

Закономерности топической приуроченности свободноживущих протистов (Мухомycetes), обитающих на мертвой древесине

А. В. ВЛАСЕНКО¹, Ю. К. НОВОЖИЛОВ², М. ШНИТТЛЕР³, В. А. ВЛАСЕНКО¹, М. А. ТОМОШЕВИЧ¹

¹ Центральный сибирский ботанический сад СО РАН
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101
E-mail: anastasiatix81@mail.ru

² Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН
197376, Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, 2

³ Институт ботаники и ландшафтной экологии, университет Эрнста Морица Арндта
Зольдманштрассе 15, Д-17487, Грайфсвальд, Германия

Статья поступила 12.02.2018

Принята к печати 22.03.2018

АННОТАЦИЯ

Изучено влияние степени разложения и кислотности древесины, а также освещенности микроместообитания на видовой состав, обилие и встречаемость миксомицетов ксилобионтного комплекса лесных сообществ Сибири (Республика Горный Алтай, Алтайский край, Новосибирская обл.). Работа основана на изучении 1777 образцов плодовых тел (спорофоров) миксомицетов (Мухомycetes).

В результате анализа данных для сообществ миксомицетов ксилобионтного субстратного комплекса отмечено наличие сукцессионных рядов, которые четко коррелируют со степенью разложения древесины. Изучение распределения видового состава слизевиков на древесине различной степени разложения показало, что максимальное число видов зафиксировано на валежных стволах, где древесина средней плотности и кора уже легко отделяется (W3). Наименьшая специфичность и разнообразие видового состава отмечены на валежных стволах деревьев с очень плотной древесиной и плотно прилегающей корой (W1), которые обладают низкой гигроскопичностью, а плотно прилегающая кора и практически неповрежденная древесина, содержащая большое количество лигнина, препятствуют проникновению в толщу ствола плазмодиев и миксамеб миксомицетов.

Изучение расположения колоний миксомицетов по отношению к уровню освещенности показало, что наибольшее число видов обитает на торцевых, боковых и нижних частях валежных стволов древесных растений. Наименьшая специфичность и наименьшее разнообразие видового состава слизевиков отмечены на верхних, обращенных к солнцу, частях валежных стволов деревьев. Исключение составляют виды с крупными плодовыми телами, например, такие как *Fuligo septica*, *Reticularia splendens*, которые чаще всего отмечаются именно на верхних обращенных к солнечному свету частях валежных стволов древесных растений.

Для района исследования выявлен комплекс видов, приуроченных к древесине хвойных пород деревьев. Отмечено, что ацидофильность миксомицетов из родов *Comatricha* и *Cribraria* прослеживается как в ксилобионтном, так и в эпифитно-кортикулоидном субстратных комплексах.

Ключевые слова: древесная растительность, ксилобионты, миксомицеты, слизевики, факторы среды, экология.

Миксомицеты (слизевики) – спорообразующие свободноживущие грибообразные протисты, обитающие во всех наземных биомах, где есть живые растения или мертвые растительные остатки. К настоящему времени в мире выявлено порядка 1000 морфовидов миксомицетов. В лесных биоценозах они обитают на древесных остатках, мхах, лишайниках, старых плодовых телах афиллофоровидных грибов, в листовом опаде и почве [Stephenson, 2004; Rollins, Stephenson, 2011; Loganathan, 2016].

Особую группу составляют эпифитно-кортикулоидные виды миксомицетов, заселяющие складки коры живых древесных растений. В степях и пустынях из-за отсутствия других типов субстрата слизевики обитают в подстилке, на стеблях многолетних полукустарничков и выветрившемся помете растительноядных животных. Преимущественно в горах обитают криотолерантные нивальные виды, способные образовывать спорофоры рядом с тающим снегом.

К настоящему времени накоплен достаточно большой материал по видовому разнообразию миксомицетов как отдельных локальных биот, так и крупных биогеоценозов, значительно меньше сведений имеется об их экологических предпочтениях. В последние годы все больший интерес вызывает изучение влияния параметров микроместообитания, включая древесные остатки, на обилие, встречаемость и видовой состав слизевиков [Cavalcanti, Mobin, 2004; Schnittler et al., 2006; Stephenson et al., 2008; Clissmann et al., 2015; Takahashia, Narakonb, 2016]. В данной работе впервые в России изучены закономерности распределения морфовидов миксомицетов на крупном валеже на основе анализа встречаемости колоний спорофоров в зависимости от разной стадии разложения древесины, уровня кислотности субстрата (рН), а также расположения спорофоров к источнику света.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Изучение видового состава миксомицетов проводили как маршрутным методом, так и при помощи культивирования миксомицетов на субстратах во “влажных камерах”. Сбор

спорофоров миксомицетов и отбор проб валежной древесины осуществляли при обследовании лесных растительных сообществ как горных, так и равнинных территорий трех субъектов Российской Федерации (Республика Алтай, Алтайский край, Новосибирская обл.) в период с 2008 по 2017 г. Всего выявлено 1777 колоний миксомицетов (образцов). Под колонией понимается один или несколько спорофоров, развившихся предположительно из одного плазмодия.

При сборе образцов спорофоров и отборе проб древесины учитывали и фиксировали следующие параметры: видовую принадлежность слизевика, таксон древесного растения, степень разложения древесины, экспозицию колонии спорофоров по отношению к свету (топическая приуроченность). Для статистических расчетов все вышеуказанные данные заносили в созданную базу данных в программе Excel.

Степень разложения стволов древесных растений оценена по шкале от одного до пяти, где W1 – валежное дерево с плотно прилегающей и практически не имеющей видимых повреждений корой и очень плотной древесиной, W2 – имеются повреждения коры, она частично отходит, древесина очень плотная, W3 – наблюдаются значительные повреждения коры, кора легко отделяется, древесина средней плотности, W4 – кора практически отсутствует, древесина мягкая, легко разделяется на отдельные волокна, W5 – кора полностью отсутствует, древесина очень мягкая, легко разделяется на отдельные волокна даже без использования режущих предметов.

