

Московский Государственный Университет имени М.В.Ломоносова

Биологический факультет

---

*На правах рукописи*

**ГМОШИНСКИЙ**

**Владимир Иванович**

**МИКСОМИЦЕТЫ МОСКВЫ И МОСКОВСКОЙ ОБЛАСТИ**

**Специальность 03.02.12 – Микология**

**АВТОРЕФЕРАТ**

**диссертации на соискание ученой степени**

**кандидата биологических наук**

**Москва 2013**

Работа выполнена на кафедре микологии и альгологии Биологического факультета Московского государственного университета имени М.В.Ломоносова

**Научный руководитель**

Доктор биологических наук, профессор

**Прохоров Владимир Петрович**

**Официальные оппоненты**

Доктор биологических наук, профессор

**Марфенина Ольга Евгеньевна**

Доктор биологических наук, профессор

**Мухин Виктор Андреевич**

**Ведущая организация**

Ботанический институт им. В.Л. Комарова  
РАН

Защита диссертации состоится «12» апреля 2013 года в 15:30 на заседании Диссертационного совета Д 501.001.46 при Биологическом факультете МГУ имени М.В.Ломоносова по адресу: 119991, Москва, ГСП-1, Ленинские горы, д. 1, стр. 12, Биологический факультет (аудитория 389).  
Т/факс: (095) 939-39-70

С диссертацией можно ознакомиться в Фундаментальной Библиотеке МГУ по адресу: Ломоносовский просп., д. 27, сектор А, 8 этаж, комн. 812

Автореферат разослан «07» марта 2013 г.

Ученый секретарь  
Диссертационного совета, к.б.н.

М.А. Гусаковская

**Актуальность темы.** В последние годы возрос интерес ученых и всего мирового сообщества к проблеме изучения и сохранения биологического разнообразия. Это обусловлено осознанием фактов все возрастающей интенсивности использования биологических ресурсов в хозяйственной деятельности человека и, как следствие, угрозы снижения биологического разнообразия экосистем. Необходимость сохранения биоразнообразия на различных уровнях – генетическом, видовом, биоценотическом и ландшафтном – закреплена решениями конференции ООН в Рио-де-Жанейро, принявшей в 1992 году Конвенцию "О биологическом разнообразии" ([www.un.org](http://www.un.org)). Национальные и глобальные задачи в этой области не могут быть решены без фундаментальных исследований. Однако, несмотря на их значимость, некоторые группы организмов по-прежнему остаются мало изученными. В качестве типичного примера можно привести миксомицеты или неклеточные слизевики – уникальную группу спорообразующих протистов (Глущенко и др., 2002). Жизненный цикл представителей этой небольшой группы (всего около 900 видов (Lado, 2001)), включает вегетативные (миксамебы, зооспоры, плазмодий) и расселительные (спорокарпы) стадии. Благодаря наличию микроцист миксомицеты способны иметь широкие ареалы и даже выживать в условиях сильной антропогенной нагрузки (Basanta, 2000; 2004; Фефелов, 1999b; Плотников, Фефелов, 2009).

Миксомицеты – неотъемлемое звено в пищевых цепях. Они оказывают значительное влияние на видовое разнообразие почвенных микроорганизмов (Madelin, 1984). Изучение рибосомальной РНК, выделенной из грунта, показало, что роль миксогастеромицетов в процессах энергетического обмена в почве сильно недооценена (Stephenson et al., 2011). Есть вероятность, что миксомицеты (включая диктиостелид и протостелид) являются доминирующей группой почвенных простейших. Большинство видов миксомицетов можно отнести к космополитам. Спороношения миксомицетов были выявлены практически во всех наземных биомах Земли: от Антарктиды (Stephenson et al., 1992; Putzke et al., 2004) и тундр (Stephenson, Laursen, 1993; Stephenson et al., 1994) до пустынь (Blackwell et al., 1980; Schnitler, Novozhilov, 2000; Новожилов и др., 2005). Однако наибольшего разнообразия эта группа организмов достигает в зонах умеренного климата северного полушария (Keller et al., 2008a).

Несмотря на многолетнюю историю изучения миксомицетов России, их видовое разнообразие в стране изучено крайне неравномерно (Власенко, 2010). К началу наших исследований на территории России описано не многим более 310 видов (Новожилов, 2005). К наиболее хорошо изученным территориям можно отнести Тверскую (Лебедев, 2003; 2004; Лебедев, Курочкин, 2004; Новожилов, Лебедев, 2006; Лебедев, 2006а; 2006б;

2007; Лебедев и др., 2008; Лебедев, Нотов, 2009; Лебедев, 2011), Ленинградскую (Новожилов, 1980; 1999; 2000), Курскую области (Новожилов, 1984, Барсукова, 2001), Нижнее Поволжье (Землянская, 2000; 2002; 2003а; 2003b; Новожилов, и др., 2005b, 2005с; 2005d; Novozhilov et al., 2006, Новожилов и др., 2009; Землянская, Новожилов, 2010), Урал (Фефелов, 1997; 1999а; 1999b; 2000; Novozhilov, Fefelov, 2001; Фефелов, 2002; Фефелов, Плотников, 2002; Фефелов, 2003, Плотников, 2005; Плотников, Фефелов, 2009; Плотников, 2010) Красноярский край (Кошелева, 2004; 2006; 2007; Kosheleva et al., 2008), Западную Сибирь (Новожилов, 1987; Барсукова, 1997, 2000 Новожилов и др., 2009; Novozhilov et al., 2009, 2010, Власенко, 2010; Власенко, Новожилов, 2010; 2011а; 2011b).

До начала наших работ был проведен ряд многочисленных исследований видового разнообразия миксомицетов Москвы и Московской области, основанных исключительно на данных, полученных в ходе полевых сборов, результатом которых стало обнаружение 128 видов миксогастеромицетов (Ячевский, 1907; Сизова, Титова, 1983; Барсукова, Дунаев, 1997; Барсукова и др., 2006; Бодягин, Барсукова, 2009). Однако регулярных исследований с применением метода «влажной камеры» на этой территории не проводилось.

**Цель работы:** Изучение видового разнообразия миксомицетов г. Москвы и Московской области, его таксономический, субстратный и фенологический анализ.

**Задачи:**

- 1) Выявить таксономический состав миксомицетов Москвы и Московской области.
- 2) Определить таксономическую структуру биоты миксомицетов исследуемой территории.
- 3) Сравнить видовое разнообразие миксомицетов на интактных территориях и в условиях антропогенной нагрузки.
- 4) Определить особенности таксономической структуры миксомицетов на различных типах субстратов растительного происхождения.
- 5) Проследить особенности фенологии миксомицетов на исследованной территории.
- 6) Составить определительные таблицы для видов миксомицетов Москвы и Московской области.

**Научная новизна.** В ходе работы было впервые проведено исследование биоты миксомицетов Москвы и Московской области с использованием метода «влажной камеры», собран обширный гербарный материал, а также обобщены и критически рассмотрены многолетние данные о видовом разнообразии миксомицетов исследованной территории. Создана коллекция и база данных (БД), проведена полная ревизия образцов,

хранившихся на каф. микологии и альгологии Биологического факультета МГУ. Впервые для московского региона была установлена фенология образований спороношений миксомицетов. В результате проведенной работы выявлено 197 видов, относящихся к 6 порядкам, 11 семействам и 40 родам, 71 из которых являются новыми для Москвы и Московской области.

Впервые проведен сравнительный анализ таксономической структуры видового состава миксомицетов Москвы и Московской области с таковым в различных регионах России и определено его место в этом ряду. Приводится сравнение особенностей таксономической структуры миксомицетов Москвы и Московской области на основании территориальных и субстратных различий.

**Практическая значимость.** В результате проведенных работ была создана коллекция миксомицетов кафедры микологии и альгологии, к настоящему моменту насчитывающая более 4000 единиц хранения (2340 из которых были собраны лично автором) и доступная специалистам для дальнейшего изучения. Полученные данные были использованы при составлении оригинальных иллюстрированных ключей для определения миксомицетов Москвы и Московской области, используемых в течение 3-х лет в ходе полевых практик на Звенигородской биологической станции МГУ им. С. Н. Скадовского. Часть полученных образцов и иллюстративного материала используется в ходе практических занятий и курсах лекций «Микология и альгология», «Общая ботаника», «Большой практикум» на каф. микологии и альгологии Биологического факультета МГУ.

Полученные результаты могут быть использованы для разработки стратегий сохранения биоразнообразия на региональном уровне. Материалы диссертации представляют интерес при обсуждении проблем экологии и зонального распределения миксомицетов.

**Апробация работы.** Материалы диссертации были доложены на заседании каф. микологии и альгологии Биологического факультета МГУ, а также конференциях: Международной конференции «Ломоносов – 2010» (Москва, 2010); Всероссийской научной конференции с международным участием «Роль ботанических садов и охраняемых природных территорий в изучении и сохранении разнообразия растений и грибов» (Ярославль – 2011); VIII международной конференции «Проблемы лесной фитопатологии и микологии» (Ульяновск-Москва-Петрозаводск – 2012); III съезде микологов России (Москва, 2012); международной конференции «Биодиагностика в экологической оценке почв и сопредельных территорий» (Москва – 2013).

**Публикация результатов исследования.** По теме диссертации опубликовано 12 работ, включая 5 статей в отечественных рецензируемых журналах из списка ВАК по биологическим наукам, а также материалы и тезисы конференций.

**Структура и объем работы.** Работа изложена на 690 машинописных страницах, содержит 14 таблиц и 953 рисунка. Диссертация состоит из введения, 6 глав, выводов, библиографического указателя и трех приложений. Список литературы включает 109 отечественных и 289 иностранных источника.

**Благодарности.** Работа выполнена на каф. микологии и альгологии Биологического факультета МГУ имени М.В.Ломоносова. Автор выражает искреннюю признательность к.б.н. Т. Н. Барсуковой (1958-2009) за предложенную ею тему, обучение на всех этапах работы и чуткое руководство на протяжении более двух лет. Также автор признателен коллективу кафедры за всестороннюю поддержку во все время выполнения и написания работы. Особую признательность автор выражает своему научному руководителю – д.б.н. Прохорову В. П. за ценные замечания и указания на протяжении всей работы. Автор благодарит к.х.н. А. О. Чижова за помощь в проведении сборов, обсуждении результатов и редактировании текста, а также неоценимую моральную поддержку на протяжении всей работы. Отдельную благодарность автор выражает Киреевой Н. И. за помощь на всех этапах работы, проведение сборов, а также создание графического иллюстративного материала. Автор выражает благодарность Дунаеву Е. А. за помощь в сборе образцов, подготовке определительных ключей, а также Чудаеву Д. А., Горину Е. С. за помощь в создании и подготовке иллюстративного материала. Автор благодарит к.б.н. Александрову А. В. за помощь в обсуждении результатов, а также к.б.н. Благовещенскую Е.Ю. и д.б.н. Толпышеву Т. Ю. за замечания и дополнения к работе.

Автор выражает благодарность д.б.н. Новожилову Ю. К., к.б.н. Бейлиной С. И. и к.б.н. Власенко А. В. за помощь в подборе литературы, а также ценные методические указания.

Автор благодарит Матвеева А. В., Подольского О. С. и Сосорева Г. М. за помощь в сборе материала и тестировании определительных ключей, а также всех студентов Биологического факультета, которые производили сборы миксомицетов на территории Звенигородской биологической станции, а особенно тех, с кем ему представилась возможность работать лично: Герасимович Е. С., Павловой Н. С., Плетенёву А. А., Подкуйченко Н. В., Рафаевой М. П., Тетеновой Н. А., Фролову О. Ю., Цветковой М. С., Стафееву Ю. С., Гончарову А. И., Куренковой А. Д., Лотовой Ю. Д., Симоновой Н. А., Гореловой А. А., Каминцовой А. А., Константиновой М. В., Нартовой М. А., Силантьевой Е. Ю., Каримовой В. М. и Ильиной Е.Н.

## СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

### **Глава 1: Характеристика биологии, экологии, морфологии и географии распространения миксомицетов**

**1.1 Общая характеристика биологии миксомицетов.** В разделе приводится подробное описание жизненного цикла миксомицетов, включающего подвижные вегетативные (зооспоры и многоядерные плазмодии), покоящиеся (микросклероции, сферулы и склероции) и генеративные (спорокарпы) стадии развития (Martin, Alexopoulos, 1969, Новожилов 1993). Определение видовой принадлежности ведется исключительно на основании изучения генеративных стадий развития.

**1.2 Экологические комплексы видов миксомицетов.** Миксомицеты – типичные сапротрофы, обитающие на остатках животного и растительного происхождения. Изучение рибосомальной РНК, выделенной из почвы, показало, что миксомицеты (включая диктеостелид и протостелид) – доминирующая группа почвенных простейших (Stephenson et al., 2011). Изучение экологических комплексов видов основано на наблюдениях за формированием спороношений в полевых и лабораторных условиях. Некоторые экологические комплексы, такие как нивальные и бриофильные миксомицеты, представляется возможным обнаружить лишь в полевых условиях, в то время как для обнаружения копрофильных и эпифитных наиболее хорошо подходит метод «влажных камер» (ВК). Остальные экологические комплексы выявляются обоими методами совместно.

**1.3 Положение миксомицетов в системе органического мира.** Миксомицеты рассматривают в царстве Protozoa (Kirk et al., 2001), признавая близость между миксомицетами и почвенными амебами, или, согласно дополненной пятицарственной системе Кавалье-Смита (Adl et al., 2005), их относят к классу Conosea из царства Amoebozoa, наряду с архамебами (Archamoebae) и энтамебами (Entamoeba). Предполагается, что группу Mухомycota можно разделить на светлоспоровую (пор. Trichiales, Liceales) и темнospоровую (пор. Stemonitales, Physarales) клады, в то время как предковой группой является пор. Echinosteliales (Fiore-Donno et al., 2005).

**1.4 Таксономическая структура подкласса Mухogasteromycetidae.** Подкласс Mухogasteromycetidae содержит более 900 видов (Lado, 2001), которые относят к 6 порядкам: Ceratiomyxales, Echinosteliales, Liceales, Trichiales, Physarales и Stemonitales.

**1.5 Методы изучения биоразнообразия миксомицетов.** Существуют два способа обнаружения миксомицетов: поиск спорокарпов в природе и лабораторный метод ВК. Сбор образцов миксомицетов в природных условиях позволяет обнаружить достаточно крупные спороношения (величиной обычно более 1 мм). Его преимущества заключаются в сравнительной простоте сборов. К основным недостаткам можно отнести то, что

некоторые виды обладают строгой сезонностью образования спороношений, в результате чего они не могут быть найдены при единовременном исследовании. Многие виды миксомицетов обладают мелкими размерами и эфемерностью спороношений, вследствие чего они не могут быть обнаружены в ходе полевых сборов. Метод ВК позволяет изучать видовой состав миксомицетов в любое время года и основан на наличии в жизненном цикле миксомицетов покоящихся стадий, из которых при благоприятных условиях развиваются спороношения. Этот метод позволяет стандартизировать сбор материала и обнаруживать малозаметные в природе виды. Основным его недостатком является то, что многие фоновые виды, особенно те, которые обладают крупными спороношениями, практически никогда не обнаруживаются в ВК.

**1.6 Миксомицеты в условиях антропогенной нагрузки.** Показано, что миксомицеты способны образовывать спороношения даже в условиях антропогенной нагрузки. Установлено, что в городских условиях часто развиваются заносные виды, не характерные для исследуемого региона. Обнаружено, что в условиях антропогенной нагрузки происходит уменьшение доли представителей пор. *Physarales*, в первую очередь за счет сокращения видовой насыщенности рода *Physarum*. Некоторые авторы высказывают предположение, что этот феномен связан с вымыванием необходимой для нормального морфогенеза извести из почвы вследствие выпадения кислотных дождей (Плотников, Фефелов, 2009).

**1.7 Степень изученности видového разнообразия миксомицетов России.** Несмотря на многовековую историю изучения миксомицетов России, ее территория в настоящий момент изучена крайне неравномерно. В России описано более 310 видов. К наиболее хорошо изученным территориям можно отнести Тверскую, Ленинградскую, Курскую области, Нижнее Поволжье, Урал, Красноярский край и Западную Сибирь.

В результате первых исследований видového разнообразия миксомицетов Москвы и Московской области, начатых А. А. Ячевским, было обнаружено 33 вида (Ячевский, 1907). Следующая работа, посвященная изучению небольшой территории Звенигородской биологической станции МГУ им. С. Н. Скадовского, вышла в свет лишь спустя 76 лет (Сизова, Титова, 1983). Первый региональный список миксомицетов Москвы и Московской области, содержащий упоминания о 136 видах, был опубликован спустя еще 11 лет (Барсукова, Дунаев, 1997). Первое описание видového разнообразия миксомицетов московских лесопарков было выполнено М. Ф. Акимовой и Е. Н. Виноградской под руководством Т. Н. Барсуковой. При этом в полевых условиях было собрано свыше 400 образцов спорокарпов миксомицетов, относящихся к 72 видам (Барсукова и др., 2006).

Первое небольшое исследование, посвященное изучению миксомицетов при помощи метода ВК, было проведено В. В. Бодягиным (Бодягин, Барсукова, 2009).

Таким образом, к началу наших исследований на территории Москвы и Московской области было описано 128 видов миксомицетов, подавляющее большинство которых было получено в ходе полевых сборов.

## **Глава 2: Материалы и методы**

**2.1 Характеристика района исследования.** Москва и Московская область расположены в центральной части Восточно-Европейской равнины. Климат Москвы обусловлен ее географическим расположением в умеренных широтах с соответствующим радиационным и циркуляционным режимом. Климат Москвы характеризуют как умеренно-континентальный. Зимой наряду с устойчивыми морозами почти ежегодно наблюдаются оттепели, летом ясная и довольно жаркая погода перемежается с дождливой и относительно прохладной. В среднем, безморозный период длится 214 дней. Переход через 5 °С, условно принимаемый за начало вегетационного периода, наблюдается весной 18 апреля, а осенью - 11 октября. Продолжительность вегетационного периода составляет 175 дней. Однако следует отметить, что колебания дат вегетационного периода на территории Москвы в отдельные годы достаточно велики (Климат Москвы..., 1969).

Анализ загрязнения атмосферного воздуха на территории Москвы показал превышения предельно допустимой концентрации (ПДК) по следующим веществам: диоксиду азота, формальдегиду, бенз[а]пирену и другим углеводородам, в то время как содержание диоксида серы, являющегося причиной кислотных дождей, в 20-30 раз ниже ПДК. В 1980-е годы количество кислотных осадков (рН<5) в городе составляло до 25%. В период с 1999 по 2004 годы количество кислотных дождей уменьшилось до 2-7 в год, однако в последние годы доля осадков с рН<5 неуклонно растет, достигая в 2009-2011 годах 1/3 от общего количества.

Исследуемая территория расположена в основном в южной части дерново-подзолистой почвенной зоны. Однако самые южные части Московской области относятся к уже другой, лесостепной почвенной зоне. Естественной границей этих двух зон выступает река Ока. При этом следует учитывать появление в почвенных горизонтах на территории лесопарков Москвы техногенного слоя, образованного в результате деятельности человека, который в значительной степени может изменять химизм почвы.

На территории современной Москвы и Московской области выделяют следующие подзоны (или районы) растительности: 1) Подзона еловых лесов с примесью элементов широколиственного леса, расположенная на севере и северо-западе Подмосковья. 2) Подзона елово-широколиственных лесов охватывает территорию современной Москвы

с севера и простирается на запад. 3) Подзона широколиственных (дубравных) лесов. Простирается с юга-запада до юго-востока Московской области. 4) Сосново-болотный район (подзона) занимает юго-восточный угол Московской области к востоку от р. Москвы (Алехин, 1947). Однако следует учесть, что коренная растительность в большинстве районов в значительной степени изменена под влиянием антропогенного воздействия.

В настоящее время на территории Москвы, в ее границах на 30 июня 2012 года (без Зеленограда и других изолированных от территории основной Москвы районов), находится 74 лесных и лесопарковых массива (Рысин, 2003).

**2.2 Сбор спорокарпов в полевых условиях.** Сбор спорокарпов миксомицетов в полевых условиях осуществляли маршрутным методом по стандартной методике, принятой в настоящее время (Новожилов, 1993) в течение всего бесснежного периода (с июня 2007 по декабрь 2011 года) на территории лесных массивов Москвы и Московской области. Кроме того, определенная часть материала была собрана в ходе летней студенческой практики (15-20 июня 2012 г.).

**2.3 Постановка «влажных камер» и выявление спорокарпов миксомицетов.** В качестве субстрата для постановки ВК были выбраны: гнилая древесина, кора живых и мертвых деревьев, и листовая и травяная опад. Для каждого типа субстрата указывали древесные породы – эдификаторы в исследуемом биотопе. Инкубирование производили по стандартной методике (Новожилов, 1993) в течение 3 месяцев.

**2.4 Определение видовой принадлежности образцов.** Определение собранных образцов проводили на основании изучения морфологических признаков с использованием отечественных и зарубежных определительных пособий (Ячевский, 1907; Lister, 1925; Martin, Alexopoulos, 1969; Mitchell, 1978a; 1978b; 1979; Сизова, 1986; Новожилов, 1993; Ing, 1999; Stephenson, Stempen, 2000), кроме того, в ходе определения использовали иллюстративный материал, собранный из различных работ (Neubert et al., 1993; 1996; 2000; Yamamoto, 1998; 2006; Härkönen, Sivonen, 2011 и др.).

**2.5 Определение учетной единицы при создании базы данных.** При составлении БД за единицу учета принимали все спорокарпы, образованные из одного плазмодия. При полевых сборах за учетную единицу принимали все спорофоры данного вида, образованные на одном субстрате (одном бревне, на коре одного дерева, в пределах одной колонии при развитии на земле или листовом опаде). При получении образцов методом ВК за один образец принимали все спорокарпы данного вида, образованные во всех повторностях, полученных в результате постановки одного образца субстрата.

**2.6 Создание и анализ коллекции миксомицетов каф. микологии и альгологии на основании гербарного материала и собственных сборов.** На основании имевшихся в нашем распоряжении материалов была создана коллекция миксомицетов каф. микологии и альгологии Биологического факультета МГУ. В коллекцию вошли все образцы, полученные в ходе нашего исследования, а также гербарный материал, хранившийся на кафедре, насчитывающий более 2000 образцов. Каждая единица хранения снабжалась этикеткой и индивидуальным номером, соответствующим номеру в коллекции. Вся информация с оригинальных этикеток была занесена в базу данных в программе Access-2003.

**2.7 Методы статистической обработки полученного материала.** Выявление видового разнообразия миксомицетов проводили двумя способами: в ходе сборов в полевых условиях и с использованием метода ВК. Видовое разнообразие и обилие, а также, в некоторой степени, субстратная приуроченность, выявляемые этими методами, в значительной степени различаются, поэтому при обработке результатов мы рассматривали обилие для каждого метода в отдельности.

Частота встречаемости видов была рассчитана как пропорция числа спорокарпов миксомицетов каждого вида к общему числу отмеченных образцов. Выравненность была оценена при помощи индексов разнообразия Шеннона:  $H = -\sum p_i \ln p_i$  (Shannon, Weaver, 1963) и Симпсона ( $D = \sum p_i^2$ ), где  $p_i$  – частота встречаемости  $i$ -го вида. Индекс Шеннона и Симпсона был рассчитан нами отдельно как для метода полевых сборов, так и для ВК. В некоторых случаях, для того чтобы установить, влияло ли меньшее количество выявленных видов на значения индекса Шеннона, применялся индекс Пилоу  $E_H = H/H_{\max}$ , где  $H$  – фактическое значение индекса Шеннона, а  $H_{\max}$  – максимальное значение индекса Шеннона для данного числа старших таксонов:  $H_{\max} = \ln N$ , где  $N$  – число видов в биоте. Для оценки степени выявленности видового богатства использовали индекс Менхеника:

$D_{Mn} = \frac{S}{\sqrt{N}}$ , где  $S$  – количество видов в биоте, а  $N$  – количество собранных образцов.

