

*На правах рукописи*

**Кошелева Алёна Петровна**

**МИКСОМИЦЕТЫ ЗАПОВЕДНИКА «СТОЛБЫ»  
(ВОСТОЧНЫЙ САЯН): ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ И  
ЭКОЛОГИЯ**

03.00.24 – «Микология»

Автореферат  
диссертации на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Санкт-Петербург – 2007

Работа выполнена в Лаборатории систематики и географии грибов  
Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН

Научный руководитель: доктор биологических наук  
Новожилов Юрий Капитонович

Официальные оппоненты: доктор биологических наук  
Потемкин Алексей Дмитриевич

кандидат биологических наук  
Землянская Инна Владимировна

Ведущая организация: Санкт-Петербургский  
государственный университет

Защита состоится 14 ноября 2007 г. в 15.30 часов на заседании  
диссертационного совета Д 002.211.01 при Ботаническом институте им. В.Л.  
Комарова РАН по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Профессора Попова,  
2.

Тел. (факс): (812) 346-36-43.

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

Автореферат разослан « » октября 2007 г.

Ученый секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук



О.Я. Чаплыгина

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность темы.** В последние десятилетия значительно возрос интерес к проблеме сохранения таксономического разнообразия живых организмов. Основой для решения этой проблемы являются таксономические, экологические и биогеографические исследования. Однако, несмотря на их значимость, некоторые группы организмов по-прежнему остаются малоизученными. В частности, это группа спорообразующих протистов – миксомицетов (кл. *Myxomycetes*), или слизевиков, насчитывающая около 900 видов (Lado, 2001). Их жизненный цикл состоит из генеративной (спорофор) и трофической (плазмодий, миксамебы, зооспоры) стадий (Grey, 1968). Наличие в жизненном цикле микроцист и склероциев позволяет слизевикам иметь широкие ареалы за счет зоны стерильного выноса, однако их репродуктивные ареалы ограничены наличием подходящих местообитаний для трофических стадий (Новожилов, 2002).

Миксомицеты – неотъемлемое и важное звено в пищевых цепях сообществ. Они оказывают существенное влияние на состав и численность бактерий и дрожжей в почвах, листовой подстилке и гнилой древесине (Madelin, 1984). Слизевики найдены во всех основных наземных биомах от антарктической тундры и границ тающего льда в горах до континентальных пустынь. В результате специальных исследований, проведенных в различных природных зонах, удалось обнаружить некоторые изменения таксономического состава миксомицетов в широтно-зональном градиенте (Stephenson et al., 1993, 2000, 2004; Novozhilov et al., 2006).

В настоящее время таксономическое разнообразие миксомицетов в разных регионах Российской Федерации изучено неравномерно. В целом для страны отмечено около 310 видов, что составляет 35 % от числа всех известных науке видов (Новожилов, 2005). Несмотря на многолетнюю историю изучения миксомицетов в России (Ячевский, 1907) их видовой состав в Восточной Сибири практически не исследовался. Ясно, что накопление сведений о различных компонентах биот на такой обширной территории возможно лишь с применением интенсивных специальных исследований на ограниченных участках с дальнейшей экстраполяцией полученных результатов на более крупный регион в границах исследуемой природной зоны. В связи с этим представляется актуальной задача изучения таксономического разнообразия и экологии миксомицетов на территории заповедников, где наиболее выражены характерные признаки окружающих ландшафтов и сохранены компоненты определенных биомов. Одним из таких заповедников в условиях горной тайги юго-восточной Сибири является государственный заповедник «Столбы», расположенный на северо-западных отрогах Восточного Саяна южной части Красноярского края. До начала наших исследований в нем было отмечено 11 видов миксомицетов (Беглянова, Катцына, 1973).

**Цели и задачи исследования.** Цель исследования – выявление таксономического разнообразия миксомицетов заповедника «Столбы» и изучение сообществ миксомицетов в различных микроместообитаниях (субстратах) и биотопах заповедника. Для ее осуществления были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав миксомицетов заповедника.
2. Определить таксономическую структуру миксомицетов на исследуемой территории.
3. Провести сравнительный анализ видового состава миксомицетов заповедника с другими хорошо изученными регионами России и мира.
4. Определить особенности таксономической структуры миксомицетов на различных субстратах (гнилая древесина и кора, кора живых деревьев, опад хвои, листьев и трав, выветрившийся помет травоядных животных).
5. Дать количественную оценку альфа-разнообразия миксомицетов в различных фитоценозах заповедника и на различных субстратах.

**Научная новизна.** Впервые проведено планомерное исследование таксономического и экологического разнообразия миксомицетов на территории государственного заповедника «Столбы». В результате выявлено 122 вида миксомицетов из 34 родов, 10 семейств и 5 порядков, из них 111 видов являются новыми для территории заповедника, 54 вида – новыми для Красноярского края и 3 вида – *Echinostelium fragile* Nann.-Bremek., *Symphytocarpus amaurochaetoides* Nann.-Bremek. и *Physarum penetrale* Rex впервые отмечены в России.

Впервые проведен сравнительный анализ таксономической структуры видового состава миксомицетов заповедника с таковыми из различных регионов России и мира и определено его место в этом ряду. Изучены особенности таксономической структуры комплексов миксомицетов как на различных субстратах, так и в различных фитоценозах заповедника. Определены видовые спектры комплексов миксомицетов в градиенте указанных единиц.

**Практическое значение.** В результате проведенных исследований собрано 977 гербарных образцов спорофоров миксомицетов, коллекция которых хранится в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE) и доступна специалистам для дальнейших исследований. Вся информация об образцах внесена в базу данных лаборатории систематики и географии грибов БИНа. Полученные данные включены в «Летопись природы» заповедника и могут быть учтены при составлении региональных и общероссийских сводок и определителей, а также для разработки проблем систематики, географии и экологии миксомицетов, служить источником информации о распространении редких видов миксомицетов. Исследования такого рода могут быть использованы в дальнейшем для мониторинга антропогенного влияния на данной территории. Данные о 300 образцах миксомицетов хранятся в электронной базе данных Государственной ботанической коллекции г. Мюнхена, Германия (The Mucromycetes Collections

at the Botanische Staatssammlung, <http://141.84.65.132/BSMMycology/Collections/Specimens/Myxomycota/About.cfm>). Материалы исследования включены в ряд научных публикаций и итоговых отчетов, подготовленных в рамках международного проекта «Мировое биоразнообразие *Eumycetozoa*s» (PBI: Global Biodiversity of *Eumycetozoa*s, National Science Foundation, USA, N0316284, <http://slimemould.uark.edu>). Часть полученных образцов используется на практических занятиях и лекциях курса «Систематика низших растений» в Санкт-Петербургском государственном университете.

**Апробация работы.** Результаты исследований докладывались на заседаниях Лаборатории систематики и географии грибов БИН РАН, а также на международных и всероссийских конференциях: 8-я и 10-я Всероссийские студенческие научные конференции «Экология и проблемы защиты окружающей среды» (Красноярск, 2000, 2003); «Молодые ученые Санкт-Петербурга 300-летию города» (С.-Петербург, 2003); Ассамблея молодых ученых и специалистов (С.-Петербург, 2003); «Микология и альгология – 2004» (Москва, 2004); VIII молодежная конференция ботаников в Санкт-Петербурге (С.-Петербург, 2004); 7-я и 8-я школы-конференции молодых ученых «Биология – наука 21 века» (Пушино, 2003, 2004); Международная конференция, посвященная 100-летию начала работы профессора А.С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН, «Грибы в природных и антропогенных экосистемах» (С.-Петербург, 2005); Всероссийская научно-практическая конференция, посвященная 80-летию госзаповедника «Столбы», «Многолетние наблюдения в ООПТ. История. Современное состояние. Перспективы», (Красноярск, 2005); «Взаимоотношения низших растений (грибов, водорослей, лишайников) с другими организмами в биоценозе» (Москва, 2006); 15-й Международный конгресс европейских микологов (Санкт-Петербург, 2007).

**Публикация результатов исследования.** Результаты исследования представлены автором в 14 публикациях.

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов, списка цитируемой литературы, включающего 240 работ (65 – на русском языке, 175 – на иностранных), и 3 приложений. Текст изложен на 167 страницах (включая приложения), содержит 143 рисунка и 18 таблиц.

## **ГЛАВА 1. ХАРАКТЕРИСТИКА БИОЛОГИИ, ЭКОЛОГИИ И МАКРОСИСТЕМАТИКИ МИКСОМИЦЕТОВ**

**1.1. Биология миксомицетов.** В главе дается характеристика стадий жизненного цикла и особенностей размножения миксомицетов, а также описание морфологии и физиологии их плазмодиев, зооспор, миксамеб и спорофоров.

**1.2. Экология и география миксомицетов.** Исследование экологии и географического распространения слизевиков основано на наблюдениях за спорофорами в природе или в лаборатории. Миксомицеты – типичные сапротрофы, обитающие преимущественно на остатках растительного, реже животного происхождения. Потребляя частицы детрита и питаясь другими

микроорганизмами, они, наряду с другими сапротрофами, осуществляют разложение, гумификацию и минерализацию органического вещества в природе, а также влияют на состав и численность бактерий на различных субстратах (Madelin, 1984).

Большинство видов слизевиков имеют широкое распространение в мире и рассматриваются как космополиты. Однако ареалы некоторых видов ограничены отдельными природными зонами. Наибольшее видовое разнообразие и обилие миксомицетов отмечено в листопадных и хвойных лесах умеренного климата (Новожилов, 1985; Stephenson, 1989), а также ксерофильных лесах Средиземноморья (Ing, 1994).

Температура и влажность – наиболее важные абиотические факторы, влияющие на фенологию миксомицетов. Кислотность субстрата – также важный фактор, влияющий на распространение слизевиков в природе (Stephenson, 1988).