Обследовали валежные стволы лиственных древесных растений родов *Acer* L., *Alnus* Mill., *Betula* L., *Malus* Mill., *Padus* Mill., *Populus* L., *Salix* L., *Sorbus* L., *Tilia* L., а также хвойных древесных растений родов *Abies* Mill., *Larix* Mill., *Picea* A. Dietr., *Pinus* L.

Экспозиция по отношению к свету оценивалась по расположению колонии спорофоров миксомицетов на валежном стволе: А – нижняя соприкасающаяся с почвой часть ствола (наименее освещенная), В – боковая часть ствола, С – торцевая часть, D – верхняя часть ствола (наиболее освещенная).

Сбор спорофоров миксомицетов в поле проводили по стандартной методике [Власен-

ко, Новожилов, 2012]. Для каждого образца фиксировали следующие сведения: субстрат, контакт субстрата с грунтом, характер освещения, степень разложения и размер древесных остатков, экспозицию колонии спорофоров на субстрате. Кроме сбора спорофоров миксомицетов в поле также использован метод “влажных камер” [Gilbert, Martin, 1933], при котором в полевых условиях проводили отбор проб гнилой древесины. В лаборатории пробы помещали в чашки Петри и инкубировали при комнатной температуре и рассеянном свете в течение 2 мес.

Анализ альфа-разнообразия включал оценку видового богатства и выравненность [Василевич, 1992], которая рассчитана с помощью индекса разнообразия Шеннона, вычисляемого по формуле:

$$H = -\sum p_i \log_2 p_i,$$

где p_i – относительное обилие каждого вида, равное n_i/N ; n_i – число регистраций (записей) каждого вида в базе данных; N – общее число записей всех видов в анализируемом наборе данных [Shannon, Weaver, 1963; Magurran, 1988, 2004].

В данной работе использовался индекс Симпсона, который описывает вероятность принадлежности любых двух особей, случайно отобранных из неопределенно большого сообщества, к разным видам формулой $D = \sum p_i^2$, где p_i – доля особей i -го вида.

Сравнение видового состава различных группировок миксомицетов проводили с помощью коэффициента сходства Серенсена – Чекановского. На основе индексов Серенсена – Чекановского, рассчитанных в программе Statistica 8 построили дендрограммы. Для этого применяли метод иерархического агломеративного семейства (метод Варда), при котором внутри кластеров оптимизируется минимальная дисперсия, в итоге создаются кластеры приблизительно равных размеров. В качестве меры различия использовали квадратичное евклидово расстояние, которое способствует увеличению контрастности кластеров.

РЕЗУЛЬТАТЫ

На гнилой древесине различной степени сохранности (W1–W5) выявлено 152 вида сли-

зевиков из 12 семейств и 39 родов [Novozhilov et al., 2010; Власенко, Новожилов, 2011, 2012; Власенко и др., 2013]. Ядро биоты миксомицетов ксилобионтного комплекса на изучаемой территории составляет 21 вид, встречаемость которых равна 1,5 % или более от общего числа записей (регистраций) в базе данных. К ним относятся: *Arcyria cinerea* (Bull.) Pers., *A. incarnata* (Pers. ex J. F. Gmel.) Pers., *A. stipata* (Schwein.) Lister, *Ceratiomyxa fruticulosa* (O. F. Mull.) T. Macbr., *Comatricha nigra* (Pers. ex J. F. Gmel.) J. Schröt., *Cribraria cancellata* (Batsch) Nann.-Bremek., *C. microcarpa* (Schrad.) Pers., *Fuligo septica* (L.) F. H. Wigg., *Hemitrichia calyculata* (Speg.) M. L. Farr, *H. clavata* (Pers.) Rostaf., *Lycogala epidendrum* (L.) Fr., *Metatrichia vesparia* (Batsch) Nann.-Bremek. ex G. W. Martin et Alexop, *Physarum album* (Bull.) Chevall., *Ph. notabile* T. Macbr., *Stemonitis axifera* (Bull.) T. Macbr., *S. fusca* Roth, *Stemonitopsis typhina* (F. H. Wigg.) Nann.-Bremek., *Trichia decipiens* (Pers.) T. Macbr., *T. favoginea* (Batsch) Pers., *T. scabra* Rostaf., *T. varia* (Pers. ex J. F. Gmel.) Pers.

Вклад группировок миксомицетов, обитающих на древесине различной степени разложения (W1–W5), в формирование ядра биоты неравноценен. Например, для наиболее часто встречающегося вида – *Metatrichia vesparia* отмечена следующая частота встречаемости: W1 – нет образцов, W2 – два образца, W3 – 92, W4 – 26, W5 – 12 образцов. Для *Lycogala epidendrum* отмечена идентичная тенденция: W1 – нет образцов, W2 – три образца, W3 – 63, W4 – 19, W5 – 12 образцов.

Анализ распределения видового состава слизевиков на древесине различной степени разложения показал, что максимальное число видов (119) отмечено на валежных стволах (W3), где древесина средней плотности и кора уже легко отделяется (табл. 1). Тогда как на валежных стволах деревьев (W1) с очень плотной древесиной и плотно прилегающей корой обнаружено наименьшее число видов (16 видов).

Изучение расположения колоний миксомицетов по отношению к уровню освещенности солнечным светом показало, что наибольшее число видов (110) выявлено на торцевых частях валежных стволов древесных растений, а наименьшее (66) – обнаружено на

Т а б л и ц а 1

Корреляция разнообразия миксомицетов со степенью разложения древесины

Сравниваемые параметры	Степень разложения древесины				
	W1	W2	W3	W4	W5
Число видов	16	46	119	97	67
Индекс разнообразия Шеннона	1,5	1,0	3,6	3,6	3,0
Индекс доминирования Симпсона	0,020	0,001	0,026	0,016	0,020
Число уникальных видов/индекс уникальности	0/0	3/0,07	34/0,3	14/0,1	4/0,06

верхних наиболее освещенных частях стволов. Наименьшее значение индекса Шеннона и наибольшее значение индекса Симпсона отмечено для нижней и верхней частей стволов. Таким образом, оптимальное место для развития спорофоров миксомицетов – это средняя и торцевая часть валежных стволов древесных растений, тогда как на верхней и нижней развиваются маловидовые комплексы, но с большой долей видов-доминантов (табл. 2).

