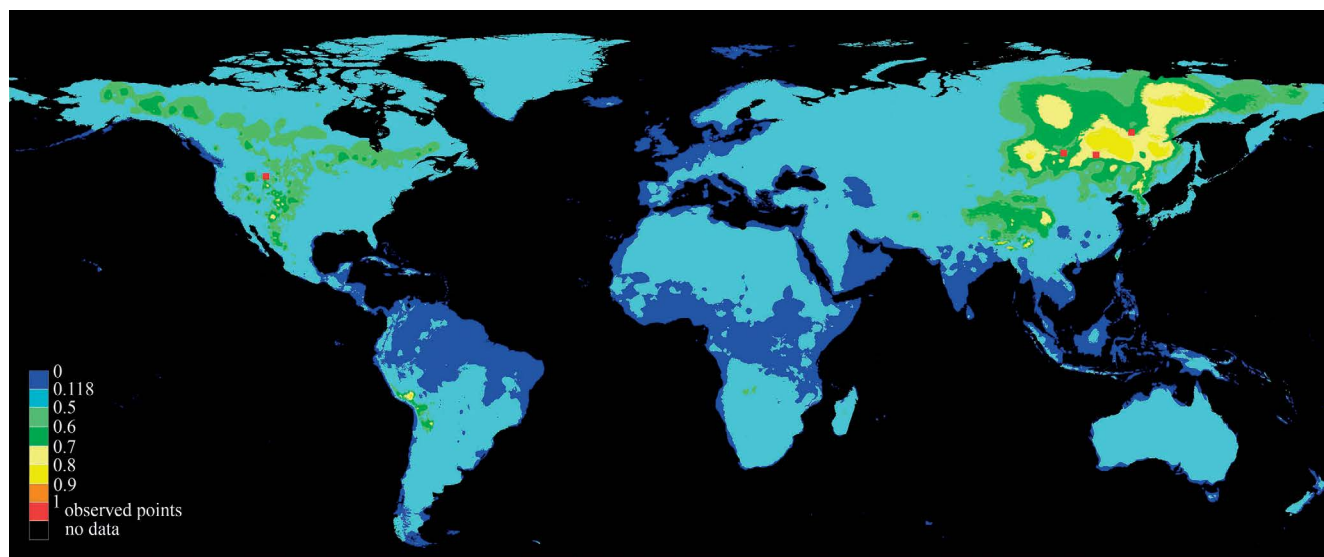


Рис. 7. Потенциальное географическое распространение *Didymium nullifilum* в условиях современного климата (~1950–2000 лет) в глобальном масштабе. Результаты MaxEnt представлены в логистическом формате (значения в легенде от 0 до 1). 1 — наблюдаемые точки присутствия.

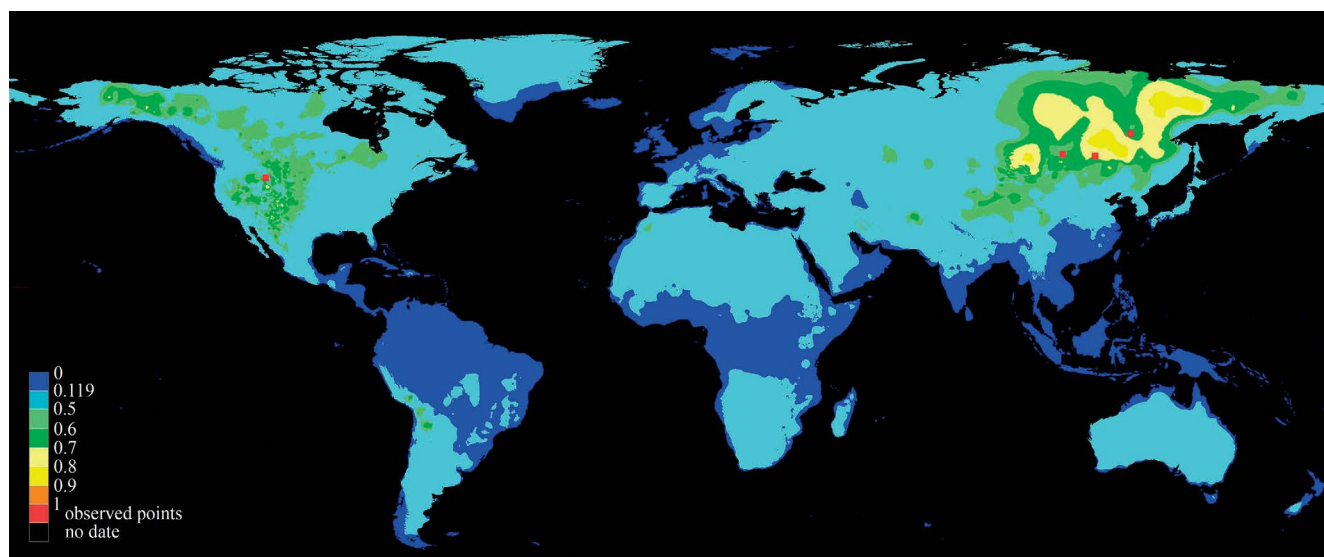


Рис. 8. Потенциальное географическое распространение *Didymium nulliflum* в условиях будущего климата (~1950–2000 years) в глобальном масштабе. Результаты MaxEnt представлены в логистическом формате (значения в легенде от 0 до 1). 1 – наблюдаемые точки присутствия.

До 2100 г. область благоприятного для вида климата существенно не изменится и его ареал не уменьшится, за исключением сокращения площади от границы порога возможного присутствия вида в 10%. В южном полушарии вероятность присутствия вида снизится, большая часть суши здесь окажется за пределами границы порога возможного присутствия вида в 10%. В Северной Америке зоны наиболее благоприятного климата также сохранятся в системах горных хребтов, потенциальный ареал будет уменьшаться на востоке, на равнинах, и, наоборот, расширяться на западе.

В Евразии область благоприятного для вида климата будет сокращаться на юге, область наиболее благоприятного климата сохранится и расширится в Восточной Сибири. Неблагоприятным для вида станет район Тибетского нагорья, в его северных и центральных районах останутся площади с вероятностью присутствия в 50–70%. В Восточной Сибири южная граница потенциального ареала сдвинется на север, а северная граница еще больше расширится.

Анализ распространения *D. nulliflum* в России, в границах наземных экорегионов Евразии (рис. 9), показывает связь с Селенгинско-Орхонской лесостепью (в Бурятии) с вероятностью присутствия вида в 50–60 %, Даурской лесостепью (в Забайкалье) с вероятностью присутствия вида в 70–80%. Самая восточная точка находится в пределах Восточно-Сибирской тайги (в Якутии) с вероятностью присутствия вида 60–70%. Все точки в Евразии для вида выявлены нами впервые. Точка *D. nulliflum* в Восточносибирской тайге расположена на границе с Забайкальской лысой тундрой.

До 2100 г. площадь благоприятного для вида климата существенно не изменится. В Бурятии произойдут локальные трансграничные изменения территорий с потенциальной вероятностью присутствия в 50–70%. В Селенгинско-Орхонской лесостепи сократится зона с 60–70% вероятностью присутствия вида. В Забайкалье зона с 60–70% вероятностью присутствия вида сдвинется на север, что сделает Даурскую лесостепь более благоприятной для вида. В Восточно-Сибирской тайге значительно расширится зона с вероятностью присутствия вида от 60–70 до 70–80%.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Оптимальные климатические условия для *D. texicanum* в Евразии представлены в местообитаниях Причерноморской степи и Пустыни Каспийской низменности. Крайняя точка на восточной границе ареала вида выявлена нами в Казахской степи на территории Алтайского края. Вид впервые был выявлен нами в Евразии. На настоящий момент для него известно три местонахождения.

Оптимальные климатические условия для *D. nulliflum* в Евразии представлены в местообитаниях Селенгинско-Орхонской лесостепи в Бурятии и в Даурской лесостепи в Забайкалье. Крайняя восточная точка находится в пределах Восточно-Сибирской тайги в Якутии.

Построенные модели потенциального географического распространения для изученных видов позволяют сделать вывод о том, что *D. texicanum* является типичным аридным видом, характерным

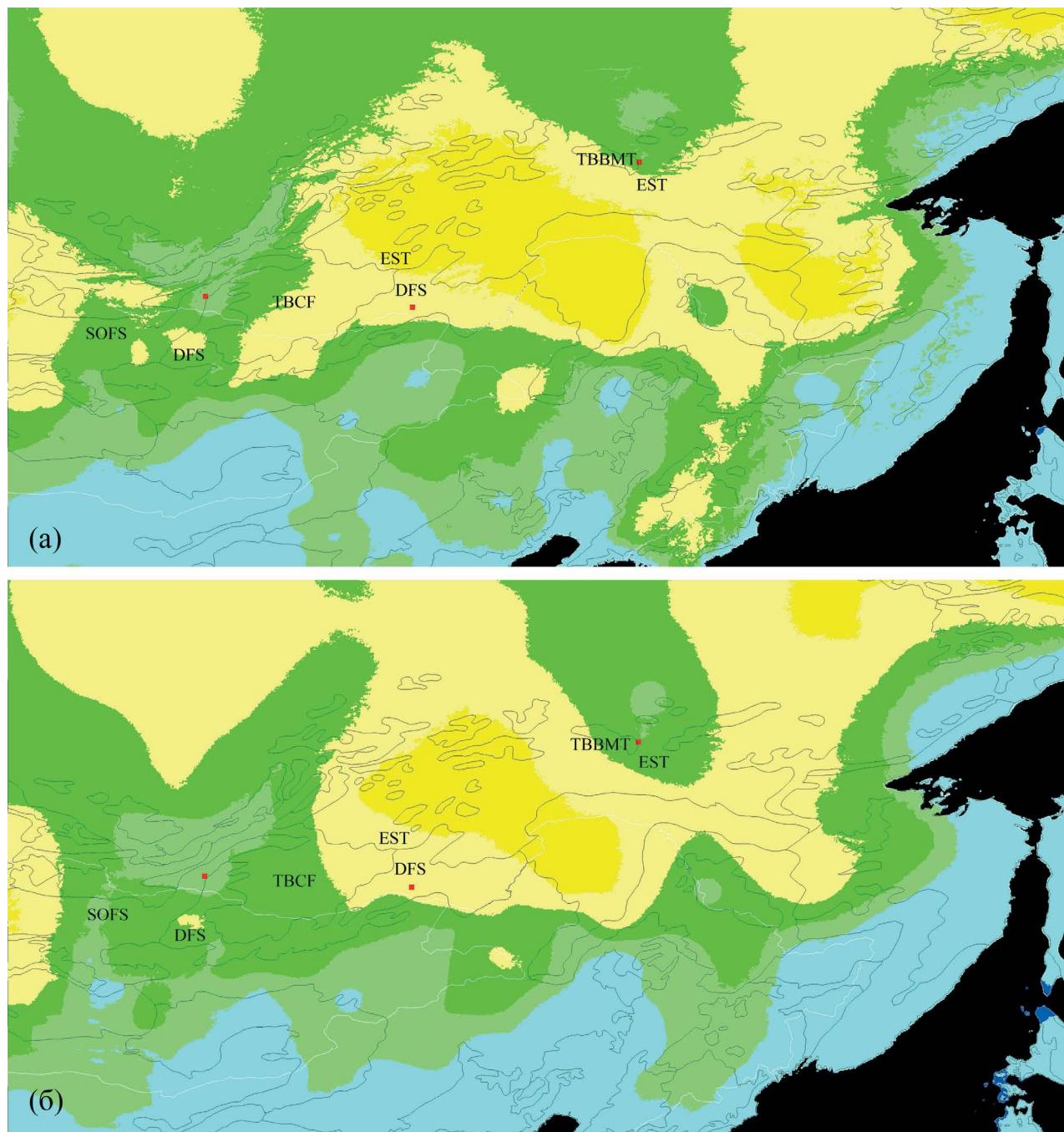


Рис. 9. Потенциальное географическое распространение *Didymium nullifilum* в границах наземных экорегионов в пределах ареала вида в Азии в условиях современного и будущего климата: а — современный климат; б — будущий климат. Красные квадраты — наблюдаемые точки присутствия. Обозначения экорегионов: SOFS — Селенгинско-Орхонская лесостепь; DFS — Даурская лесостепь (части биома Умеренные луга, саванны и кустарники); TBCF — Забайкальские хвойные леса; EST — Восточно-Сибирская тайга (части биома Бореальные леса/Тайга); TBBMT — Забайкальская лысая тундра (часть биома Тундра). Вероятность присутствия вида в условиях текущего и будущего климата указана аналогично рис. 7 и 8. Черная линия — границы экорегионов.

для пустынного биома. Но вид требователен к условиям местообитаний и способен развиваться лишь в районах с определенными биоклиматическими характеристиками. В Северной и Южной

Америке вид тяготеет к пустынным районам, прилегающим к горным хребтам Кордильер. Оптимальные для вида биоклиматические условия имеются в пустыне Чиуауа, а также в пустынных

районах Гранд Каньона и к югу от Скалистых гор. Все находки здесь сделаны в среднегорьях, на высоте 800–2000 м н.у.м., либо в высокогорьях, на высоте 2000–3000 м н.у.м. В Евразии, напротив, вид встречается на равнине – в Прикаспийской низменности на высотах до 0 м н.у.м., с некоторыми точками вплоть до 200 м н.у.м. Наша находка вида из Алтайского края также сделана в низменности на высотах 0–200 м н.у.м.

Другой вид, *D. nullifilum*, отмечен лишь в Северном полушарии, в своем распространении тяготеет к высокогорьям в Северной Америке и к низкогорьям в Евразии. Его, в отличие от предыдущего вида, нельзя считать пустынным. Но он определенно тяготеет к горным аридным местообитаниям. Вид требователен к условиям местообитаний и способен развиваться лишь в районах с определенными биоклиматическими характеристиками, которые в Евразии представлены в некоторых районах Восточной Сибири. Благоприятными для вида являются местообитания, подверженные процессам аридизации в результате антропогенной деятельности, подверженные перевыпасу.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена в соответствии с государственным заданием ЦСБС СО РАН АААА-А21-121011290024-5.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

БИОЭТИКА

Опыты над живыми организмами не проводились.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Aguilar M., Lado C.* Ecological niche models reveal the importance of climate variability for the biogeography of protosteloid amoebae // *The ISME Journal*. 2012. V. 6. P. 1506–1514.
<https://doi.org/10.1038/ismej.2012.12>
- Almadrones-Reyes K.J., Dagamac N.H.* Predicting local habitat suitability in changing climate scenarios: Applying species distribution modelling for *Diderma hemisphaericum* // *Curr. Res. in Environm. and Appl. Mycol. (J. of Fung. Biol.)* 2018. V. 8. № 5. P. 492–500.
<https://doi.org/10.5943/cream/8/5/2>
- Chapman D.S., Purse B.V.* Community versus single-species distribution models for British plants // *J. Biogeogr.* 2011. V. 38. № 8. P. 1524–1535.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2011.02517.x>
- Czernyadjeva I.V., Afonina O.M., Ageev D.V., Baisheva E.Z., Bulyonkova T.M., Cherenkova N.N., Doroshina G.Ya., Drovkina S.I., Dugarova O.D., Dulepova N.A., Dyachenko A.P., Filippova N.V., Ginzburg E.G., Gogorev R.M., Himelbrant D.E., Ignatov M.S., Kataeva O.A., Kotkova V.M., Kuragina N.S., Kurbatova L.E., Kushnevskaia E.V., Kuzmina E.Yu., Melekhin A.V., Notov A.A., Novozhilov Yu.K., Popov S.Yu., Popova N.N., Potemkin A.D., Stepanchikova I.S., Stepanova V.A., Tubanova D.Ya., Vlasenko A.V., Vlasenko V.A., Voronova O.G., Zhaltov Kh.Kh.* New cryptogamic records. 4 // *Новости систематики низших растений*. 2019. Т. 53. Вып. 2. С. 431–479.
<https://doi.org/10.31111/nsnr/2019.53.2.431>
- Dagamac N.H.A., Bauer B., Woyzichowski J., Shchepin O.N., Novozhilov Yu.K., Schnittler M.* Where do nivicolous myxomycetes occur? – Modeling the potential worldwide distribution of *Physarum albescentis* // *Fung. Ecol.* 2021. V. 53. 101079.
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2021.101079>
- Guisan A., Thuiller W.* Predicting species distribution: offering more than simple habitat models // *Ecol. Lett.* 2005. V. 8. № 9. P. 993–1009.
<https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2007.01044.x>
- Guisan A., Zimmermann N.E.* Predictive habitat distribution models in ecology // *Ecol. Modell.* 2000. V. 135. № 2–3. P. 147–186.
[https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(00\)00354-9](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(00)00354-9)
- Guo Y., Li X., Zhao Z., Wei H., Gao B., Gu W.* Prediction of the potential geographic distribution of the ectomycorrhizal mushroom *Tricholoma matsutake* under multiple climate change scenarios // *Scient. Report.* 2017. V. 7. 46221.
<https://doi.org/10.1038/srep46221>
- Hijmans R.J., Cameron S.E., Parra J.L., Jones P.G., Jarvis A.* Very high resolution interpolated climate surfaces for global land areas // *Int. J. Climatol.* 2005. V. 25. P. 1965–1978.
<https://doi.org/10.1002/joc.1276>
- Hijmans R.J., Guarino L., Mathur P.* DIVA-GIS Version 7.5 Manual. 2012. Available from Available from: http://diva-gis.org/docs/DIVA-GIS_manual_7.pdf (accessed 15th of May 2023)
- Limbo-Dizon J.E., Almadrones-Reyes K.J., Macabago S.A.B., Dagamac N.H.A.* Bioclimatic modeling for the prediction of the suitable regional geographical distribution of selected bright-spored myxomycetes in the Philippine archipelago // *Biodiv. J. Biol. Div.* 2022. V. 23. № 5. P. 2285–2294.
<https://doi.org/10.13057/biodiv/d230506>
- Olson D.M., Dinerstein E., Wikramanayake E.D., Burgess N.D., Powell G.V.N., Underwood E.C., D'Amico J.A., Itoua I., Strand H.E., Morrison J.C.,*

- Loucks C.J., Allnutt T.F., Ricketts T.H., Kura Y., Lamoreux J.F., Wettengel W.W., Hedao P., Kassam K.R. Terrestrial Ecoregions of the World: A New Map of Life on Earth: A new global map of terrestrial ecoregions provides an innovative tool for conserving biodiversity // *BioScience*. 2001. V. 51. № 11. P. 933–938.
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2001\)051\[0933:TEOTWA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2001)051[0933:TEOTWA]2.0.CO;2)
- Phillips S.J., Dudík M. Modeling of species distributions with MaxEnt: new extensions and a comprehensive evaluation // *Ecography*. 2008. V. 190. P. 231–259.
<https://doi.org/10.1111/j.0906-7590.2008.5203.x>
- Phillips S.J., Anderson R.P., Schapire R.E. Maximum entropy modeling of species geographic distributions // *Ecol. Modell.* 2006. V. 190. P. 231–259.
<https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2005.03.026>
- Pietras M., Litkowiec M., Gołębiewska J. Current and potential distribution of the ectomycorrhizal fungus *Suillus lakei* (Murrill) A.H. Sm. et Thiers in its invasion range // *Mycorrhiza*. 2018. V. 28. P. 467–475.
<https://doi.org/10.1007/s00572-018-0836-x>
- Scheldeman X., Van Zonneveld M. Training manual on spatial analysis of plant diversity and distribution. Rome: Biodiversity International, 2010. P. 1–179. Available from: https://www.biodiversity-international.org/fileadmin/_migrated/uploads/tx_news/Training_manual_on_spatial_analysis_of_plant_diversity_and_distribution_1431_07.pdf (доступ 15 мая 2023)
- Segurado P., Araújo M.B. An evaluation of methods for modelling species distributions // *J. Biogeogr.* 2004. V. 31. P. 1555–1568.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2004.01076.x>
- Yuan H.-Sh., Wei Yu-L., Wang X.-G. MaxEnt modeling for predicting the potential distribution of *Sanghuang*, an important group of medicinal fungi in China // *Fung. Ecol.* 2015. V. 17. P. 140–145.
<https://doi.org/10.1016/j.funeco.2015.06.001>
- Vlasenko V.A., Dejiddmaa T., Dondov B., Ochirbat E., Kherlenchimeg N., Javkhlan S., Burenbaatar G., Uranchimeg A., Asbaganov S.V., Vlasenko A.V. Distribution and ecological niche modeling of a rare species *Poronia punctata* in Asia // *Curr. Res. in Environm. and Appl. Mycol. (J. of Fung. Biol.)*. 2021. V. 11. № 1. P. 468–484.
<https://doi.org/10.5943/cream/11/1/32>
- Vlasenko A.V., Novozhilov Yu.K., Vlasenko V.A., Korolyuk A. Yu., Dulepova N.A. New data on the obligate coprophilous myxomycetes of Siberia // *The Bulletin of Irkutsk State University. Series: Biology and Ecology*. 2017. V. 21. P. 50–60.
- 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., Townsend 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. A journal of space and time in ecology*. 2020. V. 43. № 9. P. 1261–1277.
<https://doi.org/10.1111/ecog.04960>

Habitat Suitability and Areal Dynamics of Rare Desert Species of Myxomycetes of the Genus *Didymium* Under Global Climate Change in Asia

A. V. Vlasenko[#], V. A. Vlasenko[#]

Central Siberian Botanical Garden SB RAS, st. Zolotodolinskaya, 101, Novosibirsk, 630090 Russia

[#]E-mail: vlasenkomyces@mail.ru; anastasiyamix81@mail.ru

The ability to determine the spatial distribution of rare species is critical to understanding the environmental factors that influence them. Maximum entropy (MaxEnt) modeling of spatial distributions addresses this problem by allowing inferences about species distributions under environmental change from occurrence data. Using this method, we mapped the current and potential geographic distribution of two rare species of desert myxomycetes, *Didymium mexicanum* and *Didymium nullifilum*. Models of potential global species distributions were created using bioclimatic data and MaxEnt software to model species habitat suitability under current conditions (~1950–2000) and under projected changes in future climate (2100 AD) based on 18 spatial distribution points for *D. mexicanum* and 4 points for *D. nullifilum*. A detailed morphological description is given for the species. We identified the species *D. mexicanum* for the first time in Asia.

Keywords: species distribution modeling, rare species, *Didymium mexicanum*, *Didymium nullifilum*