


На правах рукописи



Новожилов Юрий Капитонович

**МИКСОМИЦЕТЫ (класс МУХОМУСЕТЕС)
РОССИИ: ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ,
ЭКОЛОГИЯ И ГЕОГРАФИЯ**

03.00.24 – Микология

**АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук**

Санкт-Петербург

2005

Работа выполнена в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН

Научный консультант

доктор биологических наук Каратыгин Игорь Васильевич

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук Марфенина Ольга Евгеньевна

доктор биологических наук Потемкин Алексей Дмитриевич

доктор биологических наук, профессор Черепанова Нина Петровна

Ведущая организация: Институт экологии растений и животных
Уральского отделения РАН

Защита состоится «23» ноября 2005 г. в 14⁰⁰ часов на заседании

Диссертационного совета Д 002.211.01 при Ботаническом институте

им. В. Л. Комарова РАН по адресу: 197376, Санкт-Петербург, ул. Проф.
Попова, 2.

Тел.: (812)234-12-37, факс: (812)234-45-12, binadmin@OK3277.spb.edu

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

Автореферат разослан « » октября 2005 г.

Ученый секретарь диссертационного
совета, кандидат биологических наук



Чаплыгина О. Я.

2006-4
18876

2194099

1

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Изучение разнообразия грибов и особенно микромицетов значительно отстает от аналогичных исследований растений и животных. Инвентаризация видового состава грибов России остается одной из главных задач отечественной микологии (Коваленко et al., 2005). Особенности биологии многих групп грибов значительно затрудняют оценку их разнообразия, проведение синэкологических и биогеографических исследований. Наиболее успешны в этой области исследования таксономических групп, относительно хорошо поддающихся учету в природе или в лаборатории. Одной из них являются плазмодиальные миксомицеты (Mycetozoa=Eumycetozoa), или слизевики – группа наземных грибообразных спорообразующих протистов, насчитывающая около 1000 видов, объединенных в 5 порядков: Echinosteliales, Trichiales, Stemonitales, Physarales и Liceales (Martin, Alexopoulos 1969; Olive 1975).

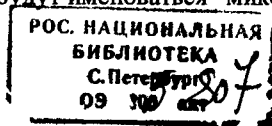
Миксомицеты – активные бактериофаги, играющие значительную роль в регуляции численности и состава бактериальной флоры почв (Madelin, 1983). В последние десятилетия интерес к этим организмам возрос благодаря многочисленным цитологическим, биохимическим, биофизическим и генетическим исследованиям, в которых слизевики использовались как модельные объекты.

Изучение миксомицетов имеет большое значение для эволюционных и филогенетических построений, а также для систематики грибов и протистов (Кусакин, Дроздов, 1998; Карпов, 2000; Новожилов, Гудков, 2000).

Таксономия миксомицетов базируется главным образом на морфологических признаках плодовых тел (спорофоров), которые относительно легко гербаризируются и поддаются количественному учету. Присутствие вида в природе оценивается по наличию спорофоров на изучаемой площади или в образцах субстратов. Эти особенности миксомицетов и уникальная для протистов комбинация в жизненном цикле микроскопических амёб, плазмодиев и часто хорошо заметных спорофоров, позволяют использовать их в качестве модельного объекта для синэкологических и географических исследований.

Многие виды миксомицетов являются космополитами. Однако некоторые из них, особенно виды, обитающие в тропиках и пустынях,

* Далее для краткости они будут именоваться “миксомицеты”.



имеют ограниченные ареалы. Наибольшее видовое богатство наблюдается в широколиственных лесах умеренной зоны и в мезоксерофильных лесах Средиземноморья.

Многие виды миксомицетов обитают на крупных остатках древесины и опаде. Их плодовые тела обычно хорошо заметны в природе. Это во многом объясняет тот факт, что в большинстве микологических работ приводятся сведения главным образом о видах, связанных с этими субстратами. В то же время виды, обитающие на коре живых деревьев и на помете растительноядных животных, часто имеют мелкие и плохо заметные в природе спорофоры и, как правило, не учитываются.

Уже в самом начале наших исследований мы начали планомерно использовать метод влажной камеры, который позволяет стандартизировать сбор материала и обнаруживать плохо заметные в природе виды. Это единственный метод, позволяющий наиболее полно выявлять видовой состав миксомицетов в арктических регионах и пустынях, где образование спорофоров проходит в очень короткие и благоприятные для этого периоды сроки. Благодаря использованию этого метода, стало возможным не только выявлять виды с маленькими спорофорами, но также проводить синэкологические исследования на основе анализа образцов субстратов в лаборатории, независимо от сезона спороношения видов в природе.

Цель и задачи исследования. Основная цель исследования – инвентаризация видового состава миксомицетов (класс *Mucoromycetes*) на территории России.

Для выполнения этой цели были поставлены следующие задачи: 1) разработать методы выделения миксомицетов в природе, их количественного учета и стандартные процедуры для описания местообитаний; 2) изучить таксономический состав миксомицетов России, на основании полученного материала составить диагнозы порядков, семейств и родов, подготовить таблицы для их определения; 3) проанализировать изменение альфа-разнообразия и таксономической структуры биоты миксомицетов на широтно-зональном и субстратном градиентах; 4) определить спектр видов-доминантов на различных субстратах; 5) выявить географические элементы и типы широтно-зонального распределения миксомицетов в России; 6) обобщить данные о морфологии структур спорофоров и спор миксомицетов, выявить наиболее значимые признаки на различных уровнях таксономической иерархии; 7) провести критический анализ классификаций миксомицетов и их положения в системе организмов, определить объем и таксономический состав группы.

Научная новизна работы. До последнего времени таксономический состав, особенности экологии и географии миксомицетов на территории России оставались плохо изученными. К началу наших исследований в отечественной микологической литературе была опубликована лишь одна монография о миксомицетах России (Ячевский, 1907), в которой были приведены сведения о 109 видах, главным образом из тайги и зоны широколиственных лесов. Практически не были исследованы миксомицеты тундровой, степной и пустынной зон, эпифитные и копрофильные виды, а также нивальные виды, образующие весной плодовые тела рядом с тающим снегом.

Впервые проведены планомерные исследования по инвентаризации миксомицетов и проанализирована видовая структура сообществ миксомицетов во всех основных природных зонах России.

Впервые проведен анализ внутриландшафтной локализации видов миксомицетов и их взаимоотношений с зональными и интразональными биотопами в тундровой, таежной и пустынной зонах России, а также анализ структуры субстратных (адаптивных) комплексов видов в пространственно-сукцессионном ряду субстратов (опад – помет растительноядных животных – гнилая древесина – кора живых деревьев и кустарников) в различных природных зонах.

Впервые на основе созданной базы данных с применением геоинформационных технологий проведено картирование распространения миксомицетов на территории России.

Впервые разработаны методические подходы к количественному синэкологическому анализу комплексов видов миксомицетов на различных уровнях, включая различные типы субстратов, биогеоценозов и природных зон. Предложена классификация типов субстратов и географических подразделений по степени сходства видовой структуры. Впервые проведены исследования синэкологии миксомицетов в северной Карелии, Российской Арктике, аридных районах Нижнего Поволжья и Прикаспия. В результате исследований впервые установлены закономерности распространения некоторых видов миксомицетов в глобальном масштабе. Выявлены новые типы местообитаний миксомицетов, например, кора полукустарничков в пустынях Прикаспия и подушки печеночников и мхов на скалах в северной Карелии.

Теоретическое значение работы. Работа служит вкладом в изучение проблем биоразнообразия, экологии, ареалогии и природной зональности. Материалы диссертации могут быть использованы для аргументированного обсуждения общих вопросов экологии и ареалогии споробразующих микроорганизмов.

В результате анализа морфологических признаков миксомицетов было критически определено положение некоторых таксонов различного ранга в системе. Выявлены некоторые особенности жгутикового аппарата представителей класса Mucoromycetes, и проведена оценка этих признаков для выявления их родства с другими протистами (Kagrov et al., 2003).

Описаны 3 новых вида миксомицетов и проведена ревизия ряда уже известных таксонов с учетом их популяционной изменчивости.

С учетом пространственно-сукцессионного и широтно-зонального факторов выявлен ряд закономерностей распространения миксомицетов в отдельных субстратах, биогеоценозах и биомах. Использование полученных данных позволило прояснить некоторые общие закономерности распространения миксомицетов не только в России, но и в глобальном масштабе, выявить некоторые особенности их экологии и географии.

Практическое значение работы. В результате исследований обобщены сведения о таксономическом составе миксомицетов России. Подготовлен конспект, включающий 304 вида из 48 родов, относящихся к 11 семействам из 5 порядков, из них 89 видов впервые приводятся для территории России, 3 из которых - новые для науки. Конспект содержит текстовую и картографическую информацию о разнообразии миксомицетов России, включая данные о видах, внесенных в Красную книгу Ленинградской области.

Полученные данные были использованы для создания «Определителя миксомицетов России» (Новожилов, 1993), а также для подготовки микофлористических сводок для ряда регионов России и других стран, включая районы Российской Арктики, северо-запада России, Урала, аридных районов Нижнего Поволжья, а также Германии, Украины, Казахстана, Монголии, США, Пуэрто-Рико и Коста-Рика (Schnittler, Novozhilov 1998; Novozhilov et al., 2000b; Stephenson et al., 2000, 2004). На основе полученного материала опубликована глава в коллективной монографии под ред. С.А. Карпова «Протисты» (Новожилов, Гудков, 2000), в которой содержится обобщенная информация о современном состоянии систематики, морфологии и биологии миксомицетов.

Заложены основы для создания первого аннотированного интерактивного географического атласа распространения миксомицетов в России. Атлас включает как текстовую, так и картографическую информацию о разнообразии миксомицетов России (адрес в Интернет http://www.binran.spb.ru/infosys/fun_map). Электронный атлас на основе ГИС и созданная БД позволяют оценить особенности распространения отдельных видов миксомицетов на региональном уровне и степень

приуроченности отдельных таксонов к природным зонам.

В ходе исследований гербарий миксомицетов Ботанического института РАН (LE) пополнился более чем 5000 образцами, собранными автором. Этот материал использовался в подготовке размещенной в Интернет базы данных в рамках международного проекта GBIF DIGIT Programme 2004 «Linking local databases for collections of plasmodial slime molds (Mycetozoa) to create a global web-based herbarium» и в международном проекте «Мировое биоразнообразие Eumycetozoa» (PBI: Global Biodiversity of Eumycetozoa, National Science Foundation, США N 0316284, <http://slimemold.uark.edu>), а также для выполнения программы «Информационная система по биоразнообразию» (подпрограмма «Биологическое разнообразие», направления «Технологии живых систем») в рамках ФЦНТП Министерства промышленности, науки и технологий (контракт № 43.073.1.1.).

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Видовое богатство биоты миксомицетов России сопоставимо с таковыми в других регионах Евразии, а ее таксономический спектр может рассматриваться как полночленный на уровне порядков и семейств.

2. Многие виды миксомицетов не являются космополитами, как считалось ранее, большинство из них проявляют характерные закономерности географического распространения.

3. Альфа-разнообразие и таксономическая структура биоты миксомицетов закономерно меняется на широтно-зональном градиенте и в ряду субстратов.

4. Большинство видов миксомицетов не относятся к эврибионтам, а проявляют более тесную связь с определенными субстратами. Адаптивные (субстратные) комплексы миксомицетов довольно специфичны. В различных типах субстратов в пределах одной природной зоны наблюдается относительное постоянство видового состава, однако их состав может меняться на широтно-зональном градиенте. Многие виды миксомицетов проявляют различную степень специализации на уровне отдельных субстратов, биотопов или зообиомов. Сроки спороношения варьируют у разных видов в течение вегетационного периода.

5. Морфологические признаки, включая ультраструктуру жгутикового аппарата зооспор, остаются основными в практической систематике миксомицетов. Актуальной стала интеграция молекулярно-биологических и морфологических данных для построения филогенетической системы миксомицетов.

Апробация работы. Основные положения и материалы работы были представлены и обсуждены на заседаниях микологической секции

Русского Ботанического общества и на научных семинарах Лаборатории систематики и географии грибов Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН, на региональных, всероссийских и международных конгрессах и конференциях, некоторые из них приведены ниже: 1st International Congress on the Systematics and Ecology of myxomycetes (Chester, England, 1993); Использование баз данных и компьютерной графики в зоологических исследованиях (Санкт-Петербург, 1994); 5th International Mycological Congress (Vancouver, Canada, 1994); 2-е Совещание «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях» (Санкт-Петербург, 1995); Конференция «Информационные системы в науке-95» (Москва, 1995); Совещание «Проблемы изучения биологического разнообразия водорослей, грибов и мохообразных Арктики» (Санкт-Петербург, 1995); International Senckenberg Conference «Global Biodiversity Research in Europe» (Frankfurt a. M., Germany, 1996); Second International Congress on the systematics and ecology of Myxomycetes (Madrid, Spain, 1996); 5th International symposium on Arcto-alpine mycology (Лабытнанги, 1996); Конференция «Современные проблемы микологии, альгологии и фитопатологии (Москва, 1998); Conference «Third Workshop on Russian-German Cooperation: Laptev Sea System» (Санкт-Петербург, 1996); 3-е совещание «Компьютерные базы данных в ботанических исследованиях» (Санкт-Петербург, 1997); Международная конференция «Базы данных в изучении биоразнообразия» (Санкт-Петербург, 1999); Международная конференция «Проблемы ботаники на рубеже XX–XXI веков» (Санкт-Петербург, 1998); 3th International Congress on the Systematics and Ecology of Myxomycetes (Beltsville, U.S.A., 1999); Конференция «Проблемы криптогамной ботаники на рубеже XX–XXI веков» (Санкт-Петербург, 2001); International conference «Beringian Microbes: From high latitude ashes to sub-polar dust. Fungi, Lichenized Fungi, Lichenicolous Fungi, and Mycetozoans of the Shared Beringian Heritage National Parks: Beringian Days Presentation» (Anchorage, USA, 2000); 1-й конгресс микологов России (Москва, 2002); 4th International Congress on the Systematics and Ecology of Myxomycetes (Brussels, Belgium, 2002); 7th International Mycological Congress (Oslo, Norway, 2003); Международная конференция, посвященная 100-летию начала работы профессора А.С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, 2005); 5th International Congress on the Systematics and Ecology of Myxomycetes (Tlaxcala, Mexico, 2005).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 56 работ, в том числе: «Определитель миксомицетов России» (1993), а также главы в 3-х коллективных монографиях.

Объем и структура работы. Диссертация состоит из введения, 8 глав, Заключения и Выводов. Текст диссертации изложен на 371 страницах и иллюстрирован 194 рисунками и 32 таблицами. Список литературы включает 423 названий.

Благодарности. Работа проводилась в Лаборатории систематики и географии грибов Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН. Ее выполнение, и сама постановка затронутых в ней проблем, были бы невозможны без существования научного коллектива, в котором мне посчастливилось работать. Я искренне признателен моим первым руководителям и учителям Э.И. Слепяну и М.А. Бондарцевой. Я благодарен своим коллегам, с которыми меня свела судьба в БИНе М.П. Андрееву, О.М. Афониной, И.Н. Бабушкиной, Н.В. Беловой, Е.А. Волковой, Н.С. Голубковой, Т.А. Давыдкиной, М.П. Журбенко, А.Е. Коваленко, В.М. Котковой, О.В. Морозовой, Э.Л. Нездоймино, Г.Э. Нокалн, А.Д. Потемкину, Н.В. Псурцевой, К.А. Пыстиной, И.Н. Сафроновой, Л.Г.Свищ, В.Н. Храмцову. Выражаю особенную признательность И.В. Каратыгину, В.А. Мельнику и Н.В. Матвеевой за ценные замечания и внимание к моей работе. Моральная поддержка и помощь, которые я получал на протяжении всех 30 лет работы в БИНе, во многом способствовали завершению диссертации. Я очень признателен инженеру БИН РАН Л.А. Карцевой за техническую поддержку в процессе работы со сканирующим электронным микроскопом. Особо хочу поблагодарить О.Г. Голубеву за терпение и выдержку, которую она проявила в самые трудные периоды моей работы над диссертацией. Большую пользу мне принесло многолетнее общение и совместная научная работа с проф. С.А. Карповым. Неоценимую помощь в работе мне оказали мои иностранные коллеги Martin Schnittler (Грейфсвальд, Германия), Steve Stephenson (Фэйетвилль, Арканзас, США), David Mitchell (Великобритания), Ted Stampfer (Нью-Мексико, США), Gary Laursen (Фэрбэнкс, Аляска, США), Marja Härkönen (Хельсинки, Финляндия), Uno Eliasson (Гетеборг, Швеция), Gražina Adamonite (Вильнюс, Литва). Большую помощь в работе мне оказали аспиранты И.В. Землянская, К. А. Фефелов и А.П. Кошелева. Всем названным лицам, а также многим друзьям и коллегам, я приношу глубокую благодарность.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Материал и методы исследования

Для анализа таксономических признаков были использованы традиционные методы световой, трансмиссионной и сканирующей

электронной микроскопии. Использование традиционных маршрутных полевых методов для выявления видов в природе, а также метода влажной камеры, технологий баз данных (БД) и вариационно-статистического анализа определяло всю методическую часть по сбору, хранению и обработке информации для последующего анализа. Принимая во внимание разнообразие субстратов, а также особенности фенологии миксомицетов, при выявлении их видового состава, мы проводили как полевые, так и лабораторные исследования, проверяя все подходящие субстраты, на которых могут обитать миксомицеты, стараясь проводить полевые исследования в разные месяцы сезона в одних и тех же районах.

Метод влажной камеры для выделения миксомицетов в природе. Наряду с традиционным отбором спорофоров миксомицетов в полевых условиях, их получали в лаборатории, используя метод влажных камер. Его преимуществом является возможность легко стандартизировать условия культивирования и выявлять даже плохо заметные в природе виды в любое время года. До начала наших исследований этот метод в России не применялся. Детальное описание метода дано в тексте диссертации. Образцы субстратов для одной влажной камеры собирали из одного микроместообитания и помещали в бумажные конверты. Под микроместообитанием мы понимаем маленький участок субстрата с относительно однородными условиями как в отношении биотических, так и абиотических факторов (Stephenson, 1988). Это может быть, например, часть ствола дерева или маленькая площадка с опадом листьев. В пределах учетной площадки все микроместообитания классифицировались и описывались в соответствии с разработанной схемой. В качестве образцов субстратов отбирались все возможные типы субстратов, на которых могут обитать миксомицеты: кусочки гнилой древесины, коры живых растений, пробы опада и выветрившийся помет растительноядных животных. В лаборатории образцы помещали в чашки Петри, на дне которых находилась влажная фильтровальная бумага. Культуры содержались при комнатной температуре (20-24° С) при рассеянном свете и проверялись семь раз (на 2-4, 6-8, 11-13, 21-24, 40-43, 50-55, 60-62 день соответственно) под бинокуляром.

База данных. Методы сбора образцов, количественного учета и идентификации миксомицетов, на протяжении последних 15 лет практически оставались неизменными (Новожилов, Коваленко, 1989). Это дало возможность стандартизировать ввод информации в созданную базу данных (БД) на основе программы СУБД FoxPro 2.5. БД включает 11420 записей, из которых 6451 записей относятся к гербарным образцам, хранящимся в гербарии БИН РАН (LE), из них около 4500 образцов собрано самим автором. 5775 записей основаны на данных из других баз данных и литературных источников.

БД состоит из отдельных блоков, представленных отдельными DBF файлами, между которыми установлены связи через специальные ключевые поля в отношении один ко многим (1:M), многие к одному (M:1) или один к одному (1:1). Структура БД представлена на рис. 1. Например, в файл SPECIMEN.dbf заносятся уникальный номер образца в гербарии БИН (LE). Географический блок для анализа распространения миксомицетов, описания комплексов видов в различных биотопах и субстратах и подготовки карт с указанием местонахождений видов представлен файлом LOCALITY.dbf.

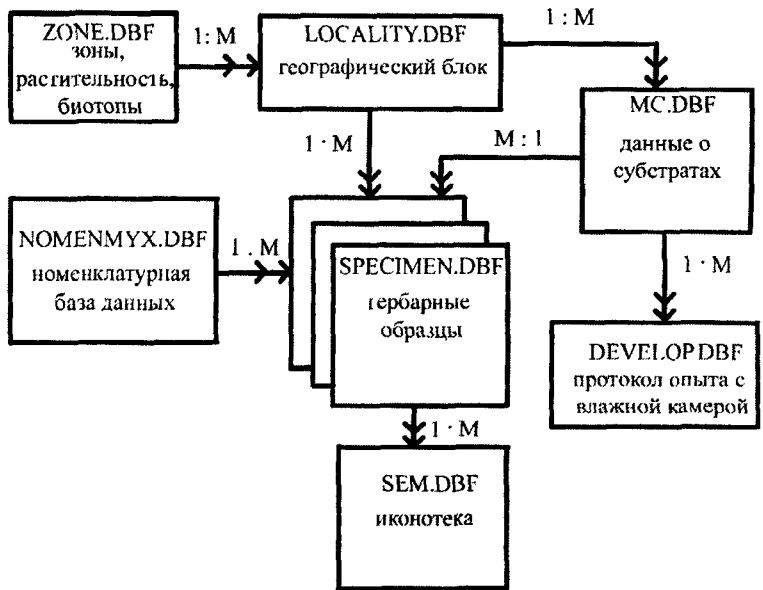


Рис. 1. Структура базы данных.

Для создания БД использовался ряд источников данных: 1) данные, полученные автором в период с 1980 г. по настоящее время в результате собственных исследований, проведенных в 23 экспедициях на Таймыре, Полярном Урале, Чукотке, Кольском п-ове, Карелии, Ленинградской, Московской, Липецкой, Воронежской, Курской, Волгоградской, Астраханской, Оренбургской, Саратовской областях, республике Калмыкия, Алтае, Забайкалье, Дальнем Востоке; 2) данные, предоставленные автору для критического анализа И.В. Землянской (по

Нижнему Поволжью) и К.А. Фефеловым (по Уралу), которые составили около 30% записей БД; 3) данные, полученные в результате критического анализа публикаций (около 10% от всех записей БД).

Для сравнительного анализа были также использованы собственные данные автора, полученные в ходе работ в неотропиках (Пуэрто-Рико, Коста-Рика), широколиственных и горных хвойных лесах Германии и Сев. Америки (Западная Вирджиния, США) и Южного Крыма, в аридных районах Северной Америки (плато Колорадо, США), Казахстана и Монголии, а также в субарктических и арктических районах Аляски (Новожилов, Голубева, 1986; Schnittler, Novozhilov, 1998, 2000; Stephenson et al., 2000a,b; Novozhilov et al., 2000b, 2003).

В базе данных представлены сведения о 304 таксонах видового и подвидового уровня из 134 географических пунктов на территории России. Проведенные исследования охватывают все природные зоны за исключением полярных пустынь и большинства высокогорных систем (рис.2).



Рис 2. Районы исследований.

Для подготовки карт распространения видов в России использован географический блок базы данных, который включает географическую информацию различного уровня детализации: область, район, топоним,

широта (гр:мин:сек), долгота (гр:мин:сек). В качестве геоинформационной системы использована программа GeoGraph 1.5 (Лицензия 02231; ГИС-Центр ИГРАН, Москва, 1995), работающая с форматом файлов DBF (Новожилов и др., 2003).

Методы подготовки микроскопических препаратов. Для идентификация большинства видов миксомицетов необходимы микроскопические исследования. Для этого из спорофоров изготавливались микропрепараты, с использованием преимущественно среды «Polyvinil-Lactophenol». Детали методики приведены в тексте диссертации. В отдельных случаях, был применен метод сканирующей электронной микроскопии с использованием сканирующего микроскопа JEOL-3.

Для изучения ультраструктуры зооспор применялся метод трансмиссионной электронной микроскопии. Были отработаны методики получения зооспор в культуре путем их проращивания из спор (Karpov et al., 2003).

Методы оценки полноты выявления видового состава и представленности видов в компонентах биогеоценозов. Для синэкологического анализа были использованы только данные, полученные лично нами или другими авторами с помощью тех же методов, что и в наших исследованиях. С целью оценки полноты выявления видового состава и для определения необходимого для этого числа влажных камер использовался «bootstrap» анализ (Schnittler, 2001; Новожилов и др., 2005), разработанный на основе метода, детально описанного в монографии К. Кребса (Krebs, 1999). С целью вычисления ожидаемого числа видов проводился регрессионный анализ полученных кривых с помощью статистического пакета SygmaPlot 2002, vers.8 (ser. N

7988483) с подбором функции наиболее соответствующей результатам «bootstrap» анализа (рис. 3).

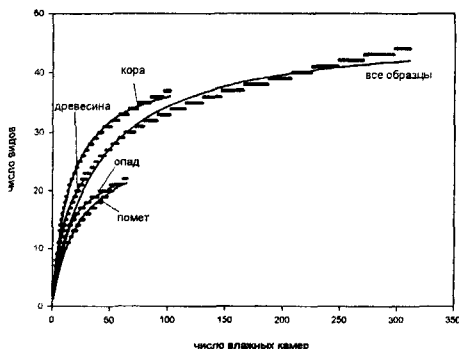


Рис. 3. Результаты «bootstrap» анализа для оценки числа влажных камер, необходимых для максимально полного выявления видов в выборке. Пунктирные линии показывают возрастание числа выявленных видов по мере увеличения числа изученных образцов во влажных камерах. Сплошные линии показывают результат регрессионного анализа.

Для оценки обилия вида рассчитывался показатель

частоты встречаемости как отношение числа образцов субстратов, где вид был обнаружен, к общему числу исследованных образцов данного субстрата. Обнаружение спорофоров n -го вида в одной чашке Петри рассматривалась как одна запись независимо от количества спорофоров.

Методы оценки альфа-разнообразия, таксономического разнообразия, сходства комплексов и экологического разнообразия миксомицетов. Анализ альфа-разнообразия включал оценку видового богатства (S) и выравненности (Василевич, 1992). Последний показатель определялся по формуле, $H' = - \sum P_i \log P_i$, где P_i – доля обилия i -го вида, равная n_i/N , n_i – число регистраций (записей) каждого вида, N – общее число записей всех видов в анализируемом наборе данных.

При анализе таксономического разнообразия миксомицетов отдельных биотопов, биогеоценозов и природных зон применялись методы, традиционно используемые в сравнительной фаунистике и флористике (Песенко, 1982; Шмидт, 1984). Были оценены число видов, родов и семейств, число таксонов в составе более крупных систематических групп, а также ряд пропорций: среднее число видов в семействе (B/C), среднее число родов в семействе (P/C) и среднее число видов в роде (B/P), пропорции числа видов для выбранных пар семейств.

Для сравнения сходства систематических структур биот миксомицетов рассчитывали коэффициенты ранговой корреляции Спирмена для ранжированных рядов ведущих семейств (Шмидт, 1984), а также рассчитывали процент видов систематических групп первых трех рангов от их общего числа в составе ведущих таксонов (Мухин, Ушакова, 2004).

Для классификации различных типов субстратов, и биогеоценозов по степени сходства видовой структуры населения миксомицетов использовали один из алгоритмов кластеризации (программы Statistica 6.0., EXELL) и соответствующих коэффициентов, например евклидова мера расстояния и коэффициент Сёренсена-Чекановского (Василевич, 1969).

Для характеристики комплексов миксомицетов на различных субстратах был проведен анализ соответствия относительного распределения обилия видов миксомицетов основным математическим моделям: геометрического ряда, логарифмического ряда (лог-ряда), модели разломанного стержня МакАртура и усеченного логнормального распределения (Мэгарран, 1992; Кураков, 2001; Schnittler, 2001).

Для выделения групп взаимосопряженных пар видов применяли обычный анализ четырехпольных решеток с дальнейшим расчетом коэффициентов Брауэ и Коула (Василевич, 1969; Нешатаев, 1987).

Для оценки ширины ниши была использована стандартная формула $NB = 1/\sum P_{ij}^2$, где P_{ij} – отношение обилия i -го вида при значении j фактора

по отношению к общему обилию вида при всех значениях фактора.

В ходе экспериментов с влажными камерами определяли видовой состав доминантов, встречавшихся с частотой более 20%. Набор видов-доминантов учитывался для выделения субстратных (адаптивных) комплексов и для проведения канонического анализа соответствий (canonical correspondence analysis, CCA), для оценки положительной или отрицательной корреляции отдельных видов и комплексов видов по отношению к факторам среды обитания CCA проводили с использованием программы PcOrd vers.4.17. Для графического представления полученных в PcOrd данных использована программа SigmaPlot 2002, vers.8 (ser. N 7988483).

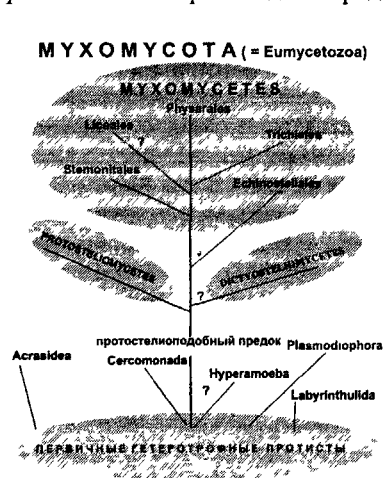
Глава 2. Миксомицеты – обзор классификаций, объем группы, основные линии эволюции, система, принятая в диссертации

В главе приведен обзор исследований, ставших основой современной таксономии миксомицетов (Link, 1833; Wallroth, 1833; Bary, 1858, 1887; Cienkowski, 1863; Rostafinski, 1874; Lister, 1894, 1925; Martin, 1960; Martin, Alexopoulos, 1969; Lado, 2001). Подчеркивается, что морфологических анализ признаков, продолжает оставаться ведущим методом в практической систематике на различных уровнях иерархии таксонов, а также позволяет более аргументировано обсуждать вопросы филогении миксомицетов. В то же время молекулярно-биологические и электронномикроскопические исследования, делают более обоснованной макросистему миксомицетов (Spiegel et al., 1995; Lutzoni et al., 2004). Актуальной стала интеграция обоих подходов с целью сравнения данных, полученных этими методами.

В этом контексте обсуждаются вопросы родственных отношений с другими протистами, в частности с церкомоноадами и гиперамебами. Показано, что признаки ультраструктуры жгутикового аппарата зооспор миксомицетов дают возможность для интерпретации их родственных отношений с церкомоноадами и протостелидами. Исследования ультраструктуры зооспор миксомицетов из различных порядков указывают на значительную консервативность строения правого и дорсального корешков жгутика и значительную изменчивость в строении левого корешка и фибриллярных связок в основании жгутика (Karpov et al., 2003). Сходство в строении корешковой системы жгутиков у гиперамеб, церкомонад и миксомицетов позволило некоторым авторам рассматривать их в качестве членов одной филогенетической ветви (Spiegel, 1990; Patterson, 1994; Karpov, 1997). Однако эти данные противоречат гипотезе, основанной на молекулярных исследованиях,

согласно которым гиперамебы и миксомицеты дивергировали вместе, тогда как церкомонады отстоят от этой ветви довольно далеко (Zaman et al., 1999).

Анализ нуклеотидных последовательностей малых субъединиц рибосомальной РНК показывают связь между миксомицетами и *Hyperamoeba*. Нуклеотидная последовательность малой субъединицы рибосомальной РНК у *Hyperamoeba* почти идентична таковой *Stemonitis pallida* и некоторых видов порядка Physarales (Walker et al., 2003).



В главе обсуждаются взаимоотношения трех классов миксомицетов: Dictyosteliomycetes, Protosteliomycetes, Mухomycetes. Дается их характеристика, а также «миксомицетоподобных» организмов (акразиевых, плазмодиофоровых и лабиринтуловых).

Рис. 4. Схема системы слизевиков (Мухомусота) и их взаимоотношений с «миксомицетоподобными» организмами (по: Martin, Alexopoulos 1969; Olive, 1975, с изменениями).

Протостелиевых сближают с миксомицетами особенности ультраструктуры жгутикового аппарата зооспор, морфология крист митохондрий, характер образования плодовых тел и строение плазмодиев. Их следует рассматривать как отдельную ветвь эволюции слизевиков, отходящую от общего протостелиоподобного предка.

Показано, что наличие периферических ядрышек, находящихся в тесном контакте с ядерной мембраной, отсутствие жгутиковых стадий и крайне примитивный геном – признаки, резко отличающие диктиостелиевых от других слизевиков. Первые исследования генов малой субъединицы рРНК (Cavalier-Smith, 1993) и большой субъединицы рРНК (De Rijk et al., 1995), также указывали на то, что диктиостелиевые стоят далеко как от плазмодиальных миксомицетов, так и от лобозных амёб, из этих работ также следовал вывод о полифилии миксомицетов.

Однако недавние исследования, проведенные на основе анализа актина (Bricheux, Brugerolle, 1997), α - и β -тубулина (Keeling, Doolittle, 1996) и фактора EF-1 α (Baldauf, 1999), указывают на монофилию Dictyosteliomycetes, Protosteliomycetes и Mухomycetes и служат основанием рассматривать слизевики как эволюционно целостную группу (Baldauf, Doolittle, 1997; Baldauf, 1999).

Что касается диктиостелиевых («клеточных слизевиков»), то, по нашему мнению, окончательные выводы пока делать рано. Необходимы дальнейшие исследования других представителей класса с привлечением молекулярно-биологических методов. Тем не менее, в свете современных данных мы считаем возможным оставить класс *Dictyosteliomycetes* в рамках отдела *Muchomycota*, в соответствии с 9 изданием Микологического словаря Айнсворса и Бисби (Kirk et al., 2001).

За основу классификации на уровне классов (рис. 4) в работе принята модифицированная система Олайва (Olive, 1975), основанная на 4-х царственной системе эукариот Уиттекера (Whittaker, 1969). Система миксомицетов (*Muchomycetes*) в значительной мере соответствует принятой в монографии Мартина и Алексопулоса (Martin, Alexopoulos, 1969). Однако, учитывая строение зооспор и экзогенный тип спорообразования, мы выводим цератиомиксовые за границы класса *Muchomycetes* и включаем их в класс *Protosteliomycetes* в ранге семейства, как это принято в 9 издании Микологического словаря Айнсворса и Бисби (Kirk et al., 2001). Из-за недостатка данных о морфологии и жизненном цикле родов *Echinosteliopsis* и *Bursula*, по нашему мнению, относить эти таксоны к классу *Muchomycetes* преждевременно. Что касается подкласса *Stemonitomycetidae*, то выделение стемонитовых в ранг отдельного подкласса, на наш взгляд, пока мало обосновано, тем более, что их место в системе достаточно хорошо определено в ранге порядка *Stemonitales*.

Глава 3. Жизненный цикл и морфология миксомицетов, анализ важнейших таксономических признаков

В главе приводится описание стадий жизненного цикла миксомицетов, дается подробное описание морфологических структур, используемых в систематике миксомицетов. В главе анализируются признаки с различным таксономическим «весом» на разных уровнях иерархии.

Плазмодий. Организация плазмодия имеет существенное значение главным образом на уровне порядка. На более низких уровнях иерархии признаки плазмодия не учитываются. На основании наблюдений за плазмодиями разных видов в условиях культуры было выделено 3 основных типа: протоплазмодий, афаноплазмодий, фанероплазмодий (Alexopoulos, 1960).

Для миксомицетов, характерен особый тип спороношения, при котором плазмодий превращается в спорофор. Наиболее важными таксономическими признаками обладают: гипоталлус, или

подслоек, который образуется как основание спорофора; ножка спорофора; перидий, покрывающий споровую массу; колонка (колумелла) – стерильная часть спорангия, может быть непосредственным продолжением ножки или дериватом нижней части спорофора; ложная колонка (псевдоколумелла) – агрегат извести или узелков капиллиция в плоскости спорофора; капиллиций – система нитей, трубочек, пленок, служащая для рассеивания спор. Кроме этих признаков в таксономии миксомицетов используется еще ряд структур спорофоров; псевдокапиллиций – рудимент перидия, образующийся после его частичного разрушения при созревании спорангия.

Цвет спорофоров – видовой диагностический признак. Его можно использовать только с учетом всех возможных вариаций, количество которых неодинаково в разных таксонах. Из-за сильной изменчивости этот признак можно применять только наряду с другими признаками на уровне вида. Например, в сем. *Physaraceae* цвет – сильно варьирующий признак даже на уровне вида. Окраска гипоталлуса, а также его структура в некоторых родах – видовой признак. Структура, окраска и форма ножки спорофора – признаки, имеющие значение, как на уровне рода, так и вида. Строение поверхности перидия в комплексе с другими данными (наличие извести, тип растрескивания) может играть роль родового признака, поэтому особый интерес могут представлять исследования с применением сканирующего электронного микроскопа. Строение и взаимоотношение колонки с системой капиллиция можно использовать как критерий на родовом и видовом уровне, особенно в сем. *Stemonitidaceae*. Форма и размер ложноколонки (псевдоколумеллы) сильно варьируют в пределах вида и поэтому имеют низкую таксономическую ценность. Однако их следует учитывать в диагнозах видов. Форма сети капиллиция у стемонитовых, особенно его периферической части, может служить ключевым признаком на уровне рода для *Comatricha* и *Stemonitis* или видовым для большинства представителей родов *Lamproderma*. Орнаментация капиллиция часто играет важную роль как критерий видового уровня в сем. *Trichiaceae*, так же как и узелки с известью капиллиция в сем. *Physaraceae*. Характер известковых отложений, цвет, количество и распределение извести в спорофоре позволяют судить о границах между семействами, порядками и даже родами. Крайне необходимы тщательные исследования процессов биоминерализации спорофоров, в частности с помощью метода спектрометрического анализа совместно со сканирующей электронной микроскопией, для установления родственных отношений некоторых

родов. Цвет споровой массы и отдельных спор в проходящем свете – один из важнейших диагностических признаков. Структура экзоспория имеет значение при разграничении видов. Дается классификация типов орнаментации экзоспория у миксомицетов.

Глава 4. Таксономический обзор класса Мухомycetes и таблицы для определения классов, порядков, семейств и родов миксомицетов

На основе анализа признаков, проведенного в главе 3, и в соответствии с системой, принятой в диссертации (глава 2), дается развернутая характеристика таксонов класса Мухомycetes до уровня рода включительно, а также таблицы для их определения. Обсуждаются объем и положение отдельных таксонов в системе миксомицетов, а также наиболее спорные вопросы их систематики.

Порядок **Echinosteliales** включает 2 семейства – *Echinosteliaceae* и *Clastodermataceae*. Эхиностелиевые рассматриваются нами как наиболее близкая к протостелиевым группа миксомицетов. Это заключение носит предварительный характер, так как ультраструктура жгутиков зооспор некоторых протостелиевых и видов рода *Echinostelium* отличается. В то же время наблюдается значительное сходство в строении одноядерных миксамеб протостелиевых и протоплазмодия эхиностелиевых, а также сходство морфологии плодовых тел у представителей обеих групп. Очевидно, для выяснения положения рода *Echinostelium* требуются дополнительные молекулярно-биологические исследования.

Порядок **Liceales** включает 3 семейства: *Liceaceae*, *Reticulariaceae*, *Cribrariaceae*, для представителей, которых характерно отсутствие капиллиция. Однако этот признак встречается также у рода *Perichaena* из порядка *Trichiales*. Некоторые виды рода *Licea* обладают сходными признаками с *Perichaena* (*Trichiales*) и *Listerella* (*Liceales*), что ставит под сомнение гомогенность рода в современном понимании его объема.

Порядок **Trichiales** включает 2 семейства: *Dianemataceae* и *Trichiaceae*. Границы между родами не всегда четко определены, так же как и их положение в системе. У видов первого нити капиллиция сплошные, у второго – полые. В пределах этого семейства усложнение капиллиция происходило как за счет усложнения системы капиллиция в целом, так и ее отдельных элементов. Наиболее просто устроен капиллиций у представителей рода *Perichaena*, состоящий из редко ветвящихся трубочек. Очевидно такой тип можно рассматривать как плезиоморфный признак. Отсутствие четко выраженного протока в нитях капиллиция у видов рода

Prototrichia возможно потребует пересмотра положения этого рода в сем. *Trichiaceae*. Следующим этапом усложнения капиллиция, мы считаем появление, почти неорнаментированных и не связанных с перидием элатер, как у представителей рода *Oligonema*. У видов рода *Trichia* заметно усложнение орнаментации нитей капиллиция за счет образования на них шпиков и спиральных утолщений. Связь капиллиция с перидием и образование сети нитей, а также их способность вытягиваться при созревании спорангия и изменении влажности, что приводит к растрескиванию перидия, является следующим этапом дифференциации этой структуры. Подобный тип характерен для родов *Arcyria* и *Hyporhamma*. Основное отличие между ними заключается в различной орнаментации отдельных трубочек капиллиция.

Порядок **Stemonitales** включает единственное семейство *Stemonitidaceae*. В пределах семейства имеются роды с весьма размытыми границами. Это – *Comatricha*, *Stemonitis*, *Stemonaria*, *Stemonitopsis*, *Symphytocarpus*.

Порядок **Physarales** включает два семейства *Physaraceae* и *Didymiaceae*. На основании наблюдений за развитием спорофоров и в результате электронно-микроскопических исследований роды *Diachea*, *Elaeomyxa*, *Leptoderma* были перемещены из *Stemonitales* в *Physarales* (Farr, 1976; Keller, 1980; Gäthner, Keller, 2004). Что касается родов *Diachea* и *Leptoderma*, то развитие спорофора по субгипоталлическому типу и наличие у видов этих родов фанероплазмодия указывают на их принадлежность к порядку *Physarales*.

Глава 5. Таксономический и географический анализ видового состава миксомицетов России

История изучения миксомицетов в России и в республиках бывшего СССР. Первая отечественная сводка, посвященная миксомицетам, была опубликована А. А. Ячевским (1907), который привел сведения о 109 видах, найденных на территории Российской Империи.

В 1980 году нами были начаты целенаправленные планомерные исследования миксомицетов России (Новожилов, 1980, 1981, 1984, 1985а,б,в,г, 1986а,б,в, 1987, 1988, 1999). В 1993 г на основе этих работ был подготовлен и опубликован «Определитель миксомицетов России» (Новожилов, 1993). Выпуск включает 232 вида, отмеченных к тому времени в России и в бывших республиках Советского Союза. После его публикации нами было продолжено изучение миксомицетов России, в районах Российской Арктики (Novozhilov et al., 1994; Novozhilov et al., 1996; Novozhilov, Schnittler, 1997; 1999; 2000; Novozhilov et al., 1998a,б;

Каратыгин и др., 1999; Stephenson et al., 2000a), на северо-западе России (Новожилов, 1999; 2000а,б, 2002; Schnittler, Novozhilov, 1996), Урале (Novozhilov, Fefelov, 2001; Novozhilov et al., 2003а), Нижнем Поволжье и северо-западном Прикаспии (Землянская, 2000; Novozhilov et al., 2003б, Землянская, 2003; Новожилов и др., 2003, 2005а,б), на юге Красноярского края (Кошелева, 2004), в Липецкой и Оренбургской областях, а также в Белоруссии (Мороз, Новожилов, 1994), Казахстане (Schnittler, Novozhilov, 2000) и Украине, включая приграничные районы с Россией.

Видовое богатство и таксономическая структура биоты миксомицетов России. На основе собственных сборов и изучения образцов, собранных аспирантами и студентами И. В. Землянской, А. К. Фефеловым, А. П. Кошелевой и А. П. Лебедевым, а также критического анализа списков видов опубликованных после 1993 г, нами на территории России было зарегистрировано 304 вида и 5 внутривидовых таксонов миксомицетов (Мухомycetes), которые относятся к 48 родам, 10 семействам и 5 порядкам (табл. 1). Из них 89 видов найдены нами в России впервые. В России и сопредельных территориях нами было описано три новых для науки вида миксомицетов: *Macbrideola vesiculifera* (Новожилов, 1986а), *Dianema mongolicum* (Новожилов, Голубева, 1986) и *Perichaena taimyriensis* (Novozhilov, Schnittler, 2000).

Протостелиевые миксомицеты специально на территории России не исследовали. Однако в процессе работы повсеместно в лесных биотопах, на растительных остатках, нами был найден *Famintzinia fruticulosa*. Поскольку по своей биологии и экологии этот вид протостелиевых во многом сходен с плазмодиальными миксомицетами, сведения о нем также были включены в конспект миксомицетов России.

Таблица. 1
Систематическая структура видового состава миксомицетов России

Порядки	Семейства	Роды
Ceratiomyxales (1) (Protosteliomycetes)	<i>Ceratiomyxaceae</i> (1)	<i>Famintzinia</i> (1)
Echinosteliales (9)	<i>Echinosteliaceae</i> (7)	<i>Echinostelium</i> (7)
	<i>Clastodermataceae</i> (2)	<i>Barbeyella</i> (1), <i>Clastoderma</i> (1)
Liceales (54)	<i>Cribrariaceae</i> (25)	<i>Cribraria</i> (24), <i>Lindbladia</i> (1)
	<i>Reticulariaceae</i> (12)	<i>Dictydiaethalium</i> (1), <i>Lycogala</i> (4), <i>Reticularia</i> (4), <i>Tubulifera</i> (3)

	<i>Liceaceae</i> (17)	<i>Kelleromyxa</i> (1), <i>Licea</i> (16)
Physarales (121)	<i>Didymiaceae</i> (48)	<i>Diachea</i> (3), <i>Diderma</i> (20), <i>Didymium</i> (18), <i>Lepidoderma</i> (5), <i>Leptoderma</i> (1), <i>Mucilago</i> (1)
	<i>Physaraceae</i> (73)	<i>Badhamia</i> (13), <i>Craterium</i> (5), <i>Fuligo</i> (6), <i>Leocarpus</i> (1), <i>Physarum</i> (46), <i>Protophysarum</i> (1), <i>Willkommlangea</i> (1)
Stemonitales (59)	<i>Stemonitidaceae</i> (59)	<i>Brefeldia</i> (1), <i>Collaria</i> (2), <i>Colloderma</i> (2), <i>Comatricha</i> (11) <i>Diacheopsis</i> (2), <i>Enerthenema</i> (1) <i>Lachnobolus</i> (1), <i>Lamproderma</i> (8), <i>Macbrideola</i> (2), <i>Paradiacheopsis</i> (6), <i>Stemonaria</i> (2), <i>Stemonitis</i> (9), <i>Stemonitopsis</i> (6), <i>Symphytocarpus</i> (6)
Trichiales (61)	<i>Dianemataceae</i> (2)	<i>Calomyxa</i> (1), <i>Dianema</i> (1)
	<i>Trichiaceae</i> (59)	<i>Arcyodes</i> (1), <i>Arcyria</i> (19), <i>Hyporhamma</i> (9), <i>Metatrichia</i> (2) <i>Oligonema</i> (2), <i>Perichaena</i> (7) <i>Prototrichia</i> (1), <i>Trichia</i> (18)

Примечание. В скобках после названия таксона указано число видов, отмеченных в России.

Ядро биоты миксомицетов России составляют 57 видов, которые приводятся в более чем 50% локальных списков видов, их встречаемость была более 1,5% от общего числа записей (регистраций) в БД. Из 48 родов миксомицетов, отмеченных в России, 17 родов представлены одним видом. Коэффициент видовой насыщенности рода равен 6.3. Представители родов *Listerella* (1), *Minakatella* (1), *Calonema* (1), *Cornuvia* (1), *Elaeomyxa* (2), *Paradiachea* (5), *Physarella* (2), *Physarina* (2), *Badhamiopsis* (1), *Trabrooksia* (1) на территории России не найдены (в скобках - число известных науке видов). *Physarella* – род с тропическим ареалом, остальные включают виды, которые повсеместно очень редки.

Большинство выявленных видов имеют очень широкие ареалы. К видам с эврирегиональным ареалом относятся 58%, панголарктическим 22%, евроамериканским 8%, европейским 4%, евроазиатским 5% от списка. В целом видовой состав и таксономическая структура биоты миксомицетов России имеет высокое сходство с другими хорошо изученными региональными биотами миксомицетов стран северной и

западной Европы (Германии, Финляндии, Швеции). Это отражается в значениях коэффициента сходства Сёрнсена (варьирует от 0.66 – 0.84 соответственно) и коэффициента корреляции Спирмена (варьирует от 0.92 – 0.97). Сравнение региональных списков миксомицетов России из различных природных зон со списками из других хорошо изученных территорий, показывает, что сходство видового состава хорошо согласуется с типом зональности (табл. 2).

Таблица 2

Сравнение видового состава миксомицетов отдельных регионов России с биотами миксомицетов из других районов мира

	CP	MP	CL	GSM	CRP	KA	UR	KM	AL	TP	EC	CR
CP	1 00	0 61	0 79	0 21	0 38	0 43	0 08	0 15	0 45	0 36	0 23	0 12
MP		1 00	0 60	0 33	0 28	0 40	0 18	0 20	0 24	0 28	0 33	0 12
CL			1 00	0 31	0 35	0 59	0 38	0 25	0 48	0 43	0 47	0 32
GSM				1 00	0 84	0 37	0 46	0 52	0 64	0 58	0 27	0 42
CRP					1 00	0 60	0 38	0 42	0 57	0 60	0 12	0 26
KA						1 00	0 75	0 41	0 60	0 76	0 10	0 10
UR							1 00	0 75	0 56	0 67	0 15	0 16
KM								1 00	0 60	0 45	0 16	0 17
AL									1 00	0 76	0 40	0 22
TP										1 00	0 17	0 26
EC											1 00	0 85
CR												1 00

Примечание. Матрица значений коэффициента сходства Сёрнсена, рассчитана для 117 видов, встречающихся в сравниваемых районах с частотой > 1.5%. *Аридные районы:* CP – США, плато Колорадо (Novozhilov et al., 2003a), CL – Россия, сухие степи и пустыни северо-западного Прикаспия (Novozhilov et al., 2003b), MP – Казахстан, пустыни п-ова Мангышлак (Schnittler, Novozhilov, 2000); *горные широколиственные леса:* GSM – США, штат Теннесси, Национальный парк «Great Smoky Mountains National Park» (Stephenson et al., 2000a), CRP – Украина, горные широколиственные леса Крыма (Новожилов, персон данные; Романенко, 2002); *тайга, лесотундра, южные тундры:* KA – Россия, северная Карелия (Schnittler, Novozhilov, 1996), UR – Россия, Северный и Центральный Урал (Novozhilov, Fefelov 2001), AL – США, северная и центральная Аляска (Stephenson et al., 2000a), TP – Россия, п-ов Таймыр (Novozhilov et al., 1999; 2000a), KM – Россия, Хибины (Novozhilov, Schnittler, 1996); *тропические леса:* EC – Эквадор (Schnittler, Lado, Stephenson, 2002), CR – Коста-Рика (Новожилов, персон. данные; Schnittler, Stephenson, 2000).

На дендрограмме сходства биот миксомицетов четко выделяются кластеры, относящиеся к различным зонобиотам (рис. 5). Списки

миксомицетов бореальной лесной полосы и южных тундр России образуют единый кластер с таковым Аляски, а списки аридных районов Прикаспия имеет значительное сходство с таковыми плато Колорадо и п-ова Мангышлак. Наибольшее отличие характерно для биот тропического леса.

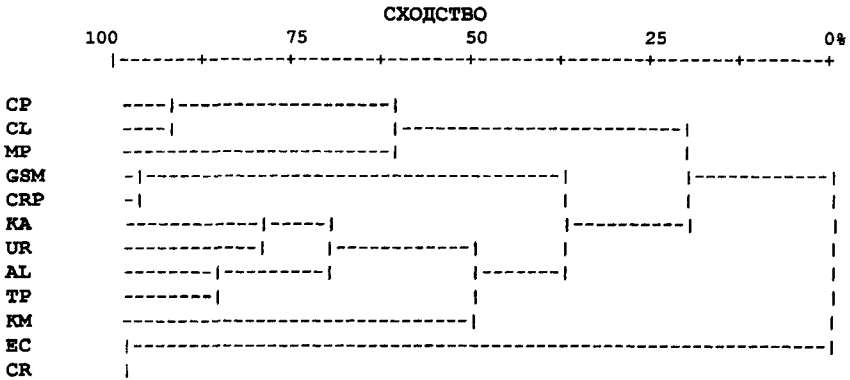


Рис. 5. Дендрограмма сходства видового состава миксомицетов некоторых регионов России и ряда районов мира (построена методом «среднего присоединения», на основе матрицы, представленной в табл. 2, с помощью программы PcOrd 4.17).

Зональная дифференциация биоты миксомицетов на примере Арктики и аридных районов Нижнего Поволжья. Миксомицеты, как и другие микроорганизмы, долгое время рассматривались как космополиты и эврибионты, в отношении которых действует правило Бейеринка «все есть всюду, но среда отбирает». Однако широкомасштабные биогеографические исследования, проведенные в последнее десятилетие на территории неотропиков, Северной Америки и Арктики, указывают на определенные закономерности в их распространении в различных зонобиотах (Stephenson et al., 2000a,b).

Как уже отмечалось в главе 1, миксомицеты на территории России изучены очень неравномерно. В настоящее время наиболее полно и с применением метода «влажной камеры», исследовался видовой состав только в некоторых районах северо-запада и центральной России, Российской Арктики (Хибины, Полярный Урал, Таймыр, Чукотка), Урала, Нижнего Поволжья и Северного Кавказа. Тем не менее, несмотря на ограниченное число репрезентативных списков, полученные данные позволяют провести крупномасштабный анализ изменений видового богатства и таксономической структуры видового состава миксомицетов на широтно-зональном градиенте.

Особый интерес в анализе изменения видового богатства и

таксономической структуры видового состава миксомицетов на зональном градиенте представляют тундра, степь и пустыня, где в качестве факторов, ограничивающих, распространение миксомицетов, на первый план выступают температурно-водный режим, а также наличие подходящего субстрата. Именно в этих биомах наиболее четко прослеживается тенденция к увеличению дефектности биоты в силу увеличения пессимальности условий среды (Чернов, 1975, 1978; Матвеева, 1998). С другой стороны монофакторность арктических и пустынных биомов способствует более контрастному проявлению особенностей биоты и выявлению ее дифференциации на зональном градиенте.

Видовое богатство и таксономическая структура видового состава миксомицетов Арктики. Анализ региональных списков (Stephenson et al., 2000; Novozhilov, 2002), полученных в результате специальных исследований миксомицетов в Арктике (рис. 6) показал, что около 90% видов в Арктике – эврирегиональные и около 80% – панарктические. Несмотря на относительно высокое видовое богатство и таксономическое разнообразие (1846 образцов, 84 вида, 30 родов, 10 семейств) только 33 вида широко распространены в Арктике (отмечены в пяти и более районах), из них только 7 видов: *Arcyria cinerea*, *Comatricha nigra*, *Echinostelium minutum*, *Lycogala epidendrum*, *Mucilago crustacea*, *Perichaena chrysosperma* и *Trichia varia* имеют частоту встречаемости выше, чем 3% и могут рассматриваться как ядро биоты миксомицетов южных тундр и лесотундры. 45% родов в Арктике представлены одним видом; только 7 родов – *Arcyria*, *Diderma*, *Didymium*, *Licea*, *Physarum*, *Stemonitis*, *Trichia* включают более 5 видов. Показано, что в Арктике преобладают виды порядка Physarales и Trichiales (32%, 27% соответственно), тогда как число видов порядка Liceales уменьшается (17%). Во многом это связано с тем, что виды двух самых крупных родов в этом порядке – *Cribraria* и *Licea* тесно ассоциированы с лесными сообществами.

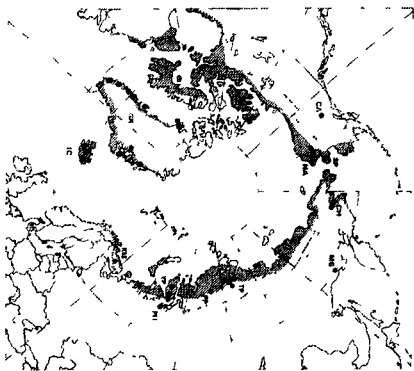


Рис. 6. Карта Арктики и Субарктики с указанием регионов (черные точки), где проводились исследования миксомицетов.

Представители рода *Cribraria* – преимущественно ксилобионты, обитающие на крупных остатках гнилой древесины хвойных, тогда как виды рода *Licea* – главным образом эпифиты и обитают на коре живых

деревьев и кустарников с хорошо развитой текстурой коры. В высоких широтах Арктики, в плакорных биотопах, оба типа субстратов практически исчезают за границей распространения лесной растительности. Напротив, члены порядка Trichiales развиваются на опаде маленьких веточек кустарников и кустарничков, диаметром меньше 1 см. Из 12 видов рода *Trichia*, найденных в Арктике, 9 были отмечены преимущественно на опаде, из них 2 вида (*Trichia flavicomis* и *T. munda*) были найдены только на этом субстрате, в местах с высокой влажностью. Как уже отмечалось, только 33 из 150 видов, отмеченных в Арктике, можно рассматривать, как регулярно встречающиеся виды. Все эти виды — обычные для районов таежной зоны.

Соответственно, арктические и субарктические биоты миксомицетов рассматриваются нами как обедненные варианты биот миксомицетов таежной зоны. Дефектность биоты миксомицетов Арктики проявляется, в частности, в низком значении показателя родовой насыщенности. Для 12 обследованных районов значение этого показателя варьирует от 1.8 до 2.1. Его значение возрастает до 2.8 при рассмотрении данных по всем изученным районам Арктики, что, очевидно, объясняется увеличением размера обследованной территории и учетом редких для Арктики видов, проникающих на север из таежной зоны по интразональным биотопам. В целом же этот показатель значительно ниже, чем для зоны широколиственных лесов и тайги, где он варьирует от 2.2 до 4.6 (Stephenson et al., 1993). В Арктике, некоторые виды распространены преимущественно в лесотундре и южных тундрах и их активность (увеличение встречаемости) явно смещена в сторону этих природных зон. К таким видам относится *Echinostelium brooksii*, *Licea belmontiana*, *Trichia lutescens*, *T. flavicomis* и *T. munda*.

С целью выявления дифференциации биот миксомицетов на зональном градиенте в условиях Арктики нами были проведены специальные исследования на п-ове Таймыр. Миксомицеты тундр Таймыра представлены в основном мультизональными видами. Многие типичные лесные таежные виды встречаются в лесотундре и проникают в южные тундры через интразональные биотопы. Различия биот миксомицетов южных тундр и лесотундры в плакорных условиях проявляются только в обилии видов, а не в видовом составе. Только один вид - *Licea belmontiana* был выделен главным образом из подзоны южных тундр, где он был отмечен в 70% всех изученных образцов субстрата. В типичных тундрах видовое богатство и разнообразие миксомицетов резко падает. В этой подзоне зарегистрированы только *Echinostelium minutum*, *Didymium dubium*, *Craterium leucocephalum*, кроме этих видов в типичной тундре были отмечены *Licea minima* и *L. testudinacea*.

В целом альфа-разнообразие, падает по направлению к северу.

Индекс разнообразия уменьшается от 1.31 для тайги до 0.89 для тундры. Следует отметить, что характер этого тренда отличается для различных субстратных комплексов. Так, индекс разнообразия, рассчитанный для образцов гнилой древесины, уменьшается с 3.54 в тайге до 1.66 и 1.13 в лесотундре и в тундре. Изменения для комплекса видов на коре живых деревьев и кустарников носят сходный характер. Напротив, индекс разнообразия, рассчитанный для образцов опада в лесотундре и тундре, оказывается выше (1.01, 0.90), чем в зоне тайги (0.58).

Миксомицеты, обитающие в тайге на помете растительноядных животных и птиц, встречаются редко, чтобы можно было судить о каких-либо тенденциях в изменениях комплексов копрофилов на широтном градиенте Таймыра.

Факторы, ограничивающие распространение миксомицетов в Арктике. Расширение ареала миксомицетов обеспечивается наличием в жизненном цикле стадий (микроцисты, склероции и споры), позволяющих им переживать неблагоприятные условия в Арктике. Очевидно, в субстратах длительно сохраняется пул пропагул, которые при наступлении благоприятных условий могут дать начало зарождению новых популяций. Аналогичная ситуация наблюдается с почвенными микромицетами, для которых известно такое явление как фунгистазис (Марфенина, 2005).

Доступность подходящих субстратов в Арктике – один из главных факторов, ограничивающих распространение ксилобионтов и эпифитных видов, обитающих на коре деревьев и крупных кустарников на север.

В то же время очевидна значительная роль макроклиматических факторов, например, недостатка тепла. Резко континентальный климат Таймыра характеризуется низкими зимними температурами, однако выявление 56 видов показывает, что этот фактор не является главным барьером для распространения миксомицетов в Арктике. Значительно более важны июльские температуры, которые в зоне южных тундр варьируют от 10 до 12° С (Chernov, Matveyeva, 1997), причем дневные температуры иногда поднимаются до 25°С, такой режим может сохраняться несколько дней. Это позволяет видам с коротким жизненным циклом, подобно *Cribraria violacea* развиваться в Арктике, хотя наиболее часто этот вид встречается в субтропиках и тропиках. С другой стороны, большинство видов с длительным жизненным циклом отсутствуют в Арктике. Этим объясняется исчезновение в Арктике ряда видов родов *Didymium* и *Physarum*, обитающих на опаде. Несмотря на значительные запасы опада в южных тундрах, в частности в ольховниках и ерниках, здесь нами отмечено только 9 видов из этого субстратного комплекса, тогда как в тайге – 56. Очевидно, в условиях короткого теплого летнего периода наличие даже достаточного количества этого субстрата в тундрах

тогда как в тайге – 56. Очевидно, в условиях короткого теплого летнего периода наличие даже достаточного количества этого субстрата в тундрах остается не востребуемым ресурсом для миксомицетов.

Видовое богатство и таксономическая структура видового состава миксомицетов степей и пустынь Нижнего Поволжья и северо-западного Прикаспия. В отличие от арктических регионов, где главным средообразующим фактором является температура, пустыня и степь – биомы, в которых основным препятствием для развития и распространения миксомицетов служит недостаток увлажненности субстрата.

Наиболее крупными в степной и пустынной зонах семействами по числу видов являются 5 семейств: *Physaraceae*, *Trichiaceae*, *Stemonitidaceae*, *Didymiaceae*, *Liceaceae*. На них приходится 86.3% всех видов. Особенностью таксономической структуры миксомицетов Нижнего Поволжья является отсутствие в плакорных безлесных местообитаниях представителей семейств *Ceratiomyxaceae*, *Reticulariaceae*, *Dianemataceae*, *Cribrariaceae*. Это объясняется преобладанием в этих семействах ксилобионтов, обитающих на крупных остатках гнилой древесины. Наибольшее таксономическое разнообразие характерно для интразональных местообитаний с древесной растительностью, что связано с наибольшим разнообразием субстратов в этих биотопах.

Общие закономерности изменения видового богатства биоты миксомицетов на зональном градиенте в России. На широтном градиенте наблюдается значительное обеднение видового состава миксомицетов в плакорных местообитаниях в арктических и аридных районах (табл. 3). Таксономический состав миксомицетов даже в пределах одной зоны претерпевает определенные изменения, связанные, прежде всего с выпадением или обеднением ряда семейств и родов.

Таблица 3
Количественные показатели биоты миксомицетов на широтном градиенте

Природные зоны	Семейство	Род	Вид
Тундра	10 (5)	27 (13)	62 (42)
Лесотундра и тайга	12	48	267
Широколиственные леса и лесостепь	12	44	204
Степь и пустыня	11 (0)	39 (1)	159 (35)

Примечание. В скобках указаны показатели, полученные только для зональных биотопов. Интразональные местообитания таежной и широколиственнолесной зон специально не изучались.

Прежде всего, меняется спектр многовидовых семейств. В тундре наибольшее число видов представлено семейством *Trichiaceae*, тогда как

в остальных зонах преобладают представители семейства *Physaraceae* (табл. 4). Причем для аридных районов его роль определяется, прежде всего, видами, заходящими из зоны широколиственных лесов по интразональным биотопам. Особенно показательны изменения пропорций некоторых ведущих семейств в плакорных условиях, так, пропорция *Physaraceae/Trichiaceae* меняется в ряду тундра → тайга → широколиственные леса → степь и пустыня как 0.3–1.3–1.1–1.3, а пропорция *Cribrariaceae/Trichiaceae* как 0.1–0.5–0.3–0.1, соответственно.

Наиболее резко меняется таксономическая структура при переходе от зональных биотопов широколиственных лесов к степи и пустыням и от тайги к тундре на уровне семейств и родов, тогда как спектр порядков меняется незначительно.

Таблица 4

Положение семейств миксомицетов (место по числу видов) на широтном градиенте в России (данные получены для местообитаний в плакорных условиях)

Семейства	Тундра		Лесотундра и тайга		Широколиственные леса и лесостепь		Степь и пустыня	
	А	Б	А	Б	А	Б	А	Б
<i>Trichiaceae</i>	13	1	49	3	45	2	8	2
<i>Stemonitidaceae</i>	8	2	58	2	35	3	6	3
<i>Didymiaceae</i>	7	3	38	4	31	4	4	4
<i>Physaraceae</i>	4	4-5	64	1	51	1	10	1
<i>Liceaceae</i>	4	4-5	14	6	9	7	3	5
<i>Reticulariaceae</i>	3	6	10	7	10	6	0	(11)
<i>Cribrariaceae</i>	1	7-10	24	5	15	5	1	7
<i>Ceratomyxaceae</i>	0	(11)	1	11	3	8	0	(11)
<i>Dianemataceae</i>	1	7-10	2	9-10	1	11	0	(11)
<i>Echinosteliaceae</i>	1	7-10	5	8	2	9-10	3	8
<i>Clastodermataceae</i>	0	(11)	2	9-10	2	9-10	0	(11)
Итого	42		267		204		35	

Примечание А – число видов, Б – место таксона в ряду семейств. В скобках указаны места семейств, представители которых не отмечены в природной зоне.

Наибольшее обеднение родовой структуры биоты миксомицетов наблюдается в тундре, где число родов по сравнению с тайгой и зоной широколиственных лесов значительно меньше. Представители таких родов как *Hyporhamma*, *Oligonema*, *Diachea*, *Metatrichia* не проникают в тундру даже по интразональным биотопам, тогда как в аридных районах они продвигаются далеко на юг, используя именно интразональные и аazonальные биотопы с древесной растительностью (пойменные леса, лесопосадки и т.д.).

В тундровой зоне ведущее место занимают роды *Didymium* и *Physarum*, тогда как в зоне тайги род *Didymium* находится только на 6-7 месте. В остальных зонах сохраняется постоянный набор родов, однако их место в структуре зональных биот миксомицетов может значительно меняться. Так, например, в аридных районах род *Trichia* занимает только 9-12-е места, тогда как в зоне тундр 1-е. Роды *Cribraria* и *Diderma* занимают в таежной зоне соответственно 2-е и 3-е места, тогда как в степях и пустынях их представители встречаются крайне редко и они занимают только 9-12 места. *Cribraria* – типичный таежный род, приуроченный к древесине хвойных деревьев, так же как род *Diderma*, виды которого чаще всего встречаются на гнилой древесине и опаде в смешанных лесах тайги и широколиственных лесах. Положение ведущих родов миксомицетов в таежной зоне и широколиственных лесах колеблется незначительно относительно друг друга и наиболее резко контрастирует с их положением в тундре, степи и пустыне.

Что касается изменения таксономической структуры в долготном направлении, то из-за недостатка данных ничего определенного об этом пока сказать нельзя.

Глава 6. Синэкология миксомицетов

Факторы среды, влияющие на распространение миксомицетов.

К факторам местообитания, которые могут оказывать значительное влияние на вегетативные стадии жизненного цикла миксомицетов относятся: а) тип субстрата, б) высота образца над землей (для образцов коры), в) интенсивность освещения; г) экспозиция к ветру; д) способность субстрата удерживать воду; е) кислотность субстрата (рН); ж) текстура поверхности коры (для образцов коры). Кроме этого, видимо важную роль играют макроклиматические показатели, например среднемесячные летние температуры и количество осадков в вегетационный период.

Ширина ниши. Некоторые факторы местообитания были оценены при расчете ширины ниши для ряда видов, обитающих в пессимальных условиях аридных районов северо-западного Прикаспия и Казахстана. Для большинства миксомицетов средняя ширина ниши была меньше для рН субстрата и типа субстрата, чем для освещенности и экспозиции к ветру.

Наибольшая специализация наблюдается в отношении типа субстрата. Например, в условиях пустынь северо-западного Прикаспия из 18 видов с частотой встречаемости более 2%, 5 найдены исключительно на коре деревьев и кустарников. Для сравнения, из 14 часто встречающихся видов на опаде ни один из них не был найден только на этом субстрате. Экологическая ниша видов, населяющих кору деревьев у кустарников уже, чем у миксомицетов, обитающих на опаде и гнилой древесине. Высокий индекс ширины ниши для видов, чаще встречающихся на опаде (*Didymium anellus*, *Perichaena depressa*, *P. liceoides*, *P. vermicularis*, *Physarum notabile*) подтверждает это. Эти виды относительно легко переходят на кору живых растений.

Текстура коры деревьев и кустарников – один из важных факторов, влияющих на разнообразие комплекса эпифитных видов. Наибольшее альфа-разнообразие миксомицетов отмечено на коре с глубокими складками и трещинами. Очевидно, на этом типе коры формируется большее число участков с разнообразными условиями для колонизации субстрата различными видами миксомицетов, причем даже на участках коры в несколько квадратных миллиметров, могут развиваться спорофоры сразу нескольких видов. Например, расчет коэффициентов сопряженности Брауэ (Kb) и Коула ($C_{1/2}$) показал положительную сопряженность пар видов *Comatricha laxa* – *C. pulchella* (Kb=0.28, $C_{1/2}$ =0.18, χ^2 =23.89, при стандартном χ^2_{01} =6.64), *Macbrideola oblonga* – *Physarum decipiens* (Kb=0.25, $C_{1/2}$ =0.25, χ^2 =19.12) и *Echinostelium colliculosum* – *Macbrideola oblonga* (Kb=0.36, $C_{1/2}$ =0.19, χ^2 =39.06).

Субстраты и субстратные (адаптивные) комплексы миксомицетов. В результате анализа встречаемости миксомицетов на различных субстратах выявлено 2 основных субстратных комплекса видов: 1) сапробионты, обитающие на мертвых субстратах, расположенных на почве, а также в гумусовом горизонте почвы; 2) виды, обитающие на живых растениях. Первая группа распадается на 4 подгруппы: а) обитатели древесных остатков, или ксилобионты (например, *Arcyria denudata*, *Trichia decipiens*); б) подстилочные и почвенные виды (например, *Didymium iridis*), разделение этих комплексов на данном этапе наших знаний затруднено; в) обитатели «воздушного» опада (характерен для тропиков и субтропиков); г) копрофилы, обитающие на выветрившемся помете растительоядных животных (например, *Perichaena liceoides*, *Licea tenera*). Вторая группа делится на: а) фитофилов, б) бриофилов (например, *Barbeyella minutissima*, *Physarum virescens*). Фитофилы подразделяются на: а) эпифиты на коре деревьев и кустарников (например, виды родов *Echinostelium*, *Licea*); б) эпифиты на листьях и неодревесневевших частях высших растений (например,

Пропорции и состав видов-доминантов субстратных комплексов значительно меняются в разных зонах. Анализ комплекса эпифитов таежной зоны показывает, что в нем преобладают другие виды: *Arcyria cinerea*, *Echinostelium minutum*, *Licea parasitica*, *L. testudinacea*, виды рода *Paradiacheopsis*.

Наличие гнилой древесины в среде обитания – один из основных факторов, определяющий распространение многих видов как на север – в зону тундр, так и на юг в зону пустынь. Именно в этих природных зонах ксилобионты обитают преимущественно в интразональных биотопах. В целом по России на этом субстрате выявлено 211 видов из 38 родов и 11 семейств, относящихся к 5 порядкам. Лидирующим по числу видов является пор. Physarales, содержащий максимальное количество видов (97). Наиболее полно комплекс ксилобионтных видов представлен в таежной зоне. Крупные остатки валежа ели и сосны, образуют наибольший объем гнилой древесины в северной тайге. Этот субстрат населен наибольшим числом видов миксомицетов (рис. 8). Видовой состав этого комплекса меняется в зависимости от степени разложения древесины и вида дерева. Например, на слабо разложившейся древесине редко встречаются представители стемонитовых. В тайге наиболее специфичен видовой комплекс на гнилой древесине березы, ольхи и можжевельника.

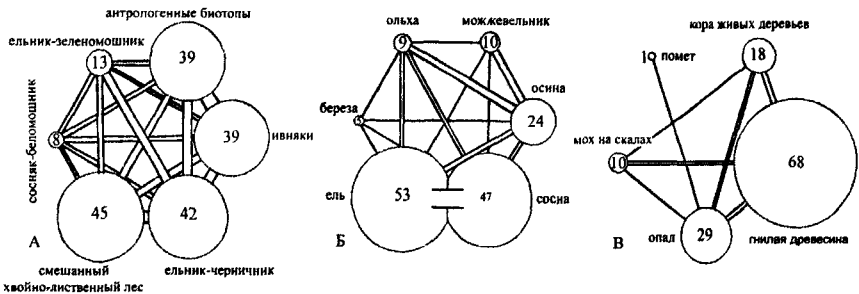


Рис. 8. Графики, показывающие сходство комплексов миксомицетов, населяющих различные биотопы и субстраты на о. Средний, Белое море (Сходство: А – сходство различных биотопов; Б – сходство комплексов на гнилой древесине различных видов деревьев; В – сходство комплексов на различных типах субстратов. Цифры внутри окружностей – число видов. Ширина линий, связывающих окружности, пропорциональна коэффициентам сходства Сёренсена)

В целом на гнилой древесине, опаде и помете растительоядных животных пропорция видов-доминантов больше, чем на коре. Кривые рангового распределения на опаде и помете лучше всего описываются моделями геометрического и логарифмического распределения, а на коре

живых растений и гнилой древесине моделью логнормального распределения.

Проведение сравнительного анализа видового богатства и альфа-разнообразия миксомицетов в лесных зонах, на основе материала из влажных камер, указывает на их снижение в ряду: кора живых деревьев и кустарников → опад → древесные остатки → помет растительноядных животных. Однако в тундрах и пустынях наименьшее разнообразие характерно для комплексов ксилобионтов, а копрофилы перемещаются на 3-е место. Графики кривых рангового распределения, приведенные в тексте диссертации, хорошо иллюстрируют закономерное уменьшение доли видов-доминантов в ряду этих субстратов в пустынной зоне в Нижнем Поволжье.

Ацидофильные виды и кислотность субстрата. Одним из ведущих факторов, влияющих на рост миксомицетов, следует считать кислотность субстрата. Особенно отчетливо роль этого фактора проявляется в отношении эпифитных миксомицетов. Среди них встречаются ацидофильные виды, предпочитающие кору растений с кислым значением pH. Например, в пустынях это – *Comatricha laxa*, обитающий преимущественно на коре тамарикса (pH=5.0±1.0). Другой ацидофил *Paradiacheopsis solitaria* встречается главным образом на коре елей, сосен и лиственниц (pH=4.5±0.8) во всех природных зонах, но никогда – на коре можжевельника (pH=6.5±0.6) Даже в пределах одного рода *Cribraria* имеются ацидофильные виды (*C. confusa*) и предпочитающие слабощелочную среду (*C. violacea*).

Фенология спороношения миксомицетов. Сроки спороношения в природе – одна из важных характеристик биологии миксомицетов. Однако для их определения требуются длительные стационарные исследования в одном и том же районе и в разное время вегетационного периода. С этой целью на протяжении нескольких лет нами проводились наблюдения в ряде мест Ленинградской области. Было показано, что среди миксомицетов имеются несколько фенологически дифференцированных групп видов. В конце апреля рядом с тающим снегом образуются спорофоры нивальные виды: *Lamproderma arcyrioides*, *Diderma alpinum*. В середине июня появляются спорангии *Arcyria nutans*, *Hyporhamma clavata*, *Lycogala epidendrum*, *Stemonitis axifera* и некоторых других видов, однако пик их спороношения приходится на июль-август. В августе появляются спорангии большинства видов родов *Physarum*, *Badhamia*, *Diderma*, *Didymium*. Такие виды как *Cribraria rufa*, *Hyporhamma clavata*, *Trichia decipiens*, *T. varia* в основном спороносят во второй половине сентября и продолжают образовывать плодовые тела после первых заморозков в октябре. 75.5% видов миксомицетов в условиях Ленинградской области спороносит в августе.

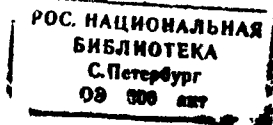
Стратегии выживания миксомицетов в пессимальных условиях пустынь. Миксомицеты относятся к мезофильным организмам, однако наличие покоящихся стадий в их жизненном цикле позволяет им проникать даже в зону пустынь. На основании наблюдений за развитием спорофоров во влажных камерах выдвинута гипотеза о двух жизненных стратегиях выживания миксомицетов в пустыне. Первая – быстрое развитие из прото- и афаноплазмодиев множества спорангиев на ножках и без перидия. Виды, использующие данную стратегию (например, виды *Echinostelium*, *Comatricha*, *Macbrideola*), могут быстро образовывать спорофоры после коротких летних ливней. Отсутствие у спорофора перидия способствует моментальному рассеиванию спор, что хорошо заметно во влажных камерах. Вторая жизненная стратегия – формирование крупных форм с защитными покровами. Это – медленно развивающиеся виды, с крупными фанероплазмодиями, покрытыми толстым слизевым чехлом, предохраняющим их от быстрого высыхания. Спорофоры этих видов также имеют защиту от быстрого высыхания в виде толстого многослойного перидия, часто покрытого известью (*Physarum*, *Didymium*, *Badhamia*, *Perichaena*). В условиях пустыни подобные виды образуют спорофоры, только весной или осенью в период дождей. Первая стратегия наиболее характерна для эпифитных (кортикулоидных) видов, обитающих на коре живых растений, тогда как вторая – для видов, обитающих в опаде и помете растительных животных.

Глава 7. Общие закономерности распространения миксомицетов

Благодаря наличию покоящихся стадий (склероциев, микроцист) и спор большинство видов миксомицетов имеют мультizonальные ареалы, что значительно затрудняет анализ их географического распространения. Главным препятствием для выявления закономерностей распространения миксомицетов является неравнозначность изученности миксомицетов отдельных территорий и неполнота выявленности видового состава. Чтобы избежать значительных ошибок в оценке ареалов мы использовали три основных принципа при отборе списков видов.

Во-первых, была создана база данных о распространении 439 хорошо известных видов, для которых зафиксировано более чем 20 местонахождений в мире.

Во-вторых, для анализа были отобраны региональные списки, где проводились исследования как с применением обычных полевых методов сбора материала, так и методом выделения видов во влажной камере.



В-третьих, отбирались районы исследований, где были изучены максимально полно все потенциальные типы субстратов (микроместообитаний) для данной природной зоны.

Поскольку развитие плодовых тел миксомицетов во многом зависит от конкретных погодных условий, достоверность значимости вида полученной на основании только полевых сборов после однократного обследования территории, остается крайне низкой.

Достаточно сказать, что около 50% видов, зарегистрированных для Германии и России, представлены менее чем 3 образцами. Учитывая это, в анализ были включены только те виды, значимость которых (т.е. пропорция числа образцов вида к общему числу образцов-записей в конкретном исследовании) была больше 1,5%. Нами была принята следующая условная шкала встречаемости вида: R- редкие виды (< 0.5%), O – случайные виды (0.5 – 1.5%), C – обычные виды (> 1.5 – 3%), A – обильные виды (> 3%).

Анализ списков видов показывает, что видовое богатство миксомицетов возрастает от арктических и субарктических регионов к гумидным широколиственным и мезоксерофильным и ксерофильным средиземноморским лесам и снова падает в тропиках. Очевидно, эта тенденция отражает основные особенности их жизненного цикла. Сезонность климата в Средиземноморье благоприятствует развитию миксомицетов, для которых на стадии спороношения необходим относительно сухой микроклимат и, наоборот, развитию плазмодия способствует влажный субстрат.

В то же время отдельные семейства, например, *Trichiaceae* и род *Cribraria* лучше представлены в таежной зоне или в горных хвойных лесах, чем в Средиземноморье.

Для миксомицетов, в зависимости от их распространения в различных природных зонах, можно выделить 5 основных типов широтно-зонального распределения: мультizonальный, аркто-бореально-альпийский, бореально-неморальный, пустынно-степной и тропический. Виды с последним типом на территории России не обнаружены.

Группа мультizonальных видов включает 53% из изученных 439 видов. Типичный представитель этой группы – *Arcyria cinerea*. Многие мультizonальные виды относятся к категории эврибионтов, при этом в отношении субстратов они могут менять свои предпочтения в зависимости от той или иной зоны. Возможно, некоторые такие виды, по мере накопления морфологических и молекулярно-биологических данных, в дальнейшем будут разделены на отдельные таксоны.

Аркто-бореально-альпийский элемент включает 2 экологические группы криотолерантных видов. Центры их разнообразия находится в субальпийском поясе хвойных лесов высокогорий различных

континентов, а также в темнохвойных таежных формациях равнин. В Арктике они встречаются только в районах с субарктическим климатом, тогда как в экстремальных условиях высокогорий и высоких широтах обоих полушарий не найдены. Первая группа включает гипоаркто-монтанные нивальные виды, плазмодии которых активно растут и питаются весной под снегом в условиях сильной инсоляции и парникового эффекта. В период таяния снега плазмодии быстро трансформируются в плодовые тела, которые образуются преимущественно на опаде, травах и кустарничках, освободившихся от снега. К этой группе относятся виды родов *Diderma*, *Didymium*, *Lamproderma*, *Lepidoderma*, *Physarum*. Вторая группа включает бриофилы и ксилобионты, связанные с влажными прохладными местообитаниями темнохвойных формаций и с крупным валежом хвойных, а также скальными обнажениями, покрытыми печеночниками и мхами. Они начинают образовывать плодовые тела поздней осенью, часто после первых заморозков. К этой группе относятся некоторые представители родов *Barbeyella*, *Colloderma*, *Cribraria*, *Lepidoderma*. В России обе группы встречаются в субарктических районах Хибин, Полярного и Приполярного Урала, плато Путорана, Чукотки, а также изредка на равнине таежной зоны. Представители криотолерантных бриофилов найдены также на скальных обнажениях, покрытых печеночниками и мхами на севере Карелии, а также в ельниках Ленинградской области.

Бореально-неморальный элемент объединяет виды, обитающие главным образом в лесных биотопах таежной и широколиственнолесной зон, однако они могут также встречаться в средиземноморских и атлантико-средиземноморских лесах и в субтропиках, некоторые виды проникают в Арктику.

Типичный пример вида с бореально-неморальным ареалом – *Leocarpus fragilis*. Это один из наиболее известных видов миксомицетов, его блестящие, ярко-оранжевые или коричневые спорофоры до 2 мм длиной, собранные в крупные колонии, легко заметить в природе (рис. 9). Этот вид преимущественно найден в таежной и широколиственнолесной зонах восточного полушария, имеет разрыв ареала в тропиках и снова появляется в регионах западного полушария с умеренным и бореальным климатом. В России это – один из самых распространенных и часто встречающихся в зоне тайги видов, несколько реже он встречается в широколиственных лесах и полностью пропадает на плакорах в зоне пустынь и степей. На юге (например, в Мексике или Индии) он тяготеет к горным массивам и встречается преимущественно в поясе хвойных лесов.

Пустынно-степной элемент включает виды, которые часто встречаются в плакорных местообитаниях аридных регионов обоих полушарий на гнилых остатках кактусов и агав (*Badhamia melanospora*),

на опаде и коре полыней (*Echinostelium colliculosum*), на помете растительноядных животных (*Kelleromyxa fimicola*). К этой же группе примыкают виды, с центром распространения в сухих склерофильных лесах средиземноморских стран (*Protophysarum phloiogeum*, *Macbrideola oblonga*), встречающиеся также в пустынной и степной зонах России.

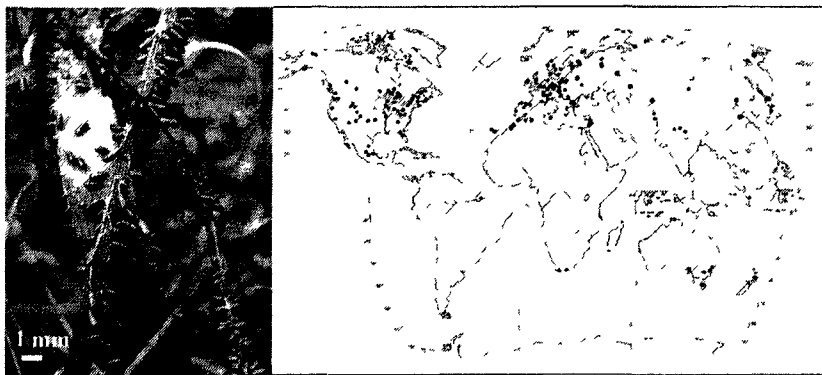


Рис. 9. Карта распространения *Leocarpus fragilis*.

Тропический элемент. Из 439 рассмотренных видов 17 – представители рода *Physarum*, *Physarella oblonga*, *Craterium paraguense*, а также *Famintzinia morchella* и *F. sphaerosperma*. В России виды этой группы не найдены. В условиях тропиков многие мультизональные виды меняют тип местообитания, заселяя соцветия гигантских трав, живые и отмершие листья пальм, листья деревьев, покрытых подушками печеночников, и отмершие части эпифитных бромелиевых. Так, например, *Physarum compressum* и *Ph. didermoides*, которые в России обычно встречаются на опаде, в тропиках преимущественно обитают в отмирающих соцветиях видов *Zingiberaceae*, *Heliconiaceae* (Stephenson et al., 2004).

Большинство (47%) видов из рассмотренного списка относятся к эврирегиональной группе и найдены во многих регионах как Северного, так и Южного полушарий. Панголарктическим типом ареала характеризуются – 29% видов, евроамериканским – 9%, европейским – 6%, евроазиатским – 7%, североамериканским – 1%, пантропическим – 1%. Один вид – *Erioneta aureum* найден только в восточном полушарии. В целом эта пропорция соответствует наблюдаемой для видового состава миксомицетов России (глава 5). Многие виды найдены только в одном месте, однако это – скорее результат недостаточной изученности

распространения этих таксонов, а не истинного эндемизма. По-видимому, среди миксомицетов эндемики отсутствуют, однако среди них много редких видов.

Редкие виды миксомицетов. Сформулировать понятие редкости вида в отношении спорообразующих организмов крайне сложно из-за их чрезвычайно высокой способности к расселению, это в полной мере относится и к миксомицетам. Редкость видов имеет 2 основных аспекта – географический и экологический, в контексте охраны видов к ним добавляется еще и антропогенный. Ввиду недостатка информации в отношении миксомицетов мы можем рассматривать только первые два аспекта. Значительное число видов миксомицетов на территории России (110 видов, или 36% списка) относится к редким, т. е. для них известно не более чем 3 местонахождения, при этом число регистраций (записей) варьирует от 1 – 19 или 0.01 – 0.2% от всех проанализированных записей в нашей базе данных. Для 48 видов имеется только одна регистрация в одном местонахождении. Однако трудно судить являются ли они действительно редкими или это – результат недостаточной изученности группы во многих регионах России. Среди этой группы видов только 18 имеют микроскопические спорофоры (менее 1 мм в диам.), из них 9 выявлены во влажных камерах. Спорофоры 63 видов, или 57% от списка, найдены только в природе. С помощью метода влажной камеры выявлено 22 вида, главным образом представители родов *Echinostelium*, *Paradiacheopsis*, *Licea*. Спорофоры большинства редких видов по своим размерам и окраске мало отличаются от других, обычных или часто встречающихся видов, и хорошо заметны в природе. У некоторых из них, например, у *Brefeldia maxima*, плодовые тела достигают нескольких десятков сантиметров в диаметре. Следовательно, маловероятно, что редкая регистрация их связана с методическими погрешностями. Анализ литературных данных показывает, что большинство этих видов имеет широкое распространение, и многие из них видимо действительно редко попадают в микологические сборы. Возможно, это связано с тем, что они редко образуют спорофоры в природе. Другая причина может быть в том, что многие из них связаны с неизвестными пока специфическими местообитаниями, причем численность популяций таких видов в этих биотопах может быть очень высокой.

Среди редких видов на территории России мы можем выявить несколько групп, исходя из классификации, предложенной В.А. Мухиным (1993): 1) виды, редкие для определенных местообитаний, например, *Arcyria cinerea* – обычный массовый вид на гнилой древесине и коре живых деревьев, но крайне редкий на помете растительноядных животных; 2) виды редкие в некоторых природно-климатических зонах, например, *Macbrideola cornea* и *Leocarpus fragilis* – обычные виды в

таежной и широколиственнолесной зоне, но редкие в зоне тундр; 3) реликтовые виды, встречающиеся спорадически в локальных биотопах.

К последней группе относятся виды, которые сохранились лишь в изолированных специфических местообитаниях. На территории России к ним относятся виды аркто-бореально-альпийской группы, для которых характерны ареалы с большим разрывом. Например, вид *Barbeyella minutissima* с очень маленькими (менее 1 мм выс.) и малозаметными, черными спорофорами повсеместно считается редким (рис. 10, 11).

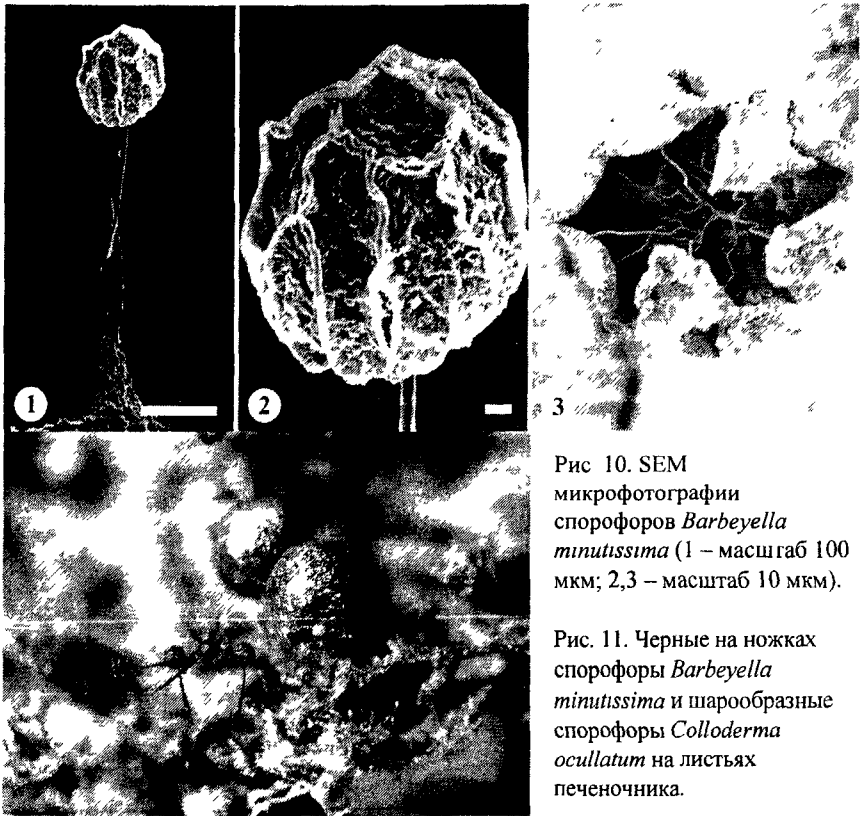


Рис 10. SEM микрофотографии спорофоров *Barbeyella minutissima* (1 – масштаб 100 мкм; 2,3 – масштаб 10 мкм).

Рис. 11. Черные на ножках спорофоры *Barbeyella minutissima* и шарообразные спорофоры *Colloderma oculatum* на листьях печеночника.

Проведенный анализ его распространения на основании литературных данных, изучения гербарного материала, собственных сборов, а также опроса экспертов по группе показал, что он обитает преимущественно в горных районах Европы, Азии и Северной Америки, в поясе хвойных лесов, на крупном валеже хвойных деревьев с отпавшей корой и влажной древесиной, в затененных, прохладных местах (Schnittler et al., 2000).

Листочки печеночников и мхов, возвышающиеся над влажной пленкой водорослей, покрывающей древесину, создают благоприятный градиент влажности на субстрате, который так необходим плазмодию для перехода в стадию споруляции. Покрытие печеночниками древесины в этих биотопах иногда достигает 100%. По нашим наблюдениям, в Германии, в Альпах (Schnittler, Novozhilov, 1998) *B. minutissima* также ассоциирован с некоторыми одноклеточными водорослями, которые часто покрывают древесину тонкой слизистой пленкой (Schnittler, Novozhilov 1998). Мы предполагаем, что слизевая пленка водорослей, с одной стороны, предохраняет протоплазмодий *B. minutissima* от быстрого высыхания, а с другой – водоросли могут служить источником питания для плазмодия.

Представители двух родов печеночников встречаются в более чем 50% образцов совместно с *Barbeyella*, это – *Nowellia curvifolia* и виды рода *Cephalozia*. *N. curvifolia* – печеночник, преимущественно обитающий на крупном валеже хвойных, часто он одним из первых поселяется на этом субстрате. Вид предпочитает кислотность субстрата между 4.6 – 5.2 (Schuster 1969, 1974). Этот печеночник образует иногда монодоминантные сообщества в виде плотных подушек и может служить своеобразным индикаторным видом в отношении местообитаний характерных для *B. minutissima*.



Рис. 12. Карта распространения *Barbeyella minutissima*. (Горные массивы в поясах растительности с темнохвойными лесами выделены серым цветом по: Walter, Breckle 1986).

Еще один редкий вид – *Colloderma oculatum*, также связан с темнохвойными формациями горных лесов и имеет широкий, но дизъюнктивный ареал. Следует отметить, что в северной Карелии он обитает на моховых подушках на влажных скалах, хотя в горных хвойных лесах постоянно встречается совместно с *B. minutissima* (Schnittler, Novozhilov 1996; Novozhilov, Fefelov, 2001) на гнилой древесине хвойных.

Другой фактор, который часто не учитывают при выявлении вида в природе – сроки спорообразования, которые могут значительно отличаться у разных видов. В этом отношении *B. minutissima* также является показательным примером. Наши исследования, проведенные в Альпах, показали, что этот вид формирует плодовые тела при температуре 0 – 10 °С (Schnittler, Novozhilov, 1998) после первых заморозков, аналогичные результаты были получены и на Урале (К. А. Фефелов, персон. сообщ.). Например, в Германии и на востоке США пик его спороношения падает на сентябрь – октябрь, тогда как на Урале на середину или конец октября.

Очевидно, эти виды, спорадически встречающиеся в темнохвойных лесах Евразии и Сев. Америки, можно отнести к группе «реликтовых» горно-таежных криотолерантных видов аркто-бореально-альпийско-элемента субаркто-горной дизъюнкции.

Данный пример показывает, что не все миксомицеты относятся к эврибионтным видам. Для многих из них факторы биотопа оказываются не менее значимыми, чем макроклиматические факторы среды. Некоторые виды имеют очень узкие экологические ниши, что делает их зависимыми от наличия определенных биотопов, исчезновение, которых может привести к исчезновению вида. Некоторые виды являются не только редкими, но и возможно относятся к реликтам и нуждаются в охране. Однако для прояснения этого вопроса требуются дополнительные региональные исследования во многих районах России.

Глава 8. Конспект видов и карты распространения миксомицетов (класс Mucormycetes) России

В конспекте даны развернутая характеристика субстратной, биотопической и зональной приуроченности 304 видов миксомицетов (класс Mucormycetes), найденных на территории России. Приведены сведения о распространении видов по административным единицам территории России. Конспект сопровождается развернутыми комментариями, для многих видов приводятся оригинальные микрофотографии спорофоров, а также их структур и спор, включая SEM фотографии. Для всех видов приведены карты с указанием местонахождений. Ниже приводится пример описания вида в конспекте.

Arcyria cinerea (Bull.) Pers. Syn. Meth. Fung. : 184, 1801.

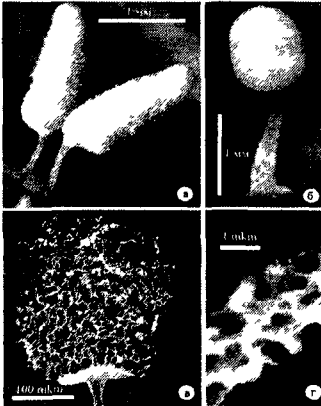
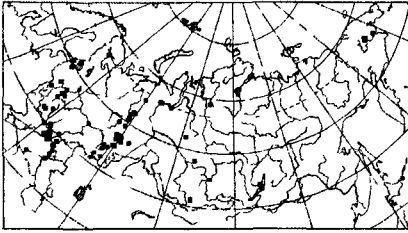


Рис. 1. Спорангии и структура капиллиция: а – типичная разновидность с серым, вытянутым спорангием; б – разновидность с желтым, овальным спорангием; в – раскрывшийся спорангий (SEM), г – деталь капиллиция (SEM).

Эврибионт, политопный
полюзорный космополит.

Часто встречается на
гнилых растительных остатках,
коре живых деревьев, реже на
помете растительноядных
животных и опаде.

Аркт. (Ямало-Ненецк.,
Таймыр, Чукот.), Европ. ч. России
(повсеместно), Кавказ
(Краснодар.), Зап. Сибирь (Алг.),
Вост. Сибирь (Краснояр.), Дальн.
Восток (Примор., Курил).

Некоторые образцы
охраного или желтого цвета,
шаровидной или овальной формы
напоминают *A. pomiformis*
Однако эти виды различаются по
признакам капиллиция и
орнаментации чашечки (см
примеч к *A. pomiformis*).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ И ВЫВОДЫ

1. На территории России зарегистрировано 304 вида миксомицетов, относящихся к 48 родам из 11 семейств и 5 порядков, что составляет около 30% от числа всех известных науке видов (Lado, 2001). Из них 3 (*Macbrideola vesiculifera*, *Perichaena taimyriensis*, *Dianema mongolicum*) новые для науки. Большая часть изученных видов имеет панголарктический и эврирегиональный ареал и относится к 4 географическим типам широтно-зонального распределения: аркто-бореально-альпийскому, бореально-неморальному, пустынно-степному и тропическому. Виды последнего типа на территории России не выявлены. Таксономическая структура населения миксомицетов, их видовой состав

меняются как в различных субстратах, так и на широтно-зональном градиенте. Их видовое богатство и разнообразие увеличивается от зоны тундр к лесным зонам и снова падает в плакорных местообитаниях пустынь.

2. Таксономический спектр миксомицетов России сходен с таковыми других регионов Евразии и может рассматриваться как полноценный на уровне порядков и семейств. В нем доминируют представители семейств *Physaraceae*, *Trichiaceae*, *Stemonitidaceae* и *Didymiaceae*, на эти семейства приходится 78.6% всех видов.

3. Анализ географического распространения таксонов разного ранга выявил определенные закономерные изменения таксономической структуры на широтном градиенте. На исследованной территории с севера на юг доля *Physaraceae* и *Didymiaceae* возрастает, а *Trichiaceae* и *Stemonitidaceae* уменьшается. В зоне пустынь выявлены 2 группы видов миксомицетов: мезофильные виды лесных сообществ, и ксеротолерантные виды засушливых местообитаний. Среди первых по числу видов преобладают семейства *Trichiaceae*, *Stemonitidaceae*, *Cribrariaceae* среди вторых – *Physaraceae* и *Didymiaceae*. Виды семейств *Ceratiumxaceae*, *Reticulariaceae*, *Dianemataceae*, *Cribrariaceae* встречаются в плакорных местообитаниях степей и пустынь с травянистой и полукустарничковой растительностью. Дифференцирующим показателем при сравнении биот миксомицетов регионов Голарктики могут служить пропорции семейств *Physaraceae/Trichiaceae* и *Cribrariaceae/Trichiaceae*. Так, в ряду тундра–тайга–широколиственные леса–степь и пустыня они меняются как 0.3 – 1.3 – 1.1 – 1.3, и 0.1 – 0.5 – 0.3 – 0.1, соответственно

4. В Арктике выявляется довольно стабильный, но относительно бедный видовой состав, включающий виды, для которых определяющим фактором являются скорее микроклиматические, чем макроклиматические условия среды обитания. Видовой состав миксомицетов южных тундр и лесотундры Российской Арктики представляет собой обедненную биоту миксомицетов таежной зоны и в наибольшей степени сходен с видовым составом Аляски и Гренландии. В бореальных таежных районах число видов миксомицетов примерно в 3 раза выше, чем в Арктике. Здесь преобладают виды, обитающие на остатках древесины (ксилобионты), виды, живущие в наскальных пленках синезеленых водорослей, а также нивальные виды. В широколиственных листопадных лесах и в мезоксерофильных лесах Средиземноморья обнаружено максимальное видовое разнообразие (индекс разнообразия Шеннона нередко достигает 4.0). Меньшее число видов в широколиственнолесной зоне России (204 вида) по сравнению с таежной зоной (267 видов) объясняется слабой изученностью первой. По

миксомицетов пустынь в условиях плакорных местообитаний характеризуется наибольшим своеобразием. Здесь доминируют виды, например родов *Echinostelium* и *Licea* способные быстро формировать огромное количество маленьких спорофоров.

5. Вопреки общепринятому мнению, миксомицеты не являются эврибионтами. Многие виды предпочитают определенные субстраты, формируя устойчивые субстратные (адаптивные) комплексы. Ведущими факторами географического распространения миксомицетов, определяющими встречаемость отдельных видов, является наличие подходящих субстратов (микроместообитаний), соотношение температуры и увлажненности субстрата, а также его кислотность. Субстратные комплексы миксомицетов довольно специфичны и проявляют относительное постоянство видового состава в пределах одной географической зоны. Наиболее полный набор субстратных комплексов отмечен в биогеоценозах лесной полосы.

6. Изучение субстратных комплексов видов выявило закономерные изменения видового богатства и альфа-разнообразия в ряду субстратов. В тайге и широколиственнолесной зоне наблюдается снижение этих параметров в ряду кора живых растений → опад → древесные остатки → помет растительноядных животных, тогда как в тундрах и пустынях наименьшее разнообразие наблюдается на древесных остатках.

7. Представленность (активность) отдельных видов на широтно-зональном градиенте связана с приспособительными возможностями, которые проявляются в различных типах жизненных стратегий. Например, в пустынях у миксомицетов отмечены 2 стратегии. Первая – быстрое развитие из прото- и афаноплазмодиев множества спорангиев на ножках и без перидия. Виды, использующие данную стратегию (например, виды родов *Echinostelium*, *Comatricha*, *Macbrideola*), могут быстро образовывать спорофоры после коротких летних ливней. Отсутствие у спорофора перидия способствует моментальному рассеиванию спор. Вторая – формирование крупных фанероплазмодиев, покрытых толстым слизевым чехлом, предохраняющим их от быстрого высыхания. Спорофоры этих видов также имеют защиту от быстрого высыхания в виде толстого многослойного перидия, часто покрытого известью (например, виды родов *Physarum*, *Didymium*, *Badhamia*, *Perichaena*). Первая стратегия наиболее характерна для эпифитных (кортикулоидных) видов, обитающих на коре живых растений, тогда как вторая – для видов, обитающих в опаде и помете растительноядных животных.

8. Наиболее заметны изменения в видовом составе на широтном градиенте среди комплексов эпифитных видов. Наибольшее альфа-разнообразие и богатство характерно для эпифитов

широколиственнолесной зоны. Здесь часто встречаются виды родов *Echinostelium*, *Licea*, *Macbrideola*. В условиях южных тундр и тайги среди эпифитов формируются маловидовые специфичные комплексы ацидофильных видов, главным образом родов *Paradiacheopsis* и *Comatricha* с добавлением некоторых ацидотолерантных эврибионтных видов, как, например, *Arcyria cinerea* и *Licea parasitica*.

9. Текстура коры растений и ее рН являются наиболее значимыми факторами, влияющими на разнообразие комплекса эпифитных видов. Наибольшее альфа-разнообразие миксомицетов отмечено на коре растений с глубокими складками и трещинами и слабощелочной реакцией рН (кора дуба, вяза, яблони, можжевельника и т.д.). Очевидно, этот тип коры имеет большее число микроместообитаний с разнообразными условиями для колонизации субстрата различными видами миксомицетов. Наименьшее разнообразие наблюдается на гладкой коре (например, березы) и коре с кислым значением рН (ель, сосна, лиственница).

10. Уровень специализации видов меняется на субстратном градиенте. Виды, обитающие на коре растений, характеризуются более узкой экологической нишей и значительно более специализированы в отношении субстрата, чем обитатели опада и гнилой древесины. Например, виды, встречающиеся на опаде в пустынях, легко переходят на кору мелких полукустарничков и кустарников, тогда как настоящие эпифиты, не встречаются на других субстратах. Среди копрофильных видов только немногие, например, *Kelleromyxa fimicola* и *Trichia elaterensis*, являются облигатными копрофилами. Некоторые факультативные копрофилы, например, *Licea tenera* могут обитать на опаде, но никогда не встречаются на гнилой древесине и коре живых растений.

11. Эксперименты с влажными камерами выявили различную скорость образования спорофоров у разных видов, в результате чего формируются видовые сукцессии. Скорость прохождения жизненного цикла, который заканчивается образованием спор, следует рассматривать как одну из значимых характеристик экологической ниши вида.

12. Проведенные опыты с влажными камерами подтверждают тезис о том, что миксомицеты относятся к организмам с чрезвычайно высокой плотностью популяций. Установлено, что наличие микроцит и склероциев позволяют миксомицетам в очень короткое время развивать значительное количество спорофоров и быстро заселять различные микроместообитания. Особенно велико число пропагул в пессимальных условиях пустынь. Косвенное подтверждение этому – высокий процент влажных камер (до 95%), в которых развивались виды с мелкими прото- и афаноплазмодиями. Эти виды формируют плодовые тела одновременно на участках субстрата всего в несколько квадратных миллиметров и не

проявляют явной жесткой конкуренции ни за пространство, ни за пищевые ресурсы.

13. Далеко не все миксомицеты относятся к эврибионтным космополитным видам, многие из них имеют дизъюнктивные ареалы, приуроченные к особым местообитаниям. Некоторые, особенно редкие виды, имеют очень узкие экологические ниши, что делает их зависимыми от наличия определенных биотопов, исчезновение, которых неминуемо приведет к исчезновению вида. Например, анализ глобального географического распространения *Barbeyella minutissima*, показал, что этот вид тесно ассоциирован с темнохвойными влажными горными лесами и крупным валежом хвойных деревьев с кислым значением pH древесины. Очевидно, что для многих видов миксомицетов фактор микроместообитания оказывает не менее, если не большую роль, чем макроклимат. В то же время макроклиматические градиенты оказывают также существенное влияние на распространение ряда видов миксомицетов и их экологический оптимум лежит в определенных природных зонах (например, в таежной и широколиственнолесной зонах для *Leocarpus fragilis*).

14. Проведенный анализ классификаций миксомицетов показывает, что, несмотря на прогресс в использовании молекулярно-биологических методов, морфологический подход, включая анализ ультраструктуры жгутиков зооспор, по-прежнему остается основным при построении системы миксомицетов (Karpov et al., 2003).

СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Каратыгин И. В., Нездоймино Э. Л., Новожилов Ю. К., Журбенко М. П. Грибы Российской Арктики. СПб: Изд-во Санкт-Петербургской государственной химико-фармацевтической академии. 1999. 212 с.
2. Коваленко А. Е., Бондарцева М. А., Каратыгин И. В., Мельник В. А., Новожилов Ю. К., Попов Е. С., Пыстина К. А. Состояние изученности и оценка видового разнообразия грибов и миксомицетов России // Грибы в природных и антропогенных экосистемах. Труды международной конференции, посвященной 100-летию начала работы профессора А. С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН. 2005. СПб. 2005. С. 267-270.
3. Мороз Е. Л., Новожилов Ю. К. Новые и редкие виды миксомицетов (Mucorales) Белоруссии. // Микология и фитопатология, 1994, т.28, № 3, стр. 21-27.
4. Новожилов Ю. К. Миксомицеты Центрально-лесного

государственного заповедника и Ленинградской области // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14. № 3. С. 198-201.

5. Новожилов Ю. К. Политомические ключи для определения родов и видов миксомицетов Ленинградской области. // Микология и фитопатология. 1981. Т. 15. № 1. С. 6-14.

6. Новожилов Ю. К. Миксомицеты Курской области и Центральночерноземного биосферного государственного заповедника им. проф. В. В. Алехина // Микология и фитопатология. 1984. Т. 18. С. 26-28.

7. Новожилов Ю. К. Обзор миксомицетов СССР // Новости систематики низших растений. 1985а. Т. 22. С. 137-143.

8. Новожилов Ю. К. Миксомицеты СССР I. Род *Echinostelium* d. Ву. // Микология и фитопатология. 1985б. Т. 19. N 2. С. 124.

9. Новожилов Ю. К. Миксомицеты СССР II. Род *Licea* Schrad // Микология и фитопатология. 1985в. Т. 19. № 4. С. 290.

10. Новожилов Ю. К. Обзор миксомицетов СССР // Новости систематики низших растений. 1985г. Т. 22. С. 137-143.

11. Новожилов Ю. К. Миксомицеты СССР III. Род *Macbrideola* H.C. Gilbert // Микология и фитопатология. 1986а. Т. 20. N 2. С. 102-106.

12. Новожилов Ю. К. О миксомицетах Чукотки // Новости систематики низших растений. 1986б. Т. 23. С. 143-146.

13. Новожилов Ю. К. Критерии рода и вида в таксономии миксомицетов // В сб.: Проблемы вида и рода у грибов. 1986в. Ред. Э. Пармасто. Таллин. Наука. 129 с.

14. Новожилов Ю. К. Миксомицеты Алтайского государственного заповедника // Новости систематики низших растений. 1987. Т. 24. С. 113.

15. Новожилов Ю. К. Эпифитные миксомицеты некоторых районов СССР. Анализ распределения по типам субстратов и местообитаниям // Микология и фитопатология. 1988. Т. 22. № 4. С. 301-307.

16. Новожилов Ю. К. Определитель грибов России. Отдел Слизевики. Вып. 1. Класс Миксомицеты. СПб: Наука, 1993. 288 с.

17. Новожилов Ю. К. Миксомицеты Ленинградской области // Труды С-Петербургского общества естествоиспытателей, сер. 6. СПб: 1999. Т. 2. 197-204 с.

18. Новожилов Ю. К. Миксомицеты // В кн. Красная Книга природы Ленинградской области. 2000а. Т. 2. С. 632-652.

19. Новожилов Ю. К. Некоторые итоги изучения экологии и географии миксомицетов (Mucromycetes) // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. 2000б. Санкт-Петербург. С. 212-216.

20. Новожилов Ю. К. Исследования биоразнообразия миксомицетов (Mucromycetes), оценка ситуации и перспективы // В сб.:

Современная микология в России. М. 2002. Национальная академия микологии. с. 115-116.

21. Новожилов Ю. К., Голубева О. Г. Эпифитные миксомицеты Монгольского Алтая и пустыни Гоби // Микология и фитопатология. 1986. Т. 20. № 5. С. 368-374.

22. Новожилов Ю. К., Гудков А. В. Mycetozoa / В кн.: Протисты, т.1. ред. С. А. Карпов. СПб: Наука, 2000. С. 417-450.

23. Новожилов Ю. К., Коваленко А. Е. Концептуальный анализ и модель предметной области «систематика грибов» для создания базы данных // Микология и фитопатология. 1989. Т. 23. С. 334-344.

24. Новожилов Ю. К., Землянская И. В., Фелелов К. А. Миксомицеты степей и пустынь Нижнего Поволжья // Материалы XI съезда Русского ботанического общества. 2003. Новосибирск-Барнаул. С. 48-49.

25. Новожилов Ю. К., Храмцов В. Н., Коваленко А. Е., Коткова В. М., Морозова О. В., Разживин В. Ю. Электронные карты распространения грибов России // Четвертый Международный Симпозиум «Информационные системы по биоразнообразию видов и экосистем». 2003. СПб. 2003. Р. 22-23.

26. Новожилов Ю. К., Шнитлер М., Землянская И. В. Синэкология миксомицетов в пустыне северо-западного Прикаспия // Микология и фитопатология. 2005а. Т. 39. № 4. С. 40-52.

27. Новожилов Ю. К., Землянская И. В., Шнитлер М. Эпифитные (кортикулоидные) миксомицеты пустынь северо-западного Прикаспия // Микология и фитопатология. 2005б. Т. 39. № 5. С. 43-54.

28. Karpov S. A., Novozhilov Yu. K., Chistiakova L. E. A comparative study of zoospore cytoskeleton in *Symphytocarpus impexus*, *Arcyria cinerea* and *Lycogala epidendrum* (Eumycetozoa) // Protistology. 2003. Vol. 3. № 1. P. 15-29.

29. Novozhilov Yu. K., Fefelov K. F. An annotated checklist of the Myxomycetes of Sverdlovsk region, West Siberian lowland, Russia. // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35. № 4. С. 41-52.

30. Novozhilov Yu. K., Laursen G. A., Stephenson S. L., Seppelt R. D. Slime molds from the Greack Kobuk sand dunes (north-western Alaska) // Scripta Bot. Belg. 2002. Vol. 22. P. 71.

31. Novozhilov Yu. K., Mitchell D. W., Schnittler M. Myxomycete biodiversity of the Colorado Plateau // Mycological Progress. 2003. Vol. 2. № 4. P. 243-258.

32. Novozhilov Yu. K., Schnittler M. Nivicole Myxomycetes of the Khibine Mountains (Kola peninsula) // Nordic J. Bot. 1997. Vol. 5. P. 549-561.

33. Novozhilov Yu. K., Schnittler M., Stephenson S. L. Myxomycetes of the Taimyr Peninsula (north-central Siberia) // Karstenia. 1999. Vol. 39. P. 77-97.

34. Novozhilov Yu. K., Schnittler M. A new coprophilous species of *Perichaena* (Myxomycetes) from the Russian Arctic (the Taimyr Peninsula and the Chukchi Peninsula) // *Karstenia*. 2000a. Vol. 40. P. 117-122.

35. Novozhilov Yu. K., Schnittler M., Rollins A., Stephenson S. L. Myxomycetes in different forest types in Puerto Rico // *Mycotaxon*. 2000b. Vol. 77. P. 285-299.

36. Novozhilov Yu. K., Schnittler M., Stephenson S. L. The myxomycetes of Russian subarctic and arctic areas // *Микология и фитопатология*. 1998a. Т. 32. № 1. С. 18-29.

37. Novozhilov Yu. K., Schnittler M., Stephenson S. L. Analysis of myxomycete diversity of Russian subarctic and arctic areas // *Микология и фитопатология*. 1998b. Т. 32. № 2. С. 27-33.

38. Novozhilov Yu. K., Zemlianskaia I. V., Fefelov K. A., Schnittler M. An annotated checklist of the myxomycetes of the northwestern Caspian Lowland // *Микология и фитопатология*. 2003a. Т. 37. № 6. С. 53-65.

39. Schnittler M., Novozhilov Yu. K. The myxomycetes of boreal woodlands in Russian northern Karelia: a preliminary report // *Karstenia*. 1996. Vol. 36. P. 19-40.

40. Schnittler M., Novozhilov Yu. K. Late-autumn myxomycetes of the northern Ammergau Alps // *Nova Hedwigia*. 1998. Vol. 66. № 1-2. P. 205-222.

41. Schnittler M., Stephenson S. L., Novozhilov Yu. K. Ecology and world distribution of *Barbeyella minutissima* (Myxomycetes) // *Mycol. Res.* 2000. Vol. 104. P. 1518-1523.

42. Schnittler M., Novozhilov Yu. K. Myxomycetes of the winter-cold desert in western Kazakhstan // *Mycotaxon*. 2000. Vol. 74. P. 267-285.

43. Stephenson S. L., Novozhilov Yu. K., Schnittler M. Distribution and ecology of myxomycetes in high-latitude regions of the northern hemisphere // *J. Biogeog.* 2000a. Vol. 27. P. 741-754.

44. Stephenson S. L., Schnittler M., Darrah R. G., Rollins A. W., Novozhilov Yu. K., Mitchel D., Landolt J. C., Swanson A. R. New records of mycetozoans from the Great Smoky Mountains National Park // *Proc. West Virg. Acad. Sci.* 2000b. Vol. 72. № 1. P. 33-34.

45. Stephenson S. L., Schnittler M., Lado C., Estrada-Torres A., Wrigley De Basanta D., Landolt J. C., Novozhilov Yu. K., Clark J., Moore D. L., Spiegel F. W. Studies of Neotropical mycetozoans // *Syst. Geogr. Plant.* 2004. Vol. 74. P. 87-108.

46. Walker G., Silberman J. D., Karpov S. A., Preisfeld A., Foster P., Frolov A. O., Novozhilov Yu. K., Sogin M. L. An ultrastructural and molecular study of *Hyperamoeba dachnaya*, n. sp., and its relationship to the mycetozoan slime molds // *Europ. J. Protistol.* 2003. Vol. 39. P. 319-336.

Подписано в печать 20.10.05. Формат 60*84 1/16.
Бумага офсетная. Печать офсетная. Печ. л. 3,0.
Тираж 100 экз. Заказ 103.

Отпечатано с готового оригинал-макета
в типографии Издательства СПбГЭТУ "ЛЭТИ"

Издательство СПбГЭТУ "ЛЭТИ"
197376, С.-Петербург, ул. Проф. Попова, 5

№ 20 157

РНБ Русский фонд

2006-4

18876