Отдельно проведено изучение распределения выявленных видов миксомицетов в зависимости от принадлежности субстрата к

хвойным или лиственным древесным растениям. Из 1777 колоний миксомицетов для 1745 идентифицирована принадлежность субстрата (валежной древесины) к хвойным или лиственным породам. Для района исследования выявлено, что среднее значение водородного показателя (рН) древесины хвойных пород – 5,6, тогда как лиственных – 6,9.

На древесных остатках лиственных пород обнаружено 96 видов миксомицетов, принадлежащих 30 родам из девяти семейств, на хвойных – 127 видов, принадлежащих 37 родам из 12 семейств (табл. 3). На гнилой

Т а б л и ц а 2

Разнообразие миксомицетов на различных участках крупного валежа в зависимости расположения спорофоров по отношению к источнику света

Сравниваемые параметры	Степень			
	А	В	С	Д
Число видов	79	72	110	66
Индекс разнообразия Шеннона	3,7	3,8	4,0	3,6
Индекс доминирования Симпсона	0,04	0,03	0,02	0,04
Число уникальных видов/индекс уникальности	14/0,2	30/0,4	13/0,1	9/0,1

П р и м е ч а н и е. А – нижняя соприкасающаяся с почвой часть ствола (наименее освещенная), В – боковая часть ствола, С – торцевая часть, Д – верхняя часть ствола (наиболее освещенная)

Т а б л и ц а 3

Биоразнообразие миксомицетов на валежных стволах лиственных и хвойных пород древесных растений

Сравниваемые параметры	Древесина	
	лиственных пород деревьев	хвойных пород деревьев
Число видов	96	127
Индекс разнообразия Шеннона	3,7	4,2
Индекс доминирования Симпсона	0,04	0,02
Число уникальных видов/индекс уникальности	25/0,3	51/0,4

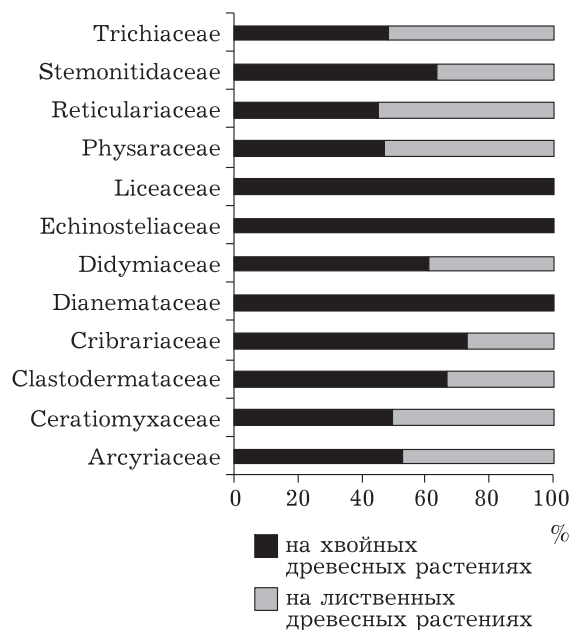


Рис. 1. Представленность различных семейств миксомицетов на гнилых остатках лиственных и хвойных пород деревьев

древесине лиственных пород древесных растений не выявлено представителей семейств Dianemataceae, Echinosteliaceae, Liceaceae (рис. 1).

Индекс разнообразия Шеннона для сообществ миксомицетов, развивающихся на древесине хвойных пород, составил 4,2, индекс доминирования Симпсона – 0,02, соответственно, для сообществ миксомицетов развивающихся на гнилой древесине лиственных пород древесных растений индекс разнообразия Шеннона – 3,7, индекс доминирования Симпсона – 0,04. Таким образом, наибольшее биоразнообразие миксомицетов выявлено на древесине хвойных пород деревьев, тогда как на древесине лиственных развиваются бедные по числу видов комплексы миксомицетов, но с большой долей видов-доминантов (см. табл. 3).

ОБСУЖДЕНИЕ

Известно, что разлагающаяся древесина является гетерогенным субстратом и важной средой обитания многих видов микро- и макроорганизмов в лесных сообществах [Boddy, 2001; Siitonen, 2001; Harmon et al., 2004; Brassard et al., 2008; Van der Wal et al., 2013;

Yamashita et al., 2015; Cline et al., 2018]. Свойства разлагающейся древесины различны среди древесных пород и изменяются в процессе распада [Stokland et al., 2012]. Количество видов миксомицетов, обитающих в/на гниющей древесине, может изменяться в зависимости от стадии ее разложения, поэтому обследованы валежные стволы древесных растений разной степени разложения древесины, а также проведен отбор проб древесины для постановки опытов с “влажными камерами”.

Метод “влажных камер” хорошо зарекомендовал себя при изучении биоразнообразия миксомицетов, развивающихся на коре живых древесных растений. Однако он малопригоден для изучения биоразнообразия миксомицетов ксилобионтного комплекса. Отмечено, что на образцах гнилой древесины во “влажных камерах” формируется мало видов данного комплекса, иногда развиваются виды других субстратных комплексов, например, *Echinostelium corynophorum* K. D. Whittney, споры которого могли случайно попасть с рядом стоящего живого дерева. Таким образом, данный метод не получил широкого применения при проведении данных исследований. При этом замечено, что слизевики ксилобионтного комплекса часто не образуют спорофоры во “влажных камерах”, а плазмодий переходит в стадию склероция или погибает.

