

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ
имени М. В. ЛОМОНОСОВА

БИОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКУЛЬТЕТ

На правах рукописи

Бортников Федор Михайлович

МИКСОМИЦЕТЫ ЮГО-ЗАПАДНОГО ПРИМОРЬЯ НА ПРИМЕРЕ
ЗАПОВЕДНИКА «КЕДРОВАЯ ПАДЬ»

1.5.18 — микология

диссертация на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Научный руководитель:

к.б.н. Гмошинский Владимир Иванович

Москва — 2024

ОГЛАВЛЕНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	4
ГЛАВА 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МИКСОМИЦЕТОВ	11
ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МИКСОМИЦЕТОВ ПРИМОРЬЯ	15
ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ	23
3.1. Местоположение и природные условия.....	23
3.2. Рельеф и гидрография.....	25
3.3. Климатические условия.....	26
3.4. Почвенный покров.....	28
3.5. Флора и растительность.....	29
ГЛАВА 4. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ	38
4.1. Выбор пробных площадей.....	38
4.2. Полевые сборы.....	50
4.3. Метод влажных камер.....	52
4.3.1. Сбор субстратов для влажных камер.....	52
4.3.2. Постановка влажных камер.....	53
4.4. Картографическая обработка.....	55
4.5. Определение видовой принадлежности.....	55
4.6. Хранение и обработка данных.....	56
4.7. Статистическая обработка результатов.....	60
ГЛАВА 5. ИССЛЕДОВАННЫЕ СУБСТРАТЫ	62
ГЛАВА 6. АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ВИДОВ МИКСОМИЦЕТОВ ЗАПОВЕДНИКА «КЕДРОВАЯ ПАДЬ»	80
ГЛАВА 7. АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ БИОТЫ МИКСОМИЦЕТОВ ЗАПОВЕДНИКА «КЕДРОВАЯ ПАДЬ»	140
7.1. Сравнение видового состава миксомицетов в различных растительных сообществах заповедника.....	154
7.2. Сравнительный анализ таксономической структуры миксомицетов юго-западного Приморья с другими регионами.....	163

ГЛАВА 8. СУБСТРАТНЫЕ КОМПЛЕКСЫ МИКСОМИЦЕТОВ ЗАПОВЕДНИКА «КЕДРОВАЯ ПАДЬ»	176
8.1. Кортикулоидные миксомицеты из влажных камер.....	182
8.1.1. Виды миксомицетов, выявленных на разных типах коры.....	185
8.1.2. Кислотность субстрата как фактор, влияющий на видовое богатство и таксономическую структуру кортикулоидных миксомицетов.	190
8.1.3. Кислотность субстрата как фактор, ограничивающий экологическую нишу кортикулоидных миксомицетов.	198
8.2. Ксилобионтные и подстилочные миксомицеты из влажных камер.	202
ГЛАВА 9. ДИНАМИКА ФОРМИРОВАНИЯ СПОРОФОРОВ МИКСОМИЦЕТОВ ВО ВЛАЖНЫХ КАМЕРАХ	206
ВЫВОДЫ	208
СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ	209
СПИСОК УПОМИНАЕМЫХ НАЗВАНИЙ МИКСОМИЦЕТОВ И ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ	209
СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ	214
Приложение 1. Иллюстрации некоторых видов миксомицетов.	228
Приложение 2. Список опубликованных последовательностей маркерных генов, полученных из образцов, собранных в заповеднике «Кедровая Падь».	251
Приложение 3. Списки видов кортикулоидных миксомицетов, выявленных на разных породах деревьев, кустарников и лиан.	252

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность

Познание окружающего мира — естественная потребность человека, и поэтому не удивительно, что изучение разнообразия всевозможных форм жизни — одно из старейших направлений в биологии, положившее начало целому сонму течений и подразделений естественной науки и порождающее всё новые и новые открытия.

Однако в последние десятилетия с развитием современных методов и направлений исследований всё ярче назревает кризис классических многосоставных наук, в частности ботаники и микологии (Crisci et al., 2020). Внедрение молекулярных методов исследования позволяет пересмотреть наши взгляды на многие традиционные системы и существенно продвинуться в понимании эволюции организмов, в том числе и миксомицетов (Leontyev et al., 2019). В то же время лавинообразное накопление новых данных нередко идет в ущерб классическим. Так, например, показано, что сейчас даже в высококлассных микологических журналах при описании новых видов грибов молекулярные данные приводятся чаще, чем исчерпывающие характеристики морфологии и экологии этих таксонов (Durkin et al., 2020). При этом некоторые исследователи уже обращают внимание сообщества на то, что возвеличивание ценности молекулярного анализа иногда приводит к излишнему описанию «новых» таксонов, «новизна» которых в действительности объясняется ошибками секвенирования и неправильной интерпретацией полученных результатов (Batista et al., 2022). Метагеномные исследования — это еще один источник «больших данных» о распространении и разнообразии различных групп организмов. Они активно развиваются и поощряются материально, но, в сущности ограничиваются безымянными последовательностями ДНК, которые без соотнесения с реальными таксонами остаются малоинформативными, а иногда и вовсе могут приводить к ошибочным интерпретациям биоразнообразия и его прогнозируемым оценкам (Dickie, 2010). В работах по изучению миксомицетов при помощи метагеномных методов пока что удается определить до уровня вида не более 30% выявляемых операционных таксономических единиц, причем абсолютное число соотнесенных таксонов сравнимо с тем, которое можно выявить классическими методами за несколько дней полевых и камеральных работ (Gao et al., 2019, Shchepin et al., 2019). Из сказанного выше, не преуменьшая значимость современных методов, можно сделать вывод о том, что сбор репрезентативных гербарных коллекций и их тщательное морфологическое исследование, поиск новых морфологических и экологических диагностических признаков, подтверждающих филогенетические построения (Leontyev, Schnittler, 2017) и создание баз последовательностей ДНК, соотнесенных с реально

существующими гербарными образцами, — все то, что можно отнести к классическим методам микологии, не только не теряет своей актуальности, но напротив, лишь набирает её в условиях, когда «...таксономисты оказываются в почти такой же опасности вымирания, как и те виды, которые они должны изучать...» (Durkin et al., 2020).

Миксомицеты в этом ключе представляются крайне интересной группой организмов. С одной стороны, уже более 150 лет известно и неоспоримо доказано многочисленными исследованиями, что миксомицеты относятся не к грибам, как считалось изначально, а к группе Amoebozoa (De Bary, 1864, Adl et al., 2019). Совершенно отличное от грибов строение организма, особенности жизненного цикла и питания, с одной стороны и весьма богатая в сравнении с другими почвенными протистами морфология макроскопических спороносных структур с другой стороны позволяют применять традиционные и хорошо разработанные в микологии классические методы сравнительной морфологии, таксономии и флористики для изучения организмов, особенности экологии и распространения которых, по-видимому, обуславливаются совершенно иными факторами, нежели у высших грибов (Novozhilov et al., 2017b).

Миксомицеты были выявлены повсеместно на всех континентах Земли, во всех климатических зонах: от арктических до антарктических пустынь, в лесных и в совершенно безлесных биоценозах, в коренных сообществах и на катастрофически преобразованных человеком антропогенных ландшафтах (Rollins, Stephenson, 2011, Hosokawa et al., 2019). Однако вопрос о доминирующей биогеографической гипотезе распространения миксомицетов остается неразрешенным (Schnittler et al., 2017). При достаточно широкой морфологической концепции вида, сложившейся исторически и принятой во всех классических монографиях (Martin, Alexopoulos, 1969, Ing, 1999, Poulain et al., 2011 и др.), множество, если не большинство, видов миксомицетов оказываются космополитными (если исключить из анализа совсем редкие виды, отмеченные всего несколько раз во всем мире). Более детальные же исследования этих морфовидов, в том числе с использованием молекулярно-генетических методов, в ряде случаев позволяют обнаружить комплексы сходных морфологически, но регионально ограниченных в своем распространении видов (Novozhilov et al., 2013, Leontyev et al., 2015, 2023). Однако наличие широко распространенных видов, имеющих при этом уникальные морфологические особенности (например, *Physarella oblonga* (Berk. & M.A.Curtis) Morgan или *Willkommlangea reticulata* (Alb. & Schwein.) Kuntze), в отношении которых специальных таксономических исследований пока не проводили, на данный момент не позволяет окончательно склониться к гипотезе умеренного эндемизма у миксомицетов, и для разрешения этого фундаментального вопроса становятся крайне востребованными детальные исследования локальных биот в различных географических и природных зонах Земли.

Территория России в этом отношении изучена неплохо, но крайне неравномерно. Из примерно 1100 признанных на сегодня видов миксомицетов (Lado, 2005–2024) в России отмечено 484 вида, то есть более 40% от объема группы (Bortnikov et al., 2020). Специальным исследованиям в разное время подвергались и таежные экосистемы (Kosheleva et al., 2008, Власенко, Новожилов, 2011), и аридные полупустынные районы (Землянская, 2003, Novozhilov et al., 2003b), и отдельные города (Гмошинский, 2013). При этом наряду с хорошо исследованными регионами — Московской, Ленинградской, Волгоградской, Свердловской областями, Алтайским краем и некоторыми другими, — огромные по площади территории в восточных частях Восточно-Европейской равнины, Восточной Сибири и на Дальнем Востоке остаются недоизученными: для некоторых регионов отмечено не более 50, а иногда и не более 10 видов. И даже в Европейской части России существует регион (Тульская область), для которого упоминаний миксомицетов не найдено вовсе (Bortnikov et al., 2020).

Степень разработанности темы

Несмотря на своеобразность природных условий, Дальний Восток России в целом остается слабо изученным в отношении биоразнообразия и экологии миксомицетов. Первые подобные сведения в очень фрагментарном виде появляются лишь в работах начала XX века (Karsten, 1906, Ячевский, 1907, Naoumoff, 1914, Траншель, 1914). И даже с учетом более современных исследований для каждого региона Дальневосточного федерального округа отмечено не более 50 видов.

Единственным исключением является Приморский край, располагающийся в южной части Дальнего Востока, для которого известно почти 200 видов миксомицетов. Большая часть этого списка была выявлена в результате исследований 2011–2014 годов в Сихотэ-Алинском заповеднике, расположенном на севере края (Novozhilov et al., 2017c).

Однако для южной и юго-западной части Приморского края, которая относится к иной (южной, а не северной) подзоне хвойно-широколиственных лесов (Колесников, 1955) и имеет иные географические, геологические и климатические особенности, влияющие на состав растительных сообществ, данные о биоразнообразии, распространении и экологии миксомицетов остаются крайне скудными (Бункина, Коваль, 1967, Бункина, 1978).

Цель и задачи исследования

Цель данной работы — изучение разнообразия миксомицетов юго-западного Приморья на примере заповедника «Кедровая Падь».

Для достижения цели были поставлены следующие **задачи**:

1. Выявить видовой состав миксомицетов заповедника «Кедровая Падь».
2. Описать особенности таксономической структуры биоты миксомицетов на данной территории.
3. Сравнить состав сообществ миксомицетов в исследованных типах растительности заповедника.
4. Изучить распределение миксомицетов по основным растительным субстратам: гнилой древесине, наземному опаду и коре живых деревьев, кустарников и лиан.
5. Провести сравнительный анализ видового состава миксомицетов юго-западного Приморья с другими регионами мира.

Объект исследования

Объект исследования — миксомицеты (Amoebozoa: Mucoromycetes).

Научная новизна

Впервые проведено целенаправленное исследование биоты миксомицетов юго-западного Приморья. В результате было выявлено 172 вида миксомицетов, что составляет около 35% от числа всех видов, известных на территории России (Bortnikov et al., 2020). Большинство видов для района исследования были отмечены впервые, 63 вида стали новыми для Приморского края и 29 — для России. Из них 7 видов были описаны как новые для науки: *Diderma velutinum* Bortnikov, *Licea mariae* Bortnikov, *L. synchryospora* Bortnikov, *Trichia acetocorticola* Bortnikov, *T. armillata* Bortnikov, *T. taeniifila* Bortnikov и *T. titanica* Bortnikov, Bortnikova & Novozhilov. Кроме того, в ходе сопутствующей ревизии гербарных коллекций, собранных за пределами исследуемой территории, было описано 6 новых таксонов: *T. acetocorticola* var. *aggregata* Bortnikov & Bortnikova, *T. gradalia* Bortnikov & Gmoshinskiy, *T. musicola* Bortnikov & Bortnikova, *T. nubila* Bortnikov, *T. pinicola* Bortnikov, Bortnikova & Novozhilov и *T. rapa* Bortnikov & Gmoshinskiy. Из них *T. nubila* была описана с южного Сихотэ-Алиня и в дальнейшем может быть обнаружена и на юго-западе Приморья.

Изучены особенности таксономической структуры миксомицетов в различных биоценозах и на различных субстратах. Особое внимание уделено кортикулоидному комплексу видов: исследованы сообщества миксомицетов на коре 34 различных пород деревьев, кустарников и лиан. Проведен сравнительный анализ структуры биоты юго-западного Приморья с другими хорошо исследованными территориями России и мира.

Теоретическая и практическая значимость работы

Получены данные о биоразнообразии, распространении и экологии миксомицетов юго-западного Приморья, которые позволяют расширить наше понимание особенностей биогеографии этих организмов, проследить связи с биотами других провинций Восточноазиатской флористической области, Палеотропического царства и других флористических и физико-географических регионов всего мира.

Создана обширная коллекция спороношений миксомицетов, насчитывающая более 3000 образцов, собранных в полевых условиях и полученных методом влажных камер. Коллекция депонирована в гербариях кафедры микологии и альгологии Биологического факультета МГУ (МУХ) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE) и может быть в дальнейшем использована для проведения таксономических исследований и уточнения особенностей распространения и экологии отдельных видов. Часть образцов, полученных в ходе работы, уже была использована для пополнения базы референсных последовательностей ДНК и для проведения филогенетических построений, уточняющих положение отдельных видов и родов (Stephenson et al., 2020, Gmoshinskiy et al., 2023a, b, Novozhilov et al., 2023, Prikhodko et al., 2023b) или систему миксомицетов в рамках отдельного семейства (Prikhodko et al., 2023a). Наиболее ценной частью коллекции являются сборы видов, не распространенных в Европейской части России, и типовые образцы таксонов, описанных как новые для науки.

Методология и методы исследования

В работе использованы классические методы изучения разнообразия миксомицетов: полевые сборы их плодовых тел; постановка влажных камер с образцами субстратов для получения плодовых тел в лабораторных условиях; сравнительно-морфологический анализ с привлечением световой и сканирующей электронной микроскопии; статистический флористический анализ. Молекулярно-филогенетические методы не составляли самостоятельной части исследования, однако были использованы при описании новых для науки таксонов из родов *Diderma* и *Trichia*.

Положения, выносимые на защиту:

1. Биота миксомицетов юго-западного Приморья характеризуется высоким уровнем видового богатства и разнообразия в сравнении с другими хорошо изученными регионами мира.
2. В изученной биоте светлоспоровые миксомицеты (подкласс *Lucisporomycetidae*) формируют плодовые тела чаще (число их находок почти в два раза больше), несмотря на то, что представлены меньшим числом видов, чем темнospоровые миксомицеты (подкласс *Columellomycetidae*).

3. По видовому богатству и разнообразию миксомицетов вторичные дубняки юго-западного Приморья сильно уступают коренным чернопихтово-широколиственным лесам из-за меньшего разнообразия доступных субстратов.
4. Около 70% видов кортикулоидных миксомицетов на исследованной территории формируют спороношения лишь в узком диапазоне кислотности (не более единицы). При этом более половины таких специализированных видов имеют оптимум $pH > 6$.
5. На видовой состав миксомицетов, способных к формированию плодовых тел в пределах какой-либо природной зоны, в наибольшей степени оказывают влияние два климатических параметра: среднесуточная амплитуда температур и количество осадков в наиболее теплый квартал года.

Личный вклад автора

Автор лично принимал участие в планировании и выполнении исследования на всех его этапах. Он участвовал в трех полевых экспедициях, самостоятельно выбирая пробные площади и субстраты, необходимые для изучения. Автором проведены эксперименты с влажными камерами и определение собранного материала в полном объеме (более 3,7 тыс. образцов), а также анализ полученных результатов. Им подготовлены к публикации три статьи с описанием 13 новых для науки таксонов миксомицетов (12 видов и одной разновидности).

Апробация результатов

Основные результаты исследований были представлены на заседании кафедры микологии и альгологии Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, а также на двух конференциях: «Коллекции как основа изучения генетических ресурсов растений и грибов» (г. Санкт-Петербург, 2023) и «Plantae & Fungi – 2023: Вызовы XXI века» (г. Владивосток, 2023).

Публикация результатов исследования

По теме диссертации опубликовано семь работ, включая пять статей в отечественных и зарубежных журналах, индексируемых в базе данных Scopus, а также тезисы двух конференций.

Объем и структура работы

Диссертация состоит из введения, девяти глав, выводов, списка использованной литературы, индекса таксонов и трех приложений. Общий объем составляет 258 страниц. Работа включает 22 таблицы и 94 рисунка, состоящих из 382 отдельных иллюстраций. Список литературы содержит 182 источника, из них 131 на иностранных языках.

Благодарности

Работа выполнена на кафедре микологии и альгологии Биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова. Исследования морфологии плодовых тел миксомицетов с помощью сканирующей электронной микроскопии были проведены в межкафедральной лаборатории электронной микроскопии (МЛЭМ). В ходе исследования были также активно задействованы технические возможности центра коллективного пользования научным оборудованием «Клеточные и молекулярные технологии изучения растений и грибов» Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (г. Санкт-Петербург). Я благодарю всех сотрудников кафедры микологии и альгологии МГУ и лаборатории систематики и географии грибов БИН РАН за оказанную помощь и поддержку, а также сотрудников микологических гербариев Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений и Федерального научного центра биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН за возможность исследовать исторические коллекции.

Я выражаю особую признательность научному руководителю, Владимиру Ивановичу Гмошинскому, за обучение всем этапам работы, всесторонние консультации и ценные замечания. Хочу также поблагодарить Андрея Владимировича Матвеева за помощь с автоматизированной обработкой некоторых первичных данных. Я благодарю заведующего лабораторией систематики и географии грибов БИН РАН, Юрия Капитоновича Новожилова, за консультации при обсуждении гербарных материалов МҮХ и LE и сотрудников лаборатории — Илью Сергеевича Приходько и Олега Николаевича Щепина — за обучение базовым молекулярно-генетическим методам и участие в общих исследовательских работах.

Отдельно благодарю Евгения Андреевича Антонова, Илью Андреевича Винера и Надежду Андреевну Бортникову за непосредственное участие в длительных полевых экспедициях и сборе образцов. Благодарю также сотрудников национального парка «Земля леопарда» и заповедника «Кедровая Падь», в частности Дину Сергеевну Матюхину, Глеба Александровича Седаша, Петра Леонидовича Сони́на и Виктора Борисовича Сторо́жука, за многократный радушный прием и помощь в организации полевых исследований. Выражаю благодарность Екатерине Александровне Петруненко и Виолетте Дмитриевне Дзизюровой, участвовавшим в автономном полевом выходе во время экспедиции 2017 года.

Наконец, выражаю искреннюю благодарность Надежде Андреевне Бортниковой и Наталье Николаевне Лупишко за неоценимую моральную поддержку.

ГЛАВА 1. ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МИКСОМИЦЕТОВ

Миксомицеты — это одна из групп амeboидных простейших, составляющая более 40% видового разнообразия клады Amoebozoa. Жизненный цикл миксомицетов включает две стадии: трофическую и расселительную (Keller et al., 2022). Трофическая стадия представлена подвижными одноклеточными миксамебами и жгутиковыми клетками и одноклеточным многоядерным плазмодием, размеры которого могут достигать иногда десятков квадратных метров (Гмошинский, личное сообщение). Расселительная же стадия представлена неподвижными спорокарпами (=спорофорами), внутри которых формируются одноядерные споры (гаплоидные или диплоидные в зависимости от типа жизненного цикла) (Рис. 1).

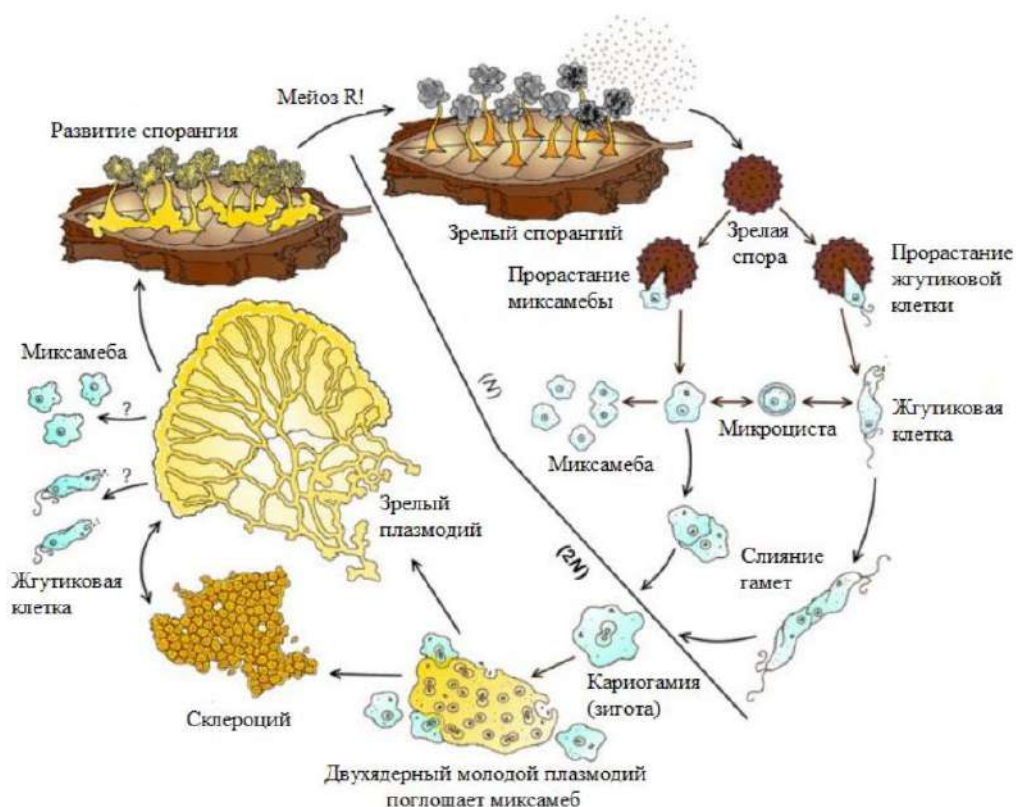


Рис. 1. Гетероталлический жизненный цикл миксомицетов (по Keller et al., 2022).

При попадании в благоприятные условия в зависимости от уровня влажности споры прорастают миксамебой или жгутиконосной клеткой. При наступлении неблагоприятных условий миксамебы могут превращаться в микроцисты, которые обладают высокой устойчивостью и позволяют миксомицетам переживать длительные периоды в ожидании наступления подходящих для развития условий.

Плазмодий миксомицетов образуется в результате слияния двух совместимых гаплоидных гамет в диплоидную зиготу и последующего многократного синхронного деления ядер молодого плазмодия без образования клеточных перегородок. Прирост плазмодия также

может осуществляться за счет слияния с ним других диплоидных зигот или плазмодиев. У миксомицетов описан также апогамный жизненный цикл, в котором отсутствует слияние гамет и мейоз, и плазмодий формируется напрямую из диплоидных миксамеб (Clark, Haskins, 2013).

Плазмодий, как и одноклеточные стадии, питается фаготрофно бактериями, дрожжами и другими микроорганизмами, включая и других миксомицетов (Gray, Alexopoulos, 1968). И так же, как и миксамебы и жгутиковые клетки, плазмодий может длительное время оставаться основной стадией миксомицета, а при наступлении неблагоприятных условий образовывать покоящуюся стадию (склероций). При определенных условиях плазмодий может переходить к формированию плодовых тел.

Морфология трофических стадий миксомицетов очень бедна и не позволяет использовать их для идентификации до вида. Существуют лишь единичные примеры видов, описанных по одноклеточным стадиям: *Didymium dachnayum* (G. Walker, Silberman, Karpov, Preisfeld, Foster, Frolov, Novozhilov & Sogin) Fiore-Donno, Kamono & Cavalier-Smith и *Physarum flagellatum* (Alexeieff) Fiore-Donno, Kamono & Cavalier-Smith (Fiore-Donno et al., 2010). Однако их соотнесение с родами миксомицетов было проведено лишь на основании молекулярных данных (изначально оба этих вида были описаны в составе рода *Hyperamoeba* Alexeieff), а морфология их плодовых тел остается неизвестной, что фактически ограничивает реальное применение этих таксонов в классических исследованиях биоразнообразия.

Основой для построения таксономической системы миксомицетов, в особенности на видовом уровне, были и остаются морфологические признаки макроскопических плодовых тел, размер которых составляет в среднем около 1–2 мм. Различают четыре типа плодовых тел миксомицетов: спорангии (сидячие или на ножках), плазмодиокарпы, эталии и псевдоэталии, из которых первые являются наиболее распространенными (Martin, Alexopoulos, 1969).

При определении миксомицетов важными признаками являются тип плодового тела, его цвет, размер и форма, наличие или отсутствие ножки, её длина, цвет и структура (Рис. 2). В некоторых случаях ножка продолжается внутрь спороносной части (споротеки) в виде колонки



Рис. 2. Строение типичного спорангия миксомицета (по Leontyev et al., 2019).

(колумеллы), от которой отходят нити капиллиция, необходимые для разрыхления и распространения споровой массы. Нити капиллиция могут быть гладкими или орнаментированными, стекловидными или окрашенными в различные оттенки, простыми или разветвленными, иногда формирующими сложную трехмерную сеть. Нити некоторых представителей порядка Trichiales имеют спиральные утолщения и называются элатерами. Снаружи плодовое тело миксомицетов покрыто оболочкой — перидием, который может быть эфемерным или долговечным. Перидий может состоять из одного или нескольких слоев разной текстуры, состава и цвета. В сложно организованных плодовых телах (эталаях и псевдоэталаях) из редуцированных фрагментов перидия может образовываться псевдокапиллиций. У представителей порядка Physarales ножка, перидий и капиллиций могут содержать гранулированные или кристаллические включения извести, влияющие на их цвет, форму и текстуру. Наконец, у всех миксомицетов внутри плодовых тел формируются споры. У представителей подкласса Columellomycetidae споры обычно имеют темный оттенок, а у представителей Lucisporomycetidae — светлый (Leontyev et al., 2019). Размер спор миксомицетов варьирует примерно от 4 до 22 мкм, а форма в подавляющем большинстве случаев шаровидная. Орнаментация спор в редких случаях отсутствует, но чаще присутствует в виде небольших бородавочек или шипиков, гребней или сеточки (Clark, Haskins, 2014).

В совокупности перечисленные признаки позволяют довольно надежно определять видовую принадлежность образцов, причем большинство морфологических особенностей (за исключением эфемерных, таких как, например, слизистый чехол) при правильном хранении остаются неизменными в гербарии в течение очень продолжительного времени, что делает миксомицеты удобным объектом для изучения.

Миксомицеты обитают на всех континентах и во всех климатических и географических зонах. Считается, что миксомицеты являются одним из доминирующих компонентов почвенной эукариотической микробиоты и на них может приходиться около 50% всех почвенных амёб (Stephenson et al., 2011). При этом непосредственно на почве плодовые тела миксомицеты практически никогда не формируют и их прямое выявление возможно или метагеномными методами или при помощи выделения в культуру, что, однако, затруднительно для большинства видов. Плодовые тела миксомицетов образуются преимущественно на растительных субстратах: гнилой древесине, наземном опаде, коре живых растений. Реже спороношения формируются на поверхности живых травянистых растений. В тропических условиях существуют уникальные микроместообитания, такие как воздушный опад или подгнивающие соцветия гигантских трав. Весьма специфические сообщества миксомицетов формируются на поверхности выветрившегося помета растительноядных животных (копрофильные виды), субстратов, плотно

покрытых мхами (бриофильные виды) или трав, опада и мелких кустарничков на границе тающего снега (нивальные виды) (Novozhilov et al., 2022).

При исследовании разнообразия и распространения миксомицетов чаще всего используют два основных метода: полевые сборы и метод влажных камер. Во втором случае в полевых условиях собирают не сами плодовые тела миксомицетов, а фрагменты различных субстратов, подходящих для их спороношения. В лабораторных условиях эти фрагменты помещают в чашки Петри, где в условиях повышенной влажности покоящиеся стадии миксомицетов (в первую очередь, микроцисты) прорастают, формируют плазмодии и затем — плодовые тела.

Метод влажных камер приобретает особое значение при исследованиях в аридных условиях, где спороношение в естественных условиях — крайне редкое явление (Землянская, 2003, Novozhilov et al., 2003b). Столь же важен метод влажных камер для выявления видов с очень мелкими плодовыми телами, незаметными невооруженным глазом.