Хотя плазмодий может перемещаться с одного субстрата на другой, многие данные указывают на топическую приуроченность отдельных видов миксомицетов к определенным субстратам. Причины для специфики выбора субстрата пока мало известны (Eliasson, 1981; Blackwell, Gilbertson, 1980), однако, они могут быть вызваны, вероятно, как абиотическими, так и биотическими факторами (Stephenson, 1988). Выделяют четыре основных субстратных комплекса видов: эпифитный, ксилобионтный, подстилочный и копрофильный (Новожилов, 2005; Stephenson, 1989).

**1.3. Макросистематика миксомицетов.** На сегодняшний день существует гипотеза о появлении миксомицетов в мезозое и их дифференциации на подклассы в эоцене (Dörfelt et al., 2003; Dörfelt, Schmidt, 2006). Однако палеонтологических данных крайне мало для окончательных выводов о времени возникновения миксомицетов.

Традиционно все слизевики рассматривались в царстве *Fungi* в отделе *Мухомycota* (классы: *Acrasiomycetes*, *Ceratiomycetes*, *Dictyosteliomycetes*, *Мухомycetes*, *Plasmodiophoromycetes*, *Protosteliomycetes*; Ainsworth, Bisby, 1983). В издании Микологического словаря Айнсворта и Бисби 1995 года слизевики в широком смысле были отнесены к царству *Protozoa* или *Protoctista*, и разбиты на четыре отдела (типа): *Acrasiomycota*, *Dictyosteliomycota*, *Мухомycota* (классы *Мухомycetes* и *Protosteliomycetes*) и *Plasmodiophoromycota*. Отличие девятого издания Микологического словаря (Kirk et al., 2001) – это понижение таксономического ранга диктиостелиевых с отдела (типа) до класса в отделе (типе) *Мухомycota*. Целесообразность подобного отнесения подтверждается последними молекулярными данными (Baldauf, Doolittle, 1999; Baldauf, 1999; Lutzoni et al., 2004).

В классе *Мухомycetes* выделяют 5 порядков и 10 семейств. В главе приводится описание основных признаков порядков.

## ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МИКСОМИЦЕТОВ В РОССИИ

В главе приводится список регионов России, в которых проводились исследования видового состава миксомицетов.

**2.1. Миксомицеты Красноярского края (Восточная Сибирь).** Первые сборы миксомицетов в крае сделаны провизором, основателем Минусинского краеведческого музея Николаем Михайловичем Мартьяновым в 1898 году. В Минусинском округе он собрал 11 видов миксомицетов. В 1916 – 1920 гг. семь видов миксомицетов на территории края собрал первый директор государственного заповедника «Столбы» и первый заведующий кафедрой ботаники Красноярского государственного педагогического университета (КГПУ) Александр Леопольдович Яворский (данные получены на основе гербария КГПУ им. Л.М. Черепнина (KRAS)). Много позже, с 1954 по 1973 гг., изучением миксомицетов Красноярского края совместно со студентами занималась сотрудник кафедры ботаники КГПУ Матильда Ивановна Беглянова. Они проводили сборы во многих районах края и вели стационарные наблюдения в окрестностях г. Красноярска. Результатом такой работы стала статья «Миксомицеты юга Красноярского края» (Беглянова, Катцына, 1973), в которой сообщается о 35 видах. В гербарии КГПУ хранится, пожалуй, единственная коллекция миксомицетов в Красноярском крае, насчитывающая 306 образцов 36 видов.

На территории полуострова Таймыр выявлено 56 видов миксомицетов (Novozhilov et al., 1999). На территории Саяно-Шушенского государственного биосферного заповедника выявлено 15 видов миксомицетов (Кутафьева, Кошелева, 2004).

Таким образом, к настоящему времени на территории края различными исследователями собрано около 1000 образцов из 70 видов миксомицетов.

## ГЛАВА 3. ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЙ

**3.1. Границы района исследований.** Государственный заповедник «Столбы» организован в 1925 году и в настоящее время занимает площадь 47,2 тыс. га. Заповедник расположен между  $55^{\circ}42' - 55^{\circ}57'$  с. ш. и  $92^{\circ}41' - 92^{\circ}56'$  в.д., в 3 км от юго-западной окраины г. Красноярска, на последних северо-западных отрогах Восточного Саяна, на Куйсумском или Красноярском хребте, который вплотную подходит к правому берегу Енисея, где непосредственно граничит со степной Красноярской котловиной (Щербаков, Кириллов, 1962; Козлов, 1969).

**3.2. Физико-географические условия.** Природные условия заповедника определяются его положением на окраине обширной Алтае-Саянской горной области в зоне контакта Западно-Сибирской низменности и Среднесибирского плоскогорья (Кушев, Леонов, 1964).

Геологический разрез горных пород в районе «Столбов» представлен осадочными и вулканическими толщами, имеющими возраст от кембрия до каменноугольного периода. Они прорваны многочисленными интрузиями и покрыты рыхлыми мезозойскими и кайнозойскими осадками. Докембрийские образования представлены базальтами, порфиритами, известняками, разнообразными сланцами и песчаниками мощностью более 6 км.

Особо выделяется рельеф так называемого Столбинского нагорья. Это район сиенитовой интрузии, высотой 600–700 м, сильно расчлененный

ручьями и речками. Кроме того, рельеф усложнен повсеместными выходами древних сиенитовых скал (Козлов, 1958; Кузнецов, 1927; <http://www.oopt.info/stolby/>).

Климат заповедника менее континентальный, чем в рядом расположенном г. Красноярске, и характеризуется высоким коэффициентом увлажнения (2.32) во время вегетационного периода (Галахов, 1962).

Почвы заповедника в основном – тяжелые или легкие остаточные-серые суглинки. Это свидетельствует о том, что современному таежно-лесному ландшафту предшествовал лесостепной (Коляго, 1961).

**3.3. Основные закономерности распределения растительного покрова.** Заповедник "Столбы" находится на стыке трех ботанико-географических районов: Красноярской лесостепи, горной тайги Восточных Саян и подтайги Средне-Сибирского плоскогорья. Согласно лесорастительному районированию Красноярского края, территория «Столбов» относится к Манско-Канскому округу горно-таежных и подгольцово-таежных кедровых лесов («Типы лесов...», 1980).

Леса заповедника разделяются на два высотных пояса. Нижний пояс лиственно-светлохвойных разнотравных лесов низкогорий (сосна, лиственница, береза, осина) находится на высоте 200-500 м. Средний пояс (80% от общей площади заповедника) среднегорной темнохвойной тайги (пихта, ель, кедр) расположен в высотных пределах 500-700 м.

На южных крутых склонах с маломощными хрящеватыми почвами лесная растительность сменяется степной. Здесь преобладают дерновинные, кустарниково-полынные и луговые разнотравные степные сообщества площадью до 3 га. Это последние северные островки степной растительности Красноярской котловины. По лощинам вдоль этих склонов и в их нижней части обычно растут остепненные боры, связанные с кустарниковой степью постепенными переходами.

## ГЛАВА 4. МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

С целью выявления видового состава миксомицетов в типичных растительных сообществах заповедника с июля до начала сентября 2003-2006 гг. проводились рекогносцировочные исследования и сборы образцов спорофоров миксомицетов. Наряду с этим, отбирались пробы субстратов на 12 пробных площадях (15x35 м) для постановки опытов с «влажными камерами» в лаборатории.

Для микрофотосъемки спорофоров и их структур использовали фотокамеру NIKON Coolpix 5200, биноклярную лупу МС-2 с фотонасадкой и микроскоп ЛОМО Микмед-2.

Определение вида проводилось по стандартной методике с применением светового и сканирующего микроскопов (JEOL-3) с использованием определителей и монографий (Новожилов, 1993; Lister, 1925; Martin, Alexopoulos, 1969; Farr, 1976; Nannenga-Bremekamp, 1991; Yamamoto, 1998; Ing, 1999). Объем родов, видов и внутривидовых таксонов принят в соответствии с Ладом (Lado, 2001) и Хернандез-Креспо и Ладом (Hernández-



Crespo, Lado, 2005), 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 даны по Кирку и Анселлу (Kirk, Ansell, 1992).

Образцы хранятся в гербарии Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН (LE) и в гербарии Красноярского государственного педагогического университета (KRAS).

Для статистических расчетов все полученные данные по влажным камерам и полевым сборам были занесены в таблицу Excel 2003 и базу данных FoxPro 8.0.

Для оценки относительной частоты встречаемости была использована шкала, основанная на пропорции числа образцов спорокарпов по отношению к общему числу образцов всех видов найденных в изучаемом биотопе: R – редкие виды (<0.5%); O – изредка встречающиеся (0.5-1.5%); C – обычные (1.5-3%); A – часто встречающиеся (>3%) (Stephenson et al., 1993).

Анализ альфа-разнообразия включал оценку видового богатства (S) и выравнинности (Василевич, 1992). Последний показатель рассчитывался с помощью индекса разнообразия Шеннона (Shannon, Weaver, 1963; Magurran, 2004).

Для сравнения видового состава миксомицетов заповедника с видовым составом в других регионах, а также для различных фитоценозов и поясов растительности внутри заповедника, типов субстратов, использовался разработанный Чао и др. (Chao et al., 2005, 2006) модифицированный индекс Серенсена (Cs).

Для оценки положительной или отрицательной корреляции отдельных видов и комплексов миксомицетов с определенными субстратами использовался канонический анализ соответствий (canonical correspondence analysis, CCA) с помощью программы PcOrd 4.17 (MJM Software Design Inc., Gleneden Beach, Oregon, USA; Schnittler, 2001; Schnittler et al., 2002). Расчеты для CCA проводились для видов, относительная частота встречаемости которых была больше 1.5% (Stephenson et al., 1993).

## **ГЛАВА 5. КОНСПЕКТ МИКСОМИЦЕТОВ ЗАПОВЕДНИКА «СТОЛБЫ»**

Конспект составлен на основе собственных данных автора, а также на основе информации, полученной при изучении гербария КГПУ.