Наибольшей уникальностью видового состава обладает комплекс миксомицетов, выявленный на валежных стволах (W3), где древесина средней плотности и кора уже легко отделяется (см. табл. 1). При этом отмечено, что высокое видовое разнообразие здесь во многом обусловлено наличием редких видов. Гнилая древесина средней плотности хорошо задерживает влагу из атмосферных осадков [Kielak et al., 2016], а наличие легко отделяющейся коры способствует развитию под ней плазмодиев многих представителей семейства Trichiaceae Chevall. Таким образом, наличие коры в данном случае увеличивает число доступных микроместобитаний, а хорошая влагоудерживающая способность мягкой древесины предоставляет оптимальный уровень увлажнения субстрата для развития трофических стадий миксомицетов.

В настоящее время существует пока еще не подтвержденная гипотеза о том, что миксомицеты способны разрушать структурные полисахариды растительной ткани, такие как целлюлоза, пектин и лигнин, так как известно, что они продуцируют внеклеточную амилазу [Mubarak, Kalyanasundaram, 1991; Lima, Cavalcanti, 2015] и деградируют сложные соединения [Madelin, 1984]. Таким образом, уменьшение видового разнообразия миксомицетов на сильно разложившихся древесных остатках, вероятно, связано с конкуренцией за пищевые ресурсы между миксомицетами и дереворазрушающими грибами различных таксонов.

Наименьшая специфичность и разнообразие видового состава отмечена на валежных стволах деревьев с очень плотной древесиной и плотно прилегающей корой (W1). Такие древесные остатки плохо задерживают влагу из атмосферных осадков, а плотно прилегающая кора и практически неповрежденная древесина, содержащая большое количество лигнина, препятствует проникновению в толщу ствола плазмодиев и миксамеб миксомицетов. Как известно, при возрастании специфичности среды уменьшается абсолютное и относительное число редких малочисленных видов, в результате чего снижается общее богатство. При этом возрастает доля (но не абсолютное число) массовых и обычных видов. Это в частности отмечено для сосудистых растений Арктики [Матвеева, 1998]. Миксомицеты в этом отношении не являются исключением. На дендрограмме сходства, построенной на основе коэффициентов Серенсена – Чекановского показано, что биота миксомицетов на валежных стволах деревьев с очень плотной древесиной и плотно прилегающей корой (W1) выделяется в отдельный кластер (рис. 2). Наибольшее сходство отмечается между комплексами миксомицетов, обитающих на древесине валежных стволов, где имеются значительные повреждения коры, она легко отделяется, древесина средней плотности (W3) и на древесине валежных стволов, где кора практически отсутствует, древесина мягкая, легко разделяется на отдельные волокна (W4). Это связано с тем, что это последовательные стадии разложения древесины и видовой состав миксомицетов сменяется постепенно.

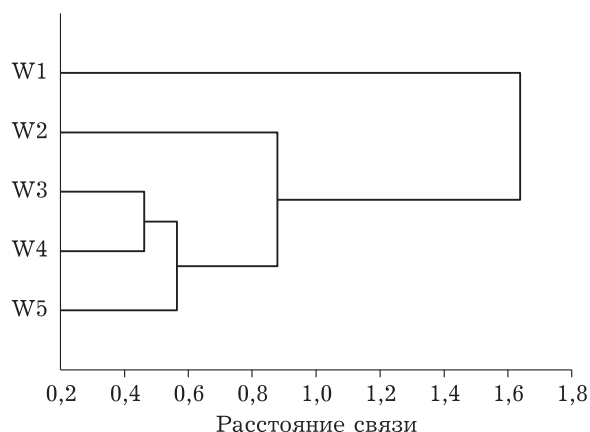


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава миксомицетов, обнаруженных на валежных стволах древесных растений, имеющих различную степень разложения. Описание классификации древесины по степени разложения (W1–W5) дано в разделе “Материал и методы”

Анализ смены доминирующих семейств в зависимости от уровня разложения древесины показал (рис. 3), что на валежных стволах деревьев с очень плотной древесиной и плотно прилегающей корой (W1) отмечены виды только из семи семейств. Подробное изучение видового состава на данном субстрате, позволило выявить, что многие виды являются эврибионтами и встречаются на различных типах субстрата, включая кору живых древесных растений.

Отмечено, что при любой степени разложения древесины лидирующая роль практически всегда принадлежит семейству Physacaceae Chevall. Данная тенденция объясняется тем, что оно, во-первых, является наиболее крупным по числу известных видов, а во-вторых, содержит много эврибионтных видов.

Максимальное разнообразие на уровне спектра семейств (14 семейств) миксомицетов представлено на валежных стволах древесных растений, где имеются значительные повреждения коры, она легко отделяется, древесина средней плотности (W3). На древесине со степенью разложения W2 и W5 обнаружено по девять семейств. При этом отмечается различный видовой состав миксомицетов, что свидетельствует о том, что в каждом семействе имеются виды, как с одинаковой экологической нишей, так и с разной. Например, *Cribraria macrostipitata*