Для сравнения биоразнообразия использовали «пропорции флоры»: среднее число видов в семействе, среднее число родов в семействе и среднее число видов в роде. Более богатые и территориально крупные биотопы отличаются высоким значением подобных показателей (Леонтьев, 2008).

Для сравнения степени сходства видового разнообразия в ходе работы использовали коэффициент сходства Серенсена-Чекановского  $C_S = 2c/(a+b)$ , где  $c$  – количество общих видов для двух биот,  $a$  – количество видов в первой биоте,  $b$  – количество видов во второй биоте (Великанов и др., 1980). Из полученных

коэффициентов Серенсена-Чекановского были созданы матрицы, на основании которых в программе Statistica 8 методом кластерного анализа были построены дендрограммы с использованием метода одиночной связи (single linkage).

Для оценки степени выявленности видового разнообразия была использована программа EstimateS (Colwell, 2006), которая на основании построения кривых накопления видового богатства позволяет делать прогнозы об ожидаемом количестве видов на исследуемой территории. Основным индексом является Chao2 (Chao2 richness estimator), а также реже используемый индекс Jack knife, значения которого обычно несколько выше, чем Chao 2. Нами были рассчитаны подобные индексы в отдельности для полевых сборов и для образцов, полученных методом ВК.

### **Глава 3: Аннотированный список видов**

Аннотированный список видов включает сведения о 4882 образцах спорношений, отмеченных на территории Москвы и Московской области, около 2000 из которых было собрано в предыдущие годы Т. Н. Барсуковой, Т. П. Сизовой и другими сотрудниками кафедры и студентами Биологического факультета МГУ.

Объем и названия родов, видов и внутривидовых таксонов приведены в соответствии с работами К. Ладо (Lado, 2001; Lado et al., 2005; Lado, 2011), за исключением случаев, особо оговоренных в Приложении 3. Такие виды отмечены в аннотированном списке видов знаком «#». Имена авторов таксонов даны в соответствии с работой Кирка и Ансвелла (Kirk, Ansell, 1992). В работе приводится несколько модернизированная система Г. В. Мартина и К. А. Алексопулоса (Martin, Alexopoulos, 1969; Stephenson, Stempen, 1994; Ing, 1999).

Составлен список из 25 видов, ранее отмеченных в отечественной литературе, но отсутствующих в доступных нам коллекциях, обнаружение которых на территории Москвы и Московской области представляется сомнительным. Помимо этого, в работе присутствует список из 11 широко распространенных в России (в частности, в Тверской и Ленинградской обл.) видов, обнаружение которых на исследуемой территории вполне вероятно.

Описания видов приводится по следующей схеме:

Латинское название вида и авторы таксона.

Группа частот встречаемости по шкале, предложенной С.Л. Стефенсоном (Stephenson, 1988): R – редкий вид (<0,5%); O – изредка встречающийся (0,5%-1,5%); C – обычный (1,5%-3%); A - вид с высокой степенью встречаемости (>3%). В квадратных скобках приводится частота встречаемости образцов собранных в поле / при помощи

метода ВК. Ниже приводится перечень образцов, собранных каждым методом на всех типах субстрата, а также данные о локалитетах, в которых был отмечен образец.

Пример описания вида в конспекте:

*Ceratiomyxa fruticulosa* (O. F. Müll.) T. Macbr. [CERfru]

C/R [f – 5,43%, mc – 0,25%]

f {C – 12; W – 207; L – 3; P – 0}; mc {c – 1; w – 0; l – 1}

Loc: 1, 2, 5, 7, 9, 10, 14, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 21, 24.

Описание морфологических особенностей спороношений, данные о субстратной приуроченности, иконография, перечень образцов в коллекции и примечания приводятся в Приложении 3.

#### **Глава 4: Анализ таксономической структуры биоты миксомицетов Москвы и Московской области**

На территории Москвы и Московской области в полевых условиях было собрано 2340 образцов спорокарпов миксомицетов, проанализирован гербарный материал, насчитывающий 1746 единиц хранения, а также собрано 459 фрагментов субстрата, который был использован в 1845 опытах с ВК, в результате которых было получено 796 образцов спорокарпов. В результате проведенного исследования было выявлено 197 видов из 40 родов, 11 семейств и 6 порядков, 71 из которых является новым для территории Москвы и Московской области. При этом 164 вида было выявлено в ходе полевых сборов, а 106 - методом ВК, что доказывает необходимость комплексного использования выше указанных методов.

Таксономическая структура видовой разнообразия миксомицетов Москвы и Московской области приведена в табл. 1

В биоте Москвы и Московской области представлены все известные науке порядки миксогастеромицетов. Доминирующим является пор. Physarales (39% от общего числа видов), доли видов представителей порядков Trichiales, Liceales и Stemonitales достаточно близки: 22%, 19% и 18% соответственно. Наименьшее количество видов отмечено для представителей порядков Echinosteliales (2%) и Ceratiomuxales (1%), что предсказуемо, если учитывать количество описанных видов в этих порядках.

На территории Москвы и Московской области наибольшей видовой насыщенностью характеризуются семейства: Physaraceae – 49 видов (24,9% от общего количества описанных в Москве и Московской области), Stemonitidaceae – 36 видов (18,3%), Didymiaceae – 28 (14,2%) и Trichiaceae – 27 (13,7%). Остальные семейства представлены меньшим количеством видов.

Таблица 1

Распределение видов миксомицетов Москвы и Московской области по порядкам, семействам и родам

Порядки	Семейства	Роды
Ceratiomyxales (1) <sup>1</sup>	Ceratiomyxaceae (1)	<i>Ceratiomyxa</i> (1)
Echinosteliales (3)	Echinosteliaceae (2)	<i>Echinostelium</i> (2)
	Clastodermataceae (1)	<i>Clastoderma</i> (1)
Liceales (37)	Liceaceae (12)	<i>Licea</i> (12)
	Reticulariaceae (10)	<i>Reticularia</i> (3)
		<i>Lycogala</i> (4)
		<i>Dictydiaethalium</i> (1)
	Cribrariaceae (15)	<i>Tubifera</i> (2)
		<i>Cribraria</i> (14)
Trichiales (43)	Dianemataceae (1)	<i>Calomyxa</i> (1)
	Arcyriaceae (15)	<i>Arcyodes</i> (1)
		<i>Arcyria</i> (14)
	Trichiaceae (27)	<i>Hemitrichia</i> (6)
		<i>Metatrichia</i> (2)
		<i>Oligonema</i> (1)
		<i>Perichaena</i> (6)
	Physarales (77)	Physaraceae (49)
<i>Badhamia</i> (10)		
<i>Craterium</i> (5)		
<i>Fuligo</i> (3)		
<i>Leocarpus</i> (1)		
<i>Physarum</i> (29)		
Didymiaceae (28)		<i>Willkommmlangea</i> (1)
		<i>Diachea</i> (1)
		<i>Didymium</i> (13)
		<i>Diderma</i> (11)
		<i>Lepidoderma</i> (2)
Stemonitales (36)	Stemonitidaceae (36)	<i>Mucilago</i> (1)
		<i>Amaurochaete</i> (2)
		<i>Collaria</i> (1)
		<i>Comatricha</i> (9)
		<i>Enerthenema</i> (1)
		<i>Lamproderma</i> (4)
		<i>Macbrideola</i> (1)
		<i>Paradiacheopsis</i> (2)
		<i>Stemonaria</i> (2)
		<i>Stemonitis</i> (8)
<i>Stemonitopsis</i> (4)		
<i>Symphytocarpus</i> (2)		

<sup>1</sup> В скобках после наименования таксона указано число видов, отмеченных на территории Москвы и Московской области.

На исследуемой территории обнаружено 40 родов, лидирующее положение среди которых занимает род *Physarum*, включающий 29 видов, затем следуют *Arcyria* и *Cribraria* (по 14 видов), *Didymium* (13 видов), *Trichia* и *Licea* (по 12 видов).

Средняя видовая насыщенность родов миксомицетов Москвы и Московской области равна 4,9, что ниже, чем в России в целом (6,3), но сопоставима с хорошо изученными территориями. Этот факт объясняется ограниченностью района исследования.

При исследовании биоты миксомицетов Москвы и Московской области в ходе полевых сборов, было отмечено 164 вида, 122 из которых (74,4%) являются редкими (частота встречаемости < 0,5%) и лишь 5 (*Stemonitis axifera*, *Lycogala epidendrum*, *Ceratiomyxa fruticulosa*, *Metatrachia vesparia*, *Physarum album*) можно отнести к группе широко распространенных (частота встречаемости > 3%). Методом ВК было выявлено 106 видов, 68 из которых (64,2%) было отнесено к категории редких, а 9 (8,4%) – к широко распространенным (*Arcyria cinerea*, *Cribraria micracarpa*, *C. violacea*, *Didymium difforme*, *D. squamulosum*, *Echinostelium minutum*, *Hemitrichia minor*, *Perichaena depressa*, *Trichia botrytis*).

Оценка степени выявленности видового разнообразия на основании индекса Chao2 показала, что видовое разнообразие миксомицетов Москвы и Московской области в ходе полевых сборов исследовано на 84,17 %, а методом ВК – на 86,99%.

**4.1 Анализ таксономической структуры биоты миксомицетов в различных районах Москвы и Московской области.** Территория Москвы и Московской области располагается на стыке нескольких подзон растительности. В ходе работы биота миксомицетов была изучена в елово-широколиственных, широколиственно-дубравных, а также в сосновых лесах. Однако в настоящее время коренная растительность в этих подзонах претерпела значительные изменения под влиянием антропогенных факторов, поэтому было решено объединить результаты сборов в подзонах, в которых присутствуют хвойные породы деревьев. Территория города Москвы практически не поддается соответствующему районированию, в результате чего она была рассмотрена отдельно.

Наиболее хорошо изучены хвойные леса, в которых было обнаружено 170 видов, относящихся к 36 родам, 12 семействам и 6 порядкам. Такое видовое разнообразие объясняется длительностью исследований, а также бóльшим разнообразием древесных пород. Таксономическая структура биоты, распределение видовой насыщенности порядков на территории хвойных лесов достаточно близки к соответствующим показателям для города и области в целом (рис. 1).

На территории широколиственных-дубравных лесов отмечено 88 видов, относящихся к 24 родам, 11 семействам и 6 порядкам. Лидирующее положение по числу видов на данной территории занимает порядок Trichiales – 31 вид (35,2%) (рис. 1). Это сравнительно редкое явление может объясняться практически полным отсутствием хвойных и наличием большого количества лиственных пород деревьев, чрезвычайно благоприятных для развития представителей этого порядка. Второе место по видовой насыщенности в широколиственно-дубравных лесах занимает пор. Physarales – 23 вида (26,14%). Распределение остальных порядков характерно для биоты миксомицетов Московской области в целом.

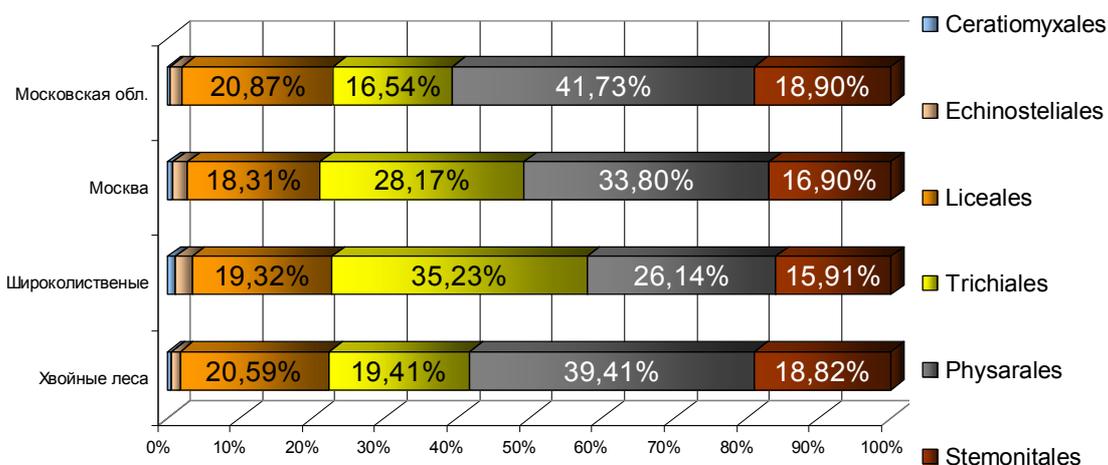


Рис. 1. Видовая насыщенность порядков в различных частях Москвы и Московской области

Всего же на территории Московской области обнаружено 179 видов, относящихся к 39 родам, 12 семействам и 6 порядкам. Распределение видовой насыщенности порядков достаточно близко к тому, что было отмечено в хвойных лесах (рис. 1).

На территории Москвы отмечено 142 вида миксомицетов из 39 родов, 12 семейств и 6 порядков. Распределение видовой насыщенности порядков на территории Москвы достаточно близко к соответствующим показателям для города и области в целом (рис. 1). Однако следует отметить некоторое снижение доли представителей порядка Physarales в лесопарках Москвы (48 видов / 33,8%) и сравнительно большее разнообразие представителей пор. Trichiales (40 видов / 28,2%), что может объясняться меньшим количеством хвойных пород деревьев, и, как следствие, сокращением количества доступных микроместообитаний.

Видовая насыщенность семейств на территории Москвы и Московской области колеблется в пределах от 14,1 (в хвойных лесах) до 8 (в широколиственных дубравных

лесах). На территории города Москвы этот показатель составил 11,8. Такая разница в первую очередь объясняется неоднородностью исследований, в результате чего в широколиственных дубравных лесах не были выявлены редкие виды, отмеченные только в хвойных лесах.

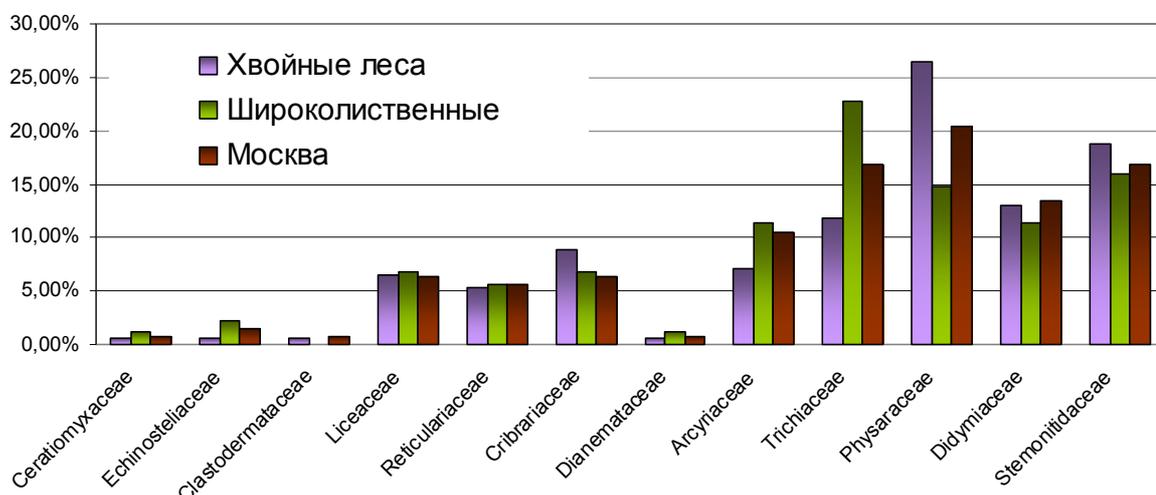


Рис. 2. Видовая насыщенность семейств в различных частях Москвы и Московской области

Видовая насыщенность семейств в разных частях Москвы и Московской области представлена на рис. 2. Следует обратить внимание на соотношение Arcyriaceae, Trichiaceae и Physaraceae в хвойных лесах с одной стороны, и в широколиственных дубравных лесах – с другой. В первом случае доля представителей сем. Physaraceae достигает максимальных значений для Москвы и Московской области (26,5 %), в то время как доли семейств Trichiaceae (11,8%) и Arcyriaceae (7,1%), напротив, наименьшие на исследованной территории. Обратная динамика наблюдается в широколиственных дубравных лесах, где доля представителей пор. Physarales резко снижается до минимальных значений для Москвы и Московской области (14,8%), в то время как доля представителей пор. Trichiaceae и Arcyriaceae возрастает до максимальных значений (22,7% и 11,3% соответственно). Подобное распределение может быть связано с недостаточным количеством гнилой древесины и опада хвойных деревьев, а также значительным видовым разнообразием представителей покрытосеменных растений. Сходная, однако менее выраженная, динамика наблюдается на территории г. Москвы (рис. 2), где доля сем. Physaraceae сокращается до 20,4%, притом, что доля представителей сем. Trichiaceae и Arcyriaceae несколько возрастает (до 10,6% и 16,9% соответственно). Причиной этого опять же может являться либо определенное количество хвойных пород

деревьев, либо антропогенное воздействие. Для того чтобы понять, какой из факторов оказывает влияние в большей степени, необходимо обратить внимание на видовую насыщенность сем. *Cribariaceae* в различных подзонах растительности Москвы и Московской области. При возрастании доли хвойных деревьев растет и доля семейства *Cribariaceae*, достигая максимальных значений в хвойных лесах 8,8% (рис. 2). При этом в подзоне широколиственно-дубравных лесов доля этого семейства снижается до 6,8%. На территории г. Москвы доля видов сем. *Cribariaceae* практически такая же, что и в широколиственных дубравных лесах – 6,3%. Таким образом, на территории всей Московской области в зависимости от наличия хвойных пород деревьев прослеживается положительная зависимость долей видов для сем. *Cribariaceae* и *Physaraceae* и отрицательная для сем. *Trichiaceae* и *Arcyriaceae*.

**4.2 Сравнительный анализ таксономической структуры биоты миксомицетов Москвы и Московской области с другими исследованными территориями.** Сравнение на основании использования коэффициента Серенсена-Чекановского показывает, что видовой состав миксомицетов Москвы и Московской области в значительной степени образует единый кластер совместно с Тверской, Ленинградской областями и Финляндией (рис. 3). Эти территории непосредственно примыкают друг к другу, поэтому образование подобного кластера вполне закономерно. Другой кластер образован видовым составом миксомицетов правобережной части Верхнего Приобья, республики Алтай и территорией заповедника «Столбы», расположенного на территории Красноярского края. Все эти регионы находятся на территории Сибири, однако растительные сообщества в этих регионах изменяются от степных до таежных. Территория Свердловской области располагается достаточно обособлено, однако примыкает скорее к первому, нежели чем ко второму кластеру. Видовой состав низовьев Волги наиболее отличается от всех исследованных территорий, что вполне закономерно, если учитывать, что низовья Волги можно отнести скорее к аридным регионам, в то время как все остальные территории, использованные в анализе, относятся к регионам с умеренным климатом. Кроме того, в ходе изучения видовой разнообразия миксомицетов в этом регионе использовался преимущественно метод «влажных камер», поскольку в аридных условиях количество спорокарпов миксомицетов, которые можно обнаружить в ходе полевых сборов, крайне мало.

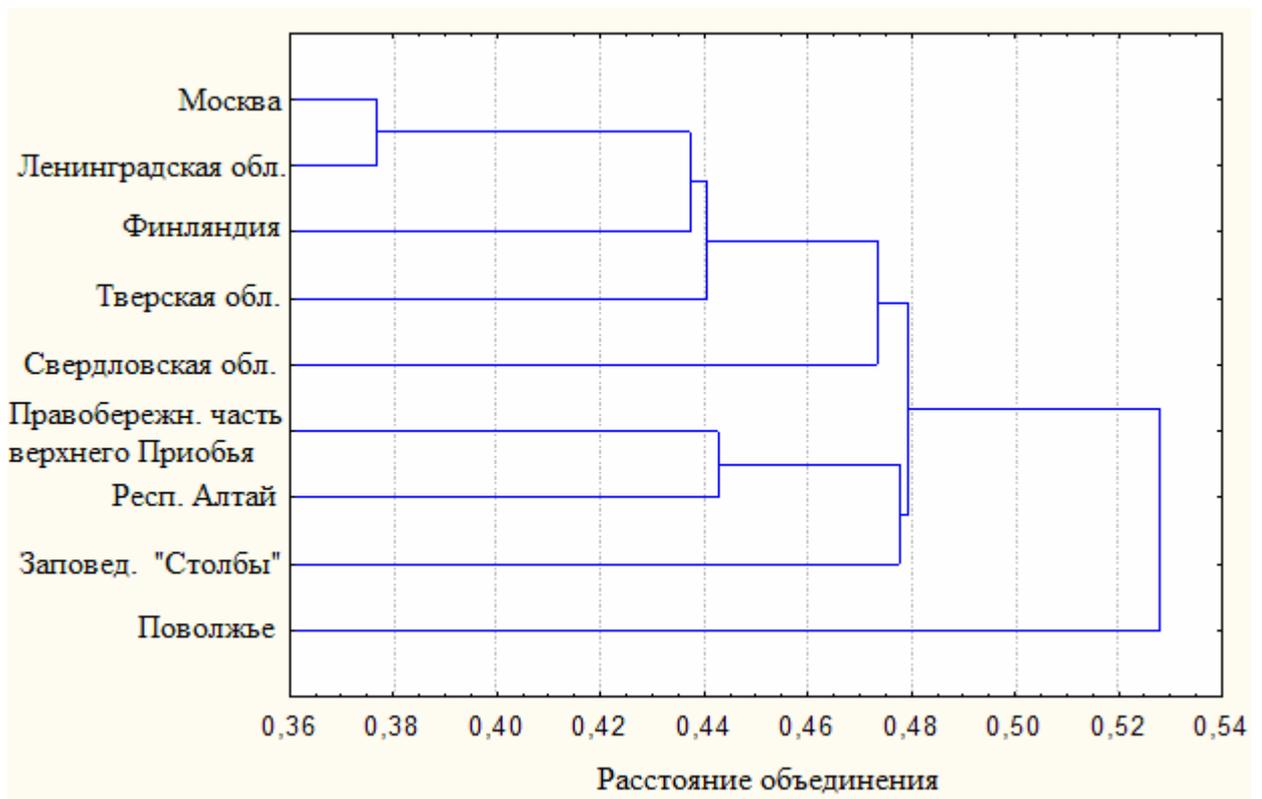


Рис. 3. Диаграмма сходства видового состава миксомицетов Москвы и Московской области с другими исследованными территориями

## Глава 5 Субстратные комплексы миксомицетов Москвы и Московской области.

**5.1 Субстратные комплексы видов миксомицетов, выявленных методом «влажных камер».** В ходе наших исследований на территории Москвы и Московской области были изучены представители 3 субстратных комплексов: эпифитного, подстилочного и ксилобионтного. На основании кластерного анализа было установлено увеличение влияния древесных пород на видовое разнообразие миксомицетов в ряду листовой опад-гнилая древесина-кора живых деревьев. Вероятно, это связано с тем, что листовой опад в значительной степени бывает чрезвычайно гетерогенным, в него попадают не только растительные остатки растения-эпифектора, но и всех остальных многолетних и однолетних растений, составляющих исследуемый биоценоз. Гнилая древесина оказалась более специфичным субстратом по сравнению с опадом и менее – по сравнению с корой. Этот факт может объясняться тем, что видовой состав бактерий, являющихся основной пищей трофических стадии миксомицетов, более специфичен в виду условий миробитания, на коре, нежели на гнилой древесине.

На основании коэффициента Серенсена-Чекановского был проведен анализ с целью установления степени влияния лиственных и хвойных пород деревьев на видовое

разнообразии миксомицетов. Было показано, что наибольшее сходство наблюдается в парах лиственная древесина – хвойная древесина (55%), кора хвойных – кора лиственных (49%), опад хвойных – опад лиственных (48%), а также в паре кора лиственных – опад лиственных (46%). На основании кластерного анализа было показано, что в первую очередь определяющим фактором для формирования спороношений миксомицетов служит тип субстрата, в то время как порода дерева играет второстепенную роль. При этом следует обратить внимание, что если рассматривать данные, полученные на основании изучения фактора хвойного или лиственного происхождения субстрата, то его значение убывает в ряду кора деревьев – опад – гнилая древесина. Таким образом, хвойный опад отличается от лиственного в большей степени, нежели чем гнилая древесина хвойных и лиственных пород.

Также было показано, что видовая насыщенность некоторых семейств и родов в значительной степени изменяется в зависимости от типа субстрата. Так представители пор. Ceratiomyxales были отмечены только на хвойной коре и опаде. Пор. Echinosteliales, представленный двумя видами, отмечен повсеместно на коре деревьев и лишь однажды – на хвойном опаде.

Представители пор. Liceales достигали наибольшего разнообразия на коре и древесине хвойных пород деревьев, а также на древесине лиственных. Во «влажных камерах» были отмечены представители трех семейств, относящихся к этому порядку. Виды семейства Cribariaceae достигают максимального разнообразия и обилия на древесине, предпочитая хвойные породы, в то время как в эпифитном комплексе они образуются крайне редко. Сем. Liceaceae, напротив, достигает максимального разнообразия и обилия в эпифитном комплексе, предпочитая также хвойные породы деревьев.

Видовая насыщенность пор. Physarales значительно возрастает на коре и опаде лиственных пород деревьев. Виды сем. Didymiaceae предпочитают формировать спорокарпы на субстратах, образованных лиственными породами деревьев. Так, на коре хвойных пород не было отмечено ни одного представителя сем. Didymiaceae. Представители сем. Physaraceae также предпочитают образовывать спороношения на субстратах лиственного происхождения. Наиболее хорошо эта закономерность выражена в эпифитном комплексе.

Порядок Stemonitales достигает максимального разнообразия и обилия на коре хвойных пород деревьев. Следует отметить, что в остальных субстратных комплексах обнаружены преимущественно не фоновые, а уникальные виды. Таким образом, представители этого порядка регулярно образуют спороношения на коре хвойных пород

деревьев, в то время как приуроченность к остальным типам субстратов тех или иных видов выявить не удастся, однако можно предположить, что представители этого порядка обладают определенной экологической пластичностью и при необходимости могут занимать разнообразные типы субстратов.

Порядок Trichiales в опытах с «влажными камерами» имел приблизительно одинаковую относительную видовую насыщенность, за исключением коры хвойных деревьев, где относительное количество и обилие представителей этого порядка значительно уменьшалось.

Значение индекса Шеннона снижается в ряду опад лиственных пород => кора лиственных пород => древесина хвойных пород => опад хвойных пород => кора хвойных пород => древесина лиственных пород, а значение индекса доминирования Симпсона, напротив, возрастает. Эти показатели позволяют установить, что на исследованной территории наиболее благоприятным является опад и кора лиственных пород деревьев, в то время как на гнилой древесине лиственных и на опаде хвойных пород деревьев образуются малочисленные группы видов, обладающие значительной частотой встречаемости.

**5.2 Субстратные комплексы видов миксомицетов, выявленных в ходе полевых сборов.** Субстратную приуроченность выявляли на основании изучения гербарного материала. В результате этого не представлялось возможным отличить кору живых и мертвых деревьев. С учетом того, что подавляющее большинство образцов было найдено на коре именно мертвых деревьев, имеет смысл относить виды, обнаруженные на этом типе субстрата, не к эпифитному, а к ксилобионтному комплексу. Сравнение на основании коэффициента Серенсена-Чекановского показало, что наибольшее сходство видового состава (69%) наблюдается в паре кора – гнилая древесина, наименьшее – древесина-листовой опад (54%). Установлено, что 45 видов (28% от общего количества видов) образуют спорношения на всех трех типах субстрата, среди которых наибольшее количество образцов было собрано на гнилой древесине (2972), в то время как на коре и листовом опаде – значительно меньше (742 и 357 соответственно). Значение индекса Шеннона убывает в ряду кора-древесина-опад и составляет 3,9-3,8 и 3,6 соответственно.

Видовая насыщенность порядков представлена на рис. 4. Представители пор. Physarales встречаются повсеместно на всех типах субстрата, что, вероятно, связано с большими адаптивными возможностями этой группы миксомицетов. Представители пор. Physarales характеризуются наличием крупного фанероплазмодия, покрытого слизистым чехлом, содержащим аминокислоты и углеводы, обладающим антибактериальным действием, что позволяет защитить трофическую стадию от быстрого высыхания и

воздействия других организмов. Порядок *Stemonitales* и *Liceales* достигают наибольшего разнообразия на гнилой древесине (преимущественно за счет представителей родов *Comatricha* и *Cribraria*). Видовая насыщенность пор. *Trichiales* достигает максимальных значений на коре и гнилой древесине, в то время как в подстилочном комплексе их разнообразие было значительно ниже.

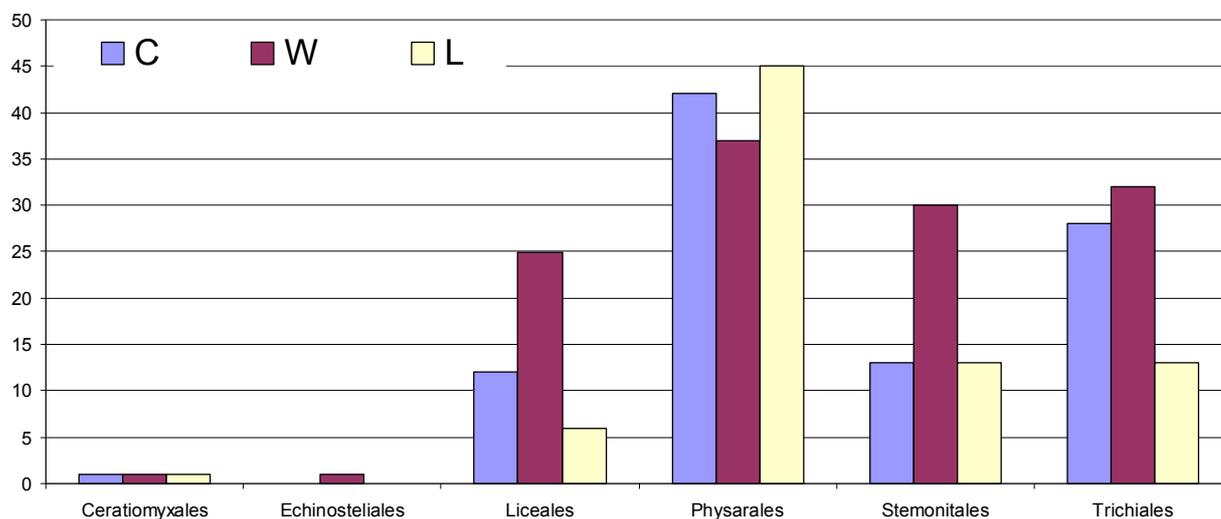


Рис. 4. Видовая насыщенность порядков миксомицетов, обнаруженных в полевых условиях на коре (С), древесине (W) и листовом опаде (L).

### Глава 6: Фенология миксомицетов Москвы и Московской области

На основании изучения гербарного материала нами были установлены сроки спороношений 164 видов, представленных 4081 образцом, собранным в ходе полевых сборов в разные годы на территории Москвы и Московской области.

Было установлено, что в весенние и осенние месяцы в биоте Подмосковных лесов преобладают представители пор. *Trichiales*, в то время как в летние месяцы их относительная частота встречаемости в значительной степени снижается за счет увеличения доли представителей других порядков. Так, пик спороношений представителей пор. *Stemonitales* приходится на май-июль. Представители пор. *Liceales* образуют спороношения практически на протяжении всего вегетационного периода, однако пик спороношений приходится на июнь, начало июля за счет массового развития видов рода *Lycogala*. Пор. *Ceratiomyxales*, представленный единственным видом *Ceratiomyxa fruticulosa*, начинает образовывать спороношения в мае, достигает пика в июне, после чего происходит постепенное уменьшение численности находок и к сентябрю в лесах Подмосковья обнаружить спороношения этого вида практически невозможно. Представители пор. *Physarales* достигают максимального обилия в конце лета, после чего относительное количество их спороношений снижается за счет представителей сем.

Didymiaceae, в то время как спорокарпы видов сем. Physaraceae можно обнаружить вплоть до выпадения первого снега.

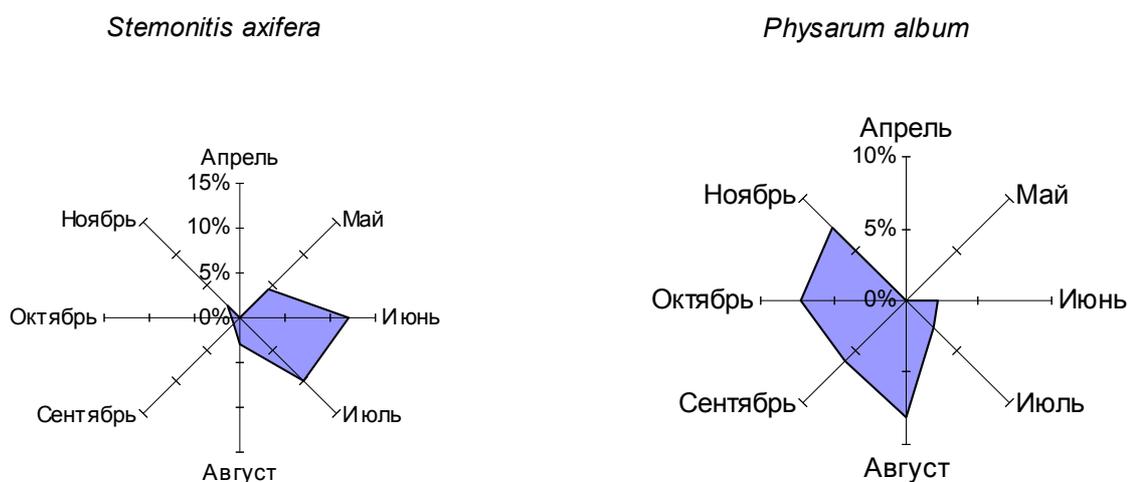


Рис. 5. Полигональные графики спороношений *Stemonitis axifera* и *Physarum album*

Отдельно были изучены пики спороношений 22 видов, составляющих ядро биоты Москвы и Московской области. Примеры полигональных графиков, отражающих фенологию двух видов, приведены на рис. 5. Из пиктограммы видно, что пик спороношения *Stemonitis axifera* приходится на май-июль, а *Physarum album* – на август-ноябрь.

#### Выводы:

1) На территории Москвы и Московской области отмечено 197 видов миксомицетов из 40 родов, 11 семейств и 6 порядков, из которых 71 вид является новым для данной территории. Не подтверждено присутствие на данной территории 25 видов, ранее описанных в литературе, но отсутствующих в доступных нам коллекциях.

2) Таксономическая структура биоты миксомицетов Москвы и Московской области на уровне порядков и семейств типична для широколиственных лесов с примесью таежных элементов.

3) Доминирующими порядками в исследованной биоте являются: Physarales (представленный 77 видами / 39% от общего количества), Trichiales (43 вида / 22%), Liceales (37 видов / 19%) и Stemonitales (36 видов / 18%).

4) Сравнительный анализ таксономической структуры показал, что, несмотря на значительную антропогенную нагрузку, структура биоты в лесопарках Москвы не значительно отличается от характерной для интактных территорий Московской области.

5) На территории г. Москвы наблюдается лишь некоторое увеличение относительной частоты встречаемости представителей пор. Trichiales и небольшое уменьшение доли представителей пор. Physarales, в первую очередь за счет сокращения видовой насыщенности рода *Physarum*. Однако нами не было установлено связи между этим явлением и вымыванием извести вследствие выпадения кислотных дождей.

6) Анализ данных, полученных при использовании метода «влажных камер», выявил, что наибольшее влияние древесные породы оказывают в эпифитном субстратном комплексе, наименьшее – в подстилочном. Показано, что принадлежность вида миксомицета к тому или иному субстратному комплексу является определяющей, в то время как порода дерева играет второстепенную роль.

7) При анализе данных, полученных в ходе полевых сборов, было установлено, что наибольшее видовое разнообразие миксомицетов наблюдается в ксилобионтном комплексе, наименьшее – в подстилочном. Наибольшее сходство видового состава отмечено в парах кора мертвых деревьев – гнилая древесина, наименьшее в парах древесина – листовая опад.

8) Установлена фенология спороношений миксомицетов на территории Москвы и Московской области. Пор. Trichiales доминирует в биоте в весенние и осенние месяцы. Пики спороношения представителей пор. Stemonitales наблюдается с мая по конец июля, Ceratiomyxales и Liceales – с мая по июнь, доля представителей пор. Physarales значительно возрастает лишь к концу лета – началу осени.

9) Составлены иллюстрированные ключи для определения миксомицетов Москвы и Московской области.

#### **Список опубликованных работ по теме диссертации**

1) Чижов А.О., Прохоров В.П., Гмошинский В.И., Барсукова Т.Н. Углеводный состав биомассы миксомицетов // Микология и фитопатология. 2010. Т. 44, Вып. 6. С. 542-548.

2) Гмошинский В.И., Барсукова Т.Н., Прохоров В.П. Коллекция миксомицетов кафедры микологии и альгологии Московского государственного университета им. М.В. Ломоносова // Микология и фитопатология. 2011. Т. 45. Вып. 1. С. 98-100.

3) Барсукова Т.Н., Прохоров В.П., Гмошинский В.И., Чижов А.О. Миксомицеты в лесопарках Москвы, Московской области и некоторых районов Калужской области // Вестник Московского университета, серия Биология. 2010. Т. 65. № 3, С. 31-33.

4) Барсукова Т.Н., Гмошинский В.И., Прохоров В.П., Дунаев Е.А. Миксомицеты Звенигородской биологической станции им. С. Н. Скадовского Московского

государственного университета им. М.В. Ломоносова // Микология и фитопатология. 2012. Т. 46. Вып. 2. С. 122-132.

5) Лебедев А.Н., Гмошинский В.И. Распространение *Lycogala conicum* Pers. (Мухомycetes) в России // Ярославский педагогический вестник. 2012. Том. 3. № 3. С. 115-117.

6) Гмошинский В. И. Сравнительная оценка методов изучения биологического разнообразия миксомицетов // Тез докл. XVII междунар. конф. студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2010». М.: Изд-во МГУ, 2010. С. 150.

7) Гмошинский В.И. Миксомицеты охраняемой территории Звенигородской биологической станции им. С. Н. Скадовского Московского государственного университета // конф. с международным участием «Роль ботанических садов и охраняемых природных территорий в изучении и сохранении разнообразия растений и грибов». Ярославль, 13-16 октября 2011. С. 170-173.

8) Гмошинский В.И. Миксомицеты в условиях антропогенного воздействия // Материалы VIII международной конференции «Проблемы лесной фитопатологии и микологии»: сборник тезисов. / под ред. В. Г. Стороженко, Б. П. Чудакова. – Ульяновск: УлГУ, 2012. С. 208-212.

9) Матвеев А.В., Гмошинский В.И. Миксомицеты в ботанических садах Москвы // Материалы VIII международной конференции «Проблемы лесной фитопатологии и микологии»: сборник тезисов. / под ред. В. Г. Стороженко, Б. П. Чудакова. – Ульяновск: УлГУ, 2012. С. 70-73.

10) Гмошинский В.И. Виды рода *Trichia* с крупносетчатыми спорами // Современная микология в России. Том. 3. Материалы 3-го Съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии. 2012. С. 133.

11) Матвеев А.В., Гмошинский В.И. Миксомицеты ботанических садов г. Москвы (ГБС РАН и БС МГУ) // Современная микология в России. Том. 3. Материалы 3-го Съезда микологов России. М.: Национальная академия микологии. 2012. С. 133-134.

12) Матвеев А. В., Гмошинский В. И. Миксомицеты ботанических садов г. Москвы // Биодиагностика в экологической оценке почв и сопредельных сред: Тезисы докладов Международной конференции. Москва 4-6 февраля 2013 г. – М.: БИНОМ. Лаборатория знаний. 2013. С. 140.

*ДЛЯ ЗАМЕТОК*