В данной работе на уровне классов принята система девятого издания Микологического словаря (Kirk et al., 2001). При разделении миксомицетов на порядки (отделы) и семейства использовалась модифицированная система Мартина и Алексопулоса (Martin, Alexopoulos, 1969; Lado, 2001; Hernández-Crespo, Lado, 2005).

Описания видов приводится по следующей схеме:

### ***Латинское название вида***

[частота встречаемости; метод сбора образца; число образцов, собранных данным методом; пояс растительности; число образцов,

собранных в данном поясе] тип субстрата; число образцов, собранных на данном субстрате; пробные площади, на которых был отмечен вид; один гербарный номер гербария БИН РАН (LE).

Комментарий.

*Распространение в России.*

*Субстратная приуроченность.*

Пример описания вида в конспекте:

***Clastoderma debaryanum*** A. Blytt, Bot. Zeitung (Berlin) 38: 343, 1880.

[R, fc: 1, I: 1] w: 1; ПП: 1; LE 229388.

Единственный образец данного вида отмечен на очень влажной гнилой древесине ивы.

*Распространение в России:* Бурят., Карел., Лен., Перм., Примор., Свердлов., Твер., Хабаров.

*Субстратная приуроченность:* ксилобионт.

## ГЛАВА 6. АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ МИКСОМИЦЕТОВ ЗАПОВЕДНИКА «СТОЛБЫ»

**6.1. Таксономическая структура миксомицетов заповедника «Столбы».** На основании исследования 371 полевого образца и 606 образцов спорофоров миксомицетов, полученных методом «влажной камеры» на территории государственного заповедника «Столбы» выявлено 122 вида миксомицетов, относящихся к 34 родам, 10 семействам и 5 порядкам, которые составляют 41 % от 304 видов, известных на территории Российской Федерации (Новожилов, 2005). Из выявленных видов – 111 впервые отмечены на территории заповедника, из них 54 вида впервые найдены в Красноярском крае, 3 вида – в России и один вид, *Didymium* sp., является предположительно новым для науки. Таксономическая структура видового состава миксомицетов заповедника представлена в табл. 1.

Наибольшим видовым разнообразием характеризуются порядки *Physarales* (41 вид) и *Trichiales* (30 видов). Меньшее число видов отмечено для порядков *Stemonitales* и *Liceales* (по 23 вида), а также *Echinosteliales* (7 видов). Подобное числовое соотношение видов в порядках отмечается для всех хорошо исследованных регионов России (Новожилов, 2005), в частности, для Урала (Фефелов, 2005) и Нижнего Поволжья (Землянская, 2003), а также для Крымского заповедника в Украине (Романенко, 2006). Незначительные различия, в данном случае, проявляются только на уровне родовой насыщенности порядков.

Наиболее значимыми по числу видов являются 4 семейства: *Trichiaceae* (29 видов), *Physaraceae* (27 видов), *Stemonitidaceae* (22 вида) и *Didymiaceae* (14 видов). Они включают 75 % всех видов миксомицетов заповедника (рис. 1). Остальные семейства представлены менее чем 10 видами.

Первое место занимает род *Physarum* (18 видов), затем следуют: *Trichia* (10 видов), *Arcyria*, *Cribraria*, *Licea* (по 9 видов), *Didymium* (8 видов) и *Stemonitis* (7 видов). На эти роды приходится 57 % всех видов миксомицетов заповедника. Остальные 27 родов насчитывают от одного до пяти видов в

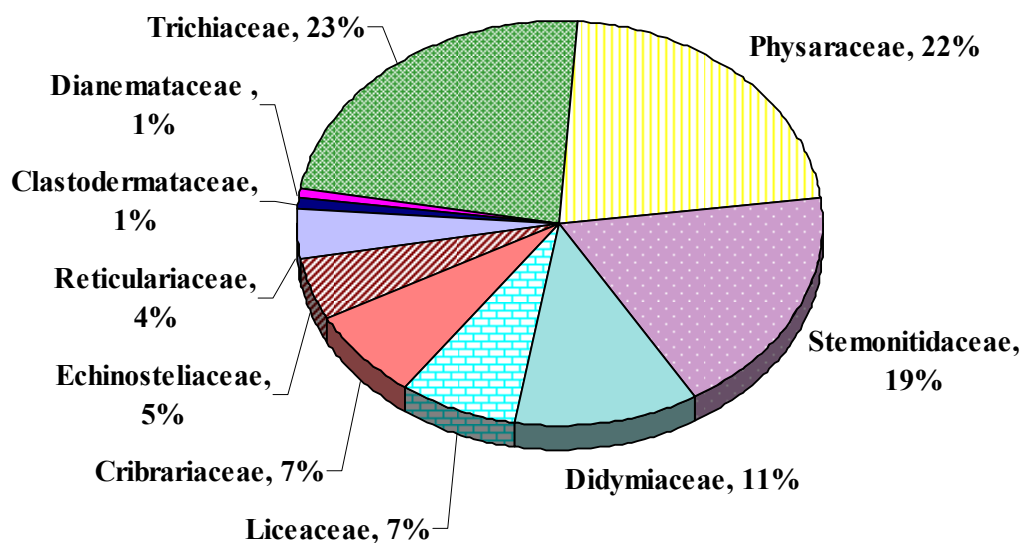
своем составе. Средняя видовая насыщенность рода для миксомицетов заповедника «Столбы» равна 3.6, что ниже, чем в целом по России (5.1). Это объясняется ограниченностью территории исследования.

Таблица 1

**Таксономическое разнообразие порядков, семейств и родов  
миксомицетов заповедника «Столбы»**

Порядки	Семейства	Роды
<i>Echinosteliales</i> (6)	<i>Echinosteliaceae</i> (5)	<i>Echinostelium</i> (5)
	<i>Clastodermataceae</i> (1)	<i>Clastoderma</i> (1)
<i>Liceales</i> (23)	<i>Liceaceae</i> (9)	<i>Licea</i> (9)
	<i>Reticulariaceae</i> (5)	(1) <i>Dictydiaethalium</i> <i>Lycogala</i> (1) <i>Reticularia</i> (2) <i>Tubulifera</i> (1)
	<i>Cribrariaceae</i> (9)	<i>Cribraria</i> (9)
<i>Trichiales</i> (30)	<i>Dianemataceae</i> (1)	<i>Calomyxa</i> (1)
	<i>Trichiaceae</i> (29)	<i>Arcyodes</i> (1) <i>Arcyria</i> (9) <i>Hemitrichia</i> (3) <i>Metatrichia</i> (1) <i>Perichaena</i> (5) <i>Trichia</i> (10)
<i>Stemonitales</i> (22)	<i>Stemonitidaceae</i> (22)	(3) <i>Collaria</i> (3) <i>Comatricha</i> (3) <i>Diacheopsis</i> (1) <i>Enerthenema</i> (1) <i>Lamproderma</i> (1) <i>Paradiacheopsis</i> <i>Stemonitis</i> (7) <i>Stemonitopsis</i> (1) <i>Symphytocarpus</i> (2)
<i>Physarales</i> (41)	<i>Physaraceae</i> (27)	(1) <i>Badhamia</i> (4) <i>Craterium</i> (2) <i>Fuligo</i> (1) <i>Leocarpus</i> (1) <i>Physarum</i> (18) <i>Willkommangea</i>
	<i>Didymiaceae</i> (14)	<i>Diderma</i> (4) <i>Didymium</i> (8) <i>Lepidoderma</i> (1) <i>Mucilago</i> (1)

Примечание: в скобках после названия таксона указано число видов.



**Рис. 1.** Спектр семейств миксомицетов заповедника «Столбы» (в процентах от общего числа видов).

Семьдесят девять видов в заповеднике относятся к редким, 11 видов – к обычным. Наиболее часто встречаются: *Arcyria cinerea*, *Cribraria cancellata*, *Didymium difforme*, *Echinostelium minutum*, *Hemitrichia minor* var. *pardina*, *Licea testudinacea*, *Lycogala epidendrum*, *Paradiacheopsis solitaria* и *Physarum album*.

Как показали результаты исследования, полевые сборы образцов и метод «влажной камеры» в значительной степени дополняют друг друга: 59 видов из 24 родов найдены только в поле, и 47 видов из 15 родов выделены методом «влажной камеры». Только 18 видов из 11 родов зарегистрированы как в поле, так и во «влажных камерах».

**6.2. Таксономическая структура видового состава миксомицетов в различных фитоценозах заповедника «Столбы».** Лидирующую позицию по числу видов в поясах растительности и на участках горной степи занимает семейство *Trichiaceae*, что характерно также для всей территории заповедника «Столбы». Большая часть представителей данного семейства относится к ксилобионтам, которые лидируют по числу видов в таежных регионах богатых древесными остатками.

Для нижнего пояса лиственно-светлохвойных разнотравных лесов собрано 608 образцов спорофоров миксомицетов 103 видов из 32 родов и 5 порядков. Самым многочисленным семейством для данного пояса, наряду с сем. *Trichiaceae* (23 вида), является сем. *Physaraceae* (23 вида). Третье место занимает сем. *Stemonitidaceae* (20 видов). В среднем поясе темнохвойной тайги собрано 312 образцов спорофоров миксомицетов 55 видов из 20 родов и 5 порядков. В этом типе растительности выявлены незначительные отличия

в таксономической структуре миксомицетов от таковой нижнего пояса лиственно-светлохвойных разнотравных лесов. Семейство *Trichiaceae* занимает первое место (15 видов). На втором месте находится семейство *Stemonitidaceae* (11 видов), на третьем – сем. *Physaraceae* (8 видов). На территории горной степи собрано 56 образцов миксомицетов 16 видов из 9 родов и 3 порядков. Ведущими являются семейства *Trichiaceae* и *Didymiaceae* (по 6 видов).

Альфа-разнообразие миксомицетов снижается от нижнего пояса лиственно-светлохвойных разнотравных лесов ( $H'=3.9$ ) к среднему поясу темнохвойной тайги ( $H'=3.2$ ) и достигает минимального значения в горной степи ( $H'=2.2$ ). Сходство видовой состав миксомицетов между лесными поясами очень высокое (модифицированный коэффициент Серенсена,  $Cs=0.96$ ), тогда как сходство видовой состав миксомицетов горной степи с таковыми лесных поясов значительно ниже (среднее значение  $Cs=0.48$ ).