В последние годы были проведены первые исследования биоразнообразия миксомицетов методом ДНК-меташтрихкодирования (Gao et al., 2019, Shchepin et al., 2019 и др.). Этот метод позволяет выявлять операционные таксономические единицы миксомицетов в воде, почве и других природных субстратах с полнотой до 98% и более (по оценке индекса Чао), тогда как в классических исследованиях она обычно не превышает 75–85% при гораздо больших трудозатратах. В то же время, отсутствие универсальных праймеров (все текущие работы касаются только темноспоровых миксомицетов) и дороговизна пока что не позволяют широко применять этот метод. Кроме того, для полноценного анализа полученный список операционных таксономических единиц требует максимально точной аннотации, которая невозможна без наличия референсных последовательностей, полученных из плодовых тел с известной морфологией и таксономическим положением. Таким образом, метод полевых сборов и метод влажных камер на сегодня по-прежнему остаются основными способами выявления разнообразия миксомицетов и изучения их распространения и экологии.

ГЛАВА 2. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ МИКСОМИЦЕТОВ ПРИМОРЬЯ

Известно, что первые научные работы, в которых можно обнаружить упоминания миксомицетов на территории современной России, относятся еще ко второй половине XVIII века. Охватывают они, однако, лишь западную часть Российской Империи, и в особенности ближайшие окрестности Москвы и Санкт-Петербурга (Bortnikov et al., 2020).

Восточные же окраины нашей родины в силу отдаленности и труднодоступности для исследователей до самого начала XX века оставались «белым пятном». Краткие сведения о миксомицетах впервые появляются в работах Петера Карстена (1834–1917) о грибах Забайкалья (Karsten, 1906), Владимира Андреевича Траншеля (1868–1942) о грибах Камчатки (Траншель, 1914) и монографии Артура Артуровича Ячевского (1863–1932), посвященной слизевикам Европейской и Азиатской России (Ячевский, 1907).

Первые же сведения о миксомицетах Приморья обнаруживаются в статье «*Fungi ussurienses*», опубликованной Николаем Александровичем Наумовым (1888–1959) в Бюллетене микологического общества Франции в 1914 году (Naoumoff, 1914). Позднее — известнейший советский миколог, один из основоположников фитопатологии в СССР, почти двадцать лет руководивший Лабораторией микологии и фитопатологии Всесоюзного научно-исследовательского института защиты растений (сегодня — ВИЗР), а тогда — совсем еще молодой ученый (Рис. 3), только что поступивший на службу в Бюро по микологии и фитопатологии, Николай Александрович летом 1912 года отправляется в экспедицию по Южно-Уссурийскому краю, из которой привозит обширные микологические сборы,



Рис. 3. Братья Наумовы: Алексей, Владимир и Николай. 1906 год.

Источник: <https://info.botdb.ru/>

I.uxomycetæ Wallr.

1. *Ceratiomyxa mucida* Schrot., sur bois pourri, 3, VII. N.
2. *Fuligo septica* Gmel., sur tronc de peuplier, 2, VIII. N.
3. *Stemonitis fusca* Roth., sur tronc de *Pinus Koraiensis*, 1, VIII. N.
4. *Lycogala epidendrum* Fr., sur bois pourri, 18, V. W.
5. *Reticularia lycoperdon* Bull., sur troncs d'arbres, 13, VI. D.

Рис. 4. Фрагмент статьи Н. А. Наумова «Matériaux pour la flore mycologique de la Russie, Fungi ussurienses I» (Naoumoff, 1914).

послужившие материалом для статьи, в которой приводится 103 вида грибов и среди них — пять видов миксомицетов (Рис. 4).

Коллекция Николая Александровича Наумова дошла до наших дней и поныне хранится в микологическом гербарии лаборатории микологии и фитопатологии Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений (ЛЕР) (см. стр. 20–21, Рис. 5–6). В ходе изучения данной гербарной коллекции нам удалось обнаружить девять образцов миксомицетов, собранных Н. А. Наумовым в экспедиции 1912 года в Южно-Уссурийском крае. Исследование образцов позволило подтвердить обнаружение видов *Ceratiomyxa mucida* (Pers.) J. Schröt. (сейчас признается синонимом *C. fruticulosa* (O.F. Müll.) T. Macbr.) и *Fuligo septica* (L.) F.H. Wigg., а вот образцы *Stemonitis fusca* Roth и *Reticularia lycoperdon* Bull. были переопределены как *S. splendens* Rostaf. и *R. intermedia* Nann.-Bremek. (вид описан в 1958 году), соответственно. Один из образцов *Fuligo septica* был переопределен как *F. leviderma* H. Neubert, Nowotny & K. Baumann (вид описан в 1995 году), а образцы *Lycogala epidendrum*, упоминаемой в списке видов, в гербарии обнаружить не удалось. Ниже приводится полный список изученных образцов:

- 1) **LER 14.** *Ceratiomyxa fruticulosa* (O.F. Müll.) T. Macbr. (Согласно этикетке: *Ceratiomyxa mucida*). Южно-Уссурийский край. Берег реки Суйфуна* у города Никольска-Уссурийского**, на гниющей древесине, собрал Н. Наумов 3 XII 1912, №378.
- 2) **LER 15.** *Ceratiomyxa fruticulosa* (O.F. Müll.) T. Macbr. (Согласно этикетке: *Ceratiomyxa mucida* Schröt.). Южно-Уссурийский край. Берег реки Суйфуна у города Никольска, на гниющей древесине, собрал Н. Наумов 3 XII 1912, №378.

* Река Раздольная (до 1972 года — р. Суйфун)

** Город Уссурийск (с 1898 по 1935 годы — г. Никольск-Уссурийский)

- 3) **LEP 18.** *Ceratiomyxa fruticulosa* (O.F. Müll.) T. Macbr. (Согласно этикетке: *Ceratiomyxa mucida* Schröt.). Южно-Уссурийский край. Берег реки Суйфуна у города Никольска-Уссурийского, на гниющей древесине, собрал Н. Наумов 3 XII 1912, №378.
- 4) **LEP 154.** *Fuligo leviderma* H. Neubert, Nowotny & K. Baumann (Согласно этикетке: *Fuligo septica* Gmel.). Южно-Уссурийский край. Никольск-Уссурийский, на стволе тополя, собрал Н. Наумов 2 XIII 1912, №415.
- 5) **LEP 168.** *Fuligo septica* (L.) F.H. Wigg. (Согласно этикетке: *Fuligo septica* Gmel.). Южно-Уссурийский край. Никольск-Уссурийский, заимка М.И. Пятушкевича, рос на дороге, собрал Н. Наумов 25 VI 1912, № 288.
- 6) **LEP 169.** [Коробок пуст, образец, по-видимому, утерян] (Согласно этикетке: *Fuligo septica* Gmel.). Южно-Уссурийский край. Дорога от города Никольска в деревню Раковку, на земле, собрал Н. Наумов 25 VI 1912, № 288.
- 7) **LEP 920.** *Stemonitis splendens* Rostaf. (Согласно этикетке: *St. fusca*). Южно-Уссурийский край. На кедре (столбы во дворе), собрал Н. Наумов 1 VIII 1912, №398.
- 8) **LEP 929.** *Stemonitis splendens* Rostaf. (Согласно этикетке: *Stemonitis fusca* Roth). Южно-Уссурийский край. Никольск-Уссурийский, улица Сухановская, дом 50, на заборе (из древесины *Pinus* [кедра]), собрал Н. Наумов 1 VIII 1912, №398.
- 9) **LEP 1175.** *Reticularia intermedia* Nann.-Bremek. (Согласно этикетке: *Reticularia lycoperdon*). Южно-Уссурийский край. Окрестности деревни Яковлевки, долина реки Даубихе*, на древесине, собрал Н. Наумов 13 VI 1912, №257.

В дальнейшем упоминания миксомицетов встречаются лишь спустя полвека в работах советских микологов Александры Александровны Аблакатовой, Ирины Александровны Бункиной и Элеоноры Захаровны Коваль. Научные интересы А. А. Аблакатовой касались микромицетов, поражающих различные плодово-ягодные культуры, в особенности актинидию и лимонник, однако среди прочего она упоминает и один вид миксомицетов — *Mucilago spongiosa* Morg. (≡*Didymium spongiosum* (Leyss.) J.M. García-Martín, J.C. Zamora & Lado), часто наблюдавшийся на плантациях земляники, расположенных вблизи леса (Аблакатова, 1965). Ирина Александровна Бункина, защитившая докторскую диссертацию по мучнисторосьяным грибам Дальнего Востока, долгое время изучала микобиоту Супутинского (ныне — Уссурийского) заповедника и отметила на его территории 37 видов миксомицетов (Бункина, Коваль, 1967, Бункина, 1978). Элеонора Захаровна Коваль, закончив в 1955 году Киевский университет, с 1955 по 1960 годы проработала в Дальневосточном филиале Сибирского отделения АН СССР, изучая микобиоту заповедника «Кедровая Падь». Именно ей принадлежат

* Река Арсеньевка (до 1972 года — р. Даубихе)

единственные опубликованные данные о миксомицетах этого заповедника, в количестве 19 видов (Бункина, Коваль, 1967). В своей совместной публикации И. А. Бункина и Э. З. Коваль (1967) отмечают, что «часть коллекции еще не определена из-за отсутствия ряда литературных источников по смежным с Приморьем флорам» и что «гербарий хранится в лаборатории споровых растений Биологического института ДФ СО АН СССР».

В ходе краткого визита автора в гербарий ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (ранее — Биолого-почвенный институт ДВО РАН) удалось обнаружить 34 гербарных образца миксомицетов, собранных в 1935–1963 годах, преимущественно на Дальнем Востоке. Среди них было три образца, собранных А. А. Аблакатовой в 1959 и 1962 годах и определенных ею как *Mucilago spongiosa* Morg. или *Spumaria alba* D.C. (оба названия сейчас рассматриваются как синонимы *Didymium spongiosum*). При ближайшем рассмотрении, однако, оказалось, что все три образца относятся к виду *Diachea leucopodia* (Bull.) Rostaf., который, как и *D. spongiosum*, очень часто формирует спороношения на поверхности живых растений (Рис. 7). Ошибочное определение этих образцов очевидно было связано с недостатком специализированной литературы и иллюстративного материала соответствующих видов, а также отсутствием узконаправленного опыта определения видовой принадлежности миксомицетов. К сожалению, материалы И. А. Бункиной и Э. З. Коваль, послужившие основой для упомянутых выше публикаций, в гербарии обнаружить не удалось, и эту часть коллекции, по-видимому, приходится считать утерянной.

Миксомицеты Лазовского заповедника впервые были изучены Юрием Капитоновичем Новожиловым и Зоей Георгиевной Крусановой в сентябре–октябре 1986 года. Было отмечено 33 вида, среди них *Clastoderma debaryanum* A. Blytt и *Diachea splendens* Peck — впервые в СССР (Новожилов, Крусанова, 1989). Опубликованные в последние годы результаты анализа сборов в Лазовском заповеднике и его окрестностях, осуществленных в 2015 году Евгением Андреевичем Антоновым и в 2016 году Ильей Андреевичем Винером и автором диссертационной работы, позволили расширить список миксомицетов на данной территории до 90 видов (Гмошинский, Антонов, 2016, Gmoshinskiy et al., 2020a). Еще 28 видов миксомицетов было отмечено для разных районов Приморья в недавних работах, посвященных ревизии коллекции Зоомузея МГУ (Gmoshinskiy et al., 2020b) и описанию первых в России находок редких видов *Physarella oblonga* (Berk. & M.A. Curtis) Morgan (Матвеев и др., 2018) и *Diderma aurantiacum* Y. Yamam. & Nann.-Bremek. (Gmoshinskiy et al., 2023a). Коллекция, собранная Ю. К. Новожиловым в 1986 году, хранится в гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова (LE) и представляет большой интерес для ревизии в будущем. Материалы 2015–2016 годов хранятся в коллекции миксомицетов кафедры микологии и альгологии МГУ (МУХ).

Наконец, наиболее изученным на данный момент в Приморском крае и вообще на Дальнем Востоке является Сихотэ-Алинский заповедник. В результате исследований, проведенных в течение августа–сентября 2011, 2013 и 2014 годов Юрием Капитоновичем Новожиловым с коллегами, было отмечено 158 видов миксомицетов (Novozhilov et al., 2017c).

Тем не менее, поскольку Приморский край характеризуется чрезвычайным многообразием природных условий и растительных сообществ (о чем косвенно свидетельствует наибольшее число заповедников среди всех регионов России), исследования биоразнообразия миксомицетов Приморья, особенно в растительных сообществах самой южной его части, не представленных ни в Сихотэ-Алинском, ни даже в Лазовском заповедниках, видятся крайне актуальными и востребованными и в настоящее время.

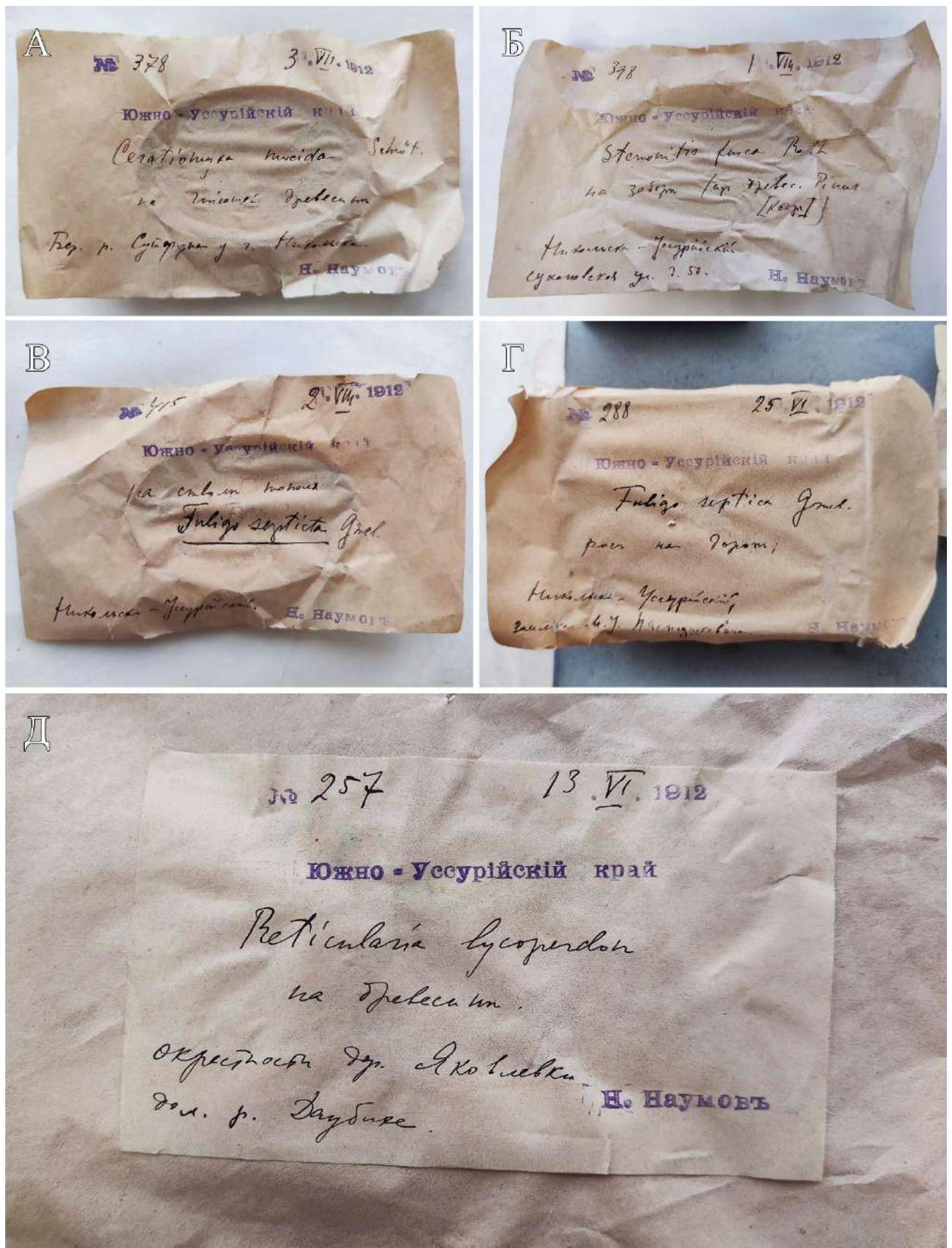


Рис. 5. А–Д: этикетки образцов из гербария лаборатории микологии и фитопатологии ВИЗР (LEP), собранных Николаем Александровичем Наумовым в 1912 году в Южно-Уссурийском крае.



Рис. 6. Образцы из гербария лаборатории микологии и фитопатологии ВИЗР (LEP), собранные Николаем Александровичем Наумовым в 1912 году в Южно-Уссурийском крае. А: LEP 14, *Ceratiomyxa fruticulosa*, Б, В: LEP 154, *Fuligo leviderma*, Г–З: LEP 920, *Stemonitis splendens*, И, К: LEP 1175, *Reticularia intermedia*.



Рис. 7. Образец «*Spirataria alba*» из гербария ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (VLA): гербарная этикетка, гербарный образец листьев земляники, покрытых колонией миксомицета, и отдельное плодовое тело *Diachea leucopodia*.

ГЛАВА 3. ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

3.1. Местоположение и природные условия

«Кедровая Падь» — один из старейших заповедников не только на Дальнем Востоке, но и на всем постсоветском пространстве. Он был организован в 1916 году с целью сохранения участка Южно-Уссурийской тайги, включающего природные комплексы, малораспространенные на юге Дальнего Востока, но отличающиеся наибольшим разнообразием и экзотичностью флоры и фауны (Берсенев и др., 2006).

Заповедник располагается в Хасанском районе Приморского края в двух километрах от побережья Амурского залива (Рис. 8). Хотя его территория последовательно расширялась в 1926, 1951, 1956 и 2000 годах, она и сейчас занимает скромные 18 044,8 га (Коркишко, Саенко, 2006). Несмотря на столь малую площадь (0,1% от общей площади края), в заповеднике представлено около 60 % видового состава флоры Приморья: 918 видов сосудистых растений, 273 водорослей, 179 — мохообразных, 1804 — грибов, 250 — лишайников (Берсенев и др., 2006).

Вопрос геоботанического районирования изучаемой территории до настоящего времени остается дискуссионным. По флористическому районированию А. Л. Тахтаджяна район исследования, как и всё Приморье, относится к Маньчжурской провинции Восточноазиатской флористической области Голарктического царства (Тахтаджян, 1978). А. В. Галанин в своем ботанико-географическом районировании зоны Тихоокеанского муссона относит юго-западное Приморье к Корейско-Хасанской подобласти Восточноазиатской области, тогда как большую часть Приморья — к Сихотэ-Алинской подобласти (Галанин, Беликович, 2009, Галанин, Галанина, 2012). Известный советский лесовед Борис Павлович Колесников, много времени посвятивший изучению лесов Дальнего Востока, относил южное Приморье к южной подзоне зоны хвойно-широколиственных лесов (Рис. 8). Он отмечал, что флора этих мест обогащена элементами, сближающими их с лесами северо-восточного Китая и Северной Кореи, а темнохвойные породы, напротив, в этих лесах очень редки (Колесников, 1955).

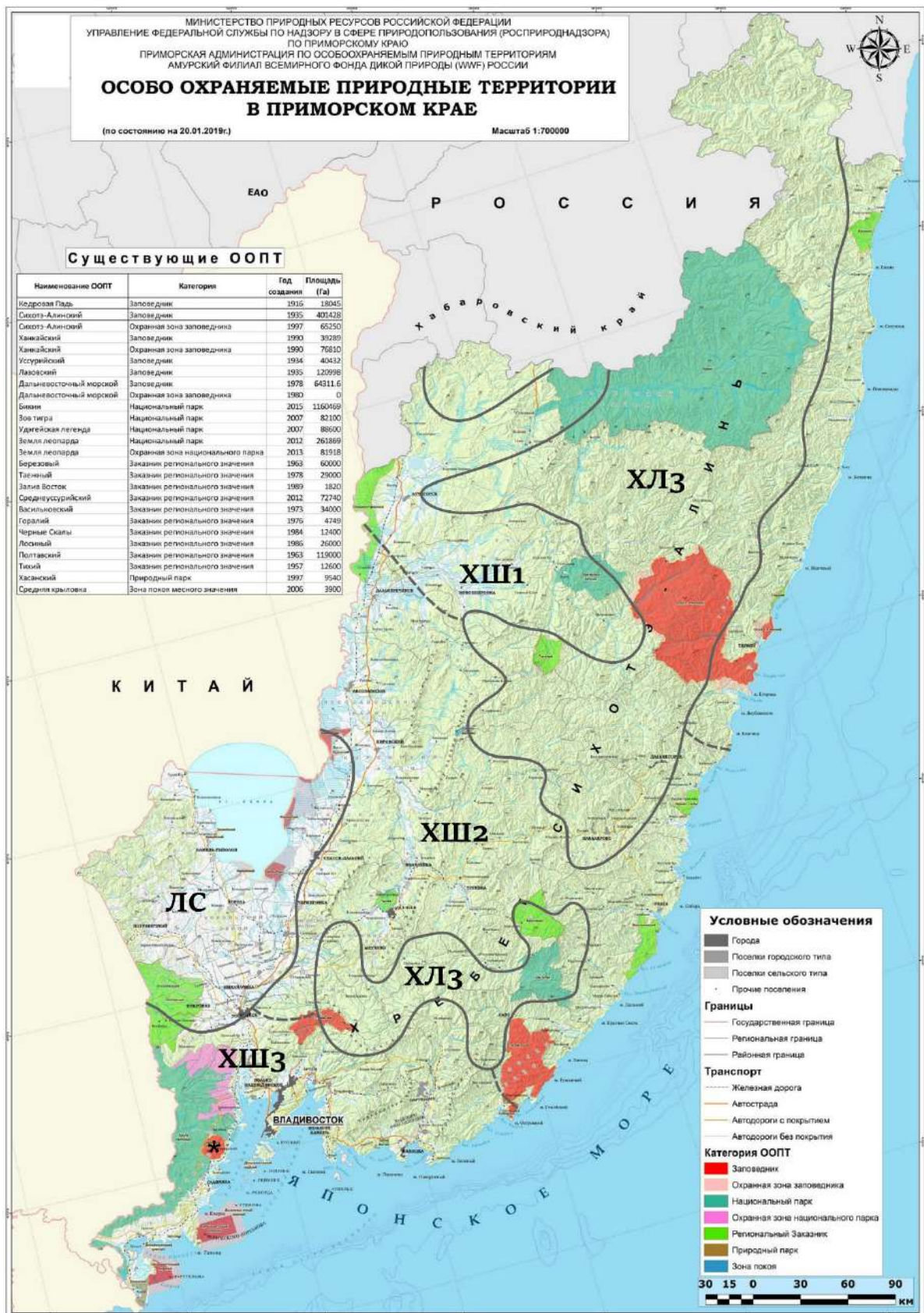


Рис. 8. Географическое положение заповедника «Кедровая Падь» (отмечен знаком *). Серыми сплошными и пунктирными линиями дополнительно показаны примерные границы ботанико-географических зон и подзон по Колесникову (1955): ХЛ₃ – южная подзона зоны хвойных лесов, ХШ₁, ХШ₂, ХШ₃ – северная, средняя и южные подзоны зоны хвойно-широколиственных лесов, ЛС – лесостепная зона.

3.2. Рельеф и гидрография

По природному районированию Дальнего Востока исследуемая территория относится к системе средневысотных и низких Восточно-Маньчжурских гор (Никольская и др., 1969), основные массивы которых находятся на территории Китая и Кореи (Коркишко, Саенко, 2006).

Заповедник «Кедровая Падь» расположен на массивных невысоких отрогах этих гор. Рельеф заповедника формируют короткие горные хребты Сухореченский и Гаккелевский, которые отделяют бассейн реки Кедровой от бассейнов рек Нарвы и Барабашевки, протекающих близ границ заповедника (Рис. 9). Самыми высокими вершинами Сухореченского хребта являются горы Угловая (692 м) и Крестовая (612 м), а высшей точкой Гаккелевского хребта — гора Чалбан (576 м). Средние же высоты горных гряд — всего 300–400 м над уровнем моря (Васильев и др., 1985). Хребты сильно расчленены глубоко врезаемыми долинами многочисленных ключей на ряд горных гряд второго и третьего порядков (Васильев и др., 1984). Склоны северных экспозиций сравнительно пологие, прямого или вогнутого профиля, а южные склоны обычно крутые, выпуклые, с резким переломом в месте перехода в долину (Васильев и др., 1985).

Большая часть заповедника представляет собой бассейн реки Кедровой, длина которой от истока до устья не превышает 25 км. Это типично горная река с уклонами русла до 15–20°, частыми перекатами и средней глубиной 30–40 см (до 1,5–2 м в водобойных ямах, образовавшихся в твердых горных породах). В пойме Кедровой процессы отложения, смыва и переотложения аллювиальных наносов происходят чрезвычайно быстро, что обуславливается сильной боковой эрозией в периоды больших наводнений (Рис. 10). Отдельные участки поймы вместе с находящейся на ней растительностью полностью смываются, и так лес «блуждает» по пойме, то подвергаясь уничтожению, то вновь возникая на намытых косах и островах (Васильев и др., 1984, 1985).



Рис. 9. Карта заповедника «Кедровая Падь».

3.3. Климатические условия

Климатические особенности на территории заповедника обуславливаются в первую очередь его расположением вблизи морского побережья. Влияние Тихоокеанского муссона, затрагивающего все Приморье, здесь выражено наиболее ярко. Кроме того, район, где расположен заповедник, отличается периодическим вторжением тропических циклонов, формирующихся в районе Филиппинских островов. Влажные воздушные массы, на 8–10° С теплее обычного муссона, в Приморье не проникают севернее р. Партизанской, и именно они определяют возможность произрастания на крайнем юге края целого ряда теплолюбивых видов



Рис. 10. Уровень воды в реке Кедровой возле центральной усадьбы заповедника в обычное время и после прохождения тайфуна «Нору» в августе 2017 года.

древесных растений, таких как пихта цельнолистная, ясень носолистный, граб сердцелистный, калопанакс семилопастный и некоторых других (Васильев и др., 1984, 1985, Галанин, Беликович, 2009).

Микроклиматические особенности в заповеднике в значительной степени зависят и от рельефа. Долина реки Кедровой, открытая в сторону Амурского залива, втягивает влажный морской воздух, конденсирующийся в туманы, и поэтому количество солнечных дней в году здесь в 2–3 раза меньше, чем, например, в верхней части бассейна Гаккелевского ключа, который находится всего в нескольких километрах, но отгорожен от побережья одноименным горным хребтом (Васильев и др., 1984).

Среднегодовая температура воздуха в заповеднике около 4° С. Самый холодный месяц — январь со средними температурами –13–15° С (в некоторые годы — до –36°). При этом количество осадков зимой невелико (всего 5–7% от среднегодовых), и снежный покров маломощный, обычно 15–20 см (до 50 см в узких распадках) (Васильев и др., 1984). Южные склоны нередко освобождаются от снежного покрова уже на второй–третий день даже после обильных снегопадов (Коркишко, Саенко, 2006), а ко второй половине апреля снег исчезает на большей части заповедника (Васильев и др., 1984).

В зимнее время преобладают холодные северные и северо-западные ветра, дующие из глубины материка. В связи с этим в верхней части склонов северной экспозиции, открытых ветрам, пропадают теплолюбивые древесные породы, и, напротив, возрастает участие холодостойких видов, более типичных для северного Приморья (Васильев и др., 1984). Например, на северных склонах гор Угловой и Чалбан встречаются участки своеобразного широколиственно-белопихтового леса с пихтой белокорой (см. стр. 45, Рис. 15, В), которая в долинах вытесняется более теплолюбивой пихтой черной.

Лето в заповеднике теплое и влажное, часты дожди и туманы, а относительная влажность не опускается ниже 70%, причем в июле и первой половине августа число дней с относительной влажностью 90% и более может достигать 25–30 (Васильев и др., 1984). С третьей декады июля до середины сентября наблюдается вторая стадия муссона, когда воздушные массы вторгаются не из континентальных районов Китая, а со стороны Тихого океана. Именно на вторую половину лета и начало осени приходится до 80–85% годовой нормы осадков, часто носящих ливневый характер, когда за сутки может выпасть до 200 мм (Васильев и др., 1984). В среднем же за год выпадает 850–900 мм осадков с колебаниями в отдельные годы от 600 до 1400 мм (Васильев и др., 1985).

3.4. Почвенный покров

Эталонной группой для заповедника являются бурые лесные почвы (буроземы). Они покрывают часть водоразделов и почти все склоны горных хребтов, занимая 70% площади заповедника (Бояркин, Костенков, 2009).

Мощность подстилки в бурых горных лесных почвах обычно составляет 1–3 см. Годичная масса опада составляет 3–5 т/га, из них 70–80% приходится на осень. Максимальное количество подстилки приходится на ранневесенние месяцы, а с мая по октябрь ее количество уменьшается на 40–60%. Общее же количество подстилки достигает 18–20 т/га (Васильев и др., 1984). Реакция среды в подстилке буроземов нейтральная (6,4–7,0 рН), а в дубняках — слабокислая (Бояркин, Костенков, 2009).