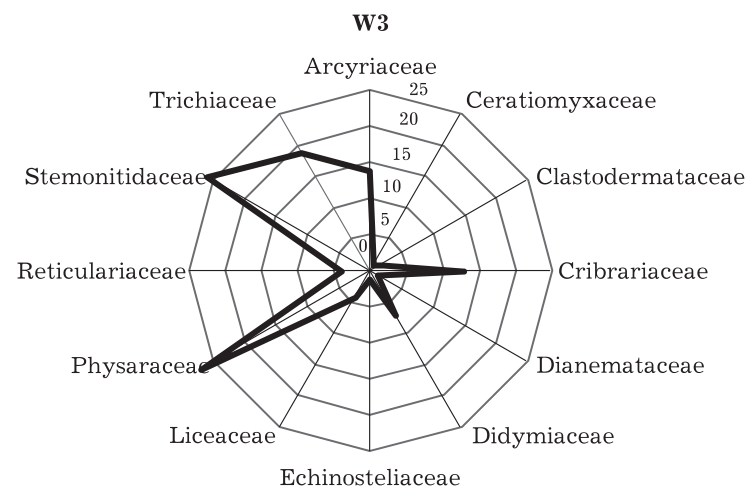
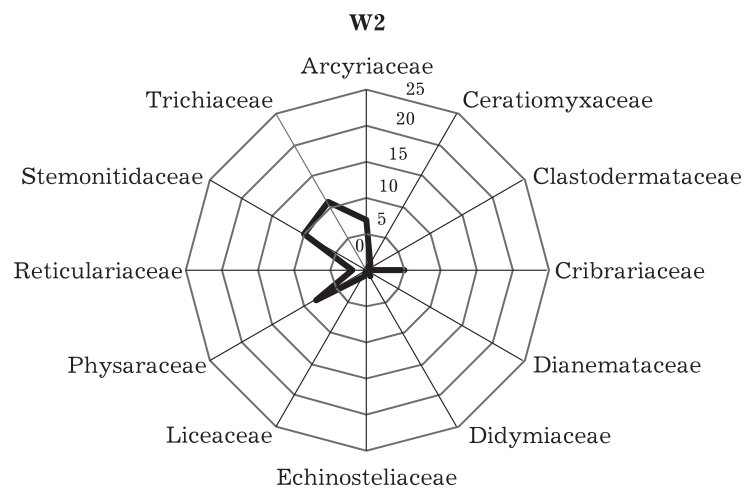
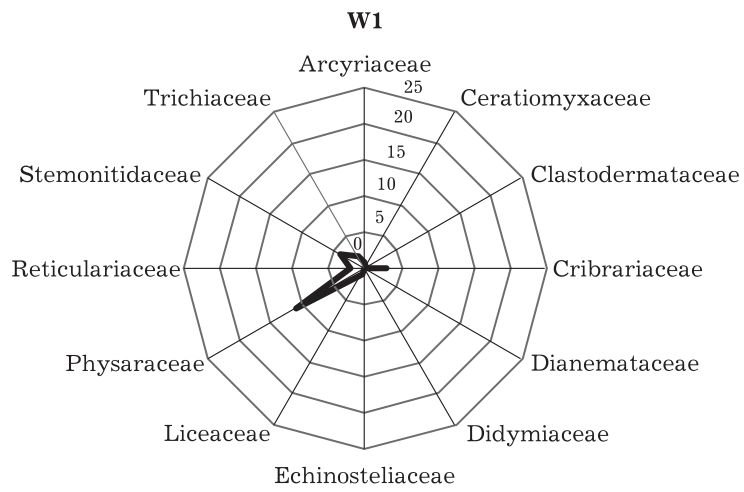


Рис. 3 (начало)

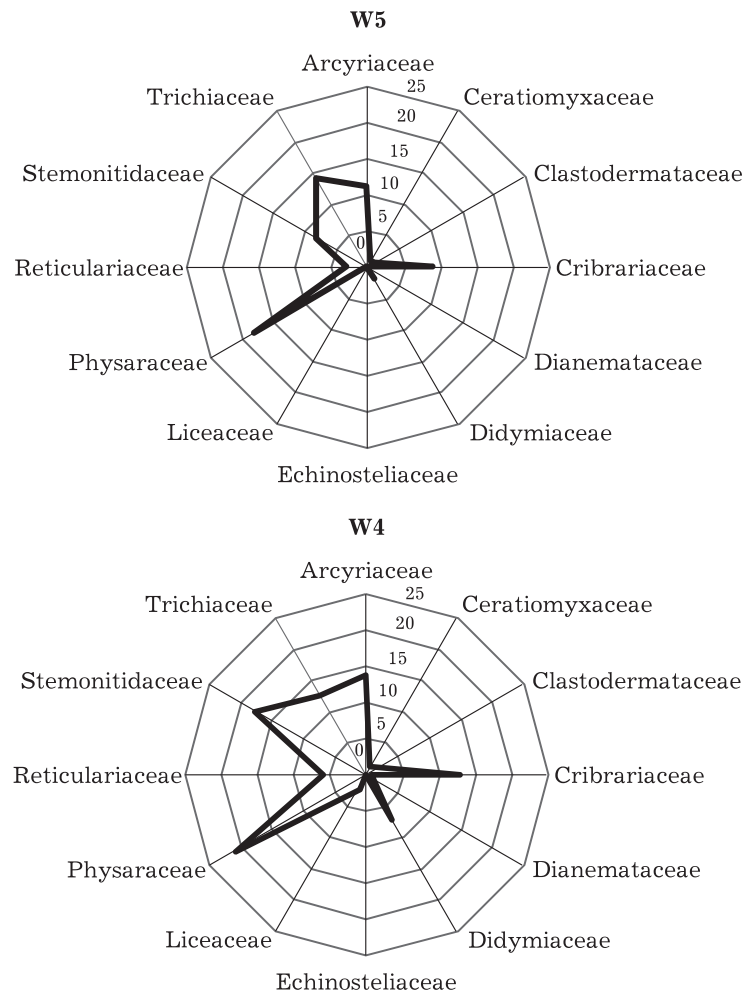


Рис. 3 (окончание). Последовательное изменение спектров доминирующих семейств миксомицетов в зависимости от стадии разложения древесины. Описание классификации древесины по степени разложения (W1–W5) см. в разделе “Материалы и методы”

H. Neubert et Nann.-Bremek. выявлена на валежных стволах со степенью разложения древесины W2, W 3, а *Cribraria macrocarpa* Schrad. только на валежных стволах со степенью разложения древесины W4.

Изучение распределения колоний миксомицетов на различных частях валежных стволов, имеющих различную экспозицию по отношению к солнечному свету, показало, что группа видов, обитающих на верхней и наиболее освещенной поверхности валежного ствола (D), выделяется в отдельный кластер (рис. 4).

Объединение в отдельный небольшой подкластер группировок миксомицетов, обитающих на боковой (B) и торцевой (C) частях валежных стволов древесных растений, мож-

но объяснить практически одинаковым уровнем освещенности данных частей субстрата. Как известно, открывание или растрескивание перидия происходит при его высыхании во время созревания спорофоров, чему во многом способствует уровень солнечного освещения. Для многих видов миксомицетов характерно явление автомеханохории. Например, нити капиллиция представителей порядка Trichiales T. Macbr. имеют приспособления, позволяющие при длительном попадании на них солнечных лучей раскручиваться по типу пружины и “выстреливать” споры (рис. 5). Также среди миксомицетов достаточно широко распространена анемохория и расположение зрелых спорофоров на определенных частях валежных стволов

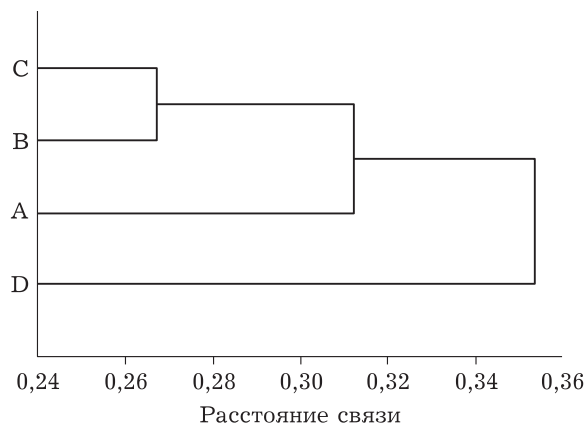


Рис. 4. Дендрограмма сходства видового состава миксомицетов на различных частях валежных стволов, имеющих различную экспозицию по отношению к солнечному свету. Описание классификации характера расположения спорофоров по отношению к источнику освещения (А–D) см. в разделе “Материалы и методы”

древесных растений может как способствовать, так и препятствовать распространению пропагул миксомицетов при помощи воздушных потоков.

Известно, что кислотность субстрата (pH) является очень важным параметром для большинства видов миксомицетов [Novozhilov et al., 2017]. Наибольшую избирательность относительно данного параметра можно наблюдать в эпифитно-кортикулоидной группе мик-

сомицетов [Härkönen, 1977, 1978, 1981; Härkönen, Ukkola, 2000].

Исследования показали, что для слизевиков ксилобионтного комплекса кислотность среды (pH) также является важным параметром. Анализ распределения миксомицетов в зависимости от принадлежности субстрата к хвойным или лиственным древесным растениям позволил выявить виды, имеющие строгую приуроченность к значениям pH. Исключительно на хвойных породах древесных растений выявлен 51 вид миксомицетов, где большинство видов распределено между родами *Arcyria* Hill ex F. H. Wigg., *Comatricha* Preuss, *Cribraria* Schrad., *Licea* Schrad., *Physarum* Pers. Только на лиственных породах древесных растений выявлено 25 видов миксомицетов, где большинство видов распределено между родами *Badhamia* Berk., *Fuligo* Haller, *Physarum* Pers., *Reticularia* Bull. Таким образом, ацидофильность миксомицетов из родов *Comatricha* и *Cribraria* прослеживается как в ксилобионтном, так и в эпифитно-кортикулоидном субстратных комплексах. Значительное присутствие видов рода *Physarum* одновременно на лиственных и хвойных древесных остатках объясняется как объемом самого таксона, так и наличием в нем видов, предпочитающих различные, иногда даже контрастные условия среды обитания.

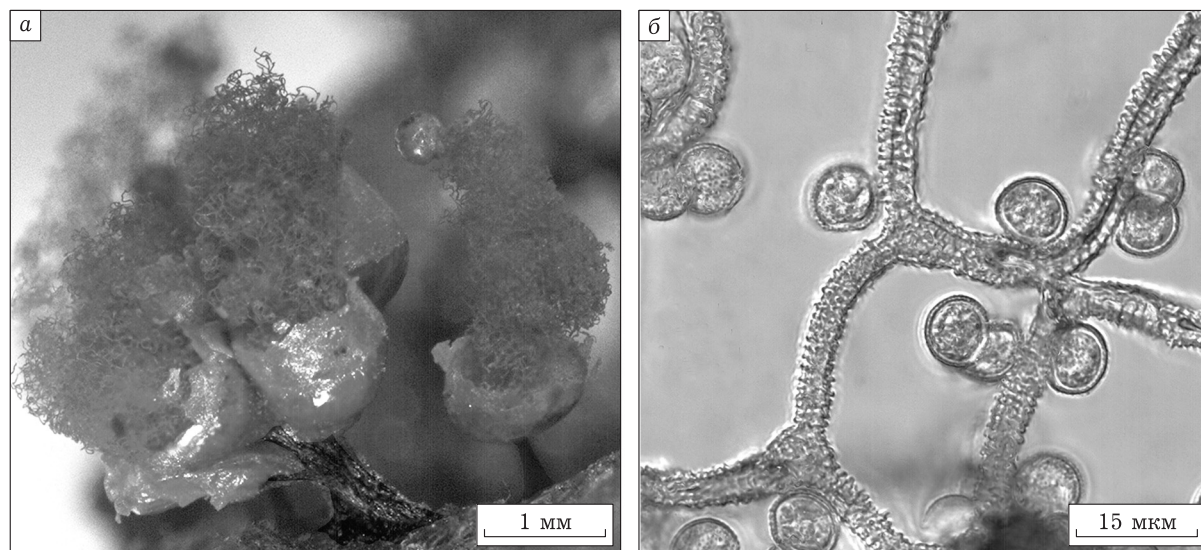


Рис. 5. *Arcyria helvetica* (Meyl.) H. Neubert, Nowotny et K. Baumann: а – спорофоры; б – нити капиллярия и споры

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В результате анализа данных в границах ксилобионтного субстратного комплекса миксомицетов отмечено наличие сукцессионных рядов, четко связанных со степенью разложения древесины.

Изучение влияния степени разложения и кислотности древесины на видовой состав, обилие и встречаемость миксомицетов ксилобионтного комплекса, а также расположение колоний их спорофоров на валежных стволах деревьев показало, что наибольшее таксономическое разнообразие выявлено на боковых и торцевых частях валежных стволов, принадлежащих хвойным породам деревьев, находящимся на стадии разложения W3 (средняя плотность древесины и легко отделяющаяся кора).

Наименьшая специфичность и наименьшее разнообразие видового состава слизевиков отмечены на верхних, обращенных к солнцу, частях валежных стволов деревьев. Прямое воздействие солнечного света на этих частях валежа приводит к сильному пересыханию субстрата и быстрому иссушению еще недозревших спорофоров миксомицетов многих видов. Исключение составляют виды с крупными спорофорами, например, такие как *Fuligo septica* (L.) F. H. Wigg., *Reticularia splendens* Morgan, которые чаще всего наблюдаются именно на верхних, обращенных к солнечному свету, упавших стволах древесных растений.

На древесине лиственных пород растений развиваются комплексы миксомицетов с небольшим числом видов, но с большой долей видов-доминантов, а на древесине хвойных пород деревьев наоборот, наблюдаются комплексы с большим числом видов и увеличивается абсолютное и относительное число редких малочисленных видов, в результате чего повышается общее богатство.

В результате проведенных исследований выявлен ацидотолерантный комплекс видов, приуроченных к древесине хвойных пород деревьев. Отмечено, что ацидофильность миксомицетов из родов *Comatricha* и *Cribraria* прослеживается как в ксилобионтном, так и в эпифитно-кортикулоидном субстратных комплексах. Показано, что в районе исследования исключительно на древесине хвой-

ных пород деревьев развиваются миксомицеты из родов *Collaria* Nann.-Bremek., *Collocladaria* G. Lister, *Dianema* Rex, *Dictydiaethalium* Rostaf., *Echinostelium* de Bary, *Leptoderma* G. Lister, *Licea* Schrad., *Paradiacheopsis* Hertel.

Накопление информации о влиянии условий микроместообитания на сообщества миксомицетов имеет большое значение для понимания устойчивости и динамики экосистем в целом.

Исследование выполнено в рамках проекта номер регистрации АААА-А17-117012610055-3, в соответствии с государственным заданием ЦСБС СО РАН.

Лабораторные исследования Ю. К. Новожилова проведены в рамках проекта ААА-18-1180331290108-6.

В статье использовались материалы Биоресурсной научной коллекции ЦСБС СО РАН, УНУ "Гербарий высших сосудистых растений, лишайников и грибов (NSK)", USU 440537.

ЛИТЕРАТУРА

- Василевич В. И. Альфа-разнообразие растительных сообществ и факторы, его определяющие. Биологическое разнообразие: подходы к изучению и сохранению. СПб.: Зоол. ин-т РАН, 1992. С. 162-171.
- Власенко А. В., Новожилов Ю. К. Миксомицеты сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья // Микол. и фитопатол. 2011. Т. 45, вып. 6. С. 465-477.
- Власенко А. В., Новожилов Ю. К. Субстратные комплексы миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья // Там же. 2012. Т. 46, вып. 2. С. 122-130.
- Власенко А. В., Новожилов Ю. К., Власенко В. А., Щепин О. Н., Морозова Ю. А., Никитина А. М. Видовое разнообразие и субстратная приуроченность миксомицетов (Мухомycetes) Ленточных боров Алтайского края // Вестн. Новосиб. гос. ун-та. Сер. биология, клиническая медицина. 2013. Т. 11, вып. 1. С. 99-104.
- Матвеева Н. В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб.: Наука, 1998. 220 с.
- Boddy L. Fungal community ecology and wood decomposition processes in angiosperms: From standing tree to complete decay of coarse woody debris // Ecol. Bulls. 2001. Vol. 49. P. 43-56.
- Brassard B. W., Chen H. Y. H. Effects of forest type and disturbance on diversity of coarse woody debris in

- boreal forest // *Ecosystems*. 2008. Vol. 11, N 7. P. 1078–1090.
- Cavalcanti L. H., Mobin M. Myxomycetes associated with palm trees at the Sete Cidades National Park, Piauí State, Brazil // *Syst. Geogr. Plant.* 2004. Vol. 74. P. 109–127.
- Cline L. C., Schilling J. S., Menke J., Groenhof E., Kennedy P. G. Ecological and functional effects of fungal endophytes on wood decomposition // *Functional Ecol.* 2018. Vol. 32. P. 181–191.
- Clissmann F., Fiore-Donno A. M., Hoppe B., Krüger D., Kahl T., Unterseher M., Schnittler M. First insight into dead wood protistan diversity: A molecular sampling of bright-spored Myxomycetes (Amoebozoa, slime-moulds) in decaying beech logs // *FEMS Microbiol. Ecol.* 2015. Vol. 91. P. fiv050.
- Gilbert H. C., Martin G. W. Myxomycetes found on the bark of living trees // *Univ. Iowa Stud. Nat. Hist.* 1933. Vol. 15, N 3. P. 3–8.
- Härkönen M. Corticolous Myxomycetes in three different habitats in southern Finland // *Karstenia*. 1977. Vol. 17. P. 19–32.
- Härkönen M. On corticolous Myxomycetes in northern Finland and Norway // *Ann. Bot. Fennici*. 1978. Vol. 15. P. 32–37.
- Härkönen M. Myxomycetes developed on litter of common Finnish trees in moist chamber cultures // *Nordic Journ. Bot.* 1981. Vol. 1. P. 791–794.
- Härkönen M., Ukkola T. Conclusions on Myxomycetes completed over twenty-five years from 4793 moist chamber cultures // *Stapfia*. 2000. N 155. P. 105–112.
- Harmon M. E., Franklin J. F., Swanson F. J., Sollins P., Gregory S. V., Lattin J. D., Anderson N. H., Cline S. P., Aumen N. G., Sedell J. R., Lienkaemper G. W., Cromack K., Cummins K. W. Ecology of coarse woody debris in temperate ecosystems // *Advances in Ecol. Res.* Academic Press, 2004. P. 59–234.
- Kielak A. M., Scheublin T. R., Mendes L. W., van Veen J. A., Kuramae E. E. Bacterial community succession in pine-wood decomposition // *Front Microbiol.* 2016. Vol. 7. P. 231.
- Lima V. X., Cavalcanti L. D. Ecology of lignicolous myxomycetes in Brazilian Atlantic rain forest // *Mycol. Progress*. 2015. Vol. 14. P. 92.
- Loganathan P. Distribution and ecology of Myxomycetes // *Int. Journ. Adv. Res. Biol. Sci.* 2016. Vol. 3, iss. 12. P. 188–190.
- Madelin M. F. Myxomycete data of ecological significance // *Transactions of the British Mycol. Soc.* 1984. Vol. 83. P. 1–19.
- Magurran A. E. *Ecological Diversity and Its Measurement*. London: Princ. Univ. Press, 1988. 179 p.
- Magurran A. E. *Measuring Biological Diversity*. Malden; Massachusetts: Blackwell Publishing, 2004. 256 p.
- Mubarak Ali N., Kalyanasundaram I. Amylase as an extracellular enzyme from plasmodia of myxomycetes // *Mycol. Res.* 1991. Vol. 95, iss. 7. P. 885–896.
- Novozhilov Y. K., Schnittler M., Vlasenko A. V., Fefelov K. A. Myxomycete diversity of the Altay Mts. (southwestern Siberia, Russia) // *Mycotaxon*. 2010. Vol. 111. P. 91–94.
- Novozhilov Y. K., Rollins A., Schnittler M. Ecology and distribution of Myxomycetes // *Myxomycetes: Biology, systematics, biogeography and ecology*. 1th ed. / eds. S. L. Stephenson, C. A. Rojas. L.: Elsevier Science Publishing Co Inc. Imprint: Academic Press, 2017. P. 253–297.
- Rollins A. W., Stephenson S. L. Global distribution and ecology of myxomycetes // *Current Topics in Plant Biol.* 2011. Vol. 12. P. 1–14.
- Schnittler M., Unterseher M., Tesmer J. Species richness and ecological characterization of myxomycetes and myxomycete-like organisms in the canopy of a temperate deciduous forest // *Mycologia*. 2006. Vol. 98, N 2. P. 223–232.
- Siitonen J. Forest management, coarse woody debris and saproxylic organisms: Fennoscandian boreal forests as an example // *Ecol. Bull.* 2001. Vol. 49. P. 11–41.
- Shannon C. E., Weaver W. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana: Univ. Illinois Press, 1963. 117 p.
- Stephenson S. L. Distribution and ecology of Myxomycetes in souther Appalachian subalpine coniferous forests // *Memoirs of the New York Botanical Garden*. 2004. Vol. 89. P. 203–212.
- Stephenson S. L., Urban L., Rojas C., McDonald M. Myxomycetes associated with woody twigs // *Revista Mexicana de Micol.* 2008. Vol. 27. P. 21–28.
- Stokland J. N., Siitonen J., Jonsson B. G. *Biodiversity in Dead Wood*. Cambridge; New York: University Press, 2012. 524 p.
- Takahashia K., Harakonb Y. Ecological patterns of wood-inhabiting myxomycetes in a natural forest of the Kamikochi, the Hida Mountain Range, Central Japan // *J. Jpn. Bot.* 2016. Vol. 91. P. 205–217.
- Yamashita S., Masuya H., Abe Sh., Masaki T., Okabe K. Relationship between the decomposition process of coarse woody debris and fungal community structure as detected by high-throughput sequencing in a deciduous broad-leaved forest in Japan // *PLoS One*. 2015. Vol. 10, N 6: e0131510.

Pattern of Substrate Preferences of Free Living Protists (Myxomycetes) in Decaying Wood

A. V. VLASENKO¹, Yu. K. NOVOZHILOV², M. SCHNITTLER³, V. A. VLASENKO¹,
M. A. TOMOSHEVICH¹

¹ Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the RAS
630090 Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101

² Komarov Botanical Institute, RAS
197376, Saint-Petersburg, Prof. Popov str., 2

³ Institute of Botany and Landscape Ecology, Ernst Moritz Arndt University Greifswald,
Soldmannstr. 15, D-17487, Greifswald, Germany

The influence of the degree of decomposition and acidity of wood, as well as the illumination of the micro-habitat on the species composition, abundance and occurrence of Myxomycetes of xylobiontic (inhabitants of the wood) substrate complex of forest communities in Siberia (Altai kray, Altai Republic, Novosibirsk Region). The work is based on the study of 1777 samples of fruit bodies (sporophores) Myxomycetes.

In the analysis of data for communities of Myxomycetes of xylobiontic substrate complex was recognized clearly correlate with the degree of decomposition of the wood. The study of distribution of species composition of the slime mold on the wood of various degree of decomposition showed that the maximum number of species observed on dead trunks where the wood is of medium density and bark can easily be separated (W3). The smallest specificity and diversity of species composition was observed on the felled trunks of trees with very dense wood and dense bark (W1). This dead tree has low water-retaining capacity, and the tight bark and the wood is almost intact, containing large amounts of lignin, preventing insight into the interior of the barrel of plasmodium and myxamoeba of Myxomycetes.

The study of the location of the colonies of slime molds in relation to the light level showed that the greatest number of species is found on the front, side and bottom parts of dead trunks of woody plants. The lowest specificity and the least variety of species of Myxomycetes, found on the top, facing the sun, parts of dead tree trunks. An exception are species with compound fructifications, for example, such as *Fuligo septica*, *Reticularia splendens*, which are most often observed on the upper parts of the sunlight-facing trunks of woody plants.

It is noted that acidophily of species of the genera *Comatricha* and *Cribraria* could be documented for decaying wood and bark of living trees.

Key words: Woody vegetation, xylobionts, Myxomycetes, slime-molds, environmental factors, ecology.