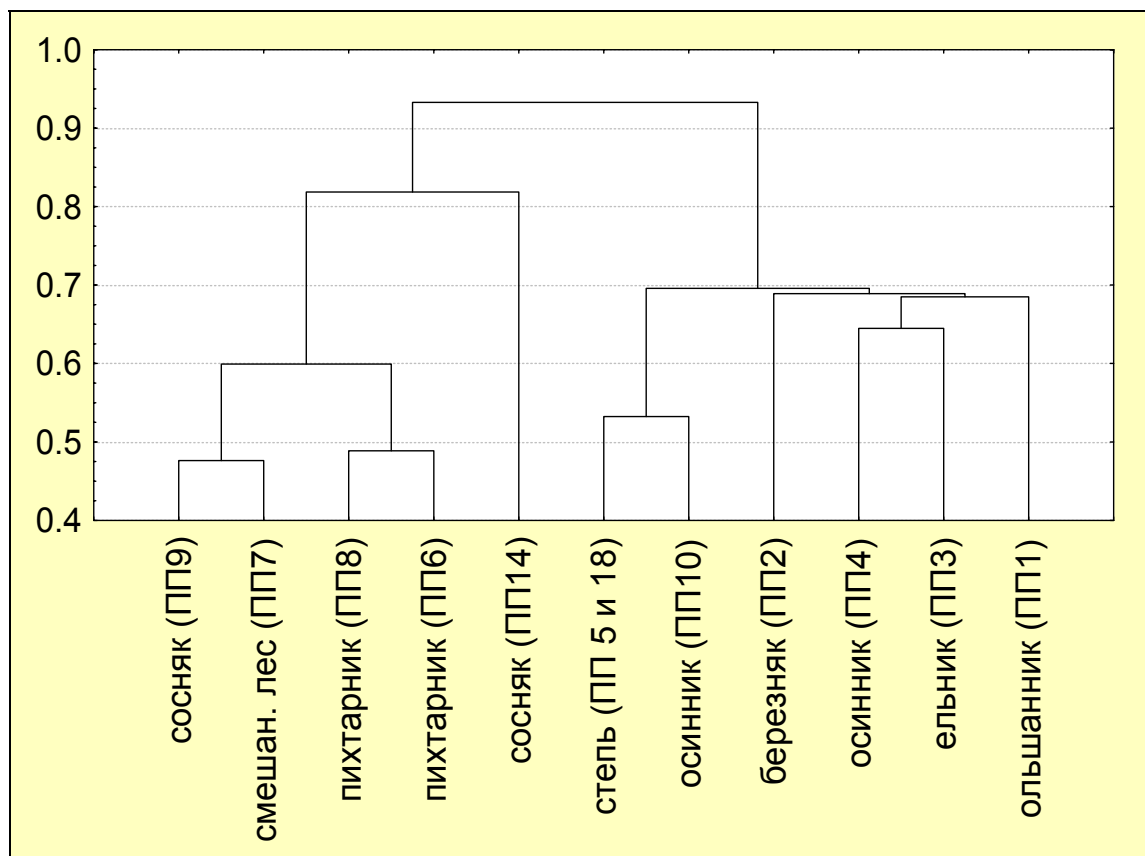
Самое высокое значение индекса специфичности – 0.48 (доля видов, обнаруженных только в данном фитоценозе от общего числа видов в фитоценозе) принадлежит нижнему поясу лиственно-светлохвойных разнотравных лесов. Для среднего пояса темнохвойной тайги он равен только 0.12, а для степи принял минимальное значение – 0.03.

Из 12 исследованных пробных площадей наибольшим систематическим разнообразием отличается видовой состав миксомицетов сосняка разнотравно-осочкового (пробная площадь (ПП) 14,  $H'=3.2$ ) из нижнего пояса лиственно-светлохвойных разнотравных лесов. В среднем поясе горной темнохвойной тайги наибольшим систематическим разнообразием обладает пихтарник мелкотравно-осочковый (ПП 6,  $H'=3.0$ ).

Дендрограмма сходства видовой состав миксомицетов (рис. 2) показывает выделение двух кластеров: комплекс миксомицетов темнохвойной тайги и комплекс лиственно-светлохвойных лесов. В первый кластер вошел также комплекс миксомицетов сосняка осочково-разнотравного из нижнего пояса лиственно-светлохвойных разнотравных лесов. Однако он не проявляет высокого сходства с видовым составом миксомицетов коренных фитоценозов среднего пояса темнохвойной тайги. Напротив, видовой состав миксомицетов ельника осочково-разнотравного не проявил сходства с фитоценозами темнохвойной тайги, а оказался более схож с видовым составом миксомицетов мелколиственных пород. Возможно, это объясняется близостью расположения этих фитоценозов друг к другу на территории заповедника и наличием обильного осинового валежа на территории ельника.

Комплекс видов миксомицетов степи разнотравно-кустарниковой (ПП 5, 18) закономерно оказался в кластере комплекса лиственно-светлохвойных лесов, т.к. исследованные участки степи были расположены в нижнем поясе лиственно-светлохвойных разнотравных лесов заповедника. По своему видовому составу миксомицетов он более всего схож с осинником крупнотравным (ПП 10,  $Cs=0.96$ ), в котором также практически не исследовался видовой состав эпифитного комплекса видов.

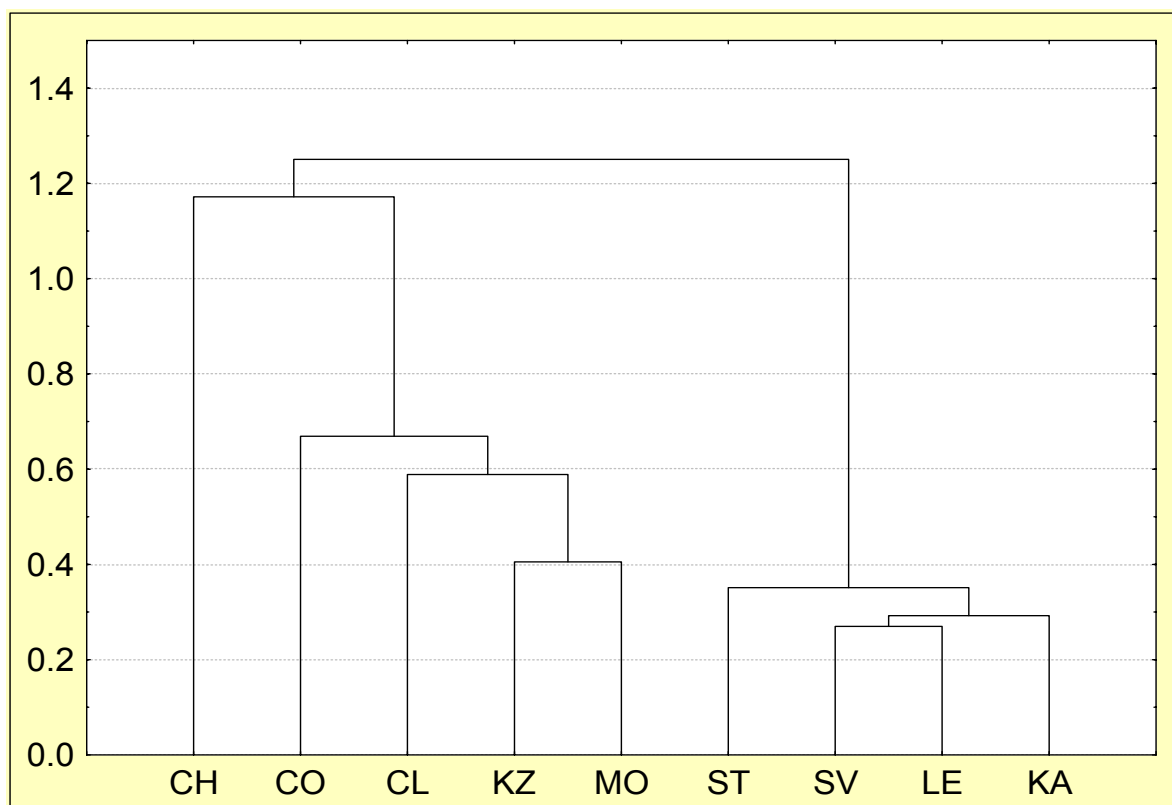
В комплексе миксомицетов темнохвойной тайги наиболее близки по видовому составу пихтарник мелкотравно-осочковый (ПП 6) и пихтарник зеленомошно-осочковый (ПП 8) ( $C_s=0.86$ ), тогда как в комплексе миксомицетов лиственнично-светлохвойных лесов – осинник осочково-разнотравный (ПП 4) и березняк разнотравный (ПП 2) ( $C_s=0.89$ ).



**Рис. 2.** Дендрограмма сходства видового состава миксомицетов различных фитоценозов заповедника «Столбы».

**6.3. Сравнительный анализ таксономического состава миксомицетов заповедника «Столбы» с другими регионами.** Сравнение комплексов миксомицетов было основано на модифицированном коэффициенте сходства Серенсена, который показывает, что видовой состав миксомицетов заповедника «Столбы» имеет высокое сходство с таковыми других таежных регионов России: Карелией (о. Средний, Schnittler and Novozhilov, 1996), Ленинградской (Новожилов, 1980; Novozhilov, 1999) и Свердловской (Novozhilov and Fefelov, 2000) областями (среднее значение  $C_s=0.81$ ). Для сравнения, среднее значение коэффициента сходства видовых комплексов между заповедником и аридными регионами, включающими пустынные степи западной Монголии (Novozhilov and Schnittler), пустыни полуострова Мангышлак (Schnittler and Novozhilov, 2000; Schnittler, 2001), полынно-кустарниковую пустыню плато Колорадо (Novozhilov et al., 2003), южные степи и пустыни северо-востока Прикаспийской низменности (Novozhilov et al., 2006), пустыни северной части Чили (Lado et al., 2006) равно 0.29, что указывает на их высокий уровень различия.