Кроме буроземов в заповеднике встречаются аллювиально-дерновые почвы (12% площади), располагающиеся на высоких террасах реки Кедровой под хвойно-широколиственной растительностью, желтоземно-бурые почвы (7% площади), являющиеся переходными от желтоземов субтропиков к буроземам хвойно-широколиственных лесов умеренного климата, и некоторые другие типы почв. По вершинам гор Чалбан и Три Сестры, сложенных мраморовидными известняками, распространены своеобразные перегнойно-карбонатные почвы, занимающие всего около 2% от площади заповедника (Бояркин, Костенков, 2009).

3.5. Флора и растительность

В силу множества природных факторов южное Приморье характеризуется высочайшим флористическим разнообразием, сочетающим в себе как типичные таежные элементы, более распространенные на севере края и за его пределами, так и более теплолюбивые, типичные скорее для сопредельных территорий Китая и Северной Кореи. Эту особенность отмечал еще Н. М. Пржевальский — один из первых исследователей Приморья: «...растительный и животный мир Уссурийского края, при своём громадном богатстве, представляют в высшей степени оригинальную смесь форм, свойственных как далекому северу, так и далекому югу» (Пржевальский, 1870). При этом представители охотской флоры — ель аянская, пихта белокорая и их спутники — встречаются рассеянно и не образуют устойчивых, хорошо выраженных растительных группировок, а преобладание элементов маньчжурской флоры, напротив, выражено наиболее ярко среди всех заповедников Дальнего Востока (Васильев и др., 1985). В неопубликованной рукописи Н. Е. Кабанова, написанной в 1936 году, отмечалось, что из 118 видов дендрофлоры заповедника 11 видов имеют в нем северную границу распространения, а четыре вида — южную (Кабанов и др., 1972).

Флористические исследования в заповеднике были начаты в 30-х годах XX века и наиболее активно проводились в послевоенные годы. В 1972 году был опубликован первый полный список сосудистых растений заповедника, включавший 818 обнаруженных видов и 18 видов, более ранние сообщения о которых или вызывали сомнение, или не были подтверждены гербарными образцами (Нечаева, 1972). К 1985 году список увеличился до 862 видов (Васильев

и др., 1985). В новейшем кадастре, вышедшем в печать в 2002 году, приводится уже 917 видов и подвидов сосудистых растений (Коркишко и др., 2002).

Первые систематические сведения о растительности юга Приморского края, где позднее был организован заповедник, были опубликованы первоисследователем лесов Дальнего Востока капитаном корпуса лесничих А. Ф. Будищевым по результатам экспедиций 1860–1867 годов (Будищев, 1898, Колесников, 1960). В советское время изучением растительности юга Приморья в целом, и заповедника в частности, долгое время занимались Н. Г. Васильев (с 1952 по 1977 годы), Б. П. Колесников, Н. А. Попов и другие. Результаты их исследований были подробным образом изложены в многочисленных статьях и монографиях: «Чозения и её ценозы на Дальнем Востоке» (Колесников, 1937), «Береза Шмидта в заповеднике «Кедровая Падь»» (Коркешко, 1941), «Кедровые леса Дальнего Востока» (Колесников, 1956), «Типы дубовых лесов заповедника «Кедровая Падь»» (Попов, Васильев, 1961), «Чернопихтово-широколиственные леса южного Приморья» (Васильев, Колесников, 1962), «Леса заповедника «Кедровая Падь»» (Васильев, 1965), «Растительность заповедника «Кедровая Падь»» (Васильев, 1972), «Растительность» (Васильев и др., 1984, раздел книги) и многих других.

Согласно результатам этих исследований (Васильев, 1972, Васильев и др., 1984), для заповедника характерны следующие основные типы растительности:

Тип растительности — лесной

А. Горные леса

- I. Чернопихтово-широколиственные леса (чернопихтарники)
- II. Кедрово-широколиственные леса (кедровники)
- III. Белопихтово-широколиственные леса
- IV. Дубовые леса
- V. Широколиственные леса
- VI. Березовые леса (белоберезники, железноберезники, каменноберезники)

Б. Долинные леса (леса горных долин)

- I. Ивняки
- II. Чозенники
- III. Тололевники
- IV. Ольшаники
- V. Ясеневники
- VI. Влажные ширококолиственные леса

Тип растительности — кустарниковый

- I. Заросли леспедецы двуцветной
- II. Заросли лещины разнолистной
- III. Заросли рябинника рябинолистного и таволги иволистной

Тип растительности — луговой

- I. Горные луга из вейника наземного
- II. Горные луга из мискантуса краснеющего
- III. Горные злаково-разнотравные луга
- IV. Низменные осоково-вейниковые луга

Мы не ставили перед собой цель детально описать каждое растительное сообщество, в котором проводили изучение видового состава миксомицетов, а сравнивали их группировки в несколько упрощенных и обобщенных типах растительности (см. Главу 4, стр. 40). Поэтому в данном разделе мы ограничиваемся лишь краткой характеристикой некоторых типов растительности.

Необходимо заметить, что единственное полное лесоустройство в заповеднике было проведено в 1956 году (Кабанов и др., 1972). За неимением более современных данных при указании распространенности того или иного типа растительности мы ссылаемся на результаты этого лесоустройства, хотя необходимо иметь в виду, что за прошедшие почти 70 лет площадь заповедника была увеличена на 147,8 га, а многие растительные группировки претерпели естественные изменения.

Чернопихтово-широколиственные леса (чернопихтарники). Чернопихтарники, образованные пихтой цельнолистной (*Abies holophylla* Maxim.), — один из коренных типов растительных формаций заповедника и юго-западного Приморья в целом. Пихта цельнолистная в Приморье находится на северо-восточной границе своего распространения, основной же ареал этой теплолюбивой породы охватывает Корейский полуостров и северо-восточные районы Китая (Рис. 11), где она, однако, сильно пострадала в результате многовекового ведения хозяйства (Васильев и др., 1984). К сожалению, не осталась нетронутой пихта цельнолистная и в Приморье. В конце XIX века известный географ-экономист Ф. Ф. Буссе отмечал, что «леса Южно-Уссурийского края представляли бы неисчислимым запас ..., если значительная их часть не страдала бы от пожаров...» и что «...моряки, плавающие вдоль берегов материка, в сухие годы жалуются на дым, застилающий солнце, и удостоверяют лесной пожар на протяжении многих

сот верст...», причем «... нередко палы возникают от неосторожности земледельца, выжигающего сухую траву на пашне и сенокосе...» (Буссе, 1896). Активное заселение края, закладка портов Посыет и Владивосток во второй половине XIX века требовали заготовки большого объема строевого леса и расчистки земель под сельскохозяйственные нужды. Это привело к тому, что в результате хищнических рубок и неконтролируемых лесных пожаров площади чернопихтово-широколиственных лесов в Приморье сильно сократились за последние полтора столетия. В настоящее время относительно нетронутые чернопихтарники сохранились небольшими участками в заповедниках «Кедровая Падь» и «Уссурийский», в приграничной полосе на Борисовском плато и фрагментарно на полуострове Муравьева-Амурского (Рис. 12).

В то же время во флористическом отношении чернопихтарники Приморья являются наиболее богатой лесной формацией Дальнего Востока, а среди хвойных формаций — наиболее богатой на всем постсоветском пространстве, опережая даже пихтарники Кавказа (Васильев, Колесников, 1962). В состав чернопихтарников кроме самой пихты входят кедр корейский и большое количество широколиственных пород, доля которых в первом и втором ярусах может достигать 30–40%, а в нижних — 80–90% по запасу древесной массы (Васильев и др., 1984). Необходимо также отметить, что чернопихтарники заповедника «Кедровая Падь» во флористическом и типологическом отношении богаче чернопихтарников Уссурийского заповедника, где проходит северная граница распространения пихты цельнолистной (Харкевич, 1978, Васильев и др., 1984).

По данным лесоустройства 1956 года чернопихтарники занимали 13,9% лесопокрытой площади заповедника (Васильев и др., 1985), и к настоящему

времени, по-видимому, эта цифра несколько возросла (Урусов, Варченко, 2013). Основные массивы чернопихтарников приурочены к среднему и верхнему течению реки Кедровой, т. е.

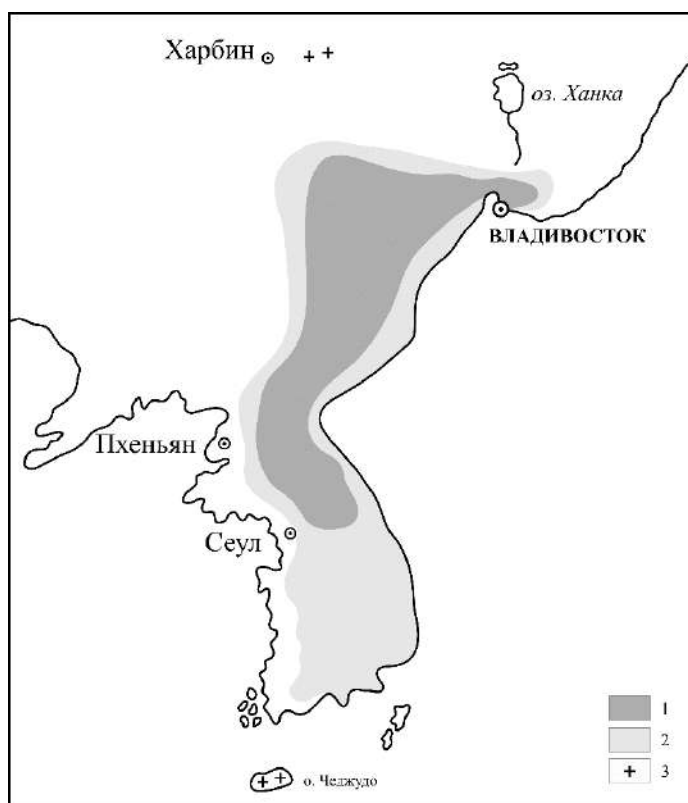


Рис. 11. Ареал пихты цельнолистной и чернопихтовых лесов в Восточной Азии по Васильеву (1962):

1 — область сплошного распространения чернопихтово-широколиственных лесов, 2 — граница сплошного распространения пихты цельнолистной, 3 — изолированные местонахождения пихты.

центральной части заповедника, наименее пострадавшей от пожаров и хозяйственной деятельности человека в прошлом. Данный тип лесов был подробно исследован нами и в полевых условиях, и с применением методики влажных камер.

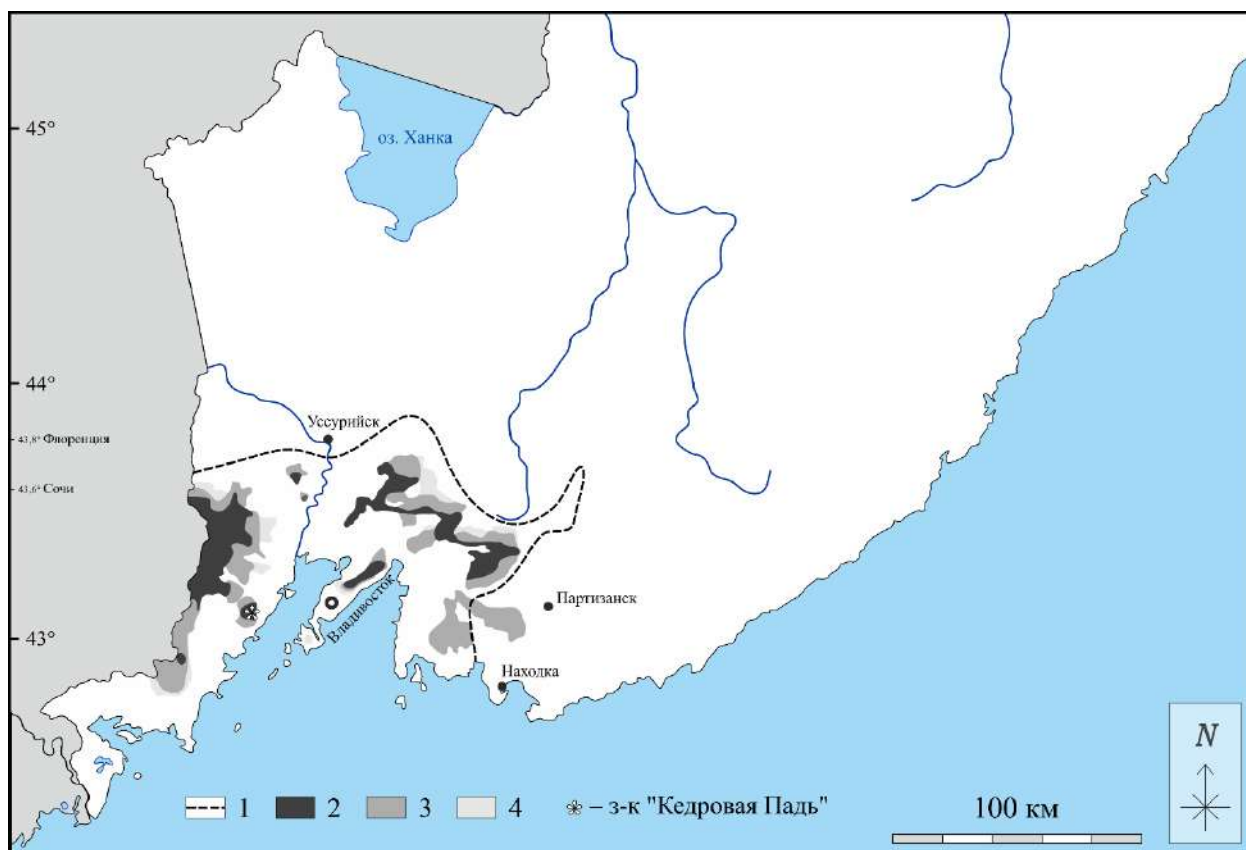


Рис. 12. Ареал пихты цельнолистной в южном Приморье. 1 – граница ареала по Васильеву (1962); 2-4 – насаждения с участием пихты по Гридневой (2009): (2) в составе древостоя 15% и более по запасу, (3) в составе древостоя менее 14%, (4) только в подросте.

Кедрово-широколиственные леса (кедровники). Вопреки названию заповедника, леса с преобладанием сосны корейской, или кедра корейского (*Pinus koraiensis* Siebold & Zucc.), распространены в нем совершенно незначительно и занимают 0,3% лесопокрытой площади (для сравнения, в Уссурийском заповеднике эта доля составляет 42%) (Васильев, 1972, Харкевич, 1978). Тем не менее, сам по себе кедр является частым спутником пихты и довольно распространен в заповеднике, что позволило качественно изучить методом влажных камер сообщество кортикулоидных миксомицетов, обитающих на его коре.

Белопихтово-широколиственные леса. Малораспространенный в заповеднике тип леса (0,7% лесопокрытой площади). Основной лесобразующей породой является пихта белокорая (*Abies nephrolepis* Maxim.). В Сихотэ-Алинском заповеднике, расположенном на севере Приморского края, елово-пихтовые насаждения с пихтой белокорой и елью аянской (*Picea ajanensis* Fisch. ex Carrière) занимают до трети лесных площадей (Васильев, Матюшкин, 1982). В

лесах данного типа в этом заповеднике ранее было выявлено 65 видов миксомицетов (Novozhilov et al., 2017c). В «Кедровой Пади» же белопихтарники сохраняются лишь небольшими участками на северных крутых склонах высоких гор, открытых зимним холодным ветрам (Васильев и др., 1984). Нами данный тип леса был встречен единожды при спуске с вершины г. Угловой (см. стр. 45, Рис. 15, В), однако подробно обследован не был по причине нехватки времени, и данные о разнообразии миксомицетов этого биоценоза ограничиваются видами, полученными во влажных камерах на коре тиса остроконечного (*Taxus cuspidata* Siebold et Zucc. ex Endl.) .

Дубовые леса. Леса, образованные дубом монгольским (*Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb.), являются наиболее распространенной лесной формацией заповедника и занимают 61,6% лесопокрытой площади (Васильев, 1972). Однако по своей природе дубняки преимущественно имеют вторичное происхождение и образовались из чернопихтарников и частично кедровников в результате рубок и пожаров, имевших место в прошлом (Попов, Васильев, 1961). К сожалению, окраинные участки заповедника систематически подвергаются пожарам и в наше время (Рис. 13), что приводит к дальнейшей деградации леса и замещению дубняков на древесно-кустарниковые заросли и пустыри с травянистой растительностью.

При специальном исследовании дубовых лесов заповедника Н. А. Поповым и Н. Г. Васильевым (1961) было выделено восемь их типов, разделенных на три группы: сухие, свежие и влажные дубняки. Нами были исследованы сухие и, преимущественно, свежие дубняки, занимающие верхние, примыкающие к водоразделам, и средние участки склонов, соответственно. Кроме того, большое количество образцов коры дуба было использовано для выявления кортикулоидных миксомицетов.

Горные широколиственные леса. По распространенности в заповеднике второй после дубняков тип леса, занимающий 15,8% лесопокрытой площади и приуроченный к среднекрутым и пологим склонам всех экспозиций в полосе 100–300 м н. у. м. В насаждениях значимое участие принимают ясень носолистный, липы амурская и маньчжурская, некоторые виды берез (Васильев, 1972). По своему происхождению широколиственные леса, как и дубовые, являются преимущественно производными от хвойно-широколиственных. При исследовании широколиственных и дубовых лесов нами было отмечено множество промежуточных по своему составу лесных насаждений.

Березовые леса. На территории заповедника небольшими участками встречаются насаждения с преобладанием березы Шмидта (железной) (*Betula schmidtii* Regel), плосколистной (белой) (*B. platyphylla* Sukacz.) и шерстистой (каменной) (*B. lanata* (Regel) V. Vassil.). Чистые

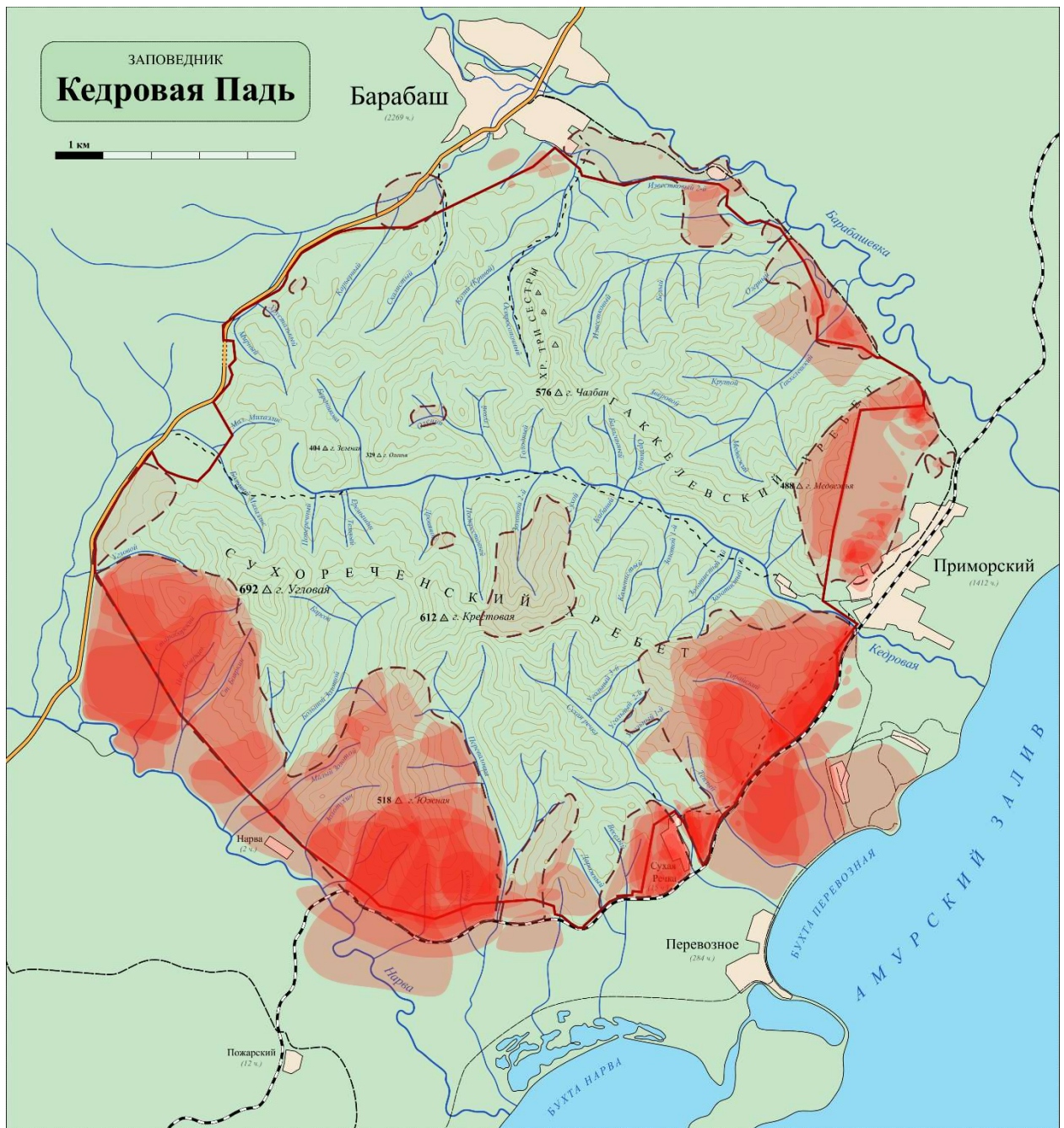


Рис. 13. Участки заповедника и его окрестностей, подвергавшиеся пожарам за 15-летний период с 1982 по 1996 годы. Темно-красным пунктиром обведены площади, суммарно пройденные пожарами с 1967 по 1996 годы. Карта составлена автором на основе данных «Летописей Природы» заповедника за 1982–1996 гг.

железоберезники, описанные на каменистых обнажениях Сухореченского и Гаккелевского хребтов (Васильев и др., 1984), нами встречены не были. Однако железная береза по меньшей мере в пяти случаях была отмечена нами в составе горных хвойно-широколиственных или широколиственных лесов. Береза плосколистная, или маньчжурская, или белая, часто встречается по заповеднику в составе горных лесов, однако собственных крупных насаждений почти не образует. Мы отметили лишь небольшой участок в долине реки Кедровой вблизи ключа Первого Золотого. В литературе он называется «Ясной Поляной» из-за сходства с

природным парком (Васильев и др., 1984). Однако из-за выхода грунтовых вод это место чрезвычайно переувлажнено и не подходит для сбора миксомицетов в полевых условиях. Наконец, береза каменная приурочена к наивысшим точкам горных хребтов, которые мы практически не посещали из-за их труднодоступности. Мы отметили небольшую группировку каменной березы на самой вершине горы Крестовой в окружении паркового дубняка, однако её размер был недостаточным для закладки пробной площадки. Несмотря на то, что березовые леса не исследовались как таковые, методом влажных камер были исследованы сообщества кортикулоидных миксомицетов на коре всех трех упомянутых видов берез.

Ивняки. Редкий для заповедника тип леса (0,6% лесопокрытой площади), наиболее характерный для южной его части (например, средних течений ключей Большого Золотого, Малого Золотого и Сухой речки) (см. стр. 26, Рис. 9) (Васильев и др., 1984), которую мы практически не исследовали из-за труднодоступности при пешем передвижении. Небольшие участки ивняков мы отмечали в долине реки Кедровой, однако они тянутся очень узкой полосой шириной в несколько метров вдоль русла реки и не подходят для закладки стандартной пробной площади. Поскольку молодые и средневозрастные экземпляры ив имеют практически гладкую кору, малоподходящую для обитания миксомицетов, а точная видовая идентификация самих деревьев неспециалистом затруднена (в заповеднике встречается 12 видов ив (Коркишко, 2002)), сообщества кортикулоидных миксомицетов в данном типе леса также не были исследованы.

Чозенники, тополевики и ольшаники. Эти типы долинного леса занимают около 4% лесопокрытой площади заповедника и приурочены к долинам рек и крупных ключей. Где-то они встречаются в более-менее чистом виде, но чаще — в смешанном, поскольку являются составляющими единого эколого-генетического ряда развития долинных лесов: открытые галечниковые косы, возникающие после крупных наводнений, заселяет самосев чозении и тополя Максимовича лишь с небольшим участием ольхи волосистой; ольха же предпочитает переувлажненные участки. И те, и другие по мере развития сменяются на ясенево-широколиственные леса с участием ильма, бархата и ореха (Васильев и др., 1984). Долинные леса указанных трех типов были хорошо исследованы нами как в поле, так и с применением методики влажных камер.

Ясеневники и долинные широколиственные леса. Генетически эти типы леса являются промежуточным звеном между вышеуказанными типами долинных лесов и влажными долинными чернопихтарниками (Васильев, 1972). Древостой сформирован ясенем маньчжурским с участием ильма японского, бархата амурского, ореха маньчжурского, нескольких видов клена. В некоторых местах встречаются участки, на которых преобладают бархат и орех. Данные типы леса также были исследованы с применением обоих методик.

Кустарниковые и луговые типы растительности. По данным лесоустройства 1956 года эти сообщества занимают 26,6% территории заповедника. В основном они послепожарового происхождения и возникли на месте хвойно-широколиственных и высокоствольных лиственных лесов (Васильев, 1972, см. Рис. 13). Распространены они в окраинных, преимущественно в южной и юго-западной, частях заповедника. Нами они не были изучены, во-первых, по причине удаленности от стационаров, а во-вторых, в связи с отсутствием древесных растений и крупных растительных остатков изучение сообщества миксомицетов вынужденно ограничилось бы сбором листового опада для исследования методом влажных камер.

Стелющиеся заросли можжевельника *Juniperus davurica* Pall. В специальной литературе, посвященной растительности заповедника, данное сообщество не выделяют в самостоятельный тип растительности (Васильев, 1972, Васильев и др., 1984), вероятно, по причине крайней малочисленности. В заповеднике можжевельник известен всего из двух мест на каменистых россыпях гор Чалбан и Три Сестры (Нечаева, 1972), и его заросли занимают лишь доли гектара (Урусов, Варченко, 2013). Тем не менее, это сообщество является одним из автохтонных для данной территории, то есть сохраняющимся с очень отдаленных исторических эпох и не связанным с поздними миграциями растений, катастрофами или антропогенным влиянием (Урусов, Варченко, 2013). Одно из местообитаний можжевельника было обнаружено нами на вершине северного пика хребта Три Сестры. По причине отсутствия крупных растительных остатков были отобраны только кора и опад можжевельника для выявления кортикулоидного и подстилочного комплекса видов миксомицетов.

ГЛАВА 4. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили собственные сборы автора на исследуемой территории в ходе трех полевых сезонов: с 18 по 25 июля 2016 года (совместно с И. А. Винером и Е. А. Антоновым), с 22 июля по 22 августа 2017 года (совместно с Е.А. Антоновым) и с 7 июля по 5 августа 2020 года (совместно с Н. А. Бортниковой).

Для выявления разнообразия миксомицетов использовали две классические и общепринятые методики: сбор спороношений в полевых условиях и сбор различных субстратов для обнаружения плазмодиев и спороношений, формирующихся из покоящихся стадий в условиях повышенной влажности в камеральных условиях (метод влажных камер).

4.1. Выбор пробных площадей

Сбор материала проводили на временных пробных площадях размером до 100×100 м. При выборе каждой площади в отдельности руководствовались тем, чтобы на всей её площади был одинаковый тип растительности, а при выборе площадей в целом — тем, чтобы охватить все важнейшие лесные типы растительности (Рис. 14). Как уже было отмечено ранее, в заповеднике также есть участки кустарниковой и луговой растительности, которые занимают до 26,6% территории (Васильев, 1972). Они нами, однако, не были исследованы главным образом по двум причинам. Во-первых, не покрытые лесом участки расположены преимущественно в южной и юго-западной части заповедника и на его северо-восточных окраинах, обращенных к долине р. Барабашевки (Рис. 14). Отсутствие транспортного обеспечения и развитой дорожно-тропиночной сети в совокупности с особенностями рельефа не позволяли в течение светового дня в разумные сроки добраться до указанных мест ни на машине, ни пешим ходом. Во-вторых, по самой своей структуре данные типы растительности слабо удовлетворяли целям нашего исследования. Отсутствие крупномерных (а в случае лугов — хоть сколько-нибудь значительных) древесных остатков, подходящих для формирования спороношений миксомицетов, неизбежно вынудило бы нас ограничиться изучением подстилочного комплекса видов методом влажных камер. Наконец, большинство не лесных группировок заповедника по своей природе являются не первичными, а производными, возникшими в результате рубок и пожаров на месте сухих и свежих дубняков (Васильев и др., 1984, см. также стр. 35, Рис. 13), а потому в меньшей степени отражают структуру коренных сообществ юга Приморья. Единственным исключением стала пробная площадь №67 на вершине одной из сопок хребта Три Сестры, представляющая практически монодоминантное сообщество стелющегося кустарника можжевельника даурского. Заросли этого кустарника, приуроченного к каменистым россыпям

на горных вершинах, известны всего в двух местах заповедника и даже не описаны как отдельный тип растительности (Нечаева, 1972, Васильев, 1972).

Итак, наше внимание было приковано главным образом к лесным сообществам. Для каждой¹ пробной площади перед началом работы составляли краткую характеристику, содержащую данные о географическом положении (географические координаты, высота над уровнем моря, ближайшие ориентиры, такие как сопки, ручьи, тропы и т.д.) и составе древостоя первого яруса в процентном соотношении (Табл. 1). Также приблизительно оценивали сомкнутость первого яруса, влажность, состав подроста и подлеска, характер травянистого покрова, и наличие различных типов растительных остатков.

Как уже отмечалось, юг Приморья характерен тем, что в древесном ярусе может одновременно принимать участие множество пород деревьев (на исследованных пробных площадях в составе первого яруса в среднем было по четыре вида деревьев). Кроме того, изученные лесные сообщества были представлены как коренными, на разных стадиях развития, так и вторичными, возникшими в результате деятельности человека. В связи с этим, мы провели формализованное разделение всех изученных площадей по типам растительности, основанное на составе древостоя, безусловно далекое от геоботанической точности, но, столь же безусловно, достаточное для целей нашего исследования.

¹ Для нескольких площадей (№34, 40, 41, 42, 43) состав древостоя по ряду причин не был описан, и их отнесение к тому или иному типу растительности автор провел на основе собственных наблюдений. Кроме того, в качестве единичных исключений четыре крупных образца миксомицетов были собраны маршрутным методом и места их обнаружения [п. п. №74–77] не были охарактеризованы должным образом для отнесения к тому или иному типу растительности. Данные находки включены в аннотированный список видов, но исключены из фитоценотического анализа.

Таким образом, были изучены следующие растительные группировки (см. также Рис. 15–19, Табл. 1):

I. Тип растительности — лесной.

Горные леса.

- **1. Хвойно-широколиственные леса с доминированием хвойных пород** (участие *Abies holophylla* + *A. nephrolepis* + *Pinus koraiensis* в древостое первого яруса $\geq 60\%$).
Пробные площади №№ 12, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 35, 36, 37, 42, 43, 50, 56, 71. Точку 50 можно отнести к кедровникам, точку 35 — к белопихтово-широколиственным лесам, остальные же — к чернопихтарникам различных подтипов и стадий.
- **2. Хвойно-широколиственные леса со значительным участием широколиственных пород** (*Abies holophylla* + *A. nephrolepis* + *Pinus koraiensis* $\geq 25\%$).
Пробные площади №№ 5, 24, 40, 49, 55, 64.
- **3. Широколиственные леса с доминированием дуба монгольского** (*Quercus mongolica* $\geq 70\%$).
Пробные площади №№ 3, 4, 10, 14, 18, 19, 21, 38, 45, 51, 59, 63. На пяти площадях дуб монгольский — единственная порода первого яруса (3, 14, 18, 19, 63).
- **4. Широколиственные леса с преобладанием липы и дуба** (*Tilia amurensis* + *Tilia mandshurica* + *Quercus mongolica* $\geq 65\%$).
Пробные площади №№ 9, 15, 23, 60, 61, 65, 66, 70.
- **5. Широколиственные леса многопородные** (*Fraxinus rhynchophylla* + *Quercus mongolica* + *Tilia spp.* + *Betula spp.* $\geq 60\%$).
Пробные площади №№ 8, 13, 20, 22, 31, 33, 34, 41.

Долинные леса.

- **6. Широколиственные леса с преобладанием чозения, тополя и ольхи** (*Chosenia arbutifolia* + *Populus maximowiczii* + *Alnus hirsuta* $\geq 60\%$).
Пробные площади №№ 2, 7, 11, 17, 44, 52, 53, 62, 72, 73.
- **7. Широколиственные леса с преобладанием ореха и бархата** (*Juglans mandshurica* + *Phellodendron amurense* $\geq 70\%$).
Пробные площади №№ 16, 47.
- **8. Широколиственные леса многопородные** (*Chosenia arbutifolia* + *Populus maximowiczii* + *Alnus hirsuta* + *Juglans mandshurica* + *Phellodendron amurense* + *Fraxinus mandshurica* + *Acer spp.* + *Ulmus spp.* $\geq 70\%$).
Пробные площади №№ 1, 6, 32, 39, 54, 58, 69.

II. Тип растительности — кустарниковый.

- **9. Заросли можжевельника даурского** (*Juniperus davurica*) на каменистых россыпях.
Пробная площадь №67.



Рис. 14. Географическое положение исследованных пробных площадей на территории заповедника. Красным выделены точки, относящиеся к хвойно-широколиственным лесам, зеленым — к горным широколиственным лесам, голубым — к долинным широколиственным лесам, серым — точки, не отнесенные к какому-либо типу растительности. Салатовым выделена точка, относящаяся к кустарниковому сообществу из можжевельника.

Табл. 1. Краткая характеристика изученных пробных площадей.

№	Географическое положение	Высота н. у. м.	Состав древостоя первого яруса*	Тип леса**
1	N 43,099860° E 131,555777°	56	ACEmon: 55, FRAMAN: 35, PHEamu: 3,3, ULMlac: 3,3, ULMjap: 3,3	8 Дл (СЛОЖН)
2	N 43,100750° E 131,554500°	61	FRAMAN: 40, CHOarb: 40, ALNhir: 20	6 Дл (Чт, Тм, Оп)
3	N 43,102278° E 131,567833°	300	QUEmon: 100	3 Гл (Дм)
4	N 43,104443° E 131,563943°	227	QUEmon: 90, BETdav: 10	3 Гл (Дм)
5	N 43,113138° E 131,515972°	96	QUEmon: 20, PHEamu: 20, ABIhol: 20, BET: 20, PINKor: 10, TILamu: 10	2 Гл (ХВ.-ЛИСТВ.)
6	N 43,112138° E 131,519472°	88	QUEmon: 30, PHEamu: 30, FRAMAN: 30, ACEmon: 10	8 Дл (СЛОЖН)
7	N 43,091667° E 131,567027°	40	CHOarb: 70, ALNhir: 30	6 Дл (Чт, Тм, Оп)
8	N 43,094193° E 131,541638°	158	QUEmon: 45, BETsch: 45, KALsep: 10	5 Гл (СЛОЖН)
9	N 43,097583° E 131,546972°	95	TILamu: 50, QUEmon: 30, KALsep: 20	4 Гл (Л, Дм)
10	N 43,108443° E 131,550943°	208	QUEmon: 90, TILamu: 6, BETdav: 2, BETpla: 2	3 Гл (Дм)
11	N 43,102888° E 131,548693°	62	CHOarb: 40, ALNhir: 25, FRAMAN: 25, ACEman: 10	6 Дл (Чт, Тм, Оп)
12	N 43,097750° E 131,527360°	185	ABIhol: 60, TILamu: 15, BETcos: 15, QUEmon: 5, KALsep: 2,5, ACEmon: 2,5	1 Гл (ХВ)
13	N 43,106805° E 131,533527°	96	QUEmon: 40, TILamu: 20, FRAMAN: 15, FRArjn: 15, ABIhol: 10	5 Гл (СЛОЖН)
14	N 43,089943° E 131,474277°	604	QUEmon: 100	3 Гл (Дм)
15	N 43,152417° E 131,462917°	136	QUEmon: 60, TILman: 25, TILamu: 5, FRAMAN: 3,5, FRArjn: 3,5, BETdav: 3	4 Гл (Л, Дм)
16	N 43,154805° E 131,468555°	116	JUGman: 50, PHEamu: 20, ULMjap: 20, FRAMAN: 10	7 Дл (Ом, Ба)
17	N 43,091027° E 131,573138°	25	CHOarb: 90, ALNhir: 10	6 Дл (Чт, Тм, Оп)
18	N 43,101193° E 131,558305°	84	QUEmon: 100	3 Гл (Дм)
19	N 43,107750° E 131,558583°	225	QUEmon: 100	3 Гл (Дм)
20	N 43,103833° E 131,557888°	142	TILamu: 38, QUEmon: 20, PHEamu: 12, KALsep: 12, ULMlac: 12, BETsch: 6	5 Гл (СЛОЖН)
21	N 43,059472° E 131,526888°	76	QUEmon: 75, TILamu: 10, FRAMAN: 10, ULMjap: 5	3 Гл (Дм)
22	N 43,093083° E 131,552693°	160	QUEmon: 55, BETpla: 45	5 Гл (СЛОЖН)
23	N 43,096305° E 131,554222°	85	QUEmon: 50, BETpla: 25, TILamu: 15, KALsep: 10	4 Гл (Л, Дм)
24	N 43,123305° E 131,480833°	185	PINKor: 20, QUEmon: 10, TILamu: 10, KALsep: 10, BETdav: 10, ABIhol: 10, ACEmon: 10, ACEpse: 10, ACEteg: 10	2 Гл (ХВ.-ЛИСТВ.)
25	N 43,119222° E 131,470250°	163	ABIhol: 80, TILamu: 15, QUEmon: 5	1 Гл (ХВ)
26	N 43,115167° E 131,468610°	162	ABIhol: 90, TILamu: 5, PINKor: 5	1 Гл (ХВ)
27	N 43,120110° E 131,453583°	190	ABIhol: 80, TILamu: 10, QUEmon: 10	1 Гл (ХВ)

28	N 43,112500° E 131,446917°	194	ABlhol: 60, PINKor: 30, FRAMAN: 5, ULMlac: 5	1 Гл (ХВ)
29	N 43,109055° E 131,454083°	269	ABlhol: 50, PINKor: 30, TILamu: 5, BETdav: 5, BETpla: 5, BETsch: 5	1 Гл (ХВ)
30	N 43,109750° E 131,464972°	228	ABlhol: 45, PINKor: 35, TILamu: 20	1 Гл (ХВ)
31	N 43,158110° E 131,467360°	206	TILamu: 20, FRAMAN: 20, QUEmon: 20, TILman: 20, FRARyn: 20	5 Гл (СЛОЖН)
32	N 43,160277° E 131,459667°	100	FRAMAN: 60, JUGman: 40	8 Дл (СЛОЖН)
33	N 43,128167° E 131,436500°	386	QUEmon: 60, FRARyn: 30, ULMjap: 10	5 Гл (СЛОЖН)
34	N 43,095472° E 131,429083°	691	ABInep, ACEkom, ACEpse, ACEuku, BETcos, PINKor	5 Гл (СЛОЖН)
35	N 43,098610° E 131,429027°	527	ABInep: 40, TILamu: 25, PINKor: 25, BETpla: 10	1 Гл (ХВ)
36	N 43,111055° E 131,442360°	241	PINKor: 30, ABlhol: 30, TILamu: 20, QUEmon: 20	1 Гл (ХВ)
37	N 43,110472° E 131,421693°	212	ABlhol: 60, TILamu: 25, QUEmon: 10, KALsep: 5	1 Гл (ХВ)
38	N 43,098555° E 131,561305°	80	QUEmon: 80, FRARyn: 15, FRAMAN: 5	3 Гл (ДМ)
39	N 43,096693° E 131,558583°	54	ACEmon: 16,1, CHOarb: 16,1, FRARyn: 16, FRAMAN: 10, JUGman: 9,6, PHEamu: 9,6, ULMjap: 6,4, POPmax: 6,4, TILamu: 3,2, ALNhir: 3,2, ACEman: 3,2	8 Дл (СЛОЖН)
40	N 43,111388° E 131,489138°	245	PINKor, QUEmon, BET	2 Гл (ХВ.-ЛИСТВ.)
41	N 43,108527° E 131,487693°	365	BET, ACE, TIL, QUEmon	5 Гл (СЛОЖН)
42	N 43,115638° E 131,506805°	110	ABlhol, PINKor	1 Гл (ХВ)
43	N 43,112777° E 131,477777°	167	ABlhol, PINKor, FRA	1 Гл (ХВ)
44	N 43,158360° E 131,473140°	97	CHOarb: 65, PHEamu: 30, ULMjap: 2,5, ACEman: 2,5	6 Дл (Чт, Тм, Оп)
45	N 43,151390° E 131,468750°	203	QUEmon: 95, TILamu: 5	3 Гл (ДМ)
46	N 43,169790° E 131,489290°	85	QUEmon: 50, BETpla: 30, МААamu: 20	5 Гл (СЛОЖН)
47	N 43,168090° E 131,481090°	87	JUGman: 65, ULMjap: 20, PHEamu: 10, ALNhir: 5	7 Дл (Ом, Ба)
48	N 43,140690° E 131,455380°	216	QUEmon: 45, BETsch: 20, TILamu: 15, ABlhol: 15, ACEmon: 5	5 Гл (СЛОЖН)
49	N 43,112920° E 131,455200°	171	ABlhol: 40, BETpla: 35, TILamu: 20, JUGman: 5	2 Гл (ХВ.-ЛИСТВ.)
50	N 43,112680° E 131,445540°	185	PINKor: 50, ABlhol: 30, TILamu: 20	1 Гл (ХВ)
51	N 43,164510° E 131,477400°	105	QUEmon: 70, ACEmon: 20, TILamu: 3,33, PHEamu: 3,33, BETdav: 3,33	3 Гл (ДМ)
52	N 43,164850° E 131,474400°	70	CHOarb: 30, JUGman: 20, ALNhir: 20, FRAMAN: 15, POPmax: 15	6 Дл (Чт, Тм, Оп)
53	N 43,114150° E 131,456040°	163	POPmax: 45, ALNhir: 20, ACEmon: 20, PINKor: 10, FRAMAN: 5	6 Дл (Чт, Тм, Оп)
54	N 43,160000° E 131,503510°	62	FRAMAN: 65, ALNhir: 15, JUGman: 15, ULMjap: 5	8 Дл (СЛОЖН)
55	N 43,113900° E 131,440260°	209	ABlhol: 35, FRARyn: 30, ACEmon: 15, QUEmon: 10, ULMjap: 5, TILamu: 5	2 Гл (ХВ.-ЛИСТВ.)
56	N 43,110860° E 131,429080°	252	ABlhol: 60, QUEmon: 20, TILamu: 20	1 Гл (ХВ)

57	N 43,163850° E 131,498960°	98	TILman : 30, FRAryn : 25, QUEmon : 20, BETpla : 20, TILamu : 5	5 Гл (СЛОЖН)
58	N 43,166730° E 131,498990°	48	FRaman : 50, JUGman : 30, ULMjap : 10, PHEamu : 10	8 Дл (СЛОЖН)
59	N 43,131580° E 131,503560°	576	QUEmon : 80, FRAryn : 5, TILamu : 5, ACEmon : 5, ACEpse : 5	3 Гл (Дм)
60	N 43,151810° E 131,473660°	168	TILman : 65, BETdav : 20, ACEmon : 10, FRAryn : 5	4 Гл (Л, Дм)
61	N 43,150510° E 131,482670°	145	TILamu : 40, QUEmon : 30, TILman : 10, BETpla : 10, ACEmon : 5, FRAryn : 5	4 Гл (Л, Дм)
62	N 43,168930° E 131,505160°	46	CHOarb : 40, FRaman : 30, ALNhir : 30	6 Дл (Чт, Тм, Оп)
63	N 43,170640° E 131,509920°	63	QUEmon : 100	3 Гл (Дм)
64	N 43,136240° E 131,499570°	324	QUEmon : 25, TILamu : 25, ABIhol : 25, KALsep : 25	2 Гл (ХВ.-ЛИСТВ.)
65	N 43,141850° E 131,494450°	192	QUEmon : 40, TILamu : 40, BETpla : 20	4 Гл (Л, Дм)
66	N 43,139900° E 131,466260°	384	TILamu : 50, QUEmon : 40, ABIhol : 5, BETsch : 5	4 Гл (Л, Дм)
67	N 43,151150° E 131,498310°	413	JUNdav : 100 (кустарник)	9 КУСТ (Мд)
68	N 43,162700° E 131,471650°	153	QUEmon : 30, TILamu : 15, FRAryn : 15, JUGman : 15, BETpla : 10, KALsep : 10, BETdav : 5	5 Гл (СЛОЖН)
69	N 43,161820° E 131,474370°	78	JUGman : 25, FRaman : 25, ALNhir : 25, ULMjap : 25	8 Дл (СЛОЖН)
70	N 43,157010° E 131,478880°	158	QUEmon : 40, TILamu : 35, BETdav : 10, ACEmon : 10, JUGman : 5	4 Гл (Л, Дм)
71	N 43,115270° E 131,485640°	126	ABIhol : 30, PINKor : 30, TILamu : 20, FRaman : 10, BETpla : 10	1 Гл (ХВ)
72	N 43,116210° E 131,493700°	102	POPmax : 65, CHOarb : 25, FRaman : 5, ALNhir : 5	6 Дл (Чт, Тм, Оп)
73	N 43,115720° E 131,514100°	81	CHOarb : 60, POPmax : 40	6 Дл (Чт, Тм, Оп)
74	N 43,119740° E 131,416630°	138	НД	НД
75	N 43,115056° E 131,420750°	156	НД	НД
76	N 43,101167° E 131,472722°	367	НД	НД
77	N 43,094750° E 131,553306°	128	НД	НД

* **ABIhol** — *Abies holophylla* Maxim., **ABInep** — *A. nephrolepis* (Trautv.) Maxim., **ACEman** — *Acer mandshuricum* Maxim., **ACEmon** — *A. mono* Maxim., **ACEpse** — *A. pseudosieboldianum* (Pax) Kom., **ACEteg** — *A. tegmentosum* Maxim., **ALNhir** — *Alnus hirsuta* (Spach) Rupr., **BETcos** — *Betula costata* Trautv., **BETdav** — *B. davurica* Pall., **BETpla** — *B. platyphylla* Sukaczew, **BETsch** — *B. schmidtii* Regel, **CHOarb** — *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A.K.Skvortsov, **FRaman** — *Fraxinus mandshurica* Rupr., **FRAryn** — *Fraxinus rhynchophylla* Hance, **JUGman** — *Juglans mandshurica* Maxim., **KALsep** — *Kalopanax septemlobus* (Thunb.) Koidz., **MAAamu** — *Maackia amurensis* Rupr., **PHEamu** — *Phellodendron amurense* Rupr., **POPmax** — *Populus maximowiczii* A.Henry, **PINKor** — *Pinus koraiensis* Siebold & Zucc., **QUEmon** — *Quercus mongolica* Fisch. ex Ledeb., **TILamu** — *Tilia amurensis* Rupr., **TILman** — *T. mandshurica* Rupr. & Maxim., **ULMlac** — *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr, **ULMjap** — *U. japonica* (Rehder), Sarg.

** **Горные леса** (Гл): ХВ — хвойно-широколиственные с преобладанием хвойных пород, ХВ.-ЛИСТВ. — хвойно-широколиственные с большим участием лиственных пород, Дм — с преобладанием дуба монгольского, Л, Дм — с преобладанием липы и дуба монгольского, СЛОЖН — многопородные.

Долинные леса (Дл): Чт, Тм, Оп — чозенники, тополевики, ольшаники с преобладанием чозении толокнянколистной, тополя Максимовича, ольхи пушистой, Ом, Ба — с преобладанием ореха маньчжурского и бархата амурского, СЛОЖН — с преобладанием ясеня и многопородные. **КУСТ** — кустарниковое сообщество можжевельника даурского (Мд).



Рис. 15. Хвойно-широколиственные леса (пробные площади: А – 26, Б – 30, В – 35, Г – 49, Д – 50, Е – 71).



Рис. 16. Дубовые леса (пробные площади: А – 10, Б – 14, В – 19, Г – 38, Д – 59, Е – 63).



Рис. 17. Горные широколиственные леса (пробные площади: А – 8, Б – 15, В – 20, Г – 22, Д – 66, Е – 70).

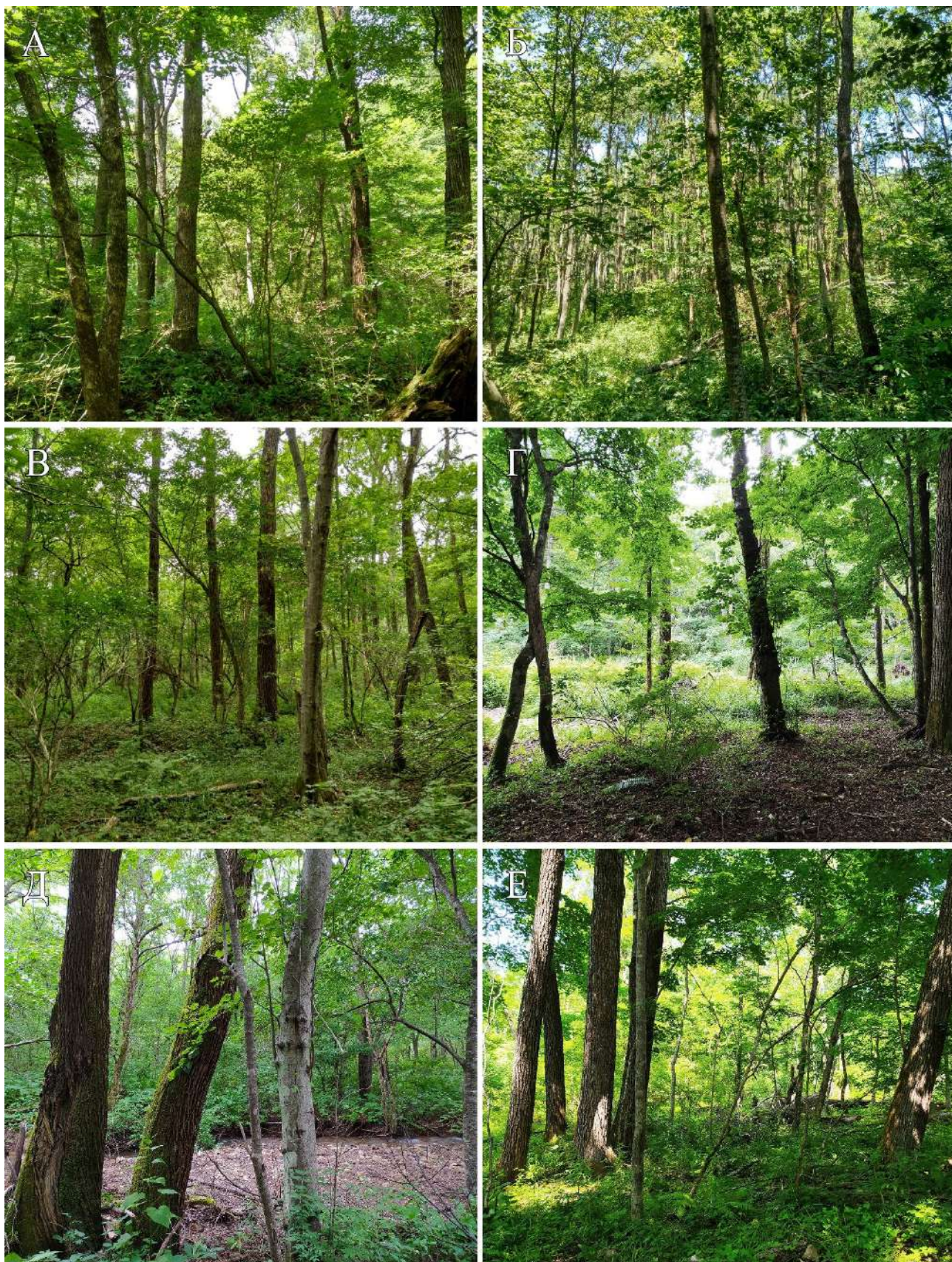


Рис. 18. Долинные леса: чозенники, тополевики, ольшаники (пробные площади: А – 2, Б – 7, В – 11, Г – 53, Д – 62, Е – 73).



Рис. 19. Долинные широколиственные леса (пробные площади: А – 6, Б – 16, В – 54), заросли можжевельника даурского на северной вершине хребта Три Сестры (Г, Д – пробная площадь 67).

4.2. Полевые сборы

Для сбора миксомицетов в полевых условиях использовали стандартный инструментарий: складной перочинный и канцелярский ножи, пустые спичечные коробки, прозрачные пластиковые пищевые контейнеры небольшого объема, бумажные подложки-вкладыши, прозрачный клей «Момент», пинцет, перманентный маркер, автоматический карандаш, большие пластиковые контейнеры с герметично закрывающейся крышкой.

При обнаружении небольших спороношений их срезали канцелярским ножом (перочинным в случае, если древесина была очень твердой) вместе с небольшим фрагментом субстрата и с помощью пинцета наклеивали на бумажную подложку, заранее вложенную в коробок. Небольшие пластиковые контейнеры использовали для сбора крупных спороношений, например, эталиев *Fuligo* spp. или, в редких случаях, для сбора плазмодиев или спороношений, не завершивших процесс спорангиогенеза (иногда удавалось дождаться их окончательного созревания уже в условиях стационара). Одним образцом считали все спороношения, предположительно сформировавшиеся из одного плазмодия. В случае с протяженными субстратами (длинное бревно или ковер лиственного опада) два сбора одного вида считали разными образцами, если между ними было расстояние не менее 1,5–2 метров.

Для транспортировки образцов в поле использовали большие пищевые контейнеры с герметично закрывающейся крышкой для защиты от дождя.

По возвращении в стационар все собранные образцы незамедлительно доставали из контейнера и, приоткрыв коробки, расставляли для просушки при комнатной температуре. В особо влажные или дождливые дни образцы высушивали вблизи электронагревателя. Данные процедуры являются обязательными, поскольку в условиях высокой влажности воздуха в Приморье влажные образцы, если их не высушить, очень быстро покрываются плесневыми грибами и становятся непригодными для выделения ДНК, а в некоторых случаях — даже для определения видовой принадлежности. После завершения полевого сезона все собранные образцы промораживали при $-18\text{ }^{\circ}\text{C}$ во избежание повреждения насекомыми.

Во время сбора спороношений в поле для каждого образца записывали характеристики субстрата, на котором он был обнаружен. Во время полевого сезона 2016 года для этого использовали черновые этикетки, на которых отмечали номер пробной площади, характер (хвойный или лиственный) и тип субстрата (гнилая древесина, опад, кора живого дерева, поверхность живых трав и т. д.) и в случае гнилой древесины — степень её разложения по пятибалльной шкале. В полевых сезонах 2017 и 2020 годов использовали стандартизированный полевой дневник, разработанный В. И. Гмошинским и А. В. Матвеевым (Рис. 20). Используемые

в нем поля во многом совпадают с модульной системой записи, разработанной М. Шниттлером и Ю. К. Новожиловым (Novozhilov et al., 2022), и используемой в настоящее время большинством отечественных исследователей, что позволяет при необходимости без серьезных проблем объединять данные для анализа.

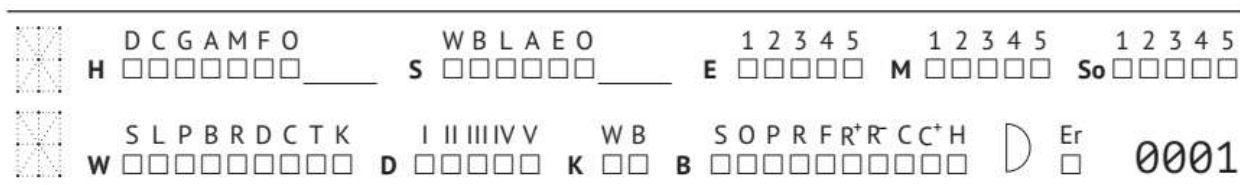


Рис. 20. Фрагмент стандартизованного полевого дневника, предназначенного для автоматической расшифровки.

В полевом дневнике предусмотрены следующие поля:

- H** — общий характер субстрата:
 D — листопадные деревья и кустарники;
 C — хвойные деревья и кустарники;
 G — травы;
 A — помет млекопитающих / птиц;
 M — мхи; печеночники;
 F — агарикоидные и афиллофороидные макромицеты; лишайники;
 O — прочее (папоротники; лианы; пальмы; саговники; суккуленты; кустарнички).
- S** — тип субстрата:
 W — древесина;
 B — кора (живых деревьев);
 L — опад (наземный);
 A — воздушный опад;
 E — поверхность живых кустарничков / неодревесневших растений / грибов;
 O — прочее.
- W** — характеристика древесины:
 S (snag) — мертвостой;
 L (log) — бревна от ветровала или лесоповала;
 P (stump) — пень;
 B (branch) — крупные ветки более 3 см диам.;
 R (root) — куски корней;
 D (board) — доска;
 C (chips) — стружка и щепа;
 T (branchlet) — веточки менее 3 см в диам.; лежащие отдельно и не образующие плотного слоя наподобие отпада;
 K (dead bark) — куски мёртвой коры.
- D** — степень разложения древесины:
 I — свежая древесина с сохранившейся корой; без явных признаков гниения;
 II — древесина несколько сгнившая; кора более или менее отпала; камбий разрушен;
 III — древесина средней степени гниения; кора отпала; поверхность ствола подгнила;
 IV — древесина сильно сгнившая; поврежденная грибами; трухлявая;
 V — сильно разрушенная; трухлявая; потерявшая форму древесина.
- K** — тип гнили
 W — белая;
 B — бурая.
- B** — структура коры:
 S — гладкая;
 O — с отслаивающимися; закрученными кусочками;

P — спадающая; расщепляющаяся на длинные пряди;
R — морщинистая; складчатая;
F — волокнистая;
R⁺ — глубокоморщинистая; с удлиненными глубокими складками;
R⁻ — мелкоморщинистая;
C — мелкочешуйчатая;
C⁺ — крупночешуйчатая;
H — шероховатая; с крупными отслаивающимися кусочками.

E — экспозиция:

1 — ярко;
2 — светло;
3 — полутень;
4 — тень/глубокая тень;
5 — темно.

M — увлажненность субстрата на его поверхности:

1 — сухая поверхность; эпифиты ломкие;
2 — влажный (древесина; кора влажные на ощупь);
3 — влажный; как губка;
4 — влажный; с пленкой воды на поверхности;
5 — рядом с тающим снегом (для нивальных видов).

So — контакт с почвой:

1 — частично погружен в почву;
2 — имеется прямой;
3 — имеется частично;
4 — нет непосредственного контакта до 1 м;
5 — контакта нет (кора стоящего дерева).

Поле для отметки положения спороношения на субстрате в виде полусферы.

Поле «Er» для обозначения ошибки при заполнении полей.

Номер образца.

При сборе образцов в поле на коробке отмечали лишь полевой номер, а всю информацию о субстрате вносили в полевой дневник. После окончания экспедиционного выезда листы дневника сканировали и автоматически распознавали с помощью специально разработанного скрипта. Результаты распознавания проверяли на предмет явных ошибок распознавания, дополняли рукописными примечаниями (например, о породе дерева) и вносили в единую базу данных (см. ниже).

4.3. Метод влажных камер

4.3.1. Сбор субстратов для влажных камер

Для постановки опытов с влажными камерами отбирали три типа субстратов: лиственный опад, гнилую древесину и кору живых деревьев (Табл. 2). Каждую пробу собирали в отдельный пакет из крафтовой бумаги или конверт из белой бумаги для печати и по возвращении в стационар высушивали при комнатной температуре. В случае с конвертами из обычной бумаги их обычно дополнительно раскрывали для лучшего проветривания, особенно если сбор субстратов осуществляли вскоре после дождя.

Наземный опад собирали с поверхности земли в радиусе 1–2 метров так, чтобы в пробу не попадали живые или недавно опавшие листья. Такие листья во влажной камере очень быстро плесневеют, а потому их наличие крайне нежелательно. Если это было возможно, указывали тип опада: лиственный, хвойный или смешанный. В нескольких случаях также собирали отмершие вайи папоротников.

Гнилую древесину для одной пробы срезали с поверхности одного бревна на протяжении 1–2 метров. Для каждой пробы указывали тип древесины: лиственная или хвойная (в редких случаях вплоть до вида, если его удавалось определить по характеру сохранившихся кусков коры или окружающему растительному сообществу).

Кору живых деревьев на высоте около 1,5 метров от земли срезали канцелярским или перочинным ножом понемногу со всех сторон ствола таким образом, чтобы по возможности не задеть живые ткани растения. Для каждой пробы указывали вид дерева/кустарника/лианы.

4.3.2. Постановка влажных камер

При постановке влажных камер фрагменты субстрата из одной пробы равномерно раскладывали на дно стеклянной чашки Петри, покрытое одним или двумя слоями фильтровальной бумаги, таким образом, чтобы фрагменты закрывали максимальную площадь поверхности, но не сильно перекрывали друг друга. На крышку каждой чашки приклеивали этикетку с номером камеры и типом субстрата.

Субстраты заливали дистиллированной водой и спустя сутки проводили измерение кислотности среды. Для этого при помощи пластикового шприца водную вытяжку из камеры переносили в пробирку и измеряли значение pH погружным электродом pH-метра «Аквилон pH-420». Перед каждым новым измерением шприц, пробирку и электрод pH-метра омывали дистиллированной водой и промакивали фильтровальной бумагой. Излишки воды в чашке, если они оставались после измерения кислотности, сливали во избежание гниения субстрата.

Время инкубации субстратов составляло минимум 3 месяца. Каждые 7–10 дней проводили осмотр камер. Все наблюдения заносили в бумажный протокол. Отмечали наличие любых следов жизнедеятельности миксомицетов: плазмодиев или их следов, созревающих или созревших спороношений, склероциев. Созревшие спороношения собирали и монтировали в спичечные коробки так же, как и в случае с полевыми образцами.

Табл. 2. Субстраты, использованные для выявления миксомицетов методом влажных камер.

Тип субстрата		Места сбора (пробные площади)	Число камер
Кора живых деревьев, кустарников и лиан			523
1	<i>Abies holophylla</i>	12, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30	60
2	<i>Abies nephrolepis</i>	13, 34	10
3	<i>Acer mandshuricum</i>	11	5
4	<i>Acer mono</i>	69	5
5	<i>Acer tegmentosum</i>	10	5
6	<i>Acer ukurunduense</i>	34	5
7	<i>Actinidia arguta</i>	17, 20, 24, 27, 64	20
8	<i>Alnus hirsuta</i>	7	10
9	<i>Aralia mandshurica</i>	36	5
10	<i>Betula davurica</i>	60	5
11	<i>Betula lanata</i>	14	5
12	<i>Betula platyphylla</i> (= <i>B. mandshurica</i>)	22	5
13	<i>Betula schmidtii</i>	8, 33	10
14	<i>Carpinus cordata</i>	49	5
15	<i>Cerasus sargentii</i> (= <i>C. sachalinensis</i>)	18	5
16	<i>Chosenia arbutifolia</i>	2, 7, 11, 17, 39, 52, 62, 69, 72	55
17	<i>Fraxinus mandshurica</i>	21, 54, 58	15
18	<i>Juglans mandshurica</i>	16, 32, 44, 49, 52, 54, 69	30
19	<i>Juniperus davurica</i>	67	5
20	<i>Kalopanax septemlobus</i>	8, 37, 56, 64	20
21	<i>Ligustrina (Syringa) amurensis</i>	32	5
22	<i>Lonicera maackii</i>	69	5
23	<i>Maackia amurensis</i>	31, 46	10
24	<i>Malus mandshurica</i>	59	5
25	<i>Phellodendron amurense</i>	5, 16, 39, 69, 73	30
26	<i>Pinus koraiensis</i>	5, 24, 28, 30, 50, 71	30
27	<i>Populus maximowiczii</i>	39, 44, 53, 72, 73	21
28	<i>Quercus mongolica</i>	3, 10, 14, 15, 19, 21, 22, 33, 38, 59	85
29	<i>Taxus cuspidata</i>	35	5
30	<i>Tilia amurensis</i>	12, 23, 66	15
31	<i>Tilia mandshurica</i>	15, 57	10
32	<i>Ulmus japonica</i>	16	5
33	<i>Ulmus laciniata</i>	17	5
34	<i>Vitis amurensis</i>	17, 29, 51, 58	7
Наземный опад		3, 5, 7, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 17, 19, 20, 21, 24, 25, 26, 27, 28, 32, 34, 48, 49, 59, 67	141
Гнилая древесина			55
1	Лиственных пород	5, 7, 10, 11, 14, 15, 16, 55	37
2	Хвойных пород	5, 12, 25, 27	18
Всего:			719

Одним образцом считалась совокупность спороношений одного вида, собранных на протяжении всего периода инкубации из одной камеры. По мере подсыхания камеры опрыскивали водопроводной водой таким образом, чтобы на поверхности субстрата оставалась тончайшая пленка воды.

По прошествии 3 месяцев камеры переставали увлажнять, делая исключение для тех, в которых продолжали развиваться заметные плазмодии, ранее не сформировавшие спороношения. Такие камеры проверяли время от времени до тех пор, пока была такая возможность (основным лимитирующим фактором в данном случае был ежегодный полевой сезон, за время которого камеры успевали полностью высохнуть до возвращения из экспедиций). Через 1–3 месяца после окончания инкубации (то есть обычно перед следующей серией экспериментов) все полностью высохшие камеры проверяли последний раз, после чего остатки субстратов выкидывали, а чашки мыли.

4.4. Картографическая обработка

При работе в поле для ориентации на местности и регистрации точного местоположения точек сбора материала использовали портативные GPS/GLONASS навигаторы Garmin Dakota 20 и Garmin GPSmap 64. Для более удобного планирования ежедневно все записанные точки и маршруты передвижения переносили на портативный ПК в программу SASplanet, позволяющую использовать различные картографические основы, ранее загруженные в память устройства или доступные через Интернет. Наиболее часто использовали топографическую карту OSM OpenTopoMap и спутниковую карту Bing Map, которая позволяла детально визуализировать хвойные массивы в северной части заповедника благодаря съемке в зимний период.

Для наглядной визуализации всех точек сбора (см. Рис. 14) в векторном редакторе подготовили карту заповедника на основе топографических и схематических карт из разных источников, включая картографические и топонимические материалы из «летописей природы». Геопривязку растровой основы и нанесение точек сбора осуществляли с помощью бесплатной программы QGIS 3.28.3. При сравнении биот разных регионов мира для визуализации географического положения изученных территорий (см. стр. 164, Рис. 44) использовали функцию **leaflet** из одноименного пакета в языке программирования R.

4.5. Определение видовой принадлежности

Для определения видовой принадлежности исследовали комплекс морфологических признаков плодовых тел. Для изучения макроскопических признаков строения использовали стереомикроскопы ScienOPSP30-C, МБС-9, МБС-10, Leica M 80 (с фотонасадкой Leica IC 80 HD), Zeiss Stemi 2000-C, Zeiss SteREO Discovery.V20 (с фотонасадкой Zeiss AxioCam MRc 5) и Zeiss

Axio Zoom.V16 (с фотонасадкой ZEISS AxioCam 712 color). Изучение микроскопических признаков проводили с использованием микроскопов ScienOp BP-52, Leica D500, Микромед 3, Вар. 3 LED M (с фотонасадкой E3CMOS06300) и Zeiss Axio Imager A1 (с фотонасадкой Zeiss AxioCam MRc 5). Временные препараты различных частей плодовых тел готовили в 4% растворе КОН. В некоторых случаях для сохранения возможности повторного изучения также готовили полупостоянные препараты в лактофеноле. Ультраструктурные особенности поверхности спор, капиллиция и перидия исследовали при помощи сканирующих электронных микроскопов CamScan S-2 (Cambridge Instruments), JSM-6380LA, JSM-6390LA (JEOL) и Quattro S (Thermo Fisher Scientific). Перед изучением образцов под сканирующим электронным микроскопом их фиксировали на специальных столиках при помощи лака для ногтей и полностью высушивали на воздухе. Напыление металлов (Au-Pd либо Cu) производили в атмосфере Ar или остаточного воздуха при помощи ионнораспылительных установок (IB-3 Ion Coater (EIKO) и других).

При определении видовой принадлежности использовали новейший из доступных определитель «Les Mухомycetes» (Poulain et al., 2011), а также базу данных, содержащую иллюстрации и переведенные на русский язык описания из литературы для более чем 1000 видов миксомицетов. Полное перечисление источников, включенных в БД, не представляется возможным в рамках данной работы; достаточно ограничиться тем, что она включает описания из классических монографий (Martin, Alexopoulos, 1969, Новожилов, 1993, Ing, 1999) и из более чем 400 монографий и статей отечественных и зарубежных авторов. В ходе выполнения работы базу регулярно дополняли новыми описаниями.

4.6. Хранение и обработка данных

В ходе работы для более удобного хранения и обработки полученной информации была создана база данных (БД) в формате .xlsm (Microsoft Excel с поддержкой макросов) следующей структуры:

- Лист «**INFO**». Технический лист с объяснением структуры БД и полями, используемыми при автоматической генерации сводной таблицы (см. лист «**megatable_all**»).
- Лист «**list_of_field_locations**». Служит для записи информации о точках сбора материала. Содержит столбцы:

Field_locations	Номер точки сбора
GPS-position	GPS-координаты точки
Veg_type	Тип растительности
Characteristics	Краткая характеристика растительного сообщества
Loc_Notes	Примечания, например, о старой или временной нумерации точек, использованной в полевых дневниках или иных источниках

- Лист «**field_specimens**». Служит для записи информации об образцах, собранных в полевых условиях. Содержит столбцы:

Number	Уникальный номер записи в БД в формате «FB_fs_XXXX»
Old_number	Ранее использованные полевые номера
Herb_num	Номер в гербарной коллекции МУХ или LE
Field_locations	Номер точки сбора
Day	Дата сбора
Genus	Результат определения рода
cf.	Пометка cf. для образцов, в правильности определения которых есть сомнения
Species	Результат определения вида
Variety	Результат определения разновидности
Substrate	Тип субстрата (wood, bark, litter и т.д.)
Wood_type	Тип гнилой древесины (для этого и следующих девяти параметров местообитания см. пояснения выше в расшифровке полевого дневника, стр. 51)
Host	Тип субстрата по происхождению (хвойный, лиственный и т.д.)
Host_note	Уточнение типа субстрата (например, порода дерева)
Deg_of_dec	Степень разложения древесины
Kind	Тип гнили (белая или бурая)
Bark	Тип коры
Exposition	Освещенность
Position	Положение на субстрате
Moist	Влажность
Soil	Контакт с почвой
Collector	Сборщик
Identify	Автор определения
Photo	Пометки о наличии фотографий образцов
Notes	Любые пометки и комментарии, например, к определению образца
Analysis	Технический столбец для фильтрации записей в БД

- Лист «**list_of_moist_chambers**». Служит для записи о субстратах, собранных для постановки влажных камер. Содержит столбцы:

Numb_mc	Номер влажной камеры в формате «mcn_XXX»
Field_locate	Номер точки сбора
Substrate	Тип субстрата (wood, bark, litter и т. д.)
Host	Тип субстрата по происхождению (хвойный, лиственный и т. д.)
Host_note	Уточнение субстрата (например, порода дерева)
Deg_of_dec	Степень разложения древесины
Old_number	Другие ранее использованные номера камеры
pH	Значение кислотности субстрата
Positive/negative	Для отметки камер, в которых за время инкубации были отмечены хотя бы какие-то следы жизнедеятельности миксомицетов (плодовые тела, плазмодии, склероции)

- Лист «**moist_chamber_specimens**». Служит для записи информации об образцах, собранных во влажных камерах. Содержит столбцы:

Number	Уникальный номер записи в БД в формате «FB_mc_XXXX»
numb_mc	Номер влажной камеры в формате «mcn_X»
Herb_num	Номер в гербарной коллекции МУХ или LE
old_n_mc	Другие ранее использованные номера камеры
Genus	Результат определения рода
cf.	Пометка cf. для образцов, в правильности определения которых есть сомнения
Species	Результат определения вида
Variety	Результат определения разновидности
Day	Дата сбора образца
Time_germ (days)	Дни после постановки камеры, в которые обнаруживали созревшие плодовые тела (от 1 до 90, иногда и более)
Photo	Пометки о наличии фотографий образцов
Note	Любые пометки и комментарии, например, к определению образца
Setting	Технический столбец, содержащий дату и номер постановки для поиска необходимого протокола или остатков субстратов
Analysis	Технический столбец для фильтрации записей в БД
Collector	Сборщик
Identify	Автор определения

- Лист «**megatable_all**». Сводная таблица, содержащая все данные из всех перечисленных выше листов. Служит для простой и быстрой фильтрации и анализа всего массива данных. Генерируется автоматически по запросу пользователя при помощи макроса:

Sub Megatable_new()

```
' На первом листе INFO есть шаблоны для сборной строки для fc и mc
' Открываем первый лист INFO
Sheets("INFO").Select
'Растягиваем шаблонные строки на нужную длину
'В ячейках m6 и aуб - число заполненных строк, посчитанное на соответствующих листах
[g9:aq9].Resize([m6]).FillDown
[as9:cc9].Resize([ay6]).FillDown
'Переходим на лист megatable_all и стираем все предыдущие итерации
Sheets("megatable_all").Select
Cells.Select
Range("A1").Activate
Application.CutCopyMode = False
Selection.ClearContents
Selection.Borders(xlDiagonalDown).LineStyle = xlNone
Selection.Borders(xlDiagonalUp).LineStyle = xlNone
Selection.Borders(xlEdgeLeft).LineStyle = xlNone
Selection.Borders(xlEdgeTop).LineStyle = xlNone
Selection.Borders(xlEdgeBottom).LineStyle = xlNone
Selection.Borders(xlEdgeRight).LineStyle = xlNone
Selection.Borders(xlInsideVertical).LineStyle = xlNone
Selection.Borders(xlInsideHorizontal).LineStyle = xlNone
With Selection.Interior
    .Pattern = xlNone
    .TintAndShade = 0
    .PatternTintAndShade = 0
End With
' Вставляем заголовки таблицы
Sheets("INFO").Select
Range("A7:CC7").Select
Application.CutCopyMode = False
Selection.Copy
```

```

Sheets("megatable_all").Select
Range("A1").Select
ActiveSheet.Paste
' Выделяем весь заполненный массив по fc и копируем его
Sheets("INFO").Select
Range("g9").CurrentRegion.Select
Selection.Copy
' Переходим на лист, где будет сводная таблица и вставляем массив
Sheets("megatable_all").Select
Range("a2").Select
Selection.PasteSpecial Paste:=xlPasteValues, Operation:=xlNone, SkipBlanks _
:=False, Transpose:=False
' Возвращаемся в начало, выделяем весь заполненный массив по mc и копируем его
Sheets("INFO").Select
Range("as9").CurrentRegion.Select
Application.CutCopyMode = False
Selection.Copy
' Переходим на лист, где будет сводная таблица и вставляем массив
Sheets("megatable_all").Select
ActiveSheet.Range("a1").End(xlDown).Offset(1, 0).Select
Selection.PasteSpecial Paste:=xlPasteValues, Operation:=xlNone, SkipBlanks _
:=False, Transpose:=False
' Добавляем фильтр по столбцам
Sheets("megatable_all").Select
Columns("A:AK").Select
Selection.AutoFilter

End Sub

```

- Лист «**herbar_labels**». Служит для автоматического формирования гербарных этикеток (до 21 шт. за один раз). Предусмотрена возможность автоматического заполнения диапазона гербарных номеров, начиная с какого-то конкретного, либо ручного ввода гербарных номеров (например, для заполнения оставшегося места на листе, либо для печати двух одинаковых этикеток).

После заполнения полей с гербарными номерами этикетки формируются автоматически, используя информацию с листа «**megatable_all**» (необходимо обновлять сводную таблицу перед генерацией этикеток в случае, если на любой из основных рабочих листов вносили изменения, касающиеся образцов, для которых создаются этикетки).

Этикетка включает гербарный номер, отметку о методе получения образца (полевой сбор или влажные камеры), дате и месте сбора, включая краткую характеристику биотопа и субстрата. При необходимости, сформированные этикетки можно редактировать в ручном режиме, используя функцию «копировать — вставить только значения» для всей этикетки.

Готовый лист с этикетками автоматически именуется и сохраняется в виде файла в формате pdf в той же директории, что и файл БД.

Функционал листа обеспечивается в основном формулами, а также набором небольших макросов (заполнение географического положения из шаблонов; заполнение диапазона гербарных номеров, начиная с заданного; сохранение заданной области в файл pdf).

4.7. Статистическая обработка результатов

При сборе материала и наполнении базы данных за одну учетную единицу принимали колонию плодовых тел одного вида, образовавшихся предположительно из одного плазмодия.

Для анализа полученных данных использовали программу Microsoft Excel и язык программирования R в графическом интерфейсе RStudio, включая дополнительные пакеты к нему.

Уровень доминирования в изученных сообществах оценивали с помощью индекса Симпсона, определяемого по формуле:

$$D = \sum p_i^2$$

(где p_i — относительное обилие каждого вида) и варьирующего в пределах от 0 (доминирование отсутствует) до 1 (абсолютное доминирование); а уровень разнообразия — с помощью индекса Шеннона, определяемого по формуле:

$$H = - \sum p_i \ln p_i$$

(где p_i — относительное обилие каждого вида). Индекс Шеннона не имеет верхнего предела значений и возрастает как при увеличении числа видов, так и при увеличении равенства между ними по числу образцов.

Для оценки степени выявленности видового разнообразия использовали пакет **iNEXT**, который на основании построения кривых накопления видового богатства позволяет делать прогнозы об ожидаемом количестве видов на исследуемой территории. Нами были рассчитаны подобные оценки в отдельности для полевых сборов и для образцов, полученных методом «влажных камер».

Для сравнения степени сходства видового разнообразия в ходе работы использовали коэффициент несходства Брея-Кертиса, определяемого по формуле:

$$BC_d = \frac{\sum |x_i - x_j|}{\sum (x_i + x_j)},$$

где x_i и x_j — обилия вида n в сравниваемых наборах данных i и j (субстратах, сообществах, регионах и т. д.). Значение индекса несходства Брея-Кертиса варьирует в пределах от 0 до 1, где 0 означает, что в сравниваемых наборах данных присутствуют одинаковые виды (или другие таксоны) с одинаковыми обилиями, а 1 означает, что наборы данных полностью отличаются по видовому составу.

Для построения дендрограмм (см. Рис. 43, 45–49) использовали матрицы несходства Брея-Кертиса и метод Варда. Несмотря на то, что этот метод кластеризации давал не самые высокие значения кофенетической корреляции, он был выбран из-за механизма своей работы: оценки

внутригрупповых дисперсий в кластерах. Остальные же часто применяемые методы кластеризации (метод ближайшего соседа, метод невзвешенного попарного среднего и др.) оценивают расстояния между соседними кластерами.

Для оценки стабильности кластеризации рассчитывали поддержку ветвей бутстреп: AU (approximately unbiased p-value); при этом для получения статистически значимых AU для каждой кластеризации проводили 1 000 000 итераций. Все этапы кластеризации выполняли, используя пакет **pvc** **clust**.

Ординацию методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS) (см. Рис. 39, 42, 43, 45–47) строили при помощи функции **metaMDS** из пакета **vegan**. Вектора и изолинии внешних предикторов рассчитывали, используя функции **envfit** и **ordisurf** из того же пакета. Финальный вариант ординации визуализировали при помощи функции **ggplot** из пакета **ggplot2**.

Для поиска оптимальной модели, включающей внешние предикторы, которые в итоге визуализировали в виде векторов на ординации, использовали функцию **bioenv** из пакета **vegan**. Механизм её работы основан на попарном сравнении матрицы расстояний между сопоставляемыми объектами, основанной на биологических переменных (био-матрицы), с матрицами, основанными на всех возможных комбинациях внешних предикторов (env-матрицами), и поиске такой комбинации предикторов, при которой Мантеловская корреляция этих двух матриц будет максимальной. Количество env-матриц согласно правилам комбинаторики равняется $2^p - 1$, где p — количество внешних предикторов. Для проверки и подтверждения статистической значимости самого значения Мантеловской корреляции выполняли 500 итераций процедуры BioEnv, каждый раз пермутируя био-матрицу. В качестве внешних предикторов при сравнении видового состава миксомицетов в разных регионах мира были взяты широта и долгота, а также 19 биоклиматических переменных WorldClim2 (Fick, Hijmans, 2017; <https://www.worldclim.org/>). Таким образом, в ходе процедуры BioEnv генерировалось $2^{21} - 1 = 2097151$ env-матрица с разными сочетаниями этого 21 предиктора. Загрузку GeoTIFF растров биоклиматических переменных и извлечение из них конкретных значений для каждой географической точки осуществляли при помощи функций **getData** и **extract** из пакета **raster**.

График, показывающий число видов миксомицетов, общих для нескольких изученных типов растительности (см. стр. 158, Рис. 40), строили с помощью функции **upset** из пакета **UpSetR**.

ГЛАВА 5. ИССЛЕДОВАННЫЕ СУБСТРАТЫ

Миксомицеты являются эволюционно успешной группой амебоидных протистов, насчитывают более 1000 видов и распространены практически повсеместно в наземных экосистемах. Показано, что в почве они являются доминирующей группой простейших (Stephenson et al., 2011). Несмотря на это, исследования качественного и количественного состава миксомицетов непосредственно в почве крайне немногочисленны и имеют существенные ограничения. В случае с выделением миксомицетов из почвы в культуру на питательные среды основное ограничение состоит в том, что лишь небольшая часть видов хорошо поддается культивированию (главным образом это представители порядка Physarales) (Wrigley de Basanta, Estrada-Torres, 2022), а среди тех, что поддаются, далеко не все формируют плодовые тела, и их видовая идентификация возможна лишь с применением молекулярных методов (см., например, Shchepin et al., 2017). В случае же с метагеномными исследованиями ограничениями являются дороговизна метода и недостаточная наполненность баз эталонных последовательностей, позволяющих соотнести выявленные в почве частичные последовательности ДНК с реально существующими видами миксомицетов.

Традиционные же методы изучения миксомицетов базируются на исследовании различных субстратов растительного происхождения в полевых условиях или с использованием метода влажных камер. Приходится также констатировать, что в настоящее время к выявлению взаимосвязей с субстратами определенных типов сводятся исследования экологии миксомицетов (Novozhilov et al., 2022). Однако живые или мертвые растения и их фрагменты не являются для миксомицетов непосредственным источником питательных веществ так, как, скажем, для грибов; известно, что миксомицеты – хищники и питаются микроорганизмами: бактериями, одноклеточными водорослями и грибами (Keller et al., 2022). Поэтому их связь с растительными субстратами по всей видимости является не прямой, а лишь косвенной. Прямые же взаимодействия сообществ миксомицетов с сообществами их жертв давно постулируются, но остаются почти совершенно не изученными. Во многом это объясняется сложностью одновременного исследования сообществ миксомицетов и микроорганизмов самого по себе и тем более в достаточной для выявления закономерностей выборке. В самое последнее время наконец намечается прогресс в изучении подобных биотических взаимодействий благодаря возможностям, предоставляемым современными методами метагеномного анализа сообществ (Gao et al., 2022).

Несмотря на вышесказанное, следует отметить, что и в вопросе экологии миксомицетов в традиционном ее понимании (которую в терминологическом плане правильнее было бы сузить до «исследования субстратной приуроченности») остается много неясного, и дальнейшие работы в этом направлении, безусловно, не теряют своей актуальности.

В диссертационной работе были использованы классические методы исследования миксомицетов: сборы в полевых условиях и метод влажных камер. В поле исследовали все основные доступные типы субстратов: гнилые растительные остатки разных видов (мертвостойные и валежные бревна, пни, крупные и мелкие ветки и т. д.), кору живых деревьев, наземный опад и поверхность живых травянистых растений, причем чаще всего спорокарпы находили на гнилой древесине (Рис. 21). Единожды плодовые тела были обнаружены непосредственно на почве (в действительности, на поверхности крупного песка был обнаружен плазмодий, переходящий к спороношению, который образовал зрелые спорангии уже в условиях стационара), однако это было скорее исключением, подтверждающим правило. В другой раз плазмодий был обнаружен и вовсе на голой поверхности камня (Рис. 22), однако в этот раз попытка получить из него плодовые тела потерпела неудачу.

При исследовании в поле никакого дополнительного оборудования (например, портативного рН-метра) не использовали, и учитываемые характеристики субстрата



Рис. 21. Эталии *Fuligo septica* (на переднем плане) на крупном валежном стволе пихты.



Рис. 22. Плазмодий миксомицета на влажной поверхности камня близ места выхода подземного ключа.

ограничивались теми, которые отражены в полевом дневнике (см. Главу 4, стр. 51). Напротив, для 95% субстратов, использованных для постановки влажных камер (опада, древесины и коры живых древесных растений), в лабораторных условиях измеряли кислотность (рН) — показатель, регистрируемое значение которого практически не подвержено влиянию субъективного восприятия исследователя.

Для образцов гнилой древесины также указывали, какой породы эти растительные остатки — хвойной или лиственной; однако вплоть до вида источник древесины определить не удавалось из-за высокой степени её разложения и высокого разнообразия древесных растений на изучаемой территории.

Опад же даже в пределах более-менее однородного растительного сообщества мог сильно различаться по составу от места к месту, включая большее или меньшее количество опавших листьев деревьев и кустарников разных видов, остатков травянистых растений, шишек, соцветий, плодов и т.д. В смешанных же растительных сообществах даже разделение опада на три категории (лиственный / хвойный / смешанный) зачастую было затруднительным, и оно неизбежно привело бы к сложности анализа результатов и неоднозначности любых выводов. Именно по причине чрезвычайной гетерогенности данного типа субстрата, для образцов опада никакие характеристики кроме места сбора не учитывали. В качестве исключения можно упомянуть образцы опада с пробной площади №67, который практически на 100% состоял из опавшей хвои можжевельника даурского.

Наконец, наибольшее внимание было уделено исследованию коры живых деревьев, кустарников и лиан. Во-первых, это объяснялось чрезвычайным богатством дендрофлоры юго-западного Приморья, отличающим его от подавляющего большинства других ранее исследованных территорий в России. Во-вторых, это объяснялось тем, что при исследовании кортикулоидных (обитающих на коре) миксомицетов, источник субстрата возможно указать вплоть до вида, что позволяет в дальнейшем до определенной степени экстраполировать полученные результаты, например, предполагать, что если какой-то вид миксомицетов обнаружен на коре *Abies holophylla* в Приморье, то его ареал включает по меньшей мере весь естественный ареал *A. holophylla* (см. стр. 32, Рис. 11). Кроме того, помимо измерения кислотности коры при необходимости можно учитывать иные параметры: текстуру коры, её водоудерживающие свойства, химический состав и т. д., которые, насколько можно предполагать, являются более или менее единообразными во всяком случае для одновозрастных растений соответствующего вида на территории всего ареала.

Ранее специальных работ, посвященных исследованию кислотности коры дальневосточных пород деревьев никогда не проводилось. Отрывочные сведения на эту тему обнаруживаются в работах, посвященных кортикулоидным миксомицетам Финляндии, в том числе из Ботанического сада Хельсинки (Härkönen, 1977), эпифитным лишайникам на *Chosenia arbutifolia* в Республике Бурятия (Харпухаева, 2017), грибным сообществам и их ферментативной активности на коре *Pinus koraiensis* (Wei et al., 2021) и даже влиянию сернистого газа и предварительной обработки абсцизовой кислотой на физиологическую восприимчивость и нарушение роста у хвойных саженцев (Lee, Kim, 1994) (Табл. 3). Интересно отметить, что по данным исследователей рН коры кедр (*P. koraiensis*) повышается по мере её разложения (Wei et al., 2021).

Табл. 3. Кислотность коры некоторых дальневосточных пород деревьев по литературным данным.

Порода дерева	рН	Источник данных
<i>Abies holophylla</i>	5,29	Lee, Kim, 1994
<i>Chosenia arbutifolia</i>	5,96–6,81	Харпухаева, 2017
<i>Pinus koraiensis</i>	4,9	Lee, Kim, 1994
<i>Pinus koraiensis</i>	5,36–5,47 ^[1]	Wei et al., 2021
<i>Taxus cuspidata</i>	3–5	Härkönen, 1977
<i>Taxus cuspidata</i>	4,94	Lee, Kim, 1994
^[1] Для приготовления водной вытяжки использовали соотношение коры к воде 1:25		

Химический состав коры дальневосточных деревьев, напротив, гораздо чаще становился предметом изучения, в особенности у исследователей из Кореи и Китая (например, Mao et al., 1999, Li et al., 2010, Zhou et al., 2018, Tian et al., 2022). Однако поскольку мы в нашей работе химические факторы не регистрировали и не подвергали анализу, здесь ограничимся лишь кратким упоминанием исследования И. А. Шретера (1972), который вместе с коллегами подверг хотя бы предварительному химическому изучению 612 видов растений из заповедника «Кедровая Падь» (75% от известной на тот момент флоры). И хотя чаще анализировался состав листьев, ветвей или цветков, в составленном списке обнаруживаются и некоторые сведения по химическому составу коры деревьев и кустарников, использованных в нашей работе (Табл. 4).

Табл. 4. Химический состав коры некоторых видов деревьев и кустарников «Кедровой Пади». Все данные (в том числе в сносках) приводятся по работе А. И. Шретера (1972)

Растение	Результаты анализов					
	алкалоиды	сердечные гликозиды	сапонины	флавоноиды	кумарины	дубильные вещества
<i>Acer mandshuricum</i>	НД	НД	НД	НД	НД	НД ^[1]
<i>Acer mono</i>	0	0	НД	НД	НД	+ ^[2]
<i>Acer tegmentosum</i>	НД	НД	НД	+++	НД	+
<i>Acer ukurunduense</i>	+, ++	+++	сл.	+++	НД	НД
<i>Aralia mandshurica</i>	+	НД	НД	НД	НД	НД
<i>Betula davurica</i>	0	0	НД	НД	НД	НД
<i>Betula schmidtii</i>	0	+++	НД	НД	НД	НД
<i>Cerasus sachalinensis</i> ^[3]	0	+++	НД	НД	НД	НД
<i>Chosenia arbutifolia</i>	0, +	+++	НД	+++	+	НД
<i>Fraxinus mandshurica</i>	0,01–0,046%	НД	НД	НД	+ ^[4]	НД
<i>Juniperus davurica</i>	0	НД	НД	0	+	НД
<i>Kalopanax septemlobus</i> ^[5]	0	0	+	0	НД	НД
<i>Lonicera maackii</i>	0	0	НД	НД	НД	0
<i>Maackia amurensis</i>	0,45%	НД	НД	НД	НД	НД
<i>Populus maximowiczii</i>	+	НД	НД	+	НД	НД
<i>Quercus mongolica</i>	0	НД	НД	НД	НД	+ ^[6]
<i>Syringa amurensis</i>	НД	НД	0	НД	0	НД
<i>Taxus cuspidata</i>	НД	НД	НД	+++	НД	НД

НД — анализ не проводили, 0 — соединения не обнаружены, + — соединения обнаружены, количество знаков + указывает на их обилие, сл. — следовые количества, сомнительный результат анализа.

^[1] Кора содержит 3,09% дубильных веществ, большая часть из которых, по-видимому, представлена *ацертанином*

^[2] Кора содержит 5,03% дубильных веществ, большую часть которых составляет *ацертанин*

^[3] Из коры выделены пироновые производные: *генкванин* и *сакуранин*

^[4] Кора содержит кумарин *фраксинол*

^[5] Из коры стволов и корней выделено 2 сапонины: *калосапонин* и *калотоксин*, содержащие *тритерпен* и *хедерагенин*

^[6] Кора содержит 10,7% дубильных веществ

Итак, для исследования методом влажных камер были отобраны образцы коры 34 видов растений: деревьев, кустарников и лиан. Далее приводится их краткая характеристика с использованием литературных данных и собственных наблюдений (см. также Рис. 23–29), а также указываются места сбора образцов (номера пробных площадей см. на стр. 54 в Табл. 2). Порядок семейств и латинские названия растений приводятся в соответствии с классической монографией «Сосудистые растения советского Дальнего Востока» (Харкевич, 1985–1996).

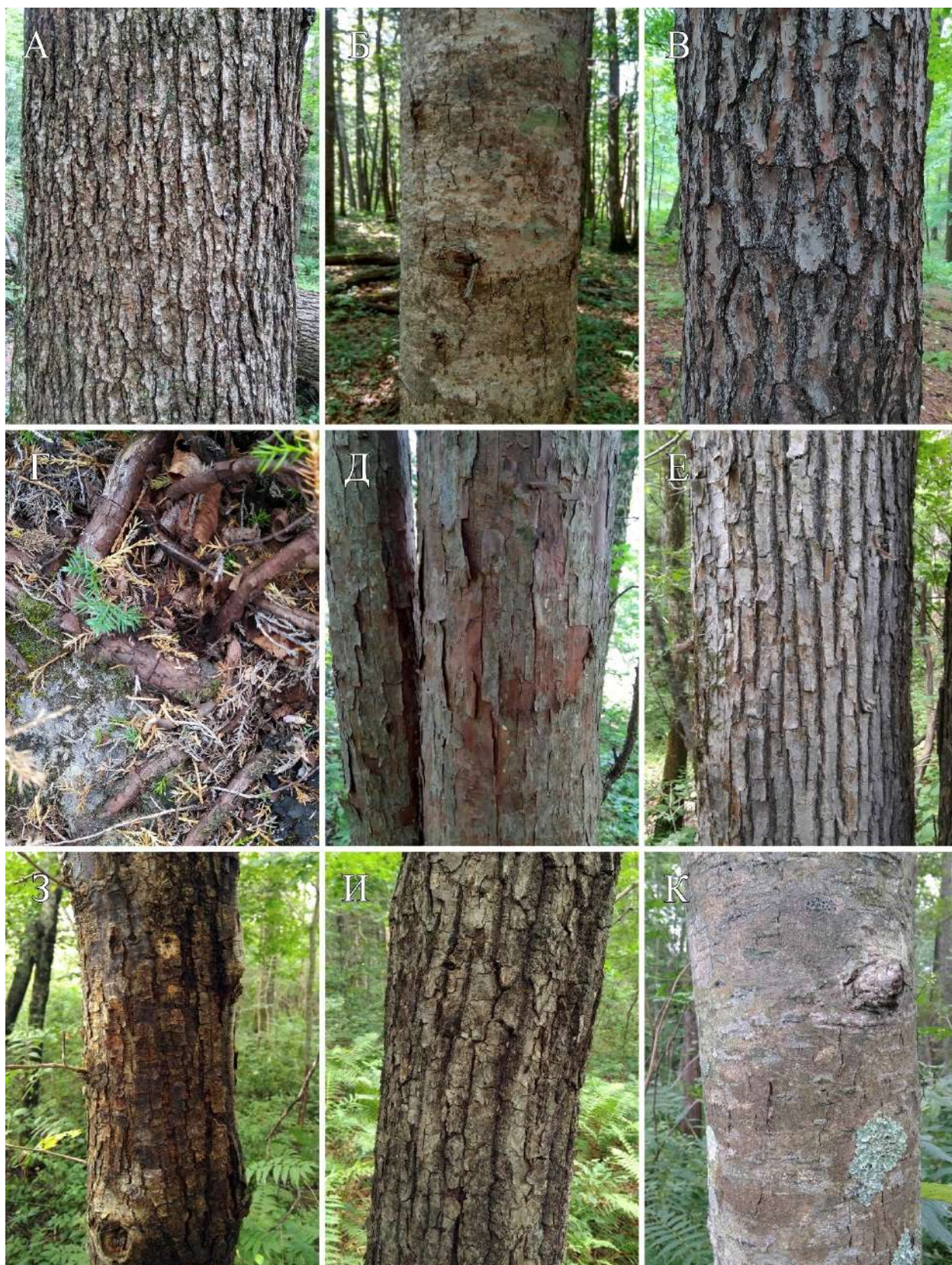


Рис. 23. Кора исследованных пород деревьев, кустарников и лиан. А – пихта цельнолистная (*Abies holophylla*), Б – пихта белокорая (*Abies nephrolepis*), В – сосна корейская (*Pinus koraiensis*), Г – можжевельник даурский (*Juniperus dahurica*), Д – тис остроконечный (*Taxus cuspidata*), Е – ильм японский (*Ulmus japonica*), З – ильм разрезной (*Ulmus laciniata*), И – дуб монгольский (*Quercus mongolica*), К – ольха волосистая (*Alnus hirsuta*).



Рис. 24. Кора исследованных пород деревьев, кустарников и лиан. А – берёза даурская (*Betula davurica*), Б – берёза шерстистая (*Betula lanata*), В – берёза плосколистная (*Betula platyphylla*), Г – берёза Шмидта (*Betula schmidtii*), Д – граб сердцелистный (*Carpinus cordata*), Е – орех маньчжурский (*Juglans mandshurica*), З – чозения толокнянколистная (*Chosenia arbutifolia*), И – тополь Максимовича (*Populus maximowiczii*), К – актинидия острая (*Actinidia arguta*).



Рис. 25. Кора исследованных пород деревьев, кустарников и лиан. А – липа амурская (*Tilia amurensis*), Б – липа маньчжурская (*Tilia mandshurica*), В – вишня Саржента, в. сахалинская (*Cerasus sargentii*), Г – яблоня маньчжурская (*Malus mandshurica*), Д – маакия амурская (*Maackia amurensis*), Е – клён маньчжурский (*Acer mandshuricum*), З – клён мелколистный (*Acer mono*), И – клён зеленокорый (*Acer tegmentosum*), К – клён желтый (*Acer ukurunduense*).

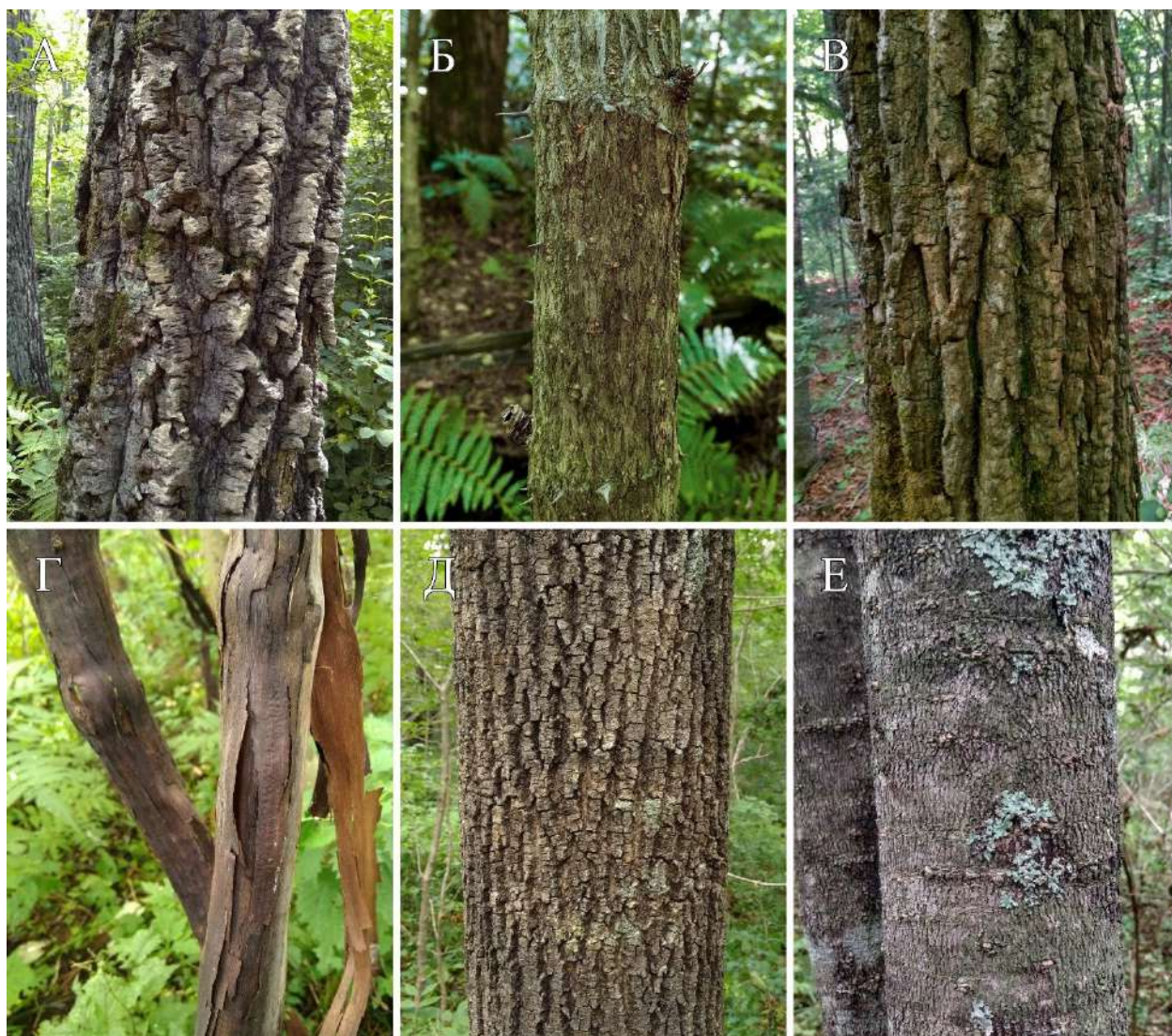


Рис. 26. Кора исследованных пород деревьев, кустарников и лиан. А – бархат амурский (*Phellodendron amurense*), Б – аралия высокая (*Aralia elata*), В – калопанакс семилопастный, диморфант (*Kalopanax septemlobus*), Г – виноград амурский (*Vitis amurensis*), Д – ясень маньчжурский (*Fraxinus mandshurica*), Е – трескун амурский, сирень амурская (*Ligustrina amurensis*).

Семейство Pinaceae Lindl. — Сосновые

Abies holophylla Maxim. — Пихта цельнолистная, пихта черная

Наиболее характерное хвойное дерево как для заповедника, так и для всего крайнего юга Приморья (Нечаева, 1972), образует чернопихтово-широколиственные леса (чернопихтарники). В заповеднике нередко встречаются деревья 80–100 см в диаметре, а отдельные экземпляры в верховьях реки Кедровой достигают диаметра на высоте груди 1,5–2 м и возраста 400–500 лет (Васильев и др., 1984). Кора темно-серая, твердая, продолговато-трещиноватая (Рис. 23, А). Образцы собраны в верхней части бассейна р. Кедровой и на склонах Сухореченского хребта северной экспозиции.

Abies nephrolepis (Trautv.) Maxim. — Пихта белокорая

В составе пихтово-еловых лесов пихта белокорая широко распространена по Сихотэ-Алиню в пределах абсолютных высот 600–800 и 1100–1300 м (Васильев, Флягина, 1982). В «Кедровой Пади», напротив, встречается сравнительно редко. Кора светло-серая, твердая, практически гладкая, с многочисленными смоляными желваками (Рис. 23, Б). Образцы собраны в двух местах: близ устья ключа Первого Золотого в средней части поймы р. Кедровой, где насаждения пихты белокорой представлены молодыми деревьями, не выходящими в первый ярус и близ вершины г. Угловой на участке белопихтово-широколиственного леса со значительным участием нескольких видов кленов и берёз и единичных кедров.

Pinus koraiensis Siebold & Zucc. — Сосна корейская, кедр корейский

По распространению в заповеднике занимает второе место после *Abies holophylla* среди хвойных пород, однако доминирующей роли практически не играет (Нечаева, 1972). Как и пихта, сильно пострадала в результате систематических рубок и пожаров в конце XIX – начале XX века и сохранилась, прежде всего, в центральной части заповедника. В северной части заповедника есть также участок немногим более 40 га с искусственными посадками кедра, точный возраст которых в литературе обнаружить не удалось, однако он, по-видимому, не превышает 30–40 лет. Кора темно-серая, на сломе красноватая, крупночешуйчатая и легко разламывающаяся на пластинки неправильной формы (Рис. 23, В). Образцы собраны в средней и верхней части бассейна р. Кедровой на участках чернопихтово-широколиственных лесов.

Семейство Cupressaceae Bartl. — Кипарисовые

Juniperus davurica Pall. — Можжевельник даурский

Стелющийся вечнозеленый кустарник, известный в заповеднике всего в двух местах: на каменистых россыпях гор Чалбан и Три Сестры (Нечаева, 1972). Кора красновато-коричневая, тонкая и мягкая, отслаивающаяся (Рис. 23, Г). Образцы собраны на одной из вершин хребта Три Сестры, где можжевельник формирует крайне компактное и гомогенное сообщество, тянущееся узкой полосой по каменистому обрывистому гребню.

Семейство Taxaceae S.F. Gray — Тисовые

Taxus cuspidata Siebold & Zucc. ex Endl. — Тис остроконечный

Реликт третичного периода. В заповеднике, как и во всем Приморском крае, редок, разрозненно встречается по северным склонам Сухореченского хребта (Нечаева, 1972). Кора красно-серая, тонкая и мягкая, пластинчатая (Рис. 23, Д). Нами за всё время исследований встречен и собран единожды на крутом северном склоне г. Угловой, близ верховий ключа Большой Михаэлис.

Семейство Ulmaceae Mirb. — Вязовые, или ильмовые

Ulmus japonica (Rehd.) Sarg. — Ильм японский

Часто встречается в заповеднике, иногда достигает высоты 30 м. Собственных растительных формаций не образует, но принимает участие практически во всех типах долинных лесов (Васильев и др., 1984). Вид полиморфный, у крупных экземпляров кора светло-серая, иногда почти беловатая, мягкая, продольно трещиноватая (Рис. 23, Е). Образцы собраны в долине ручья Скалистого.

Ulmus laciniata (Trautv.) Mayr. — Ильм разрезной, ильм горный

Указывается преимущественно для горных ключей (Нечаева, 1972, Васильев и др., 1984), однако нами нередко отмечался в долинах р. Кедровой и других крупных ключей, хотя почти всегда рос разреженно. Легко узнается по густоопушенной, по краю — двоякозубой листовой пластинке. Кора серая, у молодых деревьев почти гладкая, у более старых — средне-трещиноватая (Рис. 23, З). Образцы собраны в долине р. Кедровой в нижнем её течении, вблизи границы заповедника.

Семейство Fagaceae Dumort. — Буковые

Quercus mongolica Fisch. ex Ledeb. — Дуб монгольский

Одна из наиболее распространённых на юге Дальнего Востока широколиственных пород. По данным лесоустройства 1956 года дубняки, образованные дубом монгольским, занимают 61,6% лесопокрытой площади заповедника (Васильев, 1972), однако по своему происхождению в основном являются вторичными: лишь один из восьми описанных в заповеднике типов дубняков (дубняк рододендрово-осочковый) является коренным (Попов, Васильев, 1961). Кора серая, толстая, глубоко трещиноватая (Рис. 23, И). Образцы собраны в девяти местах по всей территории заповедника, включая придолинные участки, склоны различных экспозиций и вершину г. Крестовой (612 м над уровнем моря).

Семейство *Betulaceae* S.F. Gray — Берёзовые

Alnus hirsuta (Spach) Fisch. ex Rupr. — Ольха волосистая, ольха пушистая

Принимает значимое участие в формировании долинных лесов, иногда доминирует в древостое первого яруса (Васильев и др., 1984). Кора серая, практически гладкая, часто покрытая накипными лишайниками (Рис. 23, К). Образцы собраны в долине р. Кедровой в нижнем её течении.

Betula davurica Pall. — Берёза даурская, берёза черная

Часто встречается в заповеднике в составе дубовых (реже — хвойно-широколиственных) лесов (Нечаева, 1972), хотя её участие в древостое первого яруса по нашим наблюдениям обычно не превышает 10%. Кора очень характерная: снаружи серая или темно-серая, внутри буроватая, с возрастом растрескивающаяся на множество участков, каждый из которых состоит из множества тонких слоев бересты (Рис. 24, А). Образцы собраны на склоне юго-западной экспозиции вблизи ручья Скалистого.

Betula lanata (Regel) V. Vassil. — Берёза шерстистая

В заповеднике встречается только в верхнем поясе гор Угловая и Крестовая, произрастает небольшими группами (Нечаева, 1972). Кора светло-серая, отслаивающаяся крупными лоскутами (Рис. 24, Б). Образцы собраны на самой вершине г. Крестовая.

Betula platyphylla Sukacz. — Берёза плосколистная, береза маньчжурская

Часто встречается в заповеднике в составе широколиственных лесов наряду с березой даурской, в некоторых местах доминирует, формируя влажные белоберезники (Васильев и др., 1984). Кора белая, гладкая, на старых стволах — выражено трещиноватая (Рис. 24, В). Образцы собраны на склоне северо-западной экспозиции вблизи центральной (старой) усадьбы заповедника.

Betula schmidtii Regel — Берёза Шмидта, береза железная

Включена в Красную Книгу как вид, находящийся в России на северной границе ареала. Характерное дерево Хасанского района, которое хорошо сохранилось в заповеднике, поскольку в других местах южного Приморья в значительной мере было либо вырублено, либо уничтожено палами. Встречается во многих местах, образуя небольшие рощицы на гребнях, преимущественно среди крупных камней (Нечаева, 1972). Кора совершенно нетипичная для других наших берёз: темно-серая, очень твердая, отслаивающаяся большими толстыми пластинами (Рис. 24, Г). Образцы собраны в двух местах: на узком гребне водораздела между ключами Первым и Вторым Золотистым и на вершине сопки вблизи истока р. Кедровой.

Carpinus cordata Blume — Граб сердцелистный

Встречается повсеместно. В заповеднике является типичным представителем маньчжурской флоры и составляет особый подъярус в хвойно-широколиственных лесах (Нечаева, 1972). Кора серая, обычно тонкая и гладкая, с крупными ромбовидными чечевичками. У старых крупных стволов, встречающихся гораздо реже, кора растрескивается, но остается очень твердой (Рис. 24, Д). Образцы собраны в чернопихтарнике в верхнем течении р. Кедровой неподалеку от устья ключа Еремышина.

Семейство Juglandaceae A. Rich. ex Kunth — Ореховые

Juglans mandshurica Maxim. — Орех маньчжурский

Является постоянным участником долинных лесов, в первую очередь ясеневников и смешанных широколиственных лесов, приходящих на смену чозенникам и тополевам. На некоторых участках достигает значительного участия вместе с бархатом амурским (Нечаева, 1972). Кора серо-черная, контрастная, очень твердая, с глубокими трещинами, идущими нередко под углом (Рис. 24, Е). Образцы собраны в долинных участках преимущественно в северо-западной части заповедника (ключи Карьерный, Скалистый и Козий), а также в верхнем течении р. Кедровой.

Семейство Salicaceae Mirb. — Ивовые

Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts. — Чозения толокнянколистная

Единственный представитель монотипного рода. Вид-пионер, одним из первых заселяющий галечниковые отмели. Нередко соседствует с тополем Максимовича. Одно из самых высоких деревьев Дальнего Востока, высотой до 35–37 м в возрасте 45–50 лет при диаметре 40–45 см (до 150 см и более у перестойных суховершинных экземпляров) (Колесников, 1937). Кора серо-коричневая, толстая, но мягкая, сильно рассеченная вдоль многочисленными трещинами (Рис. 24, З). Образцы собраны в нижнем и среднем течении р. Кедровой, в долинах ключей Скалистого и Козьего.

Populus maximowiczii A. Henry — Тополь Максимовича

Как и чозения, одним из первых заселяет чистые отмели (Васильев и др., 1984, Рис. 27). Также достигает крупных размеров (до 35 м в высоту и до 1,5 м в диаметре). В заповеднике, однако, встречается реже. Кора серо-коричневая, толстая, но мягкая (по текстуре сходная с корой чозении), продольно рассеченная крупными трещинами (Рис. 24, И). Образцы собраны в четырех местах на всем протяжении долины р. Кедровой.

**Семейство Actinidiaceae Hutch. —
Актинидиевые**

Actinidia arguta (Siebold & Zucc.) Planch.
ex Miq. — Актинидия острая

Самая крупная из лиан заповеднике, может достигать 25 м в высоту, поднимаясь в кроны деревьев первого яруса (Харкевич, 1985–1996). Стебель до 18 см в диаметре, кора светло-коричневая, нередко с белым налетом, пластинчатая, мягкая (Рис. 24, К, 28). Образцы собраны в нескольких местах в бассейне р. Кедровой и на северо-западном склоне г. Чалбан.

Семейство Tiliaceae Juss. — Липовые

Tilia amurensis Rupr. — Липа амурская

Обычный участник горных лесов разных типов, в некоторых случаях даже доминирующий в древостое (Васильев и др., 1984). Кора серая, тонкопластинчатая, отслаивающаяся, как бы пергаментная (Рис. 25, А). Образцы собраны в нижней и средней части склона Сухореченского хребта, обращенного к долине р. Кедровой, а также на крутом северо-западном склоне, обращенном в долину ключа Скалистого.

Tilia mandshurica Rupr. — Липа маньчжурская, липа крупнолистная

Встречается реже предыдущего вида (Васильев и др., 1984), нами отмечена лишь в нескольких местах и исключительно в северной части заповедника. Легко отличается от липы амурской по крупным листьям. Кора серая, сходная с корой *T. amurensis*, но нередко более плотная и трещиноватая, напоминающая кору дуба



Рис. 27. Тополь Максимовича в долине горного ключа.



Рис. 28. Крупный экземпляр актинидии острой в заповеднике «Кедровая Падь».

монгольского (Рис. 25, Б). Образцы собраны в двух местах в широколиственных лесах в северной части заповедника.

Семейство Rosaceae Juss. — Розоцветные

Cerasus sargentii (Rehd.) Pojark. — Вишня Саржента, вишня сахалинская

Некрупное дерево, нередко встречается в горных широколиственных лесах заповедника (Нечаева, 1972). Кора темно-серая, тонкая, от почти гладкой до мелкотрещиноватой, с крупными светлыми чечевичками (Рис. 25, В). Образцы собраны на склоне Гаккелевского хребта на водоразделе между двумя безымянными ключами вблизи места их впадения в р. Кедровую.

Malus mandshurica (Maxim.) Kom. — Яблоня маньчжурская

Разреженно встречается в нескольких местах заповедника (Нечаева, 1972), нами отмечалась всего дважды. Кора серая, грубо растрескивается на вытянутые пластинки (Рис. 25, Г). Образцы собраны на вершине г. Чалбан (576 м над уровнем моря).

Семейство Fabaceae Lindl. — Бобовые

Maackia amurensis Rupr. & Maxim. — Маакия амурская

Единственный представитель рода, отмеченный для флоры России (Харкевич, 1985–1996). Встречается нередко, однако в первый ярус выходит нечасто и обычно единично (Нечаева, 1972), нами отмечалась в основном в северной части заповедника. Кора сероватая, гладкая, почти всегда покрытая накипными лишайниками, очень твердая, в местах растрескивания плотно скрученная (Рис. 25, Д). Образцы собраны в широколиственном лесу на водоразделе между ключами Карьерным и Скалистым, а также на участке широколиственного леса с посадками кедра в северной части заповедника.

Семейство Rutaceae Juss. — Рутовые

Phellodendron amurense Rupr. — Бархат амурский

Встречается по всему заповеднику в широколиственных и смешанных лесах, в сообществе с орехом маньчжурским иногда играет доминирующую роль (Васильев и др., 1984). Кора крайне характерная: серая, бархатистая на ощупь, с очень толстым слоем пробки, глубоко трещиноватая (Рис. 26, А). Образцы собраны в нижнем и среднем течении р. Кедровой, а также на склоне юго-восточной экспозиции вблизи ключа Скалистого.

Семейство Aceraceae Juss. — Кленовые

Acer mandshuricum Maxim. — Клён маньчжурский

Некрупное дерево, широко распространенное по долинам заповедника (Нечаева, 1972), однако по нашим наблюдениям в первый ярус выходит крайне редко. Кора серая, тонкая, мелко-трещиноватая и мягкая на ощупь (Рис. 25, Е). Образцы собраны в нижнем течении р. Кедровой в долинном лесу с преобладанием чозении, где клен маньчжурский, однако, достаточно крупный и в небольшом количестве выходит в первый ярус.

Acer mono Maxim. — Клён мелколистный

Одна из наиболее распространенных пород второго яруса древостоя по склонам заповедника (Нечаева, 1972). Самый крупный клен заповедника, нами нередко отмечался и в составе первого яруса. Кора серая, не очень толстая, трещиноватая (Рис. 25, З). Образцы собраны в долинном лесу у ключа Скалистого.

Acer tegmentosum — Клён зеленокорый

Часто встречается по всему заповеднику (Нечаева, 1972). Небольшое деревце, в первом ярусе нами отмечен лишь единожды на склоне у ключа Оленьего. Кора крайне характерная: зеленая, местами серая с продольными темными полосами, даже у старых деревьев очень тонкая и абсолютно гладкая (Рис. 25, И). Образцы собраны в средней части довольно крутого склона Гаккелевского хребта юго-западной экспозиции.

Acer ukurunduense Trautv. & Mey. — Клён желтый

По литературным данным довольно обычен в верховьях ключей (Нечаева, 1972), однако нами отмечен в значительном количестве лишь единожды. Кора характерная: желтовато-серая, тонкая и сильно шелушащаяся (Рис. 25, К). Образцы собраны на вершине г. Угловой (около 690 м над уровнем моря).

Семейство Araliaceae Juss. — Аралиевые

Aralia elata (Miq.) Seem. — Аралия высокая

Куст или некрупное дерево до 7 м в высоту с прямым, маловетвистым стволом до 20 см в диаметре (Харкевич, 1985–1996). Кора серая, тонкая, трещиноватая, покрытая многочисленными длинными и острыми шипами (Рис. 26, Б). Образцы собраны в хвойно-широколиственном лесу у ключа Поперечного.

Kalopanax septemlobus (Thunb.) Koidz. — Калопанакс семилопастный, диморфант

Единственный представитель монотипного рода, включен в Красную Книгу России. Встречается единично или в виде небольших групп (Васильев и др., 1984). Нами отмечен в составе дубовых лесов и чернопихтарников. Крупное дерево, выходящее в первый ярус. Кора от серой до коричневой, толстая, мягкая и глубоко трещиноватая (Рис. 26, В). Поверхность молодых стволов покрыта многочисленными шипами, которые на старых стволах, однако, сглаживаются и постепенно опадают. Образцы собраны на склонах у ключа Большой Михаэлис, на водоразделе между Первым и Вторым Золотистыми ключами, а также на северо-западном склоне г. Чалбан в верховьях ключа Остросопочного.

Семейство Vitaceae Juss. — Виноградовые

Vitis amurensis Rupr. — Виноград амурский

Самая распространенная в заповеднике лиана (Нечаева, 1972). Крупные экземпляры, однако, по нашим наблюдениям встречаются нечасто и очень разреженно, что затрудняет их отбор для исследования. Кора красновато-бурая, практически гладкая, очень волокнистая, рассекающаяся вдоль и отслаивающаяся на старых лозах (Рис. 26, Г).

Семейство Oleaceae Hoffmgg. & Link — Маслиновые

Fraxinus mandshurica Rupr. — Ясень маньчжурский

Широко распространен по заповеднику, часто выходит в первый ярус. Кора серая, не очень толстая, мелкотрещиноватая (Рис. 26, Д). Образцы собраны в долине Сухой Речки в юго-восточной части заповедника, а также в двух местах в долине ключа Козьего на севере заповедника.

Ligustrina amurensis Rupr. — Трескун амурский, сирень амурская

Куст, нередко принимающий вид невысокого дерева (Харкевич, 1985–1996), повсеместно растет большими группами в лесах, особенно пойменных, составляет иногда отдельный подъярус (Нечаева, 1972). Кора темно-серая, тонкая, с крупными чечевичками, мелкотрещиноватая (Рис. 26, Е). Образцы собраны в долине ключа Карьерного на севере заповедника.

Семейство Caprifoliaceae Juss. — Жимолостные

Lonicera maackii (Rupr.) Herd. — Жимолость Маака

Куст до 5 м в высоту, встречается в долинных лесах (Харкевич, 1985–1996). Кора светлая, кремово-серая, тонкая, отслаивающаяся вытянутыми лоскутами (Рис. 29). Образцы собраны в долине ключа Скалистого.



Рис. 29. Кора исследованных пород деревьев, кустарников и лиан. Жимолость Маака (*Lonicera maackii*)

ГЛАВА 6. АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ВИДОВ МИКСОМИЦЕТОВ ЗАПОВЕДНИКА «КЕДРОВАЯ ПАДЬ»

Всего в ходе работы был собран 3701 образец и выявлено 172 вида миксомицетов из 36 родов, 13 семейств и 9 порядков, из которых большинство (95%) были новыми для заповедника, 63 вида — новыми для Приморского края и 29 — для России. Кроме того, семь видов были описаны как новые для науки.

Образцы, степень сохранности или размер которых не позволял провести точное определение видовой принадлежности (66 шт.), не были включены в аннотированный список, однако учитывались при расчете частоты встречаемости таксонов. Исключение составили три вида: *Diderma* sp., *Licea* sp. и *Lycogala* sp., которые имеют заметные отличия от описанных ранее таксонов и, по-видимому, также являются новыми для науки.

Названия видов и внутривидовых таксонов приведены в соответствии с номенклатурной базой К. Ладо (Lado, 2005–2024). Названия семейств и порядков приведены в соответствии с системой, предложенной Д. В. Леонтьевым с коллегами (Leontyev et al., 2019), за некоторым количеством исключений и дополнений, указанных в Главе 7 (см. стр. 143).

Для каждого вида указано суммарное число находок в полевых условиях (fc) и во влажных камерах (mc), а также число находок на разных субстратах: гнилой древесине (w), коре живых растений (b), наземном опаде (l), поверхности листьев живых трав и лиан (g), мертвых плодовых телах грибов (df) и почве (s).

Группы частот встречаемости приведены в соответствии с общепринятой шкалой С. Стефенсона: А — вид с высокой степенью встречаемости (>3%), С — обычный (1,5%–3%), О — изредка встречающийся (0,5%–1,5%), R — редкий вид (<0,5%) (Stephenson et al., 1993).

Также для каждого вида указаны известные местонахождения в заповеднике «Кедровая Падь» (номера пробных площадей и их описание см. в Главе 4, стр. 42–44) и данные о распространении в России согласно опубликованным ранее исследованиям (см. Vortnikov et al., 2020, Vortnikov, Matveev, 2020–2024) и результатам нашей работы. Виды, новые для Приморского края и России, отмечены индексами ^{ПК} и ^{РФ}, соответственно. Также указываются ссылки на иллюстрации (см. Приложение 1) и опубликованные последовательности маркерных генов (см. Приложение 2).

Список сокращений географических названий, принятых при указании распространения видов миксомицетов в России:

Центральный федеральный округ (ЦФО): БЕЛ — Белгородская область, БРЯ — Брянская область, ВЛА — Владимирская область, ВОР — Воронежская область, ИВА — Ивановская область, КАЛ — Калужская область, КОС — Костромская область, КУС — Курская область, ЛИП — Липецкая область, МОС — Московская область и г. Москва, ОРЛ — Орловская область, РЯЗ — Рязанская область, СМО — Смоленская область, ТАМ — Тамбовская область, ТВЕ — Тверская область, ЯРО — Ярославская область. **Северо-Западный федеральный округ (СЗФО):** АРХ — Архангельская область, ВОЛ — Вологодская область, КАГ — Калининградская область, КАР — Республика Карелия, КОМ — Республика Коми, ЛЕН — Ленинградская область и г. Санкт-Петербург, МУР — Мурманская область, НОВ — Новгородская область, ПСК — Псковская область. **Южный федеральный округ (ЮФО):** АДЫ — Республика Адыгея, АСТ — Астраханская область, ВОГ — Волгоградская область, КАИ — Республика Калмыкия, КРА — Краснодарский край, КРЫ — Республика Крым и г. Севастополь, РОС — Ростовская область. **Северо-Кавказский федеральный округ (СКФО):** ДАГ — Республика Дагестан, КАБ — Кабардино-Балкарская Республика, КАО — Карачаево-Черкесская Республика, СЕВ — Республика Северная Осетия — Алания, СТА — Ставропольский край, ЧЕЧ — Чеченская Республика. **Приволжский федеральный округ (ПФО):** БАШ — Республика Башкортостан, КИР — Кировская область, МАР — Республика Марий Эл, МОР — Республика Мордовия, НИЖ — Нижегородская область, ОРЕ — Оренбургская область, ПЕН — Пензенская область, ПЕР — Пермский край, САМ — Самарская область, САР — Саратовская область, ТАТ — Республика Татарстан, УЛЬ — Ульяновская область, ЧУВ — Чувашская Республика. **Уральский федеральный округ (УрФО):** КУР — Курганская область, СВЕ — Свердловская область, ТЮМ — Тюменская область, ХАН — Ханты-Мансийский автономный округ, ЧЕЛ — Челябинская область, ЯМА — Ямало-Ненецкий автономный округ. **Сибирский федеральный округ (СФО):** АЛР — Республика Алтай, АЛТ — Алтайский край, ИРК — Иркутская область, КЕМ — Кемеровская область, КРН — Красноярский край, НОС — Новосибирская область, ТОМ — Томская область, ТУВ — Республика Тува, ХАК — Республика Хакасия. **Дальневосточный федеральный округ (ДФО):** АМУ — Амурская область, БУР — Республика Бурятия, ЗАБ — Забайкальский край, КАМ — Камчатский край, МАГ — Магаданская область, ПРИ — Приморский край, САХ — Сахалинская область, ХАБ — Хабаровский край, ЧУК — Чукотский автономный округ, ЯКУ — Республика Саха (Якутия).

Ceratiomyxales Martin, N. Am. Flora 1(1): 5 (1949)

Ceratiomyxaceae Schroet., in Engl. & Prantl, Nat. Pfl. 1(1): 15 (1899)

Ceratiomyxa fruticulosa (O.F. Müll.) T. Macbr., N. Amer. Slime-moulds, ed. 1, 18 (1899).

fc — **A** (210) w: 210, **mc** — **R** (2), b: 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород и методом влажных камер на коре живой *Abies holophylla* (pH: 5,31–5,68).

Распространение в заповеднике: 1, 2, 3, 5, 7, 8, 9, 11, 13, 16, 18, 22, 24, 25, 26, 27, 28, 31, 32, 36, 38, 40, 41, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 54, 55, 58, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 68, 69, 70, 71, 72, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: БРЯ, ВЛА, ВОР, КАЛ, КОС, КУС, ЛИП, МОС, ОРЛ, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: ВОЛ, КАГ, КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: БАШ, КИР, НИЖ, ОРЕ, ПЕР, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КЕМ, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: КАМ, МАГ, ПРИ, ЧУК.

Примечания: помимо типичной разновидности, были отмечены *Ceratiomyxa fruticulosa* var. *descendens* Emoto и *Ceratiomyxa fruticulosa* var. *porioides* (Alb. & Schwein.) G. Lister.

^{РФ, ПК}*Ceratiomyxa morchella* A.L. Welden, Mycologia 46(1):94 (1954).

fc — **O** (21) w: 21. Приложение 1, Рис. 1, А, Б.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 3, 4, 5, 10, 11, 16, 22, 23, 36, 57, 66, 68, 71,

Распространение в России: **ДФО**: ПРИ.

Cribrariales T. Macbr., N. Amer. Slime-Molds, Ed. 2 (New York): 199 (1922),

excl. Liceaceae et Reticulariaceae

Cribrariaceae Corda, Icon. Fung. 2: 22 (1838)

Cribraria argillacea (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers., Neues Mag. Bot. 1:91 (1794).

fc — **R** (2) w: 2. Приложение 1, Рис. 1, В.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 6, 35.

Распространение в России: **ЦФО**: ВЛА, ВОР, КАЛ, КУС, МОС, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: АРХ, КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: ВОГ, КРЫ; **СКФО**: СТА; **ПФО**: БАШ, ПЕР, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН; **ДФО**: КАМ, ПРИ, САХ.

Cribraria cancellata (Batsch) Nann.-Bremek., Nederlandse Mухомyceten (Zutphen) 92 (1975).

fc — **A** (96) w: 96.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 1, 2, 3, 5, 6, 13, 18, 27, 28, 31, 40, 42, 43, 46, 47, 48, 49, 50, 52, 54, 56, 57, 58, 61, 62, 64, 65, 66, 68, 69, 71, 72, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: ВЛА, ВОР, КАЛ, КУС, ЛИП, МОС, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **ПФО**: БАШ, НИЖ, ОПЕ, ПЕР, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: КАМ, ПРИ, ХАБ.

^{ПК}*Cribraria confusa* Nann.-Bremek. & Y. Yamam., Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., С. 86(2):212 (1983).

mc — **O** (22), b: 22. Приложение 1, Рис. 1, Г, Рис. 22, А.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *Phellodendron amurense*, *Pinus koraiensis* (рН: 3,96–5,83).

Распространение в заповеднике: 5, 25, 28, 30, 50, 71.

Распространение в России: **СЗФО**: КОМ, **ДФО**: ПРИ.

Cribraria intricata Schrad., Nov. gen. pl. 7 (1797).

fc — **O** (27) w: 27.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 1, 3, 5, 11, 15, 16, 18, 23, 25, 31, 51, 54, 63, 64, 66, 68.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: МУР; **ЮФО**: ВОГ; **ПФО**: КИР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: ПРИ.

Cribraria languescens Rex, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 43:394 (1891).

fc — **R** (5) w: 5. Приложение 1, Рис. 1, Д.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 2, 16, 27, 62, 70.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: МУР; **ЮФО**: ВОГ; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: АЛР, АЛТ; **ДФО**: ПРИ.

Cribraria microcarpa (Schrad.) Pers., Syn. meth. fung. 1:190 (1801).

fc — **A** (66) w: 66, **mc** — **O** (15) w: 10, b: 5.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород и методом влажных камер на гнилой древесине хвойных и лиственных пород (рН: 4,50–5,90) и на коре живой *Pinus koraiensis* (рН: 4,19).

Распространение в заповеднике: 1, 3, 5, 7, 10, 11, 12, 14, 15, 17, 18, 21, 22, 25, 27, 28, 30, 31, 33, 38, 40, 41, 43, 47, 55, 58, 69, 72, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, РЯЗ, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: КРЫ, РОС; **ПФО**: БАШ, КИР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН; **ДФО**: ПРИ.

Cribraria minutissima Schwein., Trans. Amer. Philos. Soc., new ser. 4(2):260 (1832).

fc — **R** (1) w: 1, **mc** — **O** (10), b: 10. Приложение 1, Рис. 1, Е.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и методом влажных камер на коре живой *Pinus koraiensis* (рН: 3,96–4,29).

Распространение в заповеднике: 5, 46, 50, 71.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, МУР; **ЮФО**: КРЫ; **УрФО**: ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ; **ДФО**: БУР, ЗАБ, ПРИ, ХАБ.

^{ПК}*Cribraria mirabilis* (Rostaf.) Masee, Monogr. Muxogastr. 60 (1892).

fc — **R** (1) w: 1. Приложение 1, Рис. 1, Ж.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 66.

Распространение в России: **СЗФО**: КОМ; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: АЛР.

Cribraria oregana H.C. Gilbert, in Peck & Gilbert, Amer. J. Bot. 19(2):142 (1932).

mc — **R** (1) w: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 5.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС; **СЗФО**: КАР, КОМ, МУР; **УрФО**: ТЮМ, ЧЕЛ; **ДФО**: ПРИ.

^{ПК}*Cribraria splendens* (Schrad.) Pers., Syn. meth. fung. 1:191 (1801).

fc — **R** (4) w: 4. Приложение 1, Рис. 2, А.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 50.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР; **ПФО**: ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ХАН; **СФО**: АЛР; **ДФО**: ПРИ, ХАБ.

Cribraria tenella Schrad., Nov. gen. pl. 6 (1797).

fc — **A** (65) w: 65. Приложение 1, Рис. 22, Б.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 8, 11, 16, 23, 24, 25, 27, 29, 32, 38, 44, 48, 49, 54, 55, 58, 62, 63, 64, 65, 66, 68, 69, 70, 71, 72, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, РЯЗ, ТВЕ; **СЗФО**: КОМ, ЛЕН, МУР, ПСК; **ЮФО**: ВОГ, КРА, КРЫ; **ПФО**: БАШ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН; **ДФО**: БУР, ПРИ.

Примечания: помимо типичной разновидности, была отмечена *Cribraria tenella* var. *concinna* G. Lister.

Cribraria violacea Rex, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 43:393 (1891).

fc — **R** (6) w: 6, **mc** — **A** (145), b: 141, l: 4.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород и методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *Acer mono*, *Chosenia arbutifolia*, *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica*, *Kalopanax septemlobus*, *Lonicera maackii*, *Malus mandshurica*, *Populus maximowiczii*, *Quercus mongolica*, *Tilia amurensis*, *T. mandshurica*, *Ulmus japonica*, *Vitis amurensis* (рН: 5,03–7,72) и на наземном опаде (рН: 5,30–7,16).

Распространение в заповеднике: 1, 2, 3, 5, 7, 10, 11, 12, 15, 16, 17, 19, 21, 22, 26, 29, 32, 33, 37, 38, 39, 44, 49, 52, 53, 54, 56, 58, 59, 62, 64, 66, 67, 69, 72, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: КАЛ, МОС, ТВЕ; **СЗФО**: ЛЕН, МУР; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **ПФО**: БАШ, КИР, ПЕР, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ХАН; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: ПРИ, ЯКУ.

Cribraria vulgaris Schrad., Nov. gen. pl. 6 (1797).

fc — **R** (3) w: 3.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 5, 50.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР; **ЮФО**: КРА, КРЫ; **ПФО**: ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН; **ДФО**: ПРИ.

Lindbladia tubulina Fr., Summa veg. Scand. 449 (1849).

fc — **R** (4) w: 4.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 1, 12, 66, 68.

Распространение в России: **ЦФО**: ВЛА, ЛИП, МОС, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР; **ЮФО**: КРА; **ПФО**: ТАТ; **УрФО**: ТЮМ; **СФО**: КРН; **ДФО**: МАГ, ПРИ.

Reticulariales Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozh. & Shchepin,
Phytotaxa 399 (3):217 (2019)

Reticulariaceae Chevall., ex Corda, Icon. Fung. 5: 22 (1842), excl. *Dictydiaethalium* Rostaf.

Lycogala conicum Pers., Syn. meth. fung. 1:159 (1801).

fc — **R** (2) w: 2. Приложение 1, Рис. 2, Б, В.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 6.

Распространение в России: **ЦФО**: ВЛА, МОС, ТВЕ; **ЮФО**: КРА; **ПФО**: КИР, ТАТ; **ДФО**: ПРИ.

Примечания: характерной особенностью этого вида, позволяющей отличить его от всех других представителей рода даже в полевых условиях, является коническая форма спорофоров.

Lycogala epidendrum sensu lato (L.) Fr., Syst. mycol. 3(1):80 (1829).

fc — **C** (53) w: 53.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 1, 2, 3, 5, 8, 13, 15, 16, 18, 21, 22, 25, 26, 32, 33, 36, 40, 41, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 52, 55, 57, 64, 66, 68, 69.

Распространение в России: **ЦФО**: БЕЛ, БРЯ, ВЛА, ВОР, КАЛ, КУС, ЛИП, МОС, ОРЛ, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: АРХ, КАГ, КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ, КАО, СТА; **ПФО**: БАШ, КИР, НИЖ, ОРЕ, ПЕР, САМ, ТАТ; **УрФО**: КУР, СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН, НОС, ТОМ, ХАК; **ДФО**: ЗАБ, КАМ, МАГ, ПРИ, ХАБ, ЧУК, ЯКУ.

Примечания: в недавних исследованиях (Leontyev et al., 2023 и др.) было показано, что род *Lycogala* является очень гетерогенным и в действительности включает несколько десятков отдельных видов, а не 6–7 видов, как считалось до последнего времени (Poulain et al., 2011). Поскольку точное определение всех собранных образцов *Lycogala* spp. потребовало бы отдельного тщательного исследования, в данной работе мы ограничились разделением их на две основные группы: *L. epidendrum s.l.* с более крупными и светлыми спорофорами и *L. exiguum s.l.* с более мелкими и темными спорофорами, что соответствует ранее принятым концепциям этих видов.

Lycogala exiguum sensu lato Morgan, J. Cincinnati Soc. Nat.Hist. 15(3-4):134 (1893).

fc — **C** (64) w: 64.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 1, 3, 5, 6, 8, 9, 10, 11, 12, 15, 16, 17, 18, 22, 23, 28, 31, 34, 38, 40, 41, 43, 44, 46, 47, 50, 51, 52, 54, 58, 60, 61, 64, 66, 68, 70, 71, 72.

Распространение в России: **ЦФО**: ВЛА, КУС, МОС, РЯЗ, ТВЕ; **СЗФО**: КОМ, ЛЕН, МУР, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА; **ПФО**: БАШ, КИР, ПЕР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ; **ДФО**: ПРИ, ХАБ.

^{РФ, ПК} *Lycogala* sp.

mc — **R** (2), b: 2. Приложение 1, Рис. 2, Г, Д.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живой *Pinus koraiensis* (рН: 4,41).

Распространение в заповеднике: 5, 71.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

Примечания: представители рода *Lycogala* практически всегда формируют плодовые тела на гнилой древесине и в литературе известно лишь несколько случаев, когда их обнаруживали на коре живых деревьев или лиан (Stephenson, 1989, Everhart, Keller, 2008, Coelho, Stephenson, 2012, Barbosa et al., 2016, см. подробнее в Главе 7, стр. 195–196).

К сожалению, оба образца, полученные нами во влажных камерах на коре *Pinus koraiensis*, представлены лишь одним плодовым телом, что не позволило нам провести подробное изучение их микроморфологии. Однако, учитывая различия в размере плодовых тел и столь необычное местообитание, данный таксон, по-видимому, является новым для науки.

^{ПК}*Tubifera dimorphotheca* Nann.-Bremek. & Loer., Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., С 84(2):237 (1981).

fc — **R** (1) w: 1. Приложение 1, Рис. 2, Е.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 68.

Распространение в России: СФО: ТУВ; ДФО: ПРИ.

Примечания: отличительной особенностью данного вида является то, что помимо типичных цилиндрических спорангиев в основании псевдоэталия присутствуют мелкие спорангии шаровидной и неправильной формы. Эта редкая особенность присуща лишь *T. dimorphotheca* и *T. corymbosa* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson & L.M. Walker. От последней *T. dimorphotheca* отличается в первую очередь чуть более мелкими спорами и более тусклым перидием (Leontyev et al., 2015).

Tubifera dimorphotheca — редкий вид, который в России на данный момент был обнаружен лишь дважды: 28 июля 2020 года Н. А. Бортниковой в заповеднике «Кедровая Падь» и 10 августа 2020 года А. В. Власенко в Кызылском районе республики Тувы (Vlasenko et al., 2021).

Tubifera ferruginosa (Batsch) J.F. Gmel., Syst. nat., ed. 13 (Leipzig), 2(2):1472 (1792).

fc — **O** (31) w: 30, b: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород и на коре живых деревьев.

Распространение в заповеднике: 1, 8, 18, 40, 42, 44, 46, 47, 48, 50, 51, 52, 55, 57, 60, 61, 68, 71.

Распространение в России: ЦФО: БРЯ, ВЛА, ВОР, КАЛ, КУС, ЛИП, МОС, ОРЛ, СМО, ТВЕ; СЗФО: АРХ, КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; ЮФО: ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; СКФО: ДАГ; ПФО: БАШ,

КИР, ПЕР, САМ, ТАТ, УЛЬ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ;
ДФО: МАГ, ПРИ, ХАБ.

^{ПК}*Tubifera microsperma* (Berk. & M.A. Curtis) G.W. Martin, Mycologia 39(4):461 (1947).

fc — **R** (4) w: 4.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 3, 18, 77.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: ЛЕН, ПСК; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: АЛР.

Liceales E. Jahn, in Engler and Prantl, Nat. Pflanzenfam. Ed. 2, 2: 319 (1928), excl.

Cribrariaceae, Reticulariaceae

Liceaceae Chevall., Fl. gén. env. Paris 1: 343. 1826

Licea Schrad.

Представители рода *Licea* отличаются мелкими размерами, из-за чего их обнаружение в полевых условиях практически невозможно и обычно происходит случайно. В некоторых же случаях даже при работе с использованием метода влажных камер спорангии *Licea* можно не заметить из-за их крохотного размера и схожести с плодовыми телами микроскопических грибов.

Ранее нами была опубликована статья (Bortnikov et al., 2022) с подробными описаниями и иллюстрациями 17 видов *Licea*, обнаруженных при обработке материалов 2016 и 2017 годов. Из них два вида, *L. mariae* и *L. sychryospora*, были описаны как новые для науки. При обработке материалов 2020 года был дополнительно обнаружен еще один вид — *L. denudescens*. Всего же с учетом литературных данных в Приморском крае был обнаружен 21 вид *Licea* из 30, отмеченных для России, тогда как в остальных регионах известно не более 14 видов. Это может объясняться богатой дендрофлорой Приморья и особым вниманием к изучению сообществ кортикулоидных миксомицетов в рамках настоящей работы.

^{РФ, ПК}*Licea atricapilla* Nann.-Bremek. & Y. Yamam., Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., C. 86(2):208 (1983).

mc — **R** (7), b: 7. Приложение 1, Рис. 3. [Bortnikov et al., 2022, fig. 2].

Описание: **Спорокарпы** разбросанные, на ножках или изредка сидячие, почти шаровидные, обычно переливающиеся за исключением (обычно) темного апикального диска из «мусорного» материала, 105–210 мкм в высоту, 105–145 мкм в диаметре. **Перидий** мембраноподобный, внешняя поверхность блестящая, сверху покрытая черноватой или изредка более светлой «шапочкой» из «мусорного» материала (аморфного вещества с мелкими фрагментами субстрата). Внутренняя поверхность перидия мелкобородавчатая. **Растрескивание** неправильное или почти кольцевидное. **Ножка** черная, обычно

составляет от 1/3 до 1/2 от общей высоты, но иногда очень короткая или почти совсем отсутствует. **Споры** почти черные в массе, от бледно- до темно-оливково-коричневых в проходящем свете, стенка споры неравномерно утолщенная, с более тонкой бледной областью; споры (11,1–) 11,5–13,0 (–13,6) мкм в диаметре, абсолютно гладкие. **Плазмодий** неизвестен.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Chosenia arbutifolia*, *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica* (pH: 6,40–6,94).

Распространение в заповеднике: 2, 11, 17, 54.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

Примечания: наши образцы полностью совпадают с оригинальным описанием *L. atricapilla* из Японии (Nannenga-Bremekamp, Yamamoto, 1983), хотя и имеют несколько более мелкие спорокарпы (105–210 мкм в высоту против 260 мкм).

Licea belmontiana Nann.-Bremek., Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., С. 69(3):337 (1966).

mc — **R** (4), b: 4. [Bortnikov et al., 2022, fig. 3].

Описание: **Спорокарпы** разбросанные или собранные в редкие группы, сидячие, полигональные, 45–75 (–105) мкм в диаметре, темно-коричневые, несколько поблескивающие. **Перидий** с небольшим количеством гранулярных включений, полупрозрачный, бледно-желтовато-коричневый в проходящем свете. Края пластинок неровные или зубчатые, без бородавок или выростов. **Растрескивание** по предварительно сформированным линиям. **Споры** темно-коричневые в массе, светло-оливково-коричневые с бледной областью в проходящем свете, (10,3–) 11,7–13,3 (–14,0) мкм в диаметре, гладкие, с неравномерно утолщенной оболочкой. **Плазмодий** не наблюдался.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живой *Chosenia arbutifolia* (pH: 6,94–7,31).

Распространение в заповеднике: 2, 39, 69, 72.

Распространение в России: ЦФО: ВОР, КАЛ, МОС, ТВЕ; СЗФО: КОМ, МУР; ЮФО: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ; ПФО: КИР, ПЕР; УрФО: СВЕ, ЯМА; СФО: АЛТ, КРН; ДФО: ПРИ, ЧУК.

Примечания: данный вид можно узнать по мелким, слегка поблескивающим спорокарпам, пластинкам перидия без бородавок и выростов и гладким спорам примерно 13 мкм в диаметре (Nannenga-Bremekamp, 1966).

Licea biforis Morgan, J. Cincinnati Soc. Nat.Hist. 15(3-4):131 (1893).

mc — **R** (7), b: 7. [Bortnikov et al., 2022, fig. 4].

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Betula lanata*, *Chosenia arbutifolia*, *Juglans mandshurica*, *Tilia amurensis*, *Vitis amurensis* (pH: 5,30–8,08).

Распространение в заповеднике: 14, 23, 52, 58, 69, 72.

Распространение в России: ЦФО: МОС, ТВЕ; ЮФО: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ; СКФО: ДАГ; ПФО: БАШ; УрФО: СВЕ; СФО: АЛТ, КРН; ДФО: МАГ, ПРИ.

Примечания: данный вид легко узнается по удлинённым сидячим спорокарпам, растрескивающимся на две половинки по продольно вытянутой линии, и по шаровидным или овальным бородавчатым спорам светло-желтого цвета, 10,1–14,3 мкм в диаметре.

Licea castanea G. Lister, J. Bot. 49:61 (1911).

mc — **R** (6), b: 6. [Bortnikov et al., 2022, fig. 5].

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *Chosenia arbutifolia*, *Fraxinus mandshurica* (pH: 4,94–6,87).

Распространение в заповеднике: 17, 29, 54, 72.

Распространение в России: **ЦФО:** ВОР, МОС, ТВЕ; **СЗФО:** КАР, ЛЕН, МУР; **ЮФО:** ВОГ, КРА, КРЫ; **ПФО:** БАШ, ПЕР; **УрФО:** СВЕ; **СФО:** АЛТ, КРН; **ДФО:** ПРИ.

^{РФ, ПК} *Licea craterioides* Y. Yamam., J. Jap. Bot. 66(1):12 (1991).

mc — **R** (1), b: 1. [Bortnikov et al., 2022, fig. 6].

Описание: **Спорокарпы** разбросанные или в небольших группах, сидячие, от короткоцилиндрических до почти шаровидных, 200–290 мкм в высоту, 140–280 мкм в диаметре, суженные книзу, от серовато-оливковых до почти черных. **Перидий** покрыт «мусорным» материалом, внутренняя поверхность перидия покрыта мелкими бородавками, которые часто соединены тонкими гребнями, образующими неполные или неравномерно разветвленные линии. **Растрескивание** кольцевидное по предварительно сформированной крышечке на вершине. Крышечка часто более темная, чем остальная часть перидия. **Споры** от темно-коричневых до почти черных в массе, от серовато-зеленовато-желтых до темно-серовато-оливковых в проходящем свете, с бледной областью, (12,5–) 13,5–14,8 (–15,2) мкм в диаметре, гладкие, с неравномерно утолщенной оболочкой. **Перидий** не наблюдался.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живой *Ligustrina aturensis* (pH: 5,23).

Распространение в заповеднике: 32.

Распространение в России: **ДФО:** ПРИ.

Примечания: этот вид описан из Японии (Yamamoto, 1991), и наша находка — первая за её пределами. Ключевыми признаками *L. craterioides* являются маленькие темные сидячие спорокарпы, обычно короткие и цилиндрические, с предварительно сформированной крышечкой, что несколько напоминает представителей рода *Craterium* Trentep., мелкобородавчатая поверхность внутреннего перидия и гладкие споры. Наш образец состоит из небольшого количества спорокарпов и имеет несколько более крупные споры, чем это было указано в оригинальном описании (12,5–15,2 мкм против 11,0–12,7 мкм), но не отличается по другим признакам.

^{ПК} *Licea denudescens* H.W. Keller & T.E. Brooks, Mycologia 69(4):668 (1977).

mc — **R** (1), b: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живого *Populus taxitowiczii* (pH: 6,61).

Распространение в заповеднике: 72.

Распространение в России: ЦФО: МОС; СЗФО: КАР, ЛЕН; ЮФО: АСТ, ВОГ; СКФО: ДАГ; СФО: КРН; ДФО: ПРИ.

Примечания: к сожалению, был обнаружен лишь один спорокарп данного вида. Однако, он обладал всеми признаками вида, наиболее заметным из которых является перидий, орнаментированный крупными и темными бородавками, не характерный ни для одного другого вида, отмеченного в заповеднике.

Licea kleistobolus G.W. Martin, Mycologia 34(6):702 (1942).

mc — **R** (5), b: 5. [Bortnikov et al., 2022, fig. 7].

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *Chosenia arbutifolia*, *Pinus koraiensis* (pH: 4,06–6,94).

Распространение в заповеднике: 2, 17, 24, 27, 28.

Распространение в России: ЦФО: МОС, ТВЕ; СЗФО: КАР, ЛЕН; ЮФО: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; СКФО: ДАГ; ПФО: БАШ, САМ; УрФО: СВЕ, ХАН, ЧЕЛ, ЯМА; СФО: АЛР, АЛТ, КРН, НОС; ДФО: ЗАБ, ПРИ, ЧУК.

^{рФ, ПК}***Licea mariae*** Bortnikov, in Bortnikov, Gmshinskiy & Novozhilov, Phytotaxa 541(1):29 (2022).

mc — **R** (6) w: 1, b: 5. Приложение 1, Рис. 4. [Bortnikov et al., 2022, fig. 8, 173, Wrigley de Basanta et al., 2023, fig. 11].

Описание: **Спорокарпы** разбросанные или в маленьких группах, подушковидные, приблизительно 0,24–0,56 × 0,20–0,37 мм в диаметре (в среднем 0,42 × 0,30), черные. **Перидий** снаружи матовый, с включениями гранулярного мусорного материала, линии растрескивания того же цвета [что и перидий], но заметные. **Растрескивание** по предварительно сформированным линиям. Внутренний перидий гладкий и блестящий в падающем свете и мелковолоконистый под СЭМ, от умеренно-зеленовато-желтого до светло-оливкового или светло-оливково-коричневого в проходящем свете, линии растрескивания от черновато-зеленых до черных. Края пластинок перидия с равномерно распределенными коническими утолщениями около 2 мкм в высоту. Зубцы соседних пластинок соединяются кончиками наподобие застежки-молнии. Пластинок перидия от 4 до 8. **Споры** от ярко-желтых до желтых в массе, почти бесцветные или слабо пигментированные в проходящем свете, тонкостенные с одной стороны, шаровидные, (13–) 14,5–16,5 (–17,5) мкм в диаметре (Ср = 15,48; Со = 0,99; n = 94), гладкие. **Плазмодий** не наблюдался.

Голотип: МУХ 11149. Россия, Приморский край, заповедник «Кедровая Падь», горный хвойно-широколиственный лес, 43,112500° N, 131,446917° E, 27.04.2018, собр. Бортников Ф. М., на коре живой пихты цельнолистной (*Abies holophylla*), во влажной камере, pH = 5,31.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на гнилой древесине лиственных пород (pH: 4,87) и на коре живых *Abies holophylla*, *Quercus mongolica* (pH: 5,31–6,49).

Распространение в заповеднике: 3, 14, 22, 28, 38.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

Примечания: основными отличительными признаками нового вида являются черные матовые спорокарпы, крупные гладкие споры, золотисто-желтые в массе, и растрескивание перидия на пластинки с коническими шипами по краю, соединяющимися наподобие молнии.

Наиболее морфологически сходным видом является *L. castanea* G. Lister, который также имеет перидий, состоящий из пластинок, и светлоокрашенные споры, но отличается от *L. mariae* цветом перидия (каштаново-коричневым вместо черного), светлоокрашенными линиями растрескивания и более мелкими спорами (8–12 мкм против 13–17 у *L. mariae*) (Lister, 1911, Martin, Alexopoulos, 1969). Кроме того, у наших образцов *L. castanea* внутренняя поверхность перидия грубее, чем у *L. mariae*, у которой под СЭМ она мелковолоконистая.

L. belmontiana Nann.-Bremek., *L. deplanata* Kowalski и *L. tuberculata* G.W. Martin также имеют сидячие спорокарпы с перидием, который растрескивается по предварительно сформированным линиям, и гладкие споры. Однако у *L. belmontiana* спорокарпы более чем в два раза меньше, блестящие, а не матовые, 0,05–0,15 мм в диаметре (против 0,24–0,56 мм у *L. mariae*), темно-коричневые, а не золотисто-желтые споры, более тонкий перидий с неправильными краями пластинок без бородавок или наростов (Nannenga-Bremekamp, 1966). В «Кедровой Пади» мы обнаружили образцы *L. belmontiana*, которые хорошо соответствуют оригинальному описанию (Nannenga-Bremekamp, 1966) и они имеют явные отличия от *L. mariae*. Кроме того, эти виды никогда не встречались на одном и том же типе субстрата: *L. mariae* была обнаружена на коре *Quercus mongolica* и *Abies holophylla* и один раз на гнилой древесине в дубовом лесу (pH: 4,87–6,49), в то время как *L. belmontiana* была обнаружена на коре *Chosenia arbutifolia* с pH=7,09–7,31. *L. deplanata* отличается от *L. mariae* чрезвычайно уплощенными, неподушковидными спорокарпами, и края пластинок перидия у нее украшены несколькими рядами постепенно уменьшающихся сосочков, а не огромными коническими выростами, как у *L. mariae*, а кроме того *L. deplanata* имеет более мелкие споры (11–13 мкм против 13,5–17,5) (Kowalski, 1970). Более того, мы никогда не наблюдали *L. mariae* на листовом опаде, который является предпочтительным типом субстрата для *L. deplanata* (Kowalski, 1970). *L. tuberculata* имеет более мелкие темно-коричневые споры 10–11 мкм в диаметре и бугорковатую поверхность наружного слоя перидия (Martin, 1957, Lakhanpal et al., 1990).

L. punctiformis G.W. Martin и *L. tenera* E. Jahn имеют неправильное растрескивание спорокарпов и золотисто-желтые споры в массе, которые орнаментированы маленькими шипами (Martin & Alexopoulos 1969).

Licea operculata (Wingate) G.W. Martin, Mycologia 34(6):702 (1942).

mc — A (77), b: 75, l: 2. [Bortnikov et al., 2022, fig. 9].

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *A. nephrolepis*, *Acer ukurunduense*, *Alnus hirsuta*, *Betula schmidtii*, *Maackia amurensis*, *Phellodendron amurense*, *Pinus koraiensis*, *Quercus mongolica*, *Taxus cuspidata*, *Tilia amurensis* (pH: 4,13–6,42) и на наземном опаде.

Распространение в заповеднике: 5, 7, 12, 13, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 33, 34, 35, 46, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: КУС, ЛИП, МОС, ТВЕ; **СЗФО**: ЛЕН; **ЮФО**: ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **ПФО**: БАШ, КИР, ОПЕ, САМ, САР; **УрФО**: ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: ПРИ, ЧУК.

Примечания: *Licea operculata* — это самый распространенный вид *Licea* в заповеднике «Кедровая Падь». Его легко узнать по крупным спорокарпам на ножках, которые имеют четко выраженную крышечку и растрескиваются кольцевидным образом. В световом микроскопе споры *L. operculata* кажутся гладкими или слегка шероховатыми, однако под СЭМ видно, что они густо покрыты мелкими бородавками. Внутренний перидий орнаментирован двумя типами бородавок, что видно под СЭМ: одни из них мелкие и простые, а вторые — крупные и сложные, состоящие из нескольких бородавок, сгруппированных вместе и похожих на плод малины.

Licea parasitica (Zukal) G.W. Martin, Mycologia 34(6):702 (1942).

mc — **O** (20), b: 20. [Bortnikov et al., 2022, fig. 10].

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Abies nephrolepis*, *Acer mandshuricum*, *Betula lanata*, *B. platyphylla*, *Fraxinus mandshurica*, *Phellodendron amurense*, *Pinus koraiensis*, *Quercus mongolica* (рН: 4,33–6,47).

Распространение в заповеднике: 3, 5, 11, 13, 14, 22, 28, 34, 58.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, КУС, ЛИП, МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, ЛЕН; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: БАШ, КИР, ОПЕ, САР; **УрФО**: ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: ПРИ, ЧУК.

Примечания: этот распространенный вид легко узнать по маленьким уплощенным черным спорокарпам с отчетливой крышечкой того же цвета и гладким спорам (10,7–) 12,7–16,5 (–17,5) мкм в диаметре с неравномерно утолщенными стенками.

Licea pedicellata (H.C. Gilbert) H.C. Gilbert, in Martin, Mycologia 34(6):702 (1942).

mc — **R** (2), b: 2. [Bortnikov et al., 2022, fig. 11].

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Chosenia arbutifolia*, *Quercus mongolica* (рН: 5,84–7,42).

Распространение в заповеднике: 22, 69.

Распространение в России: **СФО**: АЛТ; **ДФО**: ПРИ.

Примечания: форма спорокарпов *Licea pedicellata* сходна с *L. rugosa*, но *L. pedicellata* отличается от нее мелко и густо бородавчатыми спорами, которые у *L. rugosa* совершенно гладкие. Кроме того, наш экземпляр *L. pedicellata* имеет более крупные спорокарпы, чем отмечено в описании *L. rugosa* (Nannenga-Bremekamp, Yamamoto, 1987; Wrigley de Basanta, Lado, 2005).

РФ, ПК ***Licea poculiformis*** Ukkola, Acta Bot. Fennica 160:5 (1998).

mc — **R** (1), b: 1. [Bortnikov et al., 2022, fig. 12].

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живой *Tilia amurensis* (рН: 6,59).

Распространение в заповеднике: 12.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

Примечания: наш образец состоит всего из трех темных бокаловидных спорокарпов, 135–170 мкм в высоту и 95–110 мкм в диаметре, со светлой отчетливой крышечкой и спорами от светло- до бледно-зеленовато-желтого цвета в проходящем свете, (9,7–) 9,9–11,7 (–12,3) мкм в диаметре, с более бледной областью из-за неравномерно утолщенной оболочки.

Наш материал соответствует оригинальному описанию (Ukkola, 1998), однако имеет несколько более крупные споры, как и образцы из Польши (KRAM M-1615, см. Ronikier et al., 2017): 9,7–12,3 мкм у наших образцов и 10–13 мкм у польских против 8,5–10 мкм у образцов из типового местообитания в Танзании.

РФ, ПК *Licea pseudoconica* T.E. Brooks & H.W. Keller, in Keller & Brooks, Mycologia 69(4):678 (1977).
mc — **O** (19), b: 19. Приложение 1, Рис. 5. [Bortnikov et al., 2022, fig. 13].

Описание: **Спорокарпы** в обширных, но не очень плотных колониях, сидячие, от полушаровидных до шаровидных, но выглядят более или менее коническими из-за скопления «мусорного» (и частично кристаллического) материала светлого цвета на вершине спорокарпов (изредка такая «шапочка» отсутствует), от коричневатых до черных, 55–80 мкм в высоту, 40–60 мкм в ширину. **Перидий** мембраноподобный, полупрозрачный, снаружи покрыт «мусорным» материалом. Внутренняя поверхность перидия бородавчатая, под СЭМ видно, что бородавки крупные и округлые, иногда объединяющиеся в группы по 2–5 шт. **Растрескивание** неправильное или более или менее кольцевидное в основании спорокарпа. **Споры** почти черные в массе, от светло-оливковых до умеренно-оливковых в проходящем свете, с более бледной областью, (12,2–) 12,6–13,8 (–14,2) мкм в диаметре, гладкие, с неравномерно утолщенной оболочкой. **Плазмодий** не наблюдался.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Chosenia arbutifolia*, *Juglans mandshurica*, *Populus maximowiczii* (pH: 6,40–7,31).

Распространение в заповеднике: 2, 11, 49, 53, 62, 69, 72.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

Примечания: наши образцы имеют несколько более крупные споры, чем указано в оригинальном описании (12,6–13,8 мкм против 9,5–11 мкм), но в остальном они полностью ему соответствуют (Keller, Brooks, 1977). Наиболее характерной особенностью *L. pseudoconica* являются полусферические или сферические черные спорокарпы, которые, однако кажутся почти коническими из-за светлоокрашенной «шапочки» из «мусорного» материала. По этой причине Келлер и Браун (1977) образно сравнили спорокарпы *L. pseudoconica* с "миниатюрными заснеженными горами". Из-за своего маленького размера и сходства с перитециями аскомицетов этот вид, судя по всему, часто оставался незамеченным исследователями и в действительности распространен по миру гораздо шире.

Licea pusilla Schrad., Nov. gen. pl. 19 (1797).

fc — **R** (1) w: 1, **mc** — **O** (9) w: 2, b: 7. [Bortnikov et al., 2022, fig. 14].

Описание: **Спорокарпы** скученные, мелкие, 130–210 мкм в диаметре, черные. **Перидий** обычно состоит из 4–6 пластинок, от желтовато-коричневого до оливково-зеленого в проходящем свете. Линии

растрескивания более гладкие и светлые, чем остальная часть перидия. Внутренний перидий покрыт мельчайшими бородавками, которые видны только под СЭМ на большом увеличении, края пластинок с крупными выростами и бородавками, которые видны как в проходящем свете, так и под СЭМ. **Споры** от темно-оливковых до черных в массе, оливково-коричневые с бледной областью в проходящем свете, (12,8–) 13,9–17,2 (–19,4) мкм в диаметре, бородавчатые. **Плазмодий** не наблюдался.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и методом влажных камер на гнилой древесине лиственных пород и на коре живых *Abies holophylla*, *Betula lanata*, *Pinus koraiensis* (рН: 5,18–5,54).

Распространение в заповеднике: 5, 14, 24, 26, 50.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, МОС, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ; **ПФО**: БАШ, ПЕР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ХАН; **СФО**: АЛТ, КРН; **ДФО**: БУР, ПРИ.

Licea rugtaea (Meyl.) Ing, Trans. Brit. Mycol. Soc. 78(3):443 (1982).

fc — **R** (1) w: 1, **mc** — **O** (14) w: 7, b: 6, l: 1. [Bortnikov et al., 2022, fig. 15].

Описание: **Спорокарпы** скученные, мелкие, 130–260 мкм в диаметре, черные. **Перидий** обычно состоит из 4–6 пластинок, от желтовато-коричневого или красновато-коричневого до зеленовато-оливкового в проходящем свете. Внутренний перидий покрыт мелкими бородавками, края пластинок также с выростами и бородавками. **Споры** от темно-оливковых до черных в массе, оливково-коричневые в проходящем свете, с неравномерно утолщенной стенкой, (9,5–) 10,7–12,2 (–13,3) мкм в диаметре, бородавчатые.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и методом влажных камер на гнилой древесине хвойных и лиственных пород (рН: 4,13–5,90), на коре живых *Abies holophylla*, *Pinus koraiensis*, *Quercus mongolica* (рН: 5,10–5,68) и на наземном опаде (рН: 5,58).

Распространение в заповеднике: 3, 5, 12, 14, 15, 16, 19, 25, 26, 27, 28.

Распространение в России: **ЦФО**: ТВЕ; **СЗФО**: МУР, НОВ; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: АЛР; **ДФО**: ПРИ.

Licea rugosa Nann.-Bremek. & Y. Yamam., Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., С. 90(3):326 (1987).

mc — **O** (18), b: 18. [Bortnikov et al., 2022, fig. 17].

Описание: **Спорокарпы** — спорангии на ножках, черные, 140–270 мкм в высоту. **Спороотека** 90–140 мкм в диаметре. Внутренний перидий бородавчатый. **Растрескивание** по предварительно сформированным линиям на фрагменты неправильной формы. **Ножка** около 70–150 мкм в высоту, толстая, морщинистая. **Споры** от темно-коричневых до черных в массе, темно-оливковые в проходящем свете, более бледные с одной стороны, (10,7–) 12,5–15,7 (–17,2) мкм в диаметре, гладкие. **Плазмодий** не наблюдался.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Acer mandshuricum*, *Chosenia arbutifolia*, *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica*, *Kalopanax septemlobus*, *Populus maximowiczii*, *Quercus mongolica*, *Ulmus japonica* (рН: 6,40–7,30).

Распространение в заповеднике: 2, 10, 11, 16, 37, 44, 49, 54, 69, 72, 73.

Распространение в России: СКФО: ДАГ; ДФО: ПРИ.

Примечания: три образца этого вида были определены как *Licea rugosa* var. *fujiokana* (Y. Yamam.) D. Wrigley & Lado. Образцы этой разновидности отличаются тем, что имеют более мелкие (9,6–10,6 мкм) и светлые споры, чем у *Licea rugosa* var. *rugosa*. *Licea rugosa* var. *fujiokana* имеет спорокарпы высотой 120–195 мкм, ножку высотой 70–120 мкм и споротеку диаметром 60–80 мкм. Кроме того, поверхность перидия в сухом состоянии у неё более морщинистая, чем у *L. rugosa* var. *rugosa*.

^{РФ, ПК}*Licea synchrysospora* Bortnikov, in Bortnikov, Gmoshinskiy & Novozhilov, Phytotaxa 541(1):40 (2022).

mc — O (23), b: 23. Приложение 1, Рис. 6, 7. [Bortnikov et al., 2022, fig. 18, 19, Wrigley de Basanta et al., 2023, fig. 19].

Описание: **Спорокарпы** разбросанные, подушковидные, при взгляде сверху почти округлые или слегка овальные, 0,18–0,42 мм в диаметре (в среднем 0,29 мм). **Перидий** черный, и очень часто на поверхности присутствуют полосы из гранулированного «мусорного» материала от коричневатого до темно-оранжево-желтого цвета. Перидий в проходящем свете от насыщенно желтовато-коричневого до коричневого, с более темными линиями из «мусорного» материала и черными линиями растрескивания. **Внутренний перидий** гладкий и блестящий в падающем свете, но под СЭМ видно, что он покрыт многочисленными мелкими бородавками с небольшими гладкими участками (вероятно, в местах контакта со спорами). **Края пластинок** перидия почти гладкие, волнистые или покрытые небольшими утолщениями, иногда с очень небольшими коническими выростами. **Споры** от ярко-желтых до желтых в массе, иногда выцветающие в гербарии до желтовато-коричневого, от серовато-оливковых до почти бесцветных в проходящем свете, с неравномерно утолщенной оболочкой, шаровидные, собранные в группы по 5–15 спор; группы иногда бывают достаточно рыхлыми и могут распадаться на более мелкие; отдельные споры (9,8–) 10,2–11,2 (–11,7) мкм в диаметре ($C_p = 10,74$; $C_o = 0,51$; $n = 60$), в проходящем свете практически гладкие, но под СЭМ видно, что споры покрыты многочисленными и очень мелкими бородавками за исключением мест контакта соседних спор в группе. **Плазмодий** не наблюдался.

Голотип: МУХ 11315. Россия, Приморский край, заповедник «Кедровая Падь», долинный лес, 43,096693° N, 131,558583° E, январь 2018, собр. Бортников Ф. М., на коре живой чозении (*Chosenia arbutifolia*), во влажной камере, pH = 7,09.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Chosenia arbutifolia*, *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica*, *Kalopanax septemlobus*, *Populus maximowiczii* (pH: 6,30–7,63).

Распространение в заповеднике: 37, 39, 49, 52, 53, 54, 62, 64, 69, 72, 73.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

Примечания: основными отличительными особенностями нового вида являются споры, собранные в группы, почти гладкие в проходящем свете и отчетливо бородавчатые под СЭМ; кроме того, во многих случаях перидий снаружи покрыт отложениями «мусорного» материала в виде оранжево-коричневых

полос, а края пластинок перидия не имеют выраженных выростов, лишь небольшие утолщения. Интересно, что более толстая часть оболочки каждой споры обращена в центр кластера, а более тонкостенная часть, через которую происходит прорастание — наружу. Эта особенность подтверждает то, что споры, собранные в группы, — стабильный признак, характерный для этого вида.

У *Licea confundens* T.N. Lakh., Nann.-Bremek. & R.K. Chopra, *L. ocellata* D.W. Mitch. & G. Moreno и *L. synsporos* Nann.-Bremek споры также расположены в группах. Однако у *L. confundens* споры черные в отраженном свете и фиолетово-серые в проходящем свете (Lakhanpal et al., 1990); *L. ocellata* имеет сидячие спорокарпы с крышечкой и более крупные споры (11,5–13,0 мкм) с трехгранными или четырехгранными бородавками (Mitchell, Moreno, 2009); *L. synsporos* отличается от *L. synchrysozona* почти сферическими спорокарпами, тонким мембраноподобным перидием с утолщенными гладкими краями и темно-коричневыми спорами (Nannenga-Bremekamp, 1968).

Licea mariae, *L. punctiformis* G.W. Martin и *L. tenera* E. Jahn также имеют золотисто-желтые в массе споры. *Licea synchrysozona* можно отличить от *L. punctiformis* и *L. tenera* по типу растрескивания (по предварительно сформированным линиям против нерегулярного, см. Martin, Alexopoulos, 1969). *Licea mariae* отличается свободными и более крупными спорами, орнаментацией внутренней поверхности перидия (мелковолокнистая против мелкобородавчатой) и краев пластинок перидия (крупные конические шипы против небольших утолщений).

РФ, ПК *Licea* sp.

fc — **R** (1) w: 1, **mc** — **R** (3) w: 3. Приложение 1, Рис. 8. [Bortnikov et al., 2022, fig. 20].

Описание: **Спорокарпы** разбросанные, конические, очень мелкие, с округлым основанием, 45–110 мкм в диаметре (в среднем около 70 мкм), от темно-коричневых до коричневато-черных. **Перидий** на верхушках спорангиев покрыт отложениями «мусорного» материала, однако почти всегда имеет небольшую «остиолу» неясного происхождения; в проходящем свете от светло-серо-желтого до насыщенно-коричневого. Под СЭМ внутренняя поверхность перидия неравномерно орнаментирована бородавками разных размеров и форм; края без крупных выростов. **Растрескивание** обычно кольцевидное, оставляющее открытую чашечку в основании спорокарпа и коническую «шапочку», которая, в свою очередь, иногда дополнительно растрескивается по 1–2 предварительно сформированным линиям. **Споры** в массе коричневато-черные, в проходящем свете от оливково-серых до коричневато-черных, шаровидные, свободные или в легко распадающихся скоплениях, более бледные с одной стороны из-за неравномерно утолщенной оболочки, 10,5–11,5 (–14,0) мкм в диаметре, почти гладкие или слегка шероховатые в проходящем свете, неравномерно и мелко бородавчатые под СЭМ. **Плазмодий** не наблюдался.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных пород и методом влажных камер на гнилой древесине хвойных и лиственных пород (рН: 4,92–5,12).

Распространение в заповеднике: 16, 25.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

Примечания: основными отличительными особенностями этого вида являются чрезвычайно мелкие конические спорокарпы, часто с вытянутой верхушкой, по форме напоминающие средневековый русский шлем; перидий, покрытый довольно толстым слоем зернистого «мусорного» материала, и мелкобородавчатый внутренний перидий без крупных выростов по краям линий растрескивания.

Licea sp. отличается от *L. pseudoconica* T.E. Brooks & H.W. Keller тем, что спорокарпы имеют действительно коническую форму, а не просто кажутся такими из-за скопления «мусорного» материала на вершине шаровидного спорокарпа.

Морфологически наиболее близким видом к *Licea* sp. является *Licea rufocuprea* Nann.-Bremek. & Y. Yamam. Этот вид имеет сферические или несколько конические спорокарпы не более 0,1 мм в диаметре и споры, орнаментированные мелкими бородавками. Однако он отличается цветом перидия (темно-ореховым или красновато-медно-коричневым, а не темно-коричневым или коричневаточерным, как у *Licea* sp.) и небольшими выростами, покрывающими края перидия с обеих сторон от линии растрескивания (Nannenga-Bremekamp, Yamamoto 1987, Fig. 10 C; Wrigley de Basanta et al. 2013, Fig. 34; de Lima, Cavalcanti, 2017, Fig. 4 E). Тем не менее, для обоснования отличий *Licea* sp. от *L. rufocuprea* требуются дополнительные исследования.

Trichiales T. Macbr., N. Amer. Slime-moulds, ed. 2, 237 (1922)

Dianemataceae T. Macbr., N. Amer. Slime-moulds, ed. 2, 237 (1922)

Calomyxa metallica (Berk.) Nieuwl., Amer. Midl. Naturalist 4:335 (1916).

mc — **A** (73), b: 73. Приложение 1, Рис. 9, А.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *Betula lanata*, *B. schmidtii*, *Chosenia arbutifