

На правах рукописи



ВЛАСЕНКО Анастасия Владимировна

**МИКСОМИЦЕТЫ (*МУХОМУСЕТЕС*) СОСНОВЫХ ЛЕСОВ
ПРАВОБЕРЕЖНОЙ ЧАСТИ ВЕРХНЕГО ПРИОБЬЯ**

03.02.12 – «Микология»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2010

Работа выполнена в Лаборатории систематики и географии грибов
Учреждения Российской академии наук Ботанического института им. В.Л.
Комарова РАН,
г. Санкт-Петербург.

Научный руководитель – доктор биологических наук
Новожилов Юрий Капитонович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук
Потемкин Алексей Дмитриевич

кандидат биологических наук
Землянская Инна Владимировна

Ведущая организация — ФГОУ ВПО «Санкт-Петербургский
государственный университет».

Защита состоится 15 декабря 2010 г. в 14-00 часов на заседании совета Д
002.211.01 по защите докторских и кандидатских диссертаций при
Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН, по адресу: 197376, Санкт-
Петербург, ул. проф. Попова, 2.

Факс: (812) 346-08-39.

Сайт в интернете <http://www.binran.ru>.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Ботанического
института им. В.Л. Комарова РАН.

Автореферат разослан 11 ноября 2010 г.

Ученый секретарь совета,
кандидат биологических наук



Сизоненко О. Ю

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. В конце XX века значительно возрос интерес к проблеме сохранения биологического разнообразия живых организмов, как основе поддержания жизнеобеспечивающих функций биосферы. Национальные и глобальные задачи сохранения биоразнообразия не могут быть решены без фундаментальных исследований в этой области. Между тем, степень изученности различных групп организмов значительно варьирует как на региональном, так и на глобальном уровнях. Микроскопические размеры и особенности биологии микроорганизмов, включая микромицеты и протисты, значительно затрудняют оценку их разнообразия. Наиболее успешны такие исследования в отношении групп, виды которых могут быть относительно легко обнаружены в природе или выделены в лаборатории. Одной из них являются плазмодиальные миксомицеты (*Mycetozoa* = *Eumycetozoa*), или слизевики – наземные грибообразные спорообразующие амебоидные протисты, насчитывающие около 900 видов, объединенных в 5 порядков: *Echinosteliales*, *Trichiales*, *Stemonitales*, *Physarales* и *Liceales* (Martin, Alexopoulos 1969; Olive 1975). Порядок *Ceratiomyxales* большинство современных исследователей относят к другой крупной группе слизевиков – классу *Protosteliomycetes* (Olive, 1975). Поскольку один из его видов – *Ceratiomyxa fruticulosa* (Müll.) T. Macbr. – во многом сходен с плазмодиальными миксомицетами по своей биологии и экологии, а также традиционно рассматривается в сводках, посвященных плазмодиальным миксомицетам, сведения о нем были включены в данную работу.

Миксомицеты очень многочисленны в природе. Они относятся к одному из важных звеньев пищевых цепей, оказывая влияние на состав и численность бактерий и дрожжей в почве, листовой подстилке и гнилой древесине (Фефелов, 1997а; Madelin, 1984). Слизевики выявлены во всех основных биомах Земли – от тундры до континентальных пустынь и высокогорий (Новожилов, 1986а, 2002а; Новожилов и др., 2003; Stephenson et al., 1993а, 2000, 2004; Novozhilov et al., 2006). Как правило, виды миксомицетов ассоциированы с определенными субстратами, которые относительно легко можно обследовать как в поле, так и с помощью стандартной техники культивирования во влажных камерах.

Несмотря на многолетнюю историю изучения миксомицетов в России, их разнообразие в стране изучено крайне неравномерно. К началу наших исследований в Российской Федерации было известно около 310 видов (Новожилов, 1993, 2005а). Наиболее хорошо исследованы миксомицеты Ленинградской области, Московской области, Урала, Тверской области, Нижнего Поволжья, Красноярского края, Томской области, Республики Горный Алтай. Изучение таксономического и экологического разнообразия миксомицетов в сосновых лесах правобережной части Верхнего Приобья до наших исследований не проводилось.

Изучение видового состава, таксономической структуры и региональных экологических особенностей миксомицетов в сосновых лесах юга Западной Сибири вносит вклад в инвентаризацию и сохранение биоразнообразия России, а также углубляет знания о путях формирования биоты миксомицетов лесостепной зоны.

Цель и задачи исследования. Цель исследования – изучение разнообразия миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья. Для этого были поставлены следующие задачи:

1. Выявить таксономический состав миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья.
2. Определить особенности таксономической структуры биоты миксомицетов исследуемой территории.
3. Проследить дифференциацию таксономической структуры биоты миксомицетов в различных субформациях сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья.
4. Изучить распределение миксомицетов по типам субстратов.
5. Выявить зональную специфику биоты миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья.
6. Выявить особенности фенологии миксомицетов в районе исследований.

Научная новизна. Впервые проведен анализ таксономического состава, субстратного распределения миксомицетов в сосновых лесах правобережной части Верхнего Приобья. В результате исследований выявлено 159 видов миксомицетов, относящихся к 35 родам, 12 семействам, 6 порядкам и 2 классам, что составляет около 50 % от всех видов, известных на территории России к началу наших исследований (Новожилов, 2005а). Для района исследования отмечено 159 новых видов, из них 66 видов впервые приводятся для Алтайского края, 119 – для Новосибирской области. Для территории России отмечено 17 новых видов.

Выявлена дифференциация таксономической структуры биоты миксомицетов по субформациям сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья. Изучена зональная специфика биоты миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья. Проведен сравнительный анализ видового состава и таксономической структуры биоты миксомицетов в интразональных растительных сообществах балок лесостепной и степной зон.

Теоретическое и практическое значение работы. Полученные данные могут быть использованы при составлении региональных и общероссийских определителей, а также для разработки стратегии сохранения биоразнообразия на региональном уровне и мониторинга антропогенных изменений среды и влияния техногенного загрязнения на лесостепные биомы. Гербарные образцы плодовых тел дополнили фонды микологического гербария БИН РАН (г. Санкт-Петербург) и ЦСБС СО РАН (г. Новосибирск) и доступны специалистам.

Апробация работы. Результаты проведенных исследований докладывались на заседаниях лаборатории систематики и географии грибов БИН РАН, на заседаниях микологической секции РБО, а также на международных конференциях: 7-я Международная научно-практическая конференция «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» (Барнаул, 2008); Международная конференция «Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии» (Новосибирск, 2009). Также был сделан устный доклад на Молодежной отчетной сессии ЦСБС СО РАН (Новосибирск, 2009).

Публикация. По теме диссертации опубликовано 12 работ, включая 2 статьи в отечественных рецензируемых журналах из списка ВАК по биологическим наукам, а также материалы и тезисы докладов научных конференций. Одна статья опубликована в международном микологическом журнале.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 8 глав, выводов, списка литературы, включающего 141 источник, из них 74 на русском и 67 на иностранных языках, и приложения. Объем работы составляет 178 страниц (включая приложения), 17 таблиц, 132 рисунка (включая 95 оригинальных фотографий).

Благодарности. Работа выполнена в лаборатории систематики и географии грибов БИН РАН. Я благодарю заведующего лабораторией д.б.н., проф. Александра Елисеевича Коваленко и всех сотрудников лаборатории за оказанную помощь и поддержку. Особую признательность выражаю научному руководителю – д.б.н., в.н.с. лаборатории Юрию Капитоновичу Новожилову за ценные замечания, консультации и обучение. Выражаю благодарность: д.б.н., в.н.с. Вадиму Александровичу Мельнику, д.б.н., с.н.с. Михаилу Петровичу Журбенко, к.б.н., м.н.с. Вере Федоровне Малышевой и к.б.н., м.н.с. Екатерине Федоровне Малышевой за всестороннюю помощь в работе над диссертацией.

Выражаю благодарность директору ЦСБС СО РАН – д.б.н., чл.-корр. Вячеславу Петровичу Седельникову за всестороннюю поддержку и помощь в организации экспедиций в Алтайский край и Новосибирскую область. Благодарю всех сотрудников лаборатории низших растений ЦСБС СО РАН за оказанную поддержку и научные консультации, особую благодарность выражаю заведующему лаборатории низших растений д.б.н., с.н.с. Юрию Витальевичу Науменко, д.б.н., проф. Нелле Васильевне Седельниковой, к.б.н., с.н.с. Ирине Александровне Горбуновой и ст. лаб. Полине Клементьевне Василенко.

ГЛАВА 1. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

Выбор района исследования в первую очередь связан с тем, что он представляет собой естественную, генетически единую по происхождению территорию, что важно для понимания процессов формирования биоты миксомицетов в лесостепной зоне юга Западной Сибири.

Сосновые леса правобережной части Верхнего Приобья находятся на юге Западно-Сибирской равнины в правобережной Приобской лесостепи (Куминова, 1963).

В геоморфологическом отношении район исследования находится в границах Приобского плато на современных и древних пластово-аккумулятивных равнинах. Выражен грядово-ложбинный характер рельефа. Территория отличается значительным эрозионным расчленением. Плоские водораздельные пространства расчленены балками и оврагами, которые имеют тенденцию быстрого роста (Атлас..., 1986; Раковская, Давыдова, 2001).

Географическое положение обуславливает преобладание западного переноса воздушных масс. Средняя температура января -19°C . Абсолютный минимум температуры января -49°C . Средняя температура июля 19°C . Абсолютный максимум температуры июля 45°C . Среднегодовое количество осадков составляет более 550 мм (Павлова, 1963; Атлас..., 1986).

Большая часть сосновых лесов приурочена к почвам песчаного, супесчаного, реже суглинистого состава. По нижним частям склонов и ровным понижениям преобладают супесчаные оподзоленные почвы. По окраинам сосновых лесов встречаются серые лесные почвы (Атлас..., 1986).

По ботанико-географическому районированию рассматриваемая территория принадлежит к провинции Западно-Сибирской низменности, правобережной Приобской лесостепной подпровинции, Приобскому боровому округу (Куминова и др., 1963).

Массивы сосновых лесов развиты на песчаных отложениях древней долины р. Оби. Основными эдификаторами выступают *Pinus sylvestris* L., *Betula pendula* Roth. и *Populus tremula* L. (Павлова, 1963). В диссертации была использована геоботаническая классификация, в соответствии с которой растительность в районе исследования относится к следующим категориям: тип растительности – лес, класс формаций – хвойные леса, группа формаций – светлохвойные леса, формация – сосняки, субформации – сосновые леса, березово-сосновые леса, осиново-березово-сосновые леса (Куминова, 1963; Антипова, 2006).

ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МИКСОМИЦЕТОВ ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

Первые планомерные исследования миксомицетов Западной Сибири были проведены Н. Н. Лавровым в окрестностях города Томска и в Республике Горный Алтай в начале XX в. (Лавров, 1927, 1929). В Новосибирской области Н. В. Перовой в период с 1966 по 1983 гг. были отмечены 4 вида миксомицетов (Перова, Горбунова, 2001). Сведения о видовом разнообразии и распространении миксомицетов на севере Западной Сибири представлены в книге «Грибы Российской Арктики» (1999), где Ю. К. Новожиловым приводятся данные о 44 видах

миксомицетов. Специальные исследования миксомицетов Томской области проводила А. П. Кошелева (Кошелева, 2003, 2004).

К настоящему времени в Западной Сибири наиболее полно исследована биота миксомицетов Республики Горный Алтай (Новожилов, 1987; Барсукова, 2000; Новожилов и др., 2009; Novozhilov et al., 2009, 2010).

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЛОГИИ, МОРФОЛОГИИ, ЭКОЛОГИИ И ГЕОГРАФИИ МИКСОМИЦЕТОВ

3.1. Биология миксомицетов. Жизненный цикл миксомицетов включает вегетативную (трофическую) и генеративную стадии. Трофическая стадия может быть представлена многоядерным плазмодием или амебоидной одноядерной клеткой (миксамеба, зооспора).

3.2. Морфология спорофоров миксомицетов. Переход трофической стадии к спороношению связан у миксомицетов с обеднением пищевых ресурсов, высыханием субстрата и/или снижением температуры, а также с увеличением освещенности. Эти факторы инициируют споруляцию, в результате чего многоядерные плазмодии формируют многоспоровые спорофоры одного из четырех типов: плазмодиокарп, эталий, псевдоэталией, спорангий. В ходе формирования спорофора поверхностные слои плазмодия формируют оболочку – перидий. Внутренняя протоплазматическая масса распадается на мелкие одноядерные фрагменты, образуя преспоровые клетки. Часть протопласта, не распавшаяся на споры, формирует капиллиций. Споры могут быть круглыми, овальными, удлинёнными. Признаки спорофора, строение капиллиция, форма, орнаментация и размер спор являются основой в систематике миксомицетов.

3.3. Экология и география миксомицетов. Миксомицеты обитают на древесных остатках, в листовом опаде и почве, обычно во влажных затененных местах. Некоторые виды предпочитают выветрившейся помет растительноядных животных (Eliasson, Lundqvist, 1979), другие формируют плодовые тела (спорофоры) на мхах и печеночниках (Stephenson, Studlar, 1985). Особую группу составляют эпифитные виды, обитающие на коре живых деревьев и кустарников (Naerkoenen et al., 2004; Новожилов и др., 2005a). Многие виды миксомицетов имеют широкое распространение в мире и рассматриваются как космополиты. Видовое богатство миксомицетов может значительно меняться в пределах одной природной зоны.

ГЛАВА 4. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

4.1. Методы полевых исследований. Для наиболее полного выявления видового состава миксомицетов в различных растительных сообществах нами проводился сбор спорофоров миксомицетов в поле, а также отбор образцов субстратов для влажных камер.

Материал собирался с конца апреля по конец октября в 2007–2009 гг. по стандартной методике, принятой в настоящее время (Новожилов, 2005а; Землянская, 2003; Фефелов, 2005; Кошелева, 2007). Определение собранных образцов миксомицетов проводилось по стандартной методике с использованием отечественных и зарубежных определителей и монографий (Новожилов, 1993; Lister, 1925; Martin, Alexopoulos, 1969; Yamamoto, 1998; Ing, 1999b) и на специальных сайтах в Интернете (<http://www.discoverlife.org>; <http://www.eumycetozoa.com>; <http://slimemold.uark.edu>; <http://www.nivicol.de>). Признаки плодовых тел и спор изучались методом световой микроскопии (бинокляр Stemi Zeiss, световой микроскоп ЛОМО Микмед-2; Zeiss Axio Imager A1), а также (в ряде случаев) электронной сканирующей микроскопии (электронный сканирующий микроскоп JSM-6390) по стандартным методикам.

4.2. Метод выделения миксомицетов во влажных камерах. Этот метод (Gilbert, Martin, 1933) позволяет выделять миксомицеты в любое время года. Он основан на наличии в жизненных циклах слизевиков покоящихся стадий (микрочист, склероциев), из которых при благоприятных условиях могут развиваться плазмодии. Некоторые субстратные комплексы, например эпифитные миксомицеты, обнаруживаются только во влажных камерах, так как заметить в складках коры мелкие и неяркие спорофоры в полевых условиях трудно.

Для изучения эпифитного комплекса была собрана кора следующих видов деревьев и кустарников: *Sorbus sibirica* Hedl (рябина), *Padus avium* L. (черемуха), *Crataegus sanguinea* Pall. (боярышник), *Frangula alnus* Mill. (крушина), *Salix* spp. (ивы), *Populus tremula* L. (осина), *Lonicera altaica* Pall. (жимолость), *Caragana arborescens* Lam. (карагана), *Betula pendula* Roth. (береза) и *Pinus sylvestris* L. (сосна). Для более полного выявления миксомицетов подстилочного комплекса был собран опад: *Pinus sylvestris* (хвоя и шишки), *Populus tremula*, *Betula pendula*, *Crataegus sanguinea*, *Padus avium*, *Caragana arborescens*, *Frangula alnus*, *Salix* spp. и травы. Травянистые растения до вида идентифицированы не были, так как это не требовалось для проведения анализа.

4.3. Статистические и математические методы обработки материала. Для хранения и обработки данных была создана база данных в программе Microsoft Office Excel 2003. Оценка встречаемости видов была рассчитана как пропорция числа образцов спорофоров миксомицетов каждого вида к общему числу всех отмеченных образцов: **Р** – редкий вид (< 0.5 %), **О** – изредка встречается (0.5–1.5 %), **С** – обычен (1.5–3.0 %), **А** – вид имеет высокую частоту

встречаемости ($> 3\%$) (Stephenson et al., 1993). Анализ альфа-разнообразия включал оценку видового богатства и выравненность (Василевич, 1992). Выравненность была рассчитана с помощью индекса разнообразия Шеннона. При сравнении систематического разнообразия использовались «пропорции флоры»: среднее число видов в семействе, среднее число родов в семействе и среднее число видов в роде. Для сравнения видового состава биоты миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья с таковыми других территорий, а также для сравнения различных субстратных комплексов миксомицетов, был использован коэффициент сходства Серенсена-Чекановского. Для построения дендрограмм использовался кластерный анализ (методом Уорда), при котором внутри кластеров оптимизируется минимальная дисперсия, в итоге создаются кластеры приблизительно равных размеров. Для визуализации связи отдельных высокообильных видов (частота встречаемости которых была более 1.5%) с определенными типами субстратов и выделения субстратных комплексов миксомицетов проводился канонический анализ соответствий (ССА, canonical correspondence analysis). Для этого были использованы программы PcOrd (ver. 5) и SygmaPlot 2002 (ver. 8).

ГЛАВА 5. АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ВИДОВ МИКСОМИЦЕТОВ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ПРАВОБЕРЕЖНОЙ ЧАСТИ ВЕРХНЕГО ПРИОБЬЯ

Аннотированный список составлен на основе собственных данных автора.

Объем родов, видов, внутривидовых таксонов принят в соответствии с монографией Карлоса Ладо (Lado, 2001), за исключением названий родов *Collaria* Nann.-Bremek. и *Stemonitopsis* Nann.-Bremek. (Lado et al., 2005), а также названий законсервированных Международным Комитетом по таксономии растений (Gams, 2005). Имена авторов таксонов даны по Кирку и Анселлу (Kirk, Ansell, 1992). Классификация порядков и семейств дана в соответствии с модифицированной системой Мартина и Алексопулоса (Martin, Alexopoulos, 1969; Lado, 2001; Hernandez-Crespo, Lado, 2005). Род *Arcyodes* Cook. отнесен нами к семейству *Arcyriaceae* Rostaf. ex Cook., как это было предложено ранее Брюсом Ингом (Ing, 1999a).

Описание видов в аннотированном списке приводится по следующей схеме:

Латинское название вида автор

[Частота встречаемости, число образцов, собранных в поле/число образцов из «влажных камер»] тип субстрата: число образцов, собранных на данном субстрате. Название административного района, где был отмечен вид: точка сбора.

Гербарный номер гербария БИН РАН (LE).

Описание редких и сложных в определении видов.

Субстратный комплекс.

Распространение в России.

Примечание.

Пример описания вида в конспекте:

Echinostelium brooksii K.D. Whitney

[R, 0/4] b: 4. Алт.: 20, 27. LE 281863.

Субстратный комплекс: эпифитный.

Распространение в России: Европ. ч. (Карел.); Урал (Свердл.); Зап. Сибирь (Респ. Алт.); Вост. Сибирь (Краснояр., Таймыр).

Примечание: образцы получены в условиях «влажной камеры» с коры сосны со средним значением pH = 5.8 ± 0.05. Все 4 экземпляра коры собраны в окр. с. Боровлянка.

ГЛАВА 6. АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ БИОТЫ МИКСОМИЦЕТОВ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ПРАВОБЕРЕЖНОЙ ЧАСТИ ВЕРХНЕГО ПРИОБЬЯ

6.1. Таксономическая структура биоты миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья. Изучение 981 полевого образца и 807 изолятов из влажных камер позволило выявить в сосновых лесах правобережной части Верхнего Приобья 159 видов миксомицетов, относящихся к 35 родам, 12 семействам, 6 порядкам и 2 классам, что составляет около 50 % от всех видов, известных в России (Новожилов, 2005).

Метод влажных камер оказался весьма результативным для обнаружения миксомицетов. В 79 % от общего числа влажных камер (637) были выделены миксомицеты, причем из 468 влажных камер удалось идентифицировать 65 видов. Эти результаты и расчет ожидаемого видового богатства с помощью программы EstimateS указывают на выявление 84 % от ожидаемого числа видов. В целом расчеты показывают, что степень выявления видового состава миксомицетов на исследованной территории составляет 82 %.

Таксономическая структура видового состава миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья представлена в табл. 1.

Наибольшим видовым разнообразием характеризуются порядки *Physarales* (63 вида/39.6 % от общего числа видов) и *Trichiales* (40 /25.1), далее следуют *Stemonitales* (29/18.2) и *Liceales* (22/14.0), наименьшее количество видов отмечено для порядков *Echinosteliales* (4/2.5) и *Ceratiomyxales* (1/0.6).

Подобное соотношение числа видов в порядках отмечается для всех хорошо изученных территорий России, например, для заповедника «Столбы» Красноярского края (Кошелева, 2007), Урала (Фефелов, 2005) и Нижнего Поволжья (Землянская, 2003). Данная тенденция объясняется тем, что порядки *Physarales* и *Trichiales* в целом включают более 68 % всех видов миксомицетов. Региональные отличия проявляются только на уровне видовой насыщенности родов и семейств.

**Таксономическая структура биоты миксомицетов сосновых лесов
правобережной части Верхнего Приобья**

Порядки	Семейства	Роды
<i>Ceratiomyxales</i> (1)	<i>Ceratiomyxaceae</i> (1)	<i>Ceratiomyxa</i> (1)
<i>Echinosteliales</i> (4)	<i>Echinosteliaceae</i> (3)	<i>Echinostelium</i> (3)
	<i>Clastodermataceae</i> (1)	<i>Clastoderma</i> (1)
<i>Liceales</i> (22)	<i>Liceaceae</i> (6)	<i>Licea</i> (6)
	<i>Reticulariaceae</i> (6)	<i>Lycogala</i> (2) <i>Reticularia</i> (3) <i>Tubulifera</i> (1)
	<i>Cribrariaceae</i> (10)	<i>Cribraria</i> (10)
<i>Trichiales</i> (40)	<i>Dianemataceae</i> (1)	<i>Calomyxa</i> (1)
	<i>Arcyriaceae</i> (16)	<i>Arcyodes</i> (1) <i>Arcyria</i> (15)
	<i>Trichiaceae</i> (23)	<i>Hemitrichia</i> (6) <i>Metatrichia</i> (2) <i>Perichaena</i> (5) <i>Trichia</i> (10)
<i>Stemonitales</i> (29)	<i>Stemonitidaceae</i> (29)	<i>Collaria</i> (3) <i>Comatricha</i> (5) <i>Enerthenema</i> (1) <i>Lamproderma</i> (3) <i>Leptoderma</i> (1) <i>Paradiacheopsis</i> (3) <i>Stemonitis</i> (6) <i>Stemonaria</i> (2) <i>Stemonitopsis</i> (3) <i>Symphytocarpus</i> (2)
<i>Physarales</i> (63)	<i>Physaraceae</i> (44)	<i>Badhamia</i> (5) <i>Craterium</i> (3) <i>Fuligo</i> (5) <i>Leocarpus</i> (1) <i>Physarum</i> (29) <i>Willkommangea</i> (1)
	<i>Didymiaceae</i> (19)	<i>Diderma</i> (5) <i>Didymium</i> (12) <i>Lepidoderma</i> (1) <i>Mucilago</i> (1)

Примечание. В скобках после названия таксона указано число видов, отмеченных на изученной территории.

Средняя видовая насыщенность семейств миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья – 13.3, что ниже, чем по России в целом – 18.6 (Новожилов, 2005а). Такая тенденция объясняется локальностью территории и отсутствием многих видов субстратов, которые были изу-

чены в других районах России, например тех, которые часто встречаются в степи и пустыне (помет растительноядных животных, остатки суккулентов, полыни).

К ведущим семействам относятся те семейства, где число видов превышает среднюю видовую насыщенность семейств на изученной территории. Таким образом, в биоте миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья 5 ведущих семейств: *Physaraceae* (44 вида/27.7 % от общего числа видов, выявленных на изученной территории), *Stemonitidaceae* (29/18.2), *Trichiaceae* (23/14.5), *Didymiaceae* (19/12.0) и *Arcyriaceae* (16/10.0), что в целом составляет 82.4 %, к остальным 7 семействам относится 17.6 %.

Коэффициент средней видовой насыщенности рода 4.5, в целом для территории России он составляет 6.3. На изученной территории к ведущим родам по числу видов относятся: *Physarum* (29 видов/18.2 % от общего числа видов, выявленных на изученной территории), *Arcyria* (15/9.4), *Didymium* (12/7.5), *Trichia* (10/6.3), *Cribraria* (10/6.3), *Licea* (6/3.8), *Hemitrichia* (6/3.8), *Stemonitis* (6/3.8), *Perichaena* (5/3.1), *Comatricha* (5/3.1), *Badhamia* (5/3.1), *Fuligo* (5/3.1), *Diderma* (5/3.1). Они включают 74.6 % всех видов, выявленных на изученной территории. К остальным 22 родам относится 25.4 % всех выявленных видов, среди них 3 монотипных рода: *Arcyodes*, *Leocarpus* и *Willkommlangea*.

Ядро биоты миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья составляет 19 видов, встречаемость которых была более или равна 1.5 % от общего числа записей (регистраций) в базе данных к ним относятся: *Arcyria cinerea*, *Metatrachia vesparia*, *Comatricha nigra*, *Paradiacheopsis fimbriata*, *Licea kleistobolus*, *Echinostelium minutum*, *Lycogala epidendrum*, *Trichia scabra*, *Physarum notabile*, *Perichaena vermicularis*, *Didymium squamulosum*, *Hemitrichia serpula*, *Physarum decipiens*, *Echinostelium apitectum*, *Trichia varia*, *Hemitrichia calyculata*, *Hemitrichia clavata*, *Lamproderma scintillans* и *Stemonitis axifera* (виды расположены в порядке убывания числа найденных образцов). Из них 6 видов найдены только в поле, 7 видов выявлены только методом «влажной камеры», 6 видов найдены как в поле, так и методом «влажной камеры» (рис. 1).

6.2. Дифференциация таксономической структуры биоты миксомицетов в различных субформациях. Выявление видового состава миксомицетов проводилось в трех субформациях: сухих сосновых лесах, мезофильных березово-сосновых лесах, влажных осиново-березово-сосновых лесах (преимущественно в балках глубиной до 5–7 м).

В результате исследований в сухих сосновых лесах выявлено 57 видов миксомицетов из 25 родов и 11 семейств; в березово-сосновых – 101 вид из 31 рода и 12 семейств; в осиново-березово-сосновых – 118 видов из 33 родов и 12 семейств. Распределение числа видов по порядкам миксомицетов в сухих сосновых, березово-сосновых и осиново-березово-сосновых лесах показано на рис. 2.

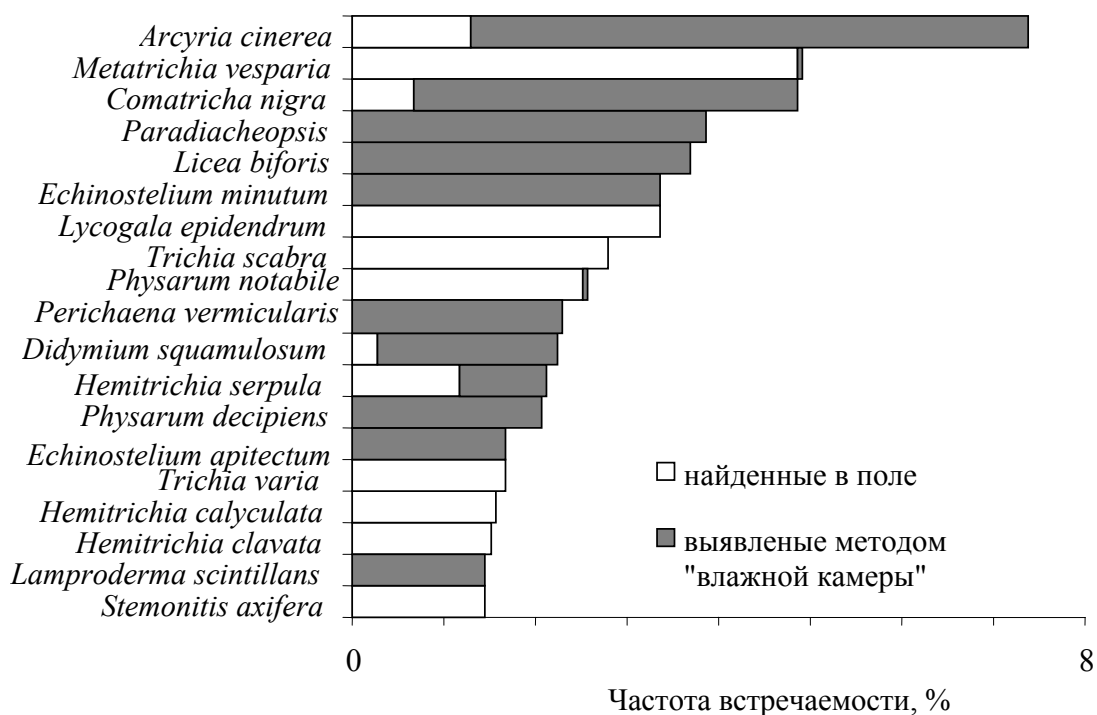


Рис. 1. График распределения видов, составляющих ядро биоты миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья (в % от общего числа собранных образцов)

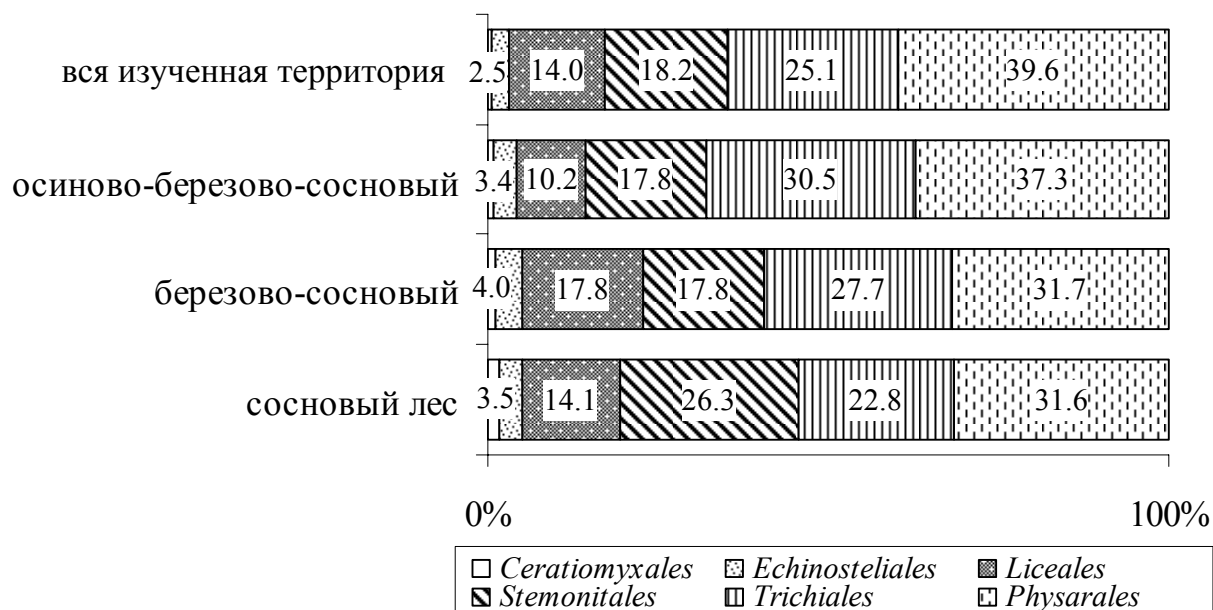


Рис. 2. Спектры порядков миксомицетов в субформациях и во всей изученной биоте миксомицетов (в % от числа видов, выявленных в каждой субформации)

Лидирующую позицию по числу видов миксомицетов во всех субформациях занимает порядок *Physarales*, что характерно для всей территории сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья. Этот порядок также является самым большим по числу видов миксомицетов известных в мире. Большинство представителей порядка *Physarales* обладают широкой эколо-

гической амплитудой и могут обитать на различных типах субстратов с широким диапазоном рН.

В сухих сосновых лесах второе место по числу видов принадлежит порядку *Stemonitales* (15 видов/26.3 %), тогда как в березово-сосновых и влажных осиново-березово-сосновых лесах данный порядок занимает третье место.

Лидирующее положение порядка *Stemonitales* в сухих сосновых лесах объясняется преобладанием в этой субформации субстратов с рН ниже 6.2 (кора и древесина сосны, опад хвои, шишек и веточек сосны), на которых преимущественно обитают acidотолерантные и acidофильные виды этого порядка.

Распределение порядков миксомицетов в березово-сосновых и осиново-березово-сосновых лесах в большей степени отражает общие черты таксономической структуры биоты слизевиков всего района исследований. Прежде всего, это связано с большим разнообразием древесной растительности в березово-сосновых лесах и влажных осиново-березово-сосновых лесах, в которых формируется значительно большее число подходящих для миксомицетов субстратов и местообитаний, по сравнению с сухими сосновыми лесами.

Увеличение доли порядка *Trichiales* в осиново-березово-сосновых лесах по сравнению с березово-сосновыми лесами и уменьшение доли порядка *Liceales* объясняется изменением характера увлажнения и увеличением типов субстратов доступных для представителей порядка *Trichiales*. Виды порядка *Trichiales* предпочитают гнилую древесину лиственных пород деревьев, которые в большом количестве представлены в осиново-березово-сосновых лесах (осина, береза, черемуха).

В сухих сосновых лесах выявлено 11 семейств миксомицетов, в березово-сосновых и в осиново-березово-сосновых – по 12 семейств. Следует подчеркнуть, что в сухих сосновых лесах по сравнению с биотами миксомицетов двух других субформаций отсутствуют виды только одного семейства – *Clastodermataceae* (рис. 3), так как его представитель в районе исследования – *Clastoderma debaryanum* A. Blytt обитает преимущественно на влажной древесине лиственных пород деревьев (осины, реже березы).

Средняя видовая насыщенность семейств изменяется от 9.8 в осиново-березово-сосновых лесах до 8.4 в березово-сосновых лесах и значительно снижается (5.4) в сухих сосновых лесах. Это связано с уменьшением числа видов ксилофилов из-за снижения разнообразия древесных пород в сухих сосновых лесах – продуцентов основных доступных субстратов для миксомицетов.

Таксономическое разнообразие возрастает в ряду сосновые леса – березово-сосновые – осиново-березово-сосновые. Наибольшим таксономическим богатством отличается видовой состав миксомицетов осиново-березово-сосновых лесов (табл. 2). Это связано с тем, что в данной субформации представлено максимальное число доступных субстратов.

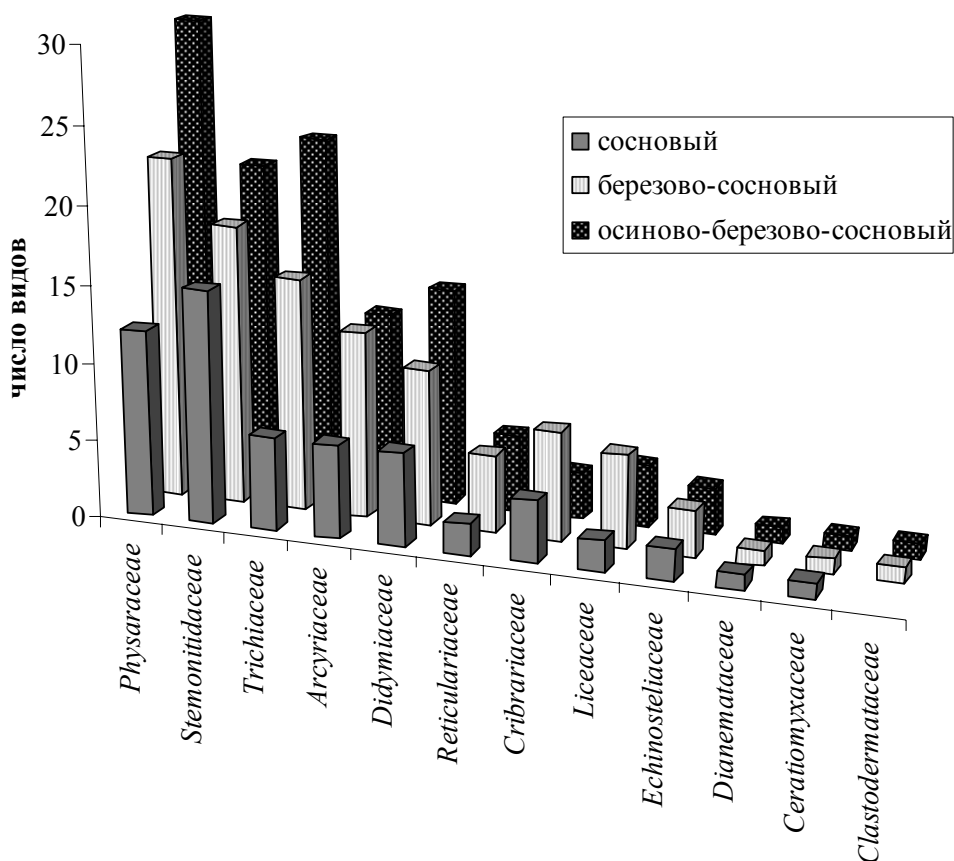


Рис. 3. Спектры семейств миксомицетов по числу выявленных видов в семействе в различных субформациях сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья

Таблица 2

Пропорции биоты миксомицетов в различных субформациях сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья

Сравниваемые категории	Сухой сосновый лес	Березово-сосновый лес	Осиново-березово-сосновый лес	Вся изученная биота
Число порядков	6	6	6	6
Число семейств	11	12	12	12
Число родов	25	31	33	35
Число видов	57	101	118	159
Среднее число видов в семействе	5.4	8.4	9.8	13.3
Среднее число родов в семействе	2.3	2.6	2.8	2.9
Среднее число видов в роде	2.3	3.4	3.6	4.5
Число видов, выявленных только в биоте одной субформации/индекс специфичности	13/0.20	20/0.20	27/0.35	—

6.3. Сравнительный анализ таксономической структуры миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья с другими регионами.

Проведенный анализ показал, что достаточно высокая степень сходства видового состава наблюдается между биотами миксомицетов березово-сосновых лесов Приобья и балок сухих степей Прикаспийской низменности ($C_s = 0.50$). Также наблюдается значительное сходство видового состава миксомицетов балок изученной территории с таковыми балок степной зоны в Прикаспийской низменности ($C_s = 0.48-0.52$). Наименьшее сходство видового состава миксомицетов различных субформаций изученной территории наблюдается с видовым составом миксомицетов березовых и осиновых лесов Красноярского края ($C_s = 0.12-0.14$). На дендрограмме сходства, построенной на основе коэффициентов Серенсена-Чекановского показано, что биота миксомицетов, осиновых и березовых лесов заповедника «Столбы» выделяется в отдельный кластер (рис. 4). Вероятно, это связано с тем, что в березовых и осиновых лесах разнообразие доступных субстратов ниже, и там могут развиваться только немногие виды миксомицетов, что ведет к формированию специфических субстратных комплексов. Относительно высокое сходство отмечается между комплексами миксомицетов сосновых лесов Красноярского края и сухими сосновыми ($C_s = 0.39$), березово-сосновыми ($C_s = 0.42$) и осиново-березово-сосновыми ($C_s = 0.37$) лесами Верхнего Приобья. Это связано с тем, что во всех перечисленных сообществах основным эдификатором выступает сосна, являющаяся главным продуцентом различных субстратов (кора, опад и валеж), к которым приурочены многие ацидофильные виды миксомицетов.

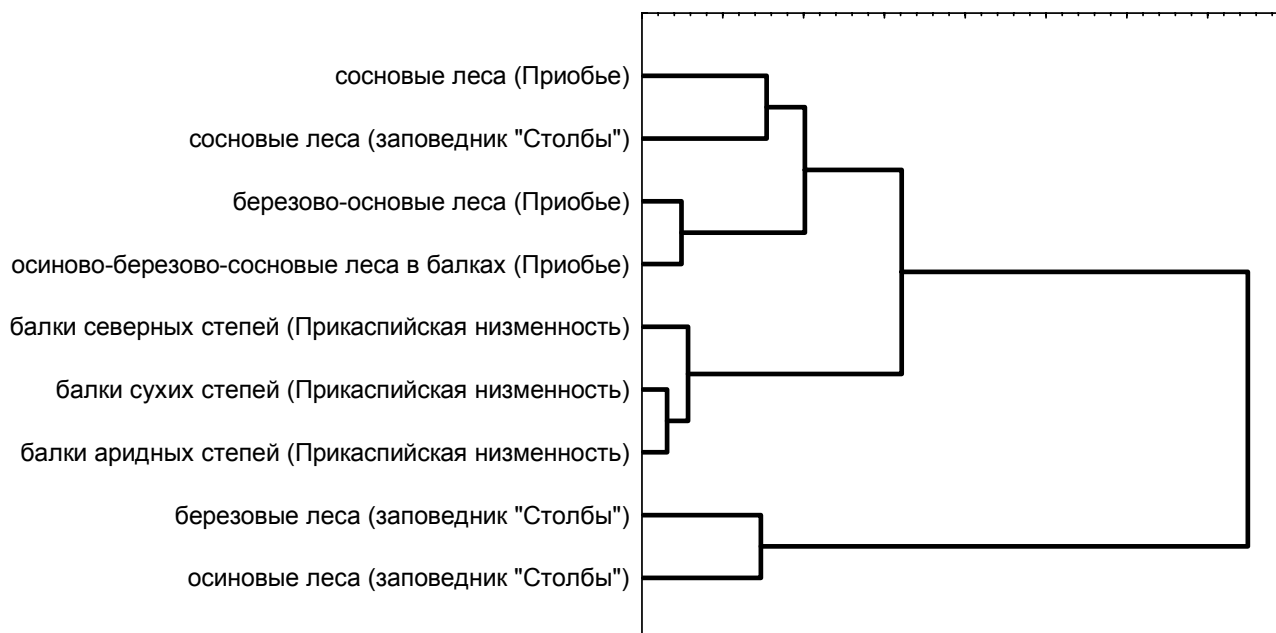


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава миксомицетов правобережной части Верхнего Приобья, заповедника «Столбы» и Прикаспийской низменности. Для построения были использованы данные индивидуальной базы И. В. Землянской и диссертация А. П. Кошелевой (Кошелева, 2007)

6.3.1. Сравнительный анализ таксономической структуры биоты миксомицетов интразональных растительных сообществ лесостепной и степной зон. В целом, миксомицеты относятся к мезофильным организмам. Их таксономическое разнообразие снижается в аридных зонах, прежде всего из-за недостатка влаги. Но в интразональных сообществах балок оно значительно выше, чем в зональных степных и пустынных сообществах (Землянская, 2000; Новожилов, 2005а). Наши результаты показывают, что разнообразие миксомицетов в балках лесостепи выше, чем в аналогичных биотопах степной зоны (табл. 3). Видовой состав миксомицетов сообществ балок района исследований (далее лесостепи) проявляет наибольшее сходство с биотами миксомицетов овражно-балочной сети Прикаспийской низменности (далее степи), особенно в подзоне сухих степей ($C_s = 0.52$).

Таблица 3

Пропорции биоты миксомицетов в балках лесостепной (Верхнее Приобье) и степной зон (Прикаспийская низменность)

Сравниваемые категории	Верхнее Приобье (лесостепь)	Прикаспийская низменность (степь)		
	балки	балки северных степей	балки сухих степей	балки аридных степей
Количество собранных образцов	995	529	773	554
Число порядков	6	6	6	6
Число семейств	12	10	10	10
Число родов	33	25	28	28
Число видов	118	77	86	84
Среднее число видов в семействе	9.8	7.7	8.6	8.4
Среднее число родов в семействе	2.7	2.5	2.8	2.8
Среднее число видов в роде	3.6	3.1	3.1	3.0
Доля видов, принадлежащих первым 10 родам	66.0 %	74.0 %	70.9 %	73.8 %
Индекс Шеннона H' (альфа-разнообразия)	4.1	3.5	3.6	3.8
		среднее значение: 3.6		

Примечание. При подсчете пропорций биот миксомицетов балок степной зоны (интразональных сообществ) были использованы данные из индивидуальной базы данных И. В. Землянской.

В целом, распределение видов по семействам во всех рассматриваемых выше биотах миксомицетов имеет общие тенденции, что вероятно связано с близкими микроклиматическими условиями в балках как лесостепи, так и степи. Однако на уровне родовых спектров биота балок лесостепи значительно отличается от биоты миксомицетов балок степи. В лесостепи среди ведущих родов представлены *Arcyria* и *Hemitrichia*, тогда как в балках степи они представлены незначительным числом видов, и их место занимают роды *Badhamia* и *Comatricha*. Данная тенденция в целом характерна не только для биоты интра-

зональных типов растительности, но и для зональных биот. Многие виды родов *Arcyria* и *Hemitrichia* предпочитают более влажный субстрат, тогда как представители *Badhamia* и *Comatricha* менее требовательны к увлажнению субстрата. Перидий у видов рода *Badhamia* покрыт известью, предохраняющей споровую массу от пересыхания в аридных районах.

ГЛАВА 7. СУБСТРАТНЫЕ КОМПЛЕКСЫ МИКСОМИЦЕТОВ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ПРАВОБЕРЕЖНОЙ ЧАСТИ ВЕРХНЕГО ПРИОБЬЯ

На изученной территории представлены 3 субстратных комплекса: эпифитный (b), ксилобионтный (w) и подстилочный (sl). Отсутствие в наших данных копрофильного комплекса связано с тем, что исследования проводились только в лесу, где редко встречается выветрившейся помет растительноядных животных. В сосновых лесах правобережной части Верхнего Приобья нами выявлено 57 видов миксомицетов, принадлежащих эпифитному комплексу, 111 видов – ксилобионтному и 53 вида – подстилочному. Наиболее специфичен видовой состав ксилобионтного комплекса (индекс специфичности 0.65), где выявлено 72 вида, не найденных на других группах субстратов. Наименьшее число (10 уникальных видов) было отмечено в подстилочном комплексе (индекс специфичности 0.2).

7.1. Эпифитный комплекс видов. Видовое богатство и обилие видов миксомицетов во многом зависят от физических и химических свойств субстратов, особенно это касается эпифитного комплекса, так как в данном случае все стадии жизненного цикла миксомицетов проходят на одном субстрате. На состав и видовое богатство эпифитного комплекса большое влияние оказывает кислотность субстрата (Härkönen, Ukkola, 2000). Для эпифитного комплекса было отмечено 24 вида, не встречающихся на других субстратах (индекс специфичности 0.42).

На дендрограмме (рис. 5) показано, что виды миксомицетов, обитающие на коре сосны, выделяются в отдельный кластер, во многом это связано с кислотностью данного субстрата (среднее значение $pH = 5.8 \pm 0.05$).

Интересно отметить, что виды, обитающие на коре жимолости, также выделяются в отдельную группу, что вероятно связано с кислотностью (среднее значение $pH = 6.7 \pm 0.05$) и структурой коры (кора легко отделяется на отдельные свисающие ленты).

В районе исследования устойчивые связи с высшими растениями образуют *Trichia contorta* var. *karstenii* с *Populus tremula*, *Paradiacheopsis rigida* с *Pinus sylvestris*, *Licea testudinacea* с *Betula pendula*. Судить об устойчивости связей остальных видов с высшими сосудистыми растениями, хотя они и являются специфичными для определенных пород деревьев и кустарников, не представляется возможным, так как данные виды миксомицетов были отмечены однократно.

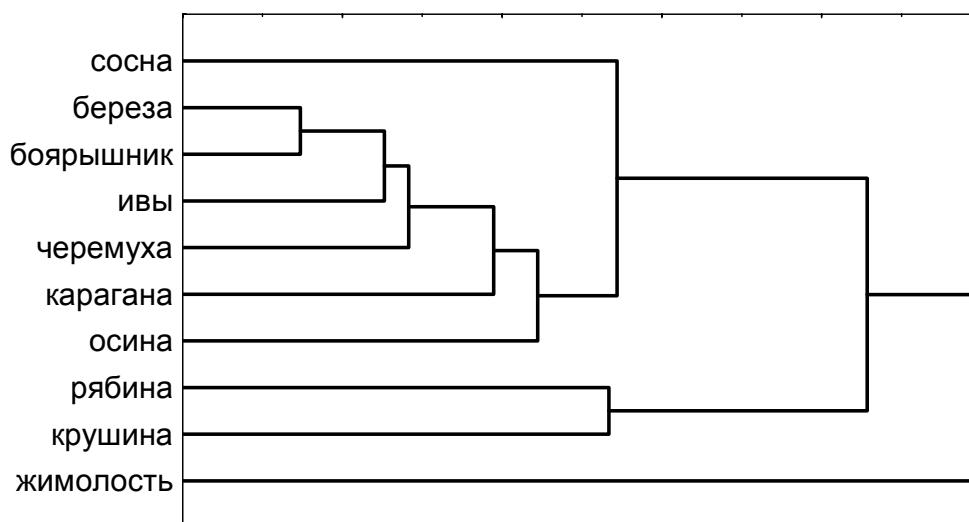


Рис. 5. Дендрограмма сходства видового состава миксомицетов на коре различных пород древесных растений и кустарников

7.2. Ксилобионтный комплекс видов. Проведенный анализ показал, что достаточно высокая степень сходства ($C_s > 0.45$) ксилобионтных миксомицетов наблюдается в двух парах: береза – сосна ($C_s = 0.51$); береза – осина ($C_s = 0.63$). Наименьшее сходство видового состава ксилобионтных миксомицетов ($C_s < 0,20$) выявлено в трех парах: сосна – черемуха ($C_s = 0.14$); сосна – ивы ($C_s = 0.05$); осина – ивы ($C_s = 0.16$). Сходство между комплексами видов, обитающих на коре березы и осины, во многом обусловлено близким значением кислотности этих двух субстратов.

7.3. Подстилочный комплекс видов. На дендрограмме (рис. 6) сходства, построенной на основе коэффициента Серенсена-Чекановского, показано, что комплекс миксомицетов на опаде растений распадается на 2 кластера: 1) включающий обитателей опада осины, березы, сосны, черемухи, боярышника и 2) включающий обитателей опада ивы, крушины, караганы и трав. В свою очередь, первый кластер разбивается на 2 группы: 1) включающую обитателей опада березы и осины; 2) включающую обитателей черемухи и боярышника. Подобную структуру дендрограммы можно интерпретировать как результат близких значений кислотности соответствующих групп субстратов. Комплекс видов, обитающих на опаде сосны (хвоя, шишки, $pH = 5.7-6.1$), располагается на дендрограмме довольно обособленно. Это связано с тем, что данный субстратный комплекс формируют ацидотолерантные подстилочные виды.

7.4. Основные древесные породы как фактор дифференциации субстратных комплексов миксомицетов. К основным древесным породам в районе исследования относятся: сосна – *Pinus sylvestris*, береза – *Betula pendula* и осина – *Populus tremula*. На субстратах основных лесообразующих пород (кора,

гнилая древесина и опад) нами было собрано 1463 образца (81.7 % от общего числа образцов). В данном случае под образцом понимается колония спорангиев, образовавшаяся из одного плазмодия.

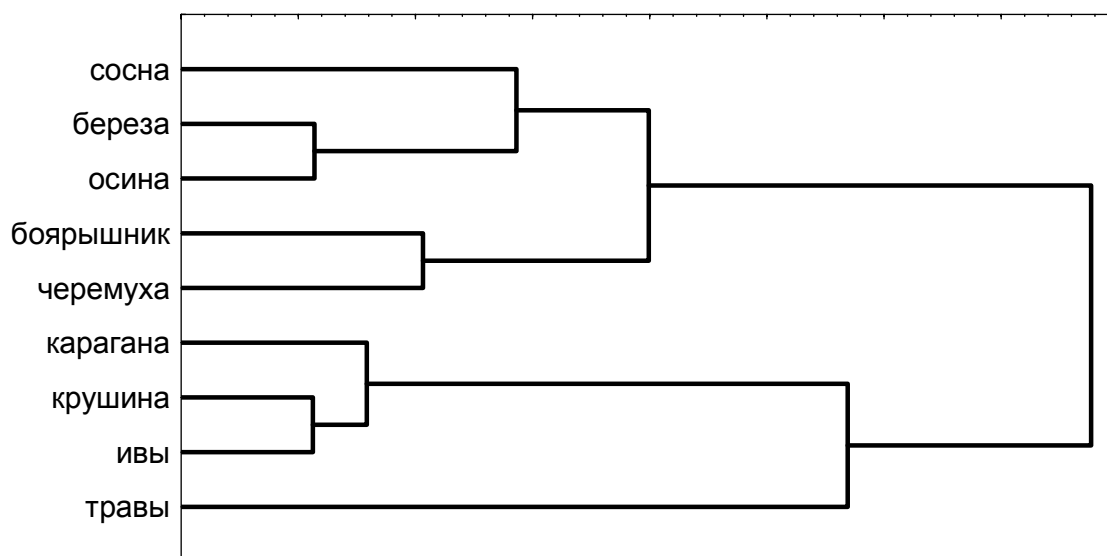


Рис. 6. Дендрограмма сходства видового состава миксомицетов на опаде различных древесных растений и на опаде трав

Анализ сходства комплексов миксомицетов на субстратах – производных основных древесных пород на основе коэффициента Серенсена-Чекановского показал достаточно высокую степень сходства в 5 сравниваемых парах: 1) ксилобионтный комплекс на гнилой древесине осины – ксилобионтный комплекс на гнилой древесине березы ($C_s = 0.63$); 2) подстилочный комплекс на опаде осины – подстилочный комплекс на опаде березы ($C_s = 0.52$); 3) ксилобионтный комплекс на гнилой древесине сосны – ксилобионтный комплекс на гнилой древесине березы ($C_s = 0.51$); 4) эпифитный комплекс миксомицетов на коре сосны – эпифитный комплекс миксомицетов на коре березы ($C_s = 0.49$); 5) эпифитный комплекс миксомицетов на коре осины – эпифитный комплекс миксомицетов на коре березы ($C_s = 0.42$). Наименьшее сходство видового состава миксомицетов ($C_s = 0.04–0.10$) выявлено в 9 парах, где низкий уровень сходства вероятно связан с приуроченностью ряда миксомицетов не столько к виду древесной породы, сколько к другим факторам микроместообитания (например, значению рН и способности субстрата удерживать воду).

7.5. Сравнительный анализ ксилобионтного, эпифитного и подстилочного комплексов видов. Проведенный анализ показал, что достаточно высокая степень сходства видового состава ($C_s = 0.47$) наблюдается между эпифитным и подстилочными комплексами. Наименьшее сходство отмечено для пары эпифитный – ксилобионтный комплексы ($C_s = 0.23$). Сходство ви-

дового состава между подстилочным и ксилобионтным комплексами составило $C_s = 0.35$.

Достаточно большое сходство таксономической структуры на уровне семейств отмечается между эпифитным и подстилочным комплексами, где к ведущим семействам относятся *Physaraceae*, *Stemonitidaceae*, *Trichiaceae* и *Didymiaceae*.

Наибольшее число видов во всех комплексах выявлено в семействе *Physaraceae*. Это связано как с объемом самого таксона, так и с особенностями экологии его представителей. Доля семейства *Didymiaceae* значительно увеличивается в подстилочном субстратном комплексе, где оно занимает второе место по числу видов (рис. 7).

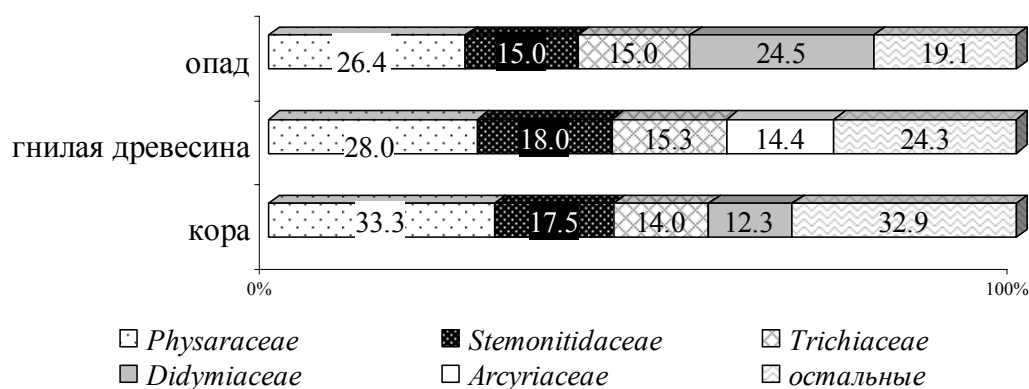


Рис. 7. Распределение ведущих семейств миксомицетов в различных субстратных комплексах сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья (в % от числа видов, выявленных в каждом субстратном комплексе)

Семейство *Stemonitidaceae* занимает второе место в эпифитном субстратном комплексе по числу видов за счет родов *Comatricha* (4 вида) и *Paradiacheopsis* (3 вида). Многие виды этих родов являются облигатными эпифитами и выявляются «методом влажной камеры» на коре живых деревьев.

Самым высоким таксономическим богатством обладает биота миксомицетов ксилобионтного субстратного комплекса (табл. 4).

Для выявления связи отдельных видов миксомицетов по отношению к типу субстрата нами был проведен канонический анализ соответствий (ССА, canonical correspondence analysis). Результаты канонического анализа соответствий, полученные на основе оценки обилия спорофоров миксомицетов в образцах субстратов, инкубированных во влажных камерах, представлены на рис. 8. На коре живых деревьев и кустарников формируется весьма разнообразный и богатый комплекс видов, многие из которых являются облигатными эпифитами (*Echinostelium apitectum* K. D. Whitney, *Licea parasitica* (Zukal) G. W. Martin, *Paradiacheopsis solitaria* (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek., *Physarum crateriforme* Petch, *Trichia contorta* var. *karstenii* (Rostaf.) Ing). Наибольшее обилие во всех комплексах отмечено для *Arcyria cinerea* (Bull.) Pers.

Пропорции биоты миксомицетов в различных субстратных комплексах

Сравниваемые категории	Субстратные комплексы			Всего
	эпифитный	ксилобионтный	подстилочный	
Количество образцов	630	908	250	1788
Число порядков	5	6	5	6
Число семейств	10	10	10	12
Число родов	23	31	22	35
Число видов	57	111	53	159
Среднее число видов в семействе	5.7	11.1	5.3	13.3
Среднее число видов в роде	2.5	3.6	2,4	4,54
Индекс альфа-разнообразия	3.07	3.94	3.27	4.2
Индекс доминирования	0.07	0.03	0.06	0.02
Число видов выявленных в поле/число видов во «влажных камерах»	4/53	111/0	25/34	115/65
Индекс специфичности видового состава	0.42	0.65	0.2	–

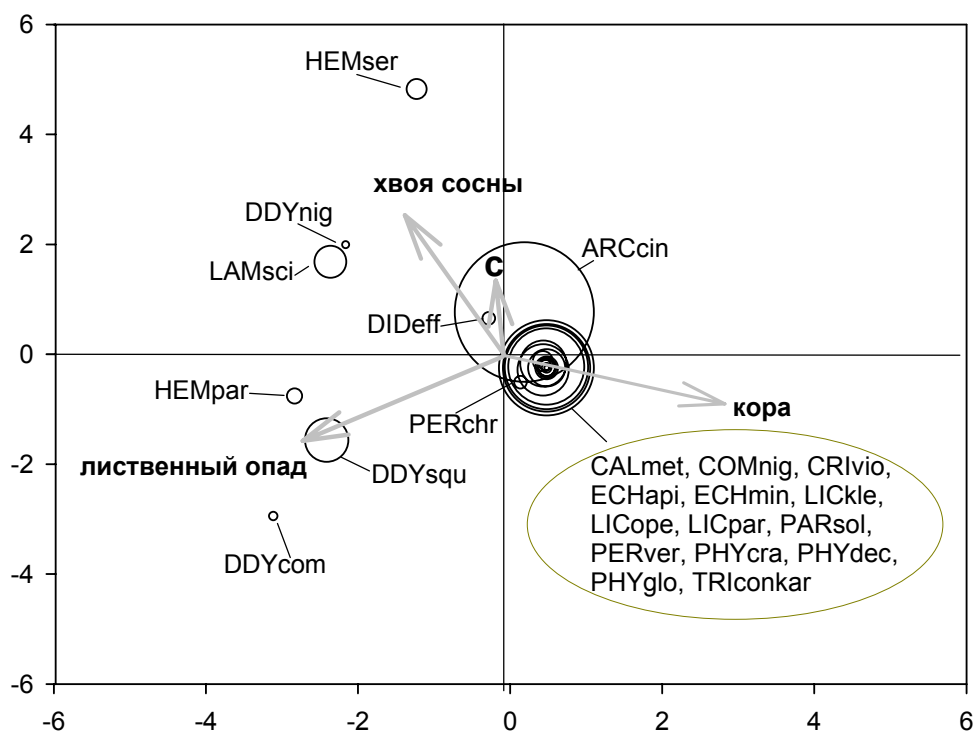


Рис. 8. Графическое представление результатов канонического анализа соответствий распределения 23 видов миксомицетов по типам субстрата. Размер окружностей пропорционален частоте встречаемости вида. Акронимы видов: HEMser – *Hemitrichia serpula*, DDYnig – *Didymium nigripes*, LAMsci – *Lamproderma scintillans*, DIDEff – *Diderma effusum*, HEMpar – *Hemitrichia pardina*, PERchr – *Perichaena chrysosperma*, DDYsqu – *Didymium squamulosum*, DDYcom – *Didymium comatum*, ARCcin – *Arcyria cinerea*, CALmet – *Calomyxa metallica*, COMnig – *Comatricha nigra*, CRivio – *Cribraria violacea*, ECHapi – *Echinostelium apitectum*, ECHmin – *Echinostelium minutum*, LICKle – *Licea kleistobolus*, LICope – *Licea operculata*, LICpar – *Licea parasitica*, PARsol – *Paradiacheopsis solitaria*, PERver – *Perichaena vermicularis*, PHYcra – *Physarum crateriforme*, PHYdec – *Physarum decipiens*, PHYglo – *Physarum globuliferum*, TRIconkar – *Trichia contorta* var. *Karstenii*

Комплекс видов, развивающихся на листовом опаде, стоит достаточно обосновано, что, вероятно, связано с узкой субстратной приуроченностью некоторых видов (*Hemitrichia pardina* (Minakata) Ing, *Didymium squamulosum* (Alb. et Schwein.) Fr., *D. comatum* (Lister) Nann.-Bremek.). При этом многие виды встречаются с равной частотой как на опаде хвойных растений, так и на листовом опаде (*Didymium nigripes* (Link) Fr., *Lamproderma scintillans* (Berk. et Broome) Morgan, *Diderma effusum* (Schwein.) Morgan).

ГЛАВА 8. ФЕНОЛОГИЯ МИКСОМИЦЕТОВ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ПРАВОБЕРЕЖНОЙ ЧАСТИ ВЕРХНЕГО ПРИОБЬЯ

Сроки спороношения в природе – важная характеристика биологии миксомицетов, но для их определения требуются специальные длительные региональные исследования в разное время вегетационного периода. С этой целью на протяжении нескольких лет нами проводились наблюдения в некоторых участках сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья. Для анализа было отобрано 908 образцов миксомицетов, принадлежащих 115 видам.

Проведенный анализ показал, что в районе исследования пик спороношения большинства видов приходится на начало лета (май – июль) и середину осени (вторая половина сентября, октября). В июле наблюдается резкое снижение спороношения большинства видов, что связано с повышением температуры до 30°C и выше, при этом количество осадков резко снижается, тогда как в конце мая начале июня наоборот осадки превышают возможное испарение, такая же ситуация наблюдается и во второй половине сентября – октября. На рис. 9 показана динамика спороношения представителей разных порядков миксомицетов в течение года. Как видно из графика, в июле месяце наблюдается резкое снижение спороношения миксомицетов всех порядков. Пик спороношения у представителей порядка *Trichiales* в районе исследования приходится на май и октябрь, вероятно это связано с преобладанием в этом порядке гидрофилов и криофилов, обитающих в местах с повышенной влажностью и спороносящими при относительно низких температурах (до 15°C). Представители порядка *Physarales* массово развиваются в июне и в октябре. Фенология видов порядков *Stemonitales* и *Liceales* во многом схожа, наблюдается 3 пика спороношения – май-июнь, август и октябрь. У представителей порядков *Ceratiomyxales* и *Echinosteliales* массовое спороношение наблюдается в мае, июне и августе. Такая тенденция вероятно связана с предпочтением достаточного увлажнения в сочетании с нерезким колебанием среднесуточных температур.

Отдельно были изучены пики спороношения 10 часто встречающихся видов миксомицетов. Пример фенологии двух видов представлен на пиктограмме (рис. 10), где показано, что у *Physarum notabile* T. Macbr. пики спороношения приходятся на июнь, май, сентябрь и октябрь, а у *Trichia varia* (Pers. ex J. F. Gmel.) Pers. массовое спороношение наблюдается в октябре.

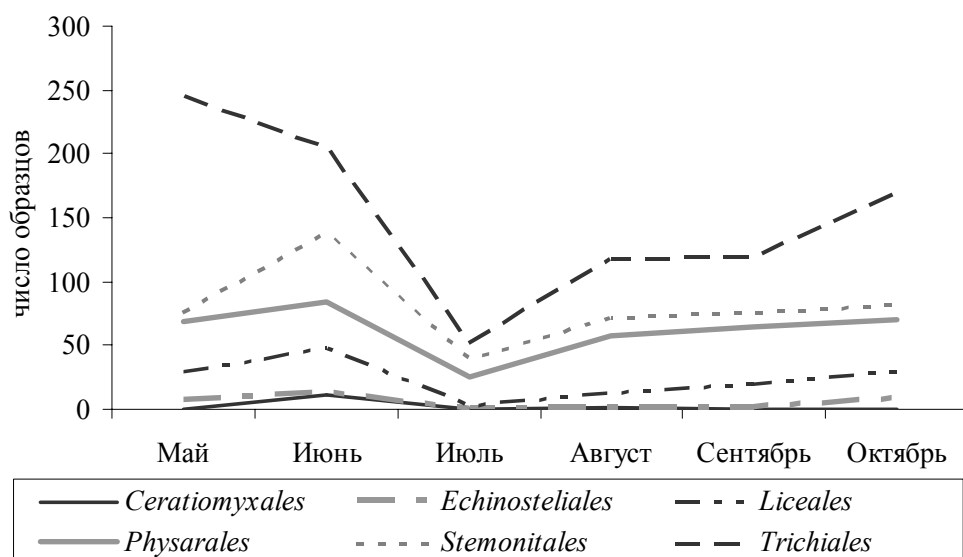


Рис. 9. Динамика спороношения представителей разных порядков в течение года

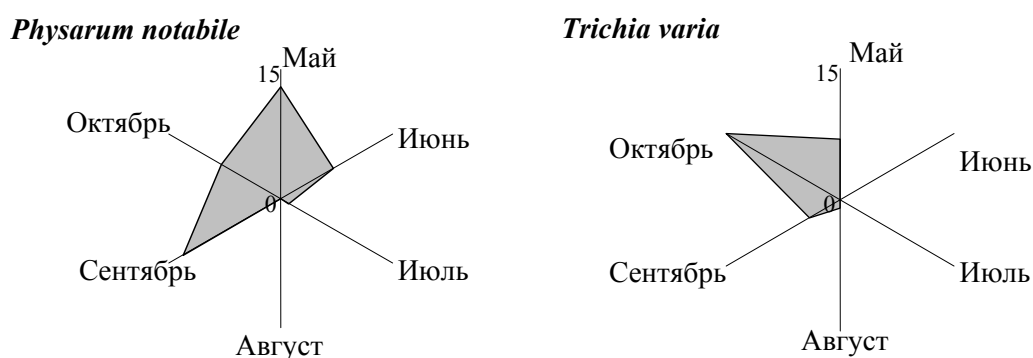


Рис. 10. Полигональные графики, показывающие фенологию спороношения некоторых часто встречающихся в районе исследования видов миксомицетов

ВЫВОДЫ

1. В результате исследований выявлено 159 видов миксомицетов, относящихся к 35 родам, 12 семействам, 6 порядкам, что составляет около 50 % от всех видов, известных на территории России. Для района исследования впервые отмечено 159 видов, из них 66 впервые найдены в Алтайском крае, 119 – в Новосибирской области и 17 – в России.

2. Таксономическая структура исследованной биоты миксомицетов типична для лесостепной зоны. Наибольшим видовым разнообразием характеризуются порядки *Physarales* (63 вида/39.6 % от общего числа видов) и *Trichiales* (40 видов/25.1 %).

3. Значения пропорций семейств *Physaraceae/Trichiaceae + Arcyriaceae* и *Cribrariaceae/Trichiaceae + Arcyriaceae* также указывают на лесостепной харак-

тер изученной биоты миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья.

4. Анализ дифференциации таксономической структуры биоты миксомицетов в различных субформациях сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья показал возрастание таксономического разнообразия в ряду: сухие сосновые леса (57 видов, 25 родов, 11 семейств), березово-сосновые (101 вид, 31 род, 12 семейств), осиново-березово-сосновые (118 видов, 33 рода, 12 семейств).

5. Видовое богатство миксомицетов субстратных комплексов возрастает в ряду от подстилочного (53 вида) к эпифитному (57 видов) и к ксилобионтному (111 видов). Наиболее специфичен видовой состав ксилобионтного комплекса, где выявлено 72 вида, не найденных на других субстратах. Наименьшее число (10) специфичных видов было отмечено в подстилочном комплексе. Для эпифитного комплекса было отмечено 24 вида, не встречающихся на других субстратах.

6. В районе исследования были выявлены устойчивые связи эпифитных миксомицетов с определенными видами сосудистых растений: *Trichia contorta* var. *karstenii* с *Populus tremula*, *Paradiacheopsis rigida* с *Pinus sylvestris*, *Licea testudinacea* с *Betula pendula*.

7. Пик спороношения большинства выявленных видов миксомицетов в районе приходится на периоды: весна – начало лета и конец лета – начало осени, когда наблюдается оптимальное соотношение температуры и влажности.

К видам с ранней споруляцией можно отнести *Lamproderma arcyrioides* (Sommerf.) Rostaf., образующую спорангии ранней весной на границе с тающим снегом.

СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Власенко А.В. Ксилобионтные миксомицеты лесных сообществ юга Западной Сибири // Теоретические и прикладные аспекты рационального использования и воспроизводства недревесной продукции леса / Материалы Международной научно-практической конференции. Гомель, 2008. С. 135–139.

2. Власенко А.В. История изучения миксомицетов на территории Западной Сибири // Современная микология в России / Тез. докл. 2-го съезда микологов России. М., 2008. Т. 2. С. 56–57.

3. Власенко А.В. Некоторые морфологические особенности рода *Arcyria* Wigg // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии / Материалы 7-й Международной научно-практической конференции. Барнаул, 2008. С. 32–35.

4. Власенко А.В. Предварительные данные о миксомицетах Алтайского края // Биоразнообразие, проблемы экологии Горного Алтая и сопредельных регионов: настоящее, прошлое, будущее / Материалы Международной конференции. Горно-Алтайск, 2008. С. 205–208.

5. Власенко В.А., Власенко А.В., Егорова А.В. Афиллофоровые грибы и миксомицеты – индикаторы оценки состояния лесных экосистем заказников «Кудряшовский бор» и

«Центральный» Новосибирской области // Проблемы и перспективы территориальной охраны природы в Новосибирской области и сопредельных регионах / Материалы научно-практической конференции. Новосибирск, 2008. С. 26–28.

6. Власенко А.В. Миксомицеты Новосибирского Академгородка и его окрестностей, выявленные методом «влажной камеры» // Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии / Материалы Всероссийской конференции. Новосибирск, 2009. С. 42–44.

7. Новожилов Ю.К., Шнитлер М., Власенко А.В., Фефелов К.А. Миксомицеты Алтая: таксономическое и экологическое разнообразие // «Изучение грибов в биогеоценозах» / Материалы 5-й Международной конференции. Пермь, 2009. С. 172–175.

8. Власенко А.В. Влияние кислотности субстрата на видовой состав миксомицетов порядка *Physarales* сосновых лесов правобережья Верхнего Приобья // VIII Международная научно-практическая конференция «Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии» / Материалы 8-й Международной научно-практической конференции. Барнаул, 2009. С. 388–390.

9. Власенко А.В., Новожилов Ю.К. Редкие и новые виды миксомицетов (*Mухomycetes*) России из сосновых лесов правобережья Верхнего Приобья // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44. Вып. 2. С. 99–108. (Реценз.)

10. Власенко А.В., Новожилов Ю.К. Миксомицеты Тигирекского заповедника // Тр. заповедника «Тигирекский». 2010. Вып. 3. С. 10–12.

11. Novozhilov Y.K., Schnittler M., Vlasenko A.V., Fefelov K.A. Mухomycete diversity of the Chuyskya depression (southern Altay Mts., Russia) // Микология и фитопатология. 2009. Т. 43. Вып. 6. С. 522–534. (Реценз.)

12. Novozhilov Y.K., Schnittler M., Vlasenko A.V., Fefelov K.A. Mухomycete diversity of the Altay Mts. (southwestern Siberia, Russia) // Mycotaxon. 2010. Vol. 111. P. 91–94.