Подобное соотношение можно объяснить близостью состава флор таежных регионов и схожестью климатических условий (рис. 3).



**Рис. 3.** Дендрограмма сходства видового состава миксомицетов таежных и аридных районов мира (КА – Карелия, LE – Ленинградская область, SV – Свердловская область, ST – заповедник «Столбы», MO – западная Монголия, MA – п-ов Мангышлак, CO – плато Колорадо, CL – северо-восток Прикаспийской низменности, CH – северная часть Чили).

## ГЛАВА 7. СУБСТРАТНЫЕ КОМПЛЕКСЫ МИКСОМИЦЕТОВ ЗАПОВЕДНИКА «СТОЛБЫ»

В заповеднике наиболее многочисленно представлена группа ксилобионтов. На гнилой древесине и коре отмечено 85 видов миксомицетов из 29 родов (68.5 % от общего числа видов, 389 образцов). Меньшее число видов отмечено на опаде – 45 видов из 18 родов (36.3 %, 252 образца), и на коре живых деревьев 35 видов из 17 родов (28 %, 315 образцов). Только шесть видов миксомицетов были найдены на мхах, три вида на выветрившемся помете растительноядных животных и один – на плодовом теле макромицета.

Высокое видовое разнообразие миксомицетов наблюдается на гнилой древесине ( $H'=3.73$ ), которое снижается на подстилке ( $H'=3.06$ ), достигая минимума на коре живых деревьев ( $H'=2.76$ ). Картина меняется, если принимать во внимание только данные, полученные методом «влажной камеры». Наибольшее разнообразие миксомицетов здесь наблюдается на подстилке (39 видов,  $H'=2.96$ ), затем следует эпифитный комплекс (34,

$H'=2.72$ ), и на последнем месте находится ксилобионтный комплекс (20,  $H'=2.69$ ). В первую очередь это связано с физиологией и морфологией ксилобионтных видов миксомицетов. Они обычно имеют крупные спорофоры, для образования которых, необходимо достаточно высокое и продолжительное увлажнение среды с большим запасом и разнообразием питательных веществ. Подобные условия обитания может обеспечить, например, крупный валеж деревьев, а смоделировать их во «влажной камере» крайне сложно. Виды миксомицетов, обитающие на выветрившемся помете растительноядных животных, были отмечены только методом «влажной камеры» (3 вида,  $H'=0.87$ ). Полученные результаты указывает на то, что, используя только метод «влажной камеры», исследователи рискуют недооценить роль гнилой древесины в качестве микростообитания миксомицетов в бореальных лесах.

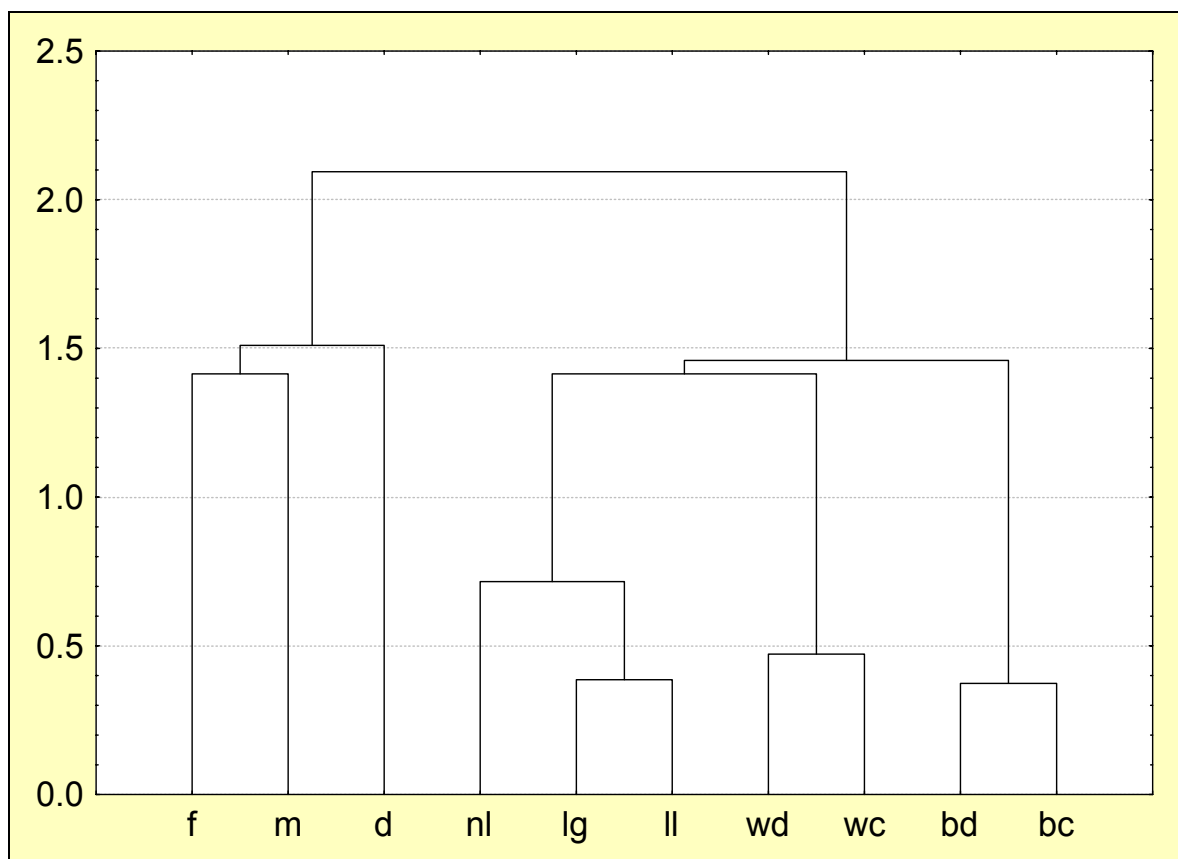
Индекс специфичности понижается для пояса лиственно-светлохвойных лесов в следующем порядке: гнилая древесина и кора лиственных (0.42) > гнилая древесина и кора хвойных (0.38) > кора живых хвойных деревьев (0.37) > опад хвои (0.31) > опад листьев (0.30) > опад трав (0.23) > кора живых лиственных деревьев (0.13). Для пояса темнохвойной тайги порядок несколько меняется: гнилая древесина и кора хвойных (0.53) > кора живых хвойных деревьев (0.50) > гнилая древесина и кора лиственных (0.44) > кора живых лиственных деревьев (0.33) > опад хвои (0.31). Можно отметить, что в нижнем поясе растительности наиболее специфичный комплекс видов миксомицетов принадлежит древесине и коре лиственных деревьев, тогда как в среднем поясе растительности – хвойных. Это связано в первую очередь с числом изученных фитоценозов.

Если в нижнем поясе растительности были исследованы четыре фитоценоза с лиственными породами деревьев, то в среднем только один. Самый низкий индекс специфичности отмечается для видового состава миксомицетов на коре лиственных деревьев в нижнем поясе растительности заповедника «Столбы».

Очевидно, что на территории заповедника «Столбы», так же как для зоны тайги в целом, наиболее подходящим субстратом для миксомицетов является гнилая древесина и кора, причем преимущественно хвойных пород деревьев.

На полученной с помощью модифицированного коэффициента Серенсена дендрограмме сходства (рис. 4) отчетливо выделяются все три субстратные комплекса миксомицетов. В связи с малым числом видов, отмеченных на помете растительноядных животных, плодовых телах грибов и мхах, мы не выделяем их в отдельные комплексы. Наибольшее сходство отмечено между комплексами видов миксомицетов на гнилой древесине хвойных и лиственных ( $C_s=0.79$ ) и опаде листьев и трав ( $C_s=0.86$ ). Абсолютное сходство проявили комплексы видов на коре хвойных и лиственных деревьев ( $C_s=1$ ). Это связано, вероятно, с меньшим числом видов, отмеченных на коре лиственных деревьев и их низким разнообразием и специфичностью.



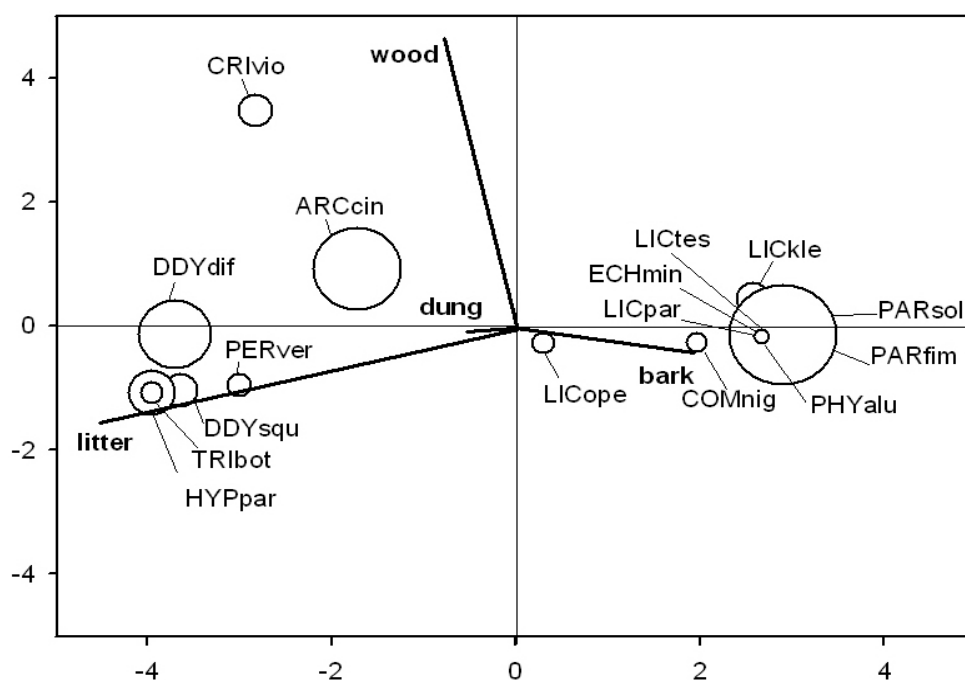


**Рис. 4.** Дендрограмма сходства комплексов видов миксомицетов на различных субстратах (f – плодовые тела макромицетов, m – мхи, d – помет растительноядных животных, nl – опад хвои и мелких веточек, lg – опад трав, ll – опад листьев, wd – гнилая древесина и кора лиственных, wc – гнилая древесина и кора хвойных, bd – кора живых лиственных деревьев, bc – кора живых хвойных деревьев).

На рисунке 5 изображены результаты анализа (ССА) распределения часто встречаемых видов по основным типам субстратов. Анализ основан только на данных, полученных методом «влажной камеры». Очевидна приуроченность определенных видов к субстратным комплексам: на подстилке преобладают виды семейств *Didymiaceae* и *Trichiaceae*, а на коре живых деревьев – *Liceaceae* и *Stemonitidaceae*. На подстилке часто встречаемым видом в условиях «влажной камеры» является *Didymium difforme*, а на коре живых деревьев – *Paradiacheopsis solitaria*.

Подводя итог, можно отметить, что 30 % видов миксомицетов заповедника «Столбы» не являются строго приуроченными к одному типу субстрата, однако 70 % проявляют некоторую приуроченность к конкретному субстратному комплексу.

**7.1. Ксилобионтный комплекс видов.** Среди ксилобионтов преобладают представители семейства *Trichiaceae* (21 вид) (рис. 6). Аналогичные результаты были получены во всех исследованных таежных регионах (Новожилов, 1980, 1981; 2005; Фефелов, 2005; Schnittler, Novozhilov, 1996). На втором месте по числу видов стоит семейство *Physaraceae* (19 видов), и на третьем – семейство *Stemonitidaceae* (18 видов).



**Рис. 5.** Графическое представление результатов анализа (CCA) распределения 16 часто встречаемых видов по основным типам субстратов. Размер окружностей пропорционален частоте встречаемости вида. Акронимы видов: ARCcin – *Arcyria cinerea*, COMnig – *Comatricha nigra*, CRlvio – *Cribraria violacea*, DDYdif – *Didymium difforme*, DDYsqu – *D. squamulosum*, ECHmin – *Echinostelium minutum*, HYPpar – *Hemitrichia minor*, LICKle – *Licea kleistobolus*, LICope – *L. operculata*, LICpar – *L. parasitica*, LICtes – *Licea testudinacea*, PARfim – *Paradiacheopsis fimbriata*, PARsol – *P. solitaria*, PERver – *Perichaena vermicularis*, PHYalu – *Physarum album*, TRIbot – *Trichia botrytis*. wood – гнилая древесина и кора, litter – подстилка, bark – кора живых деревьев, dung – помет растительноядных животных.

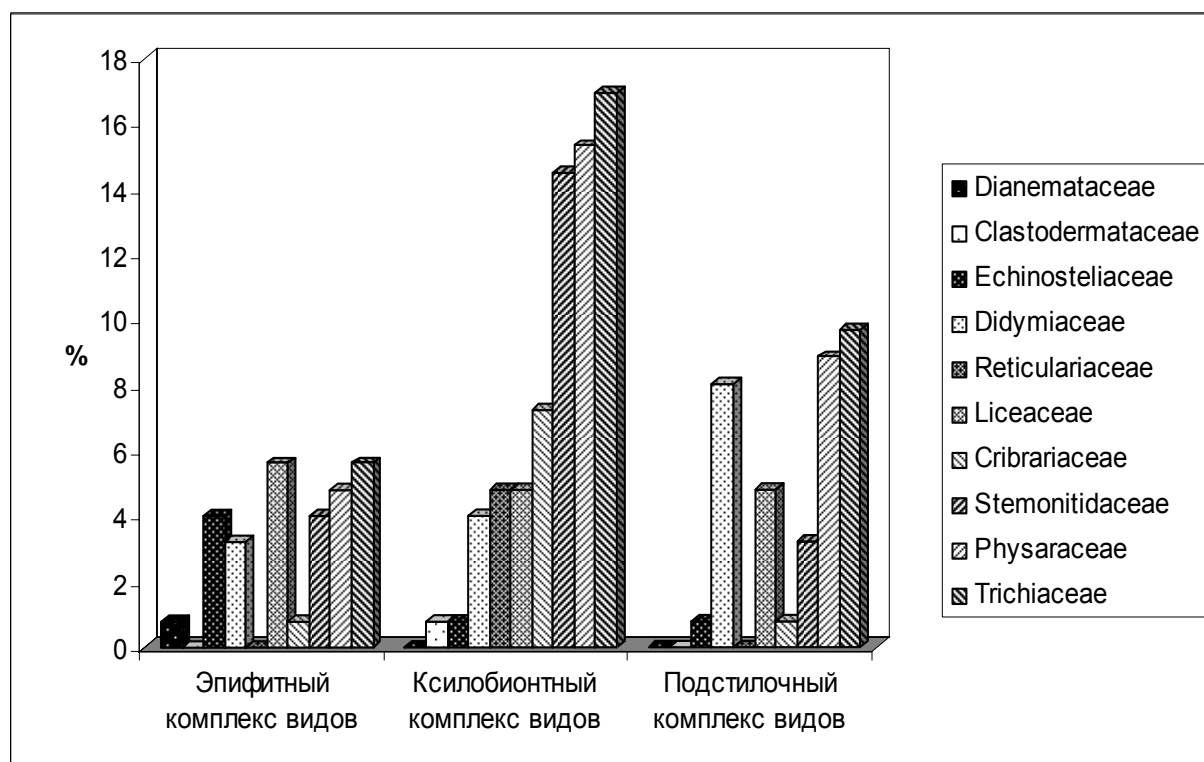
В целом виды этих семейств составляют 46.5% от видового состава ксилобионтного комплекса. Подобный же спектр семейств характерен и для видового состава миксомицетов заповедника «Столбы» в целом. Очевидно, что ксилобионтный комплекс вносит наибольший вклад в формирование таксономической структуры видового состава миксомицетов заповедника.

Наибольшим числом видов в ксилобионтном комплексе миксомицетов представлены роды: *Physarum* (13 видов), *Cribraria* (9), *Arcyria* (8), *Stemonitis* (8), *Trichia* (8), *Licea* (6). Остальные 24 рода представлены 1-3 видами.

Только на гнилой древесине и коре были отмечены 48 видов миксомицетов, из которых 38 видов относятся к редким. К часто встречаемым видам относится *Lycogala epidendrum*, к обычным – *Stemonitis axifera*, к изредка встречающимся – *Collaria arcyrionema*, *Comatricha thyphoides*, *Cribraria vulgaris*, *Physarum flavicomum*, *Physarum viride*, *Stemonitis fusca*, *Symphytocarpus flaccidus*, *Tubulifera arachnoidea*.

**7.1.1. Зависимость видового состава ксилобионтных миксомицетов от видовой принадлежности субстратообразующего растения.** В заповеднике на гнилой древесине лиственных деревьев и кустарников были отмечены 54 вида миксомицетов (115 образцов найдены в поле и 16 – методом «влажной камеры») и 59 видов миксомицетов на гнилой древесине и коре хвойных (234 образца найдены в поле и 24 – методом «влажной

камеры»). Индекс разнообразия Шеннона комплексов миксомицетов на гнилой древесине и коре лиственных несколько выше ( $H'=3.71$ ), чем на гнилой древесине и коре хвойных ( $H'=3.30$ ). Индекс специфичности для комплекса миксомицетов на гнилой древесине и коре лиственных равен 0.50, а для комплекса на гнилой древесине и коре хвойных – 0.54. Модифицированный коэффициент сходства Серенсена один из наиболее высоких для всех изученных субстратов и равен 0.79. Очевидно, что при незначительной разнице в числе образцов, число видов и их разнообразие на данных типах субстратов практически равно. Однако, при более детальном рассмотрении систематической структуры миксомицетов на этих субстратах, можно выделить их характерные черты отличия.



**Рис. 6.** Процентное распределение видов миксомицетов по семействам в субстратных комплексах.

На гнилой древесине и коре лиственных ведущим семейством по числу видов является сем. *Trichiaceae* (19 видов). Семейства *Physaraceae* и *Stemonitidaceae* (по 10 видов) занимают второе место. И, наоборот, на гнилой древесине и коре хвойных семейство *Trichiaceae* (10 видов) занимает второе место, а семейства *Physaraceae* и *Stemonitidaceae* (по 14 видов) – первое.

Отличительной чертой видового состава миксомицетов гнилой древесины и коры хвойных пород деревьев является высокая, по сравнению с гнилой древесиной и корой лиственных, численность семейств *Cribrariaceae* (8 видов) и *Liceaceae* (5 видов). Одним видом, *Clastoderma debaryanum*, представлено семейство *Clastodermataceae* на гнилой древесине и коре лиственных, которое не отмечено на гнилой древесине и коре хвойных. Также одним видом, *Echinostelium fragile*, на гнилой древесине и коре

хвойных представлено семейство *Echinosteliaceae*, которое не отмечено на гнилой древесине и коре лиственных пород деревьев и кустарников.

На гнилой древесине и коре хвойных были отмечены 23 рода миксомицетов. Чаще всего на данном типе субстрата можно было встретить роды: *Physarum* (10 видов), *Cribraria* (8), *Stemonitis* (6), *Arcyria* (6), *Licea* (5) и *Trichia* (4). Остальные 17 родов представлены 1-3 видами. На гнилой древесине лиственных были отмечены 22 рода, из которых чаще других встречались: *Arcyria* (8 видов), *Stemonitis* (7), *Trichia* (6), *Cribraria* (5), *Physarum* (4). Остальные 17 родов представлены 1-3 видами.

Наиболее подходящим субстратом для миксомицетов является гнилая древесина сосны (36 видов), березы (31) и ели (30). Несколько меньшее видовое богатство миксомицетов отмечено на гнилой древесине осины (25 видов) и пихты (20). Третье место занимают субстраты с наименьшим числом видов миксомицетов: гнилая древесина черемухи (11 видов), ивы (10 видов) и ольхи черной (4 вида).

На основании данных о кислотности субстратов можно предположить, что численность ксилобионтных миксомицетов выше в практически нейтральной среде обитания (рН 7.16-7.34, осина, пихта, сосна) и ниже в более кислой (рН 5.25-5.54, ель, береза). Но в связи с недостатком данных такой вывод делать преждевременно.

**7.2. Эпифитный комплекс видов.** Большая часть образцов эпифитных видов миксомицетов (33 вида, 314 образцов) получена методом «влажной камеры», и только 2 вида, *Arcyria insignis* и *Leocarpus fragilis*, отмечены в поле. Подобное распределение числа образцов закономерно, т.к. обнаружить в полевых условиях эфемерные спорофоры видов-эпифитов задача трудновыполнимая.

Для эпифитного комплекса миксомицетов характерно относительно равномерное распределение числа видов по семействам (рис. 6). Однако, лидирующими по числу видов являются семейства *Liceaceae* и *Trichiaceae* (по 7 видов). Семейства *Physaraceae* (6 видов) и *Stemonitidaceae* (5 видов) занимают второе место. Главной отличительной особенностью эпифитного комплекса от других является многочисленность семейства *Echinosteliaceae* (5 видов). На других субстратах оно представлено единичными видами. Немного меньшим числом видов представлено семейство *Didymiaceae* (4 вида).

Наибольшее число видов в эпифитном комплексе миксомицетов относится к четырем родам: *Licea* (7 видов), *Echinostelium* (5), *Physarum* (5) и *Arcyria* (4). Остальные 10 родов представлены 1-3 видами.

Высокая степень различия в спектре семейств, ведущих родов и часто встречаемых видов комплекса миксомицетов на коре живых деревьев с другими субстратами указывает на его высокую специфичность.

Среди видов, выявленных методом «влажной камеры», чаще других встречались *Paradiacheopsis solitaria* (70 образцов), *Echinostelium minutum* (38), *Licea testudinacea* (34), *Paradiacheopsis fimbriata* (26), *Licea kleistobolus* (22), *Arcyria cinerea* (21), *Licea parasitica* (16), *Comatricha nigra* (11), *Comatricha elegans* (10), *Physarum album* (9). Среди них *Paradiacheopsis*

*solitaria*, *P. fimbriata* и *Echinostelium minutum* являются облигатно эпифитными видами. Остальные виды представлены 1-6 образцами.

**7.2.1. Зависимость видового состава эпифитных миксомицетов от видовой принадлежности субстратообразующего растения.** На коре живых лиственных деревьев были отмечены 17 видов миксомицетов (54 образца) и 28 видов на коре хвойных деревьев (259 образцов выделены методом «влажной камеры» и 3 образца отмечены в поле). Индекс разнообразия Шеннона для комплекса миксомицетов на коре лиственных только слегка ниже ( $H'=2.307$ ), чем на коре хвойных ( $H'=2.466$ ). Однако, в целом, значения индексов ниже, чем в ксилобионтном комплексе. Как на коре лиственных, так и на коре хвойных не было выявлено специфических видов. Модифицированный коэффициент сходства Серенсена между комплексами видов на коре лиственных и хвойных деревьев самый высокий среди всех изученных субстратов и равен 1.

Как и в ксилобионтном комплексе, ведущим семейством по числу видов на коре лиственных является сем. *Trichiaceae* (5 видов), тогда как на коре хвойных деревьев выявлено только 3 вида данного семейства. Чуть меньшее число видов отмечено в семействах *Liceaceae* и *Physaraceae* (по 4 вида). Для комплексов видов на коре лиственных деревьев характерно полное отсутствие представителей семейства *Echinosteliaceae*. На коре хвойных деревьев ведущим семейством является сем. *Liceaceae* (6 видов), а на втором месте стоят семейства *Echinosteliaceae*, *Physaraceae* и *Stemonitidaceae* с равным числом видов (по 5 видов). Только на коре хвойных деревьев был найден единственный вид из семейства *Dianemataceae* – *Calomyxa metallica*.

Комплексы миксомицетов на коре лиственных и хвойных деревьев различаются на таксономических уровнях, включая не только семейства, но и роды. На коре живых хвойных деревьев чаще всего можно было встретить роды *Licea* (6 видов), *Echinostelium* (5), *Physarum* (4). Остальные 7 родов представлены 1-3 видами. Только на коре хвойных деревьев представлены роды *Calomyxa*, *Echinostelium*, *Enerthenema*, *Leocarpus* и *Paradiacheopsis*. На коре лиственных были отмечены 9 родов, из которых чаще других встречались *Licea* (4 вида) и *Physarum* (3). Остальные 7 родов представлены 1-2 видами. Только на коре лиственных деревьев встречаются виды родов *Cribraria*, *Diderma*, *Perichaena* и *Trichia*.

Полученные данные указывают на то, что наиболее подходящим субстратом для эпифитных миксомицетов является кора сосны (15 видов) и пихты (16). На втором месте стоят кора ольхи черной, ели и кедра (по 7 видов), осины (6 видов) и березы (5 видов). Третье место занимают субстраты с наименьшим числом видов миксомицетов. Это кора кизильника (3 вида), рябины (3 вида) и черемухи (2 вида). На пяти образцах коры караганы не было выявлено спорофоров миксомицетов.

Наибольшее число видов миксомицетов обнаружено на коре живых деревьев, среднее значение рН которой равно  $5.53 \pm 0.12$  (сосна) и  $6.4 \pm 0.04$  (пихта). При значениях рН выше семи, численность миксомицетов низкая, либо они совсем отсутствуют (кизильник – 3 вида, рН  $7.31 \pm 0.09$ ; карагана – 0 видов, рН  $7.4 \pm 0.25$ ). За исключением названных видов растений, среднее

значение рН коры остальных колеблется в пределах от  $5.06 \pm 0.08$  (ель) до  $6.28 \pm 0.06$  (кедр) и в значительной степени не влияет на численность миксомицетов.

**7.3. Сравнительный анализ ксилобионтного и эпифитного комплексов видов.** Выявлено высокое различие между видовыми составами ксилобионтного и эпифитного комплексов миксомицетов. Исключением стал комплекс видов на гнилой древесине и коре ольхи черной. Только этот субстрат оказался наиболее близок по видовому составу к таковому на коре живых деревьев ольхи. Это указывает на высокую специфичность выявленных комплексов и на приуроченность отдельных видов к определенному типу субстрата.

**7.4. Подстилочный комплекс видов.** Главной особенностью подстилочного комплекса видов можно считать значительное возрастание в нем роли семейства *Didymiaceae* (10 видов), по сравнению с остальными комплексами (4 вида в эпифитном комплексе видов и 5 видов в ксилобионтном) (рис. 6). Однако, лидирующими семействами в данном комплексе по-прежнему остаются семейства *Trichiaceae* (12 видов) и *Physaraceae* (11 видов). Также как в эпифитном комплексе, в подстилочном совершенно не представлено семейство *Reticulariaceae*, и только одним видом представлено семейство *Cribrariaceae*. В сравнении с ксилобионтным комплексом в подстилочном комплексе семейство *Stemonitidaceae* представлено малым числом видов (4 вида).

Наиболее многочисленны в подстилочном комплексе три рода: *Didymium* (9 видов), *Licea* (6) и *Physarum* (6). Остальные 15 родов насчитывают по 1-3 вида.

Среди видов, выделенных в искусственных условиях, чаще других встречались *Didymium difforme* (36 образцов), *D. squamulosum* (32), *Hemitrichia minor* var. *pardina* (31), *Arcyria cinerea* (30), *Trichia botrytis* (15), *Cribraria violacea* (14), *Perichaena vermicularis* (14), *P. chrysosperma* (9) и *Licea operculata* (8). Все они не являются облигатными обитателями подстилки и отмечены на других субстратах. Остальные виды представлены 1-5 образцами.

**7.4.1. Зависимость видового состава подстилочных миксомицетов от видовой принадлежности субстратообразующего растения.** В нашем исследовании 23 вида миксомицетов отмечены на опаде лиственных деревьев (89 образцов выделены методом «влажной камеры» и 4 образца найдены в поле), 21 вид – на опаде хвойных деревьев (59 образцов выделены методом «влажной камеры» и 2 образца найдены в поле) и 26 видов – на опаде трав (92 образца выделены методом «влажной камеры» и 2 образца найдены в поле). Модифицированный коэффициент сходства Серенсена для данных субстратов один из самых высоких. Более схожи по видовому составу миксомицетов опад лиственных деревьев и трав ( $C_s=0.85$ ), чем опад лиственных и хвойных деревьев ( $C_s=0.80$ ) и опад хвойных деревьев и трав ( $C_s=0.78$ ).

На всех трех типах опада было отмечено высокое число видов семейства *Trichiaceae* (по 7 видов).

Но на опаде листьев все же лидирующим семейством по числу видов является семейство *Didymiaceae* (8 видов). На опаде хвои и мелких веточек это семейство занимает второе место по числу видов (6 видов), а на опаде трав – третье место (4 вида). На опаде трав равное число видов с семейством *Trichiaceae* принадлежит семейству *Physaraceae*, тогда как на опаде лиственных оно занимает второе место (5 видов), а на опаде хвойных представлено наименьшим числом видов. Семейство *Liceaceae* имеет самую высокую численность видов на опаде хвои (4 вида), чуть меньше на опаде трав (3 вида), и только один вид этого семейства отмечен на опаде листьев. На коре живых хвойных деревьев также было отмечено большее число видов данного семейства, по сравнению с корой лиственных деревьев. Семейство *Stemonitidaceae* наиболее многочисленно на опаде трав (4 вида), а на опаде хвои и листьев отмечено только по одному виду из этого семейства. Из семейства *Echinosteliaceae* только *Echinostelium fragile* отмечен на опаде хвои.

На опаде хвойных деревьев найдены представители 10 родов миксомицетов. Чаще всего можно было встретить роды: *Didymium* (5 видов), *Licea* (4) и *Trichia* (3). Остальные 7 родов представлены 1-3 видами. Только на опаде хвойных деревьев представлен род *Echinostelium*. На опаде лиственных отмечены 13 родов, из которых чаще других встречались виды рода *Didymium* (6 видов). Остальные 12 родов представлены 1-3 видами. Только на опаде лиственных деревьев отмечены роды *Arcyodes*, *Craterium* и *Lepidoderma*. На опаде трав выявлено 14 родов миксомицетов, из которых, также как на опаде листьев, чаще других встречались виды рода *Didymium* (4 вида), а остальные роды представлены 1-3 видами.

Наибольшее видовое богатство среди различных типов опада выявлено на опаде трав (26 видов). Среди опада лиственных деревьев наибольшее число видов миксомицетов отмечено на опаде осины (18 видов), а среди опада хвойных – на опаде сосны (15 видов). На остальных субстратах отмечено от 6 до 8 видов миксомицетов, за исключением опада кизильника на котором было отмечено только 2 вида.

Наибольшее число видов миксомицетов обнаружено на опаде в пределах значений рН  $6.02 \pm 0.07$  –  $6.36 \pm 0.09$ . В эту группу входят как лиственные, так и хвойные породы деревьев. Поэтому маловероятно, что различия видового состава комплексов миксомицетов на опаде хвои и листьев связано с различиями в значениях кислотности субстрата. Как при повышении, так и при понижении значения рН, численность миксомицетов на опаде сокращается.

## ВЫВОДЫ

1. В результате проведенных исследований на территории заповедника «Столбы» выявлено 122 вида миксомицетов, относящихся к 34 родам, 10 семействам и 5 порядкам. Из них 111 видов являются новыми для указанного района, 54 вида впервые отмечены на территории Красноярского края, 3 вида впервые отмечены на территории России – *Echinostelium fragile* Nann.-

Bremek., *Symphytocarpus amaurochaetoides* Nann.-Bremek., *Physarum penetrale* Rex.

2. Таксономическая структура видового состава миксомицетов заповедника типична для бореальных лесов. Наибольшим таксономическим разнообразием характеризуются порядки *Physarales* и *Trichiales*. Крупнейшими по числу видов семействами являются *Trichiaceae*, *Physaraceae*, *Stemonitidaceae* и *Didymiaceae*. Наиболее крупными по числу видов являются роды *Physarum*, *Trichia*, *Arcyria*, *Cribraria*, *Licea*, *Didymium*, *Stemonitis*, *Echinostelium*, *Perichaena*, *Badhamia* и *Diderma*. Остальные 23 рода насчитывают от 1 до 3 видов.

3. Выявлена закономерность снижения видового разнообразия миксомицетов от нижнего пояса лиственнично-светлохвойных разнотравных лесов к среднему поясу темнохвойной горной тайги, и резкое снижение видового разнообразия в горной степи.

4. Установлено наибольшее сходство видового состава комплексов миксомицетов пихтарника мелкотравно-осочкового и пихтарника зеленомошно-осочкового, сосняка разнотравно-зеленомошного и разнотравного кедрово-пихтового леса.

5. Показано, что видовой состав миксомицетов заповедника «Столбы» наиболее близок к таковым других таежных регионов России – Карелии, Ленинградской и Свердловской областей (среднее значение  $C_s=0.81$ ) и значительно отличается от комплексов видов аридных регионов России и мира ( $C_s=0.29$ ).

6. Установлено, что 70 % видов миксомицетов заповедника проявляет специфичность к отдельным типам субстратов. В заповеднике выявлено три основных субстратных комплекса видов: ксилобионтный, эпифитный и подстилочный. Миксомицеты на других субстратах представлены только 10 видами.

7. Ксилобионтный комплекс видов вносит наибольший вклад в формирование таксономической структуры видового состава миксомицетов заповедника в целом. В нем преобладают семейства *Trichiaceae*, *Physaraceae* и *Stemonitidaceae*. Наибольшее видовое разнообразие имеет комплекс ксилобионтных видов на гнилой древесине сосны, березы и ели. Наиболее специфичным по составу является комплекс видов на гнилой древесине ели.

8. Высокое сходство проявляют комплексы видов миксомицетов на гнилой древесине сосны и ели, черемухи и березы. Доминирующими видами в данном субстратном комплексе являются *Lycogala epidendrum*, *Cribraria cancellata* и *Physarum album*.

9. В эпифитном комплексе ведущими семействами являются *Liceaceae* и *Trichiaceae*, *Physaraceae* и *Stemonitidaceae*. Главной отличительной особенностью эпифитного комплекса является высокая видовая насыщенность семейства *Echinosteliaceae*. Наибольшее видовое разнообразие имеет комплекс эпифитных видов на коре хвойных деревьев: сосны и пихты. Доминирующими видами на коре хвойных являются *Paradiacheopsis solitaria*, *Echinostelium minutum* и *Licea testudinaceae*.



10. Сравнение эпифитного и ксилобионтного комплексов миксомицетов показывает высокую степень их различия, за исключением видового состава на гнилой древесине и коре живых деревьев ольхи.

11. Выявлено влияние pH коры на численность миксомицетов. При значениях pH выше семи, численность миксомицетов низкая, либо они совсем отсутствуют.

12. Показано, преобладание в подстилочном комплексе видов семейств *Trichiaceae* и *Physaraceae*. Главной особенностью данного комплекса является высокая видовая насыщенность семейства *Didymiaceae*, по сравнению с остальными комплексами. Наиболее разнообразен комплекс видов на опаде трав. Наибольшее видовое богатство миксомицетов отмечено на опаде осины, а среди хвойных – на опаде сосны. Видовой состав миксомицетов на опаде хвойных однороден, тогда как на опаде лиственных деревьев он разнообразен. Доминирующими видами на опаде являются *Didymium difforme*, *Hemitrichia* var. *pardina* и *Arcyria cinerea*.

#### СПИСОК РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ:

1. Кошелева А.П. Миксогастеромицеты и редкие макромицеты Нижнего Приангарья // Экология и проблемы защиты окружающей среды. Тезисы докладов VII Всероссийской студенческой научной конференции. Красноярск, 2000. С. 15-16.

2. Кошелева А.П. Миксомицеты болотных комплексов междуречья Оби и Томи (Томская область, Западная Сибирь) // Материалы докладов конференции «Молодые ученые Санкт-Петербурга 300-летию города». Аничковский вестник. № 33. Санкт-Петербург, 2003а. С. 53-54.

3. Кошелева А.П. Миксомицеты Нижнего Приангарья (Тасеевский район, Красноярский край) // Экология и проблемы защиты окружающей среды. Тезисы докладов X Всероссийской студенческой научной конференции. Красноярск, 2003б. С. 19.

4. Кошелева А.П. Миксомицеты заповедника «Столбы» (Красноярский край, Восточная Сибирь) // Восьмая Санкт-Петербургская ассамблея молодых ученых и специалистов. Аннотации работ по грантам Санкт-Петербургского конкурса 2003 г. для студентов, аспирантов и молодых специалистов. Санкт-Петербург, 2003с. С. 45.

5. Кошелева А.П. Изучение миксомицетов государственного заповедника «Столбы» (Красноярский край, Восточная Сибирь) // Материалы докладов юбилейной конференции «Микология и альгология – 2004». Москва, МГУ, 2004а. С. 78.

6. Кошелева А.П. К вопросу изучения морфологических признаков плазмодия *Licea operculata* (Wing.) Martin (кл. Мухомycetes) // Материалы VIII молодежной конференции ботаников в Санкт-Петербурге. Санкт-Петербург, 2004б. С. 67-68.

7. Кошелева А.П. Новые виды миксомицетов (Мухомycetes) для Западной Сибири // Микология и фитопатология. 2004с. Т. 38, вып. 4. С. 41-42.

8. Кошелева А.П. Миксомицеты Восточной Сибири // Тезисы докладов 8-ой Пущинской школы-конференции молодых ученых «Биология – наука 21 века», Пущино, 2004д. С. 200.

9. Кутафьева Н.П., Кошелева А.П. Материалы к изучению макромицетов и миксомицетов Саяно-Шушенского государственного биосферного заповедника // Новости систематики низших растений. 2005а. Т. 39. С. 139-146.

10. Кошелева А.П. Редкие виды миксомицетов заповедника «Столбы» (Восточная Сибирь) // Грибы в природных и антропогенных экосистемах. Труды международной конференции, посвященной 100-летию начала работы проф. А.С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН. Т. 1. Санкт-Петербург, 2005б. С. 303-306.

11. Кошелева А.П., Новожилов Ю.К. Субстартные (адаптивные) комплексы миксомицетов в заповеднике «Столбы» // «Многолетние наблюдения в ООПТ. История. Современное состояние. Перспективы». Сборник статей по материалам всероссийской научно-практической конференции, посвященной 80-летию госзаповедника «Столбы». Красноярск, 2005с. С. 211-215.

12. Кошелева А.П. Видовое разнообразие миксомицетов в растительных сообществах заповедника «Столбы» // Материалы конференции «Взаимоотношения низших растений (грибов, водорослей, лишайников) с другими организмами в биоценозе». Москва, МГУ, 2006а. С. 23-24.

13. Кошелева А.П. Миксомицеты различных фитоценозов заповедника «Столбы» (Восточный Саян) // Микология и фитопатология. 2006б. Т. 40. Вып. 4. С. 278-284.

14. Kosheleva A.P. Muxomycete diversity of the steppe mountain sections in the State Reserve “Stolby” (Eastern Sayan, Russia) // Abstracts of XV Congress of European Mycologists. Saint-Petersburg, 2007. P. 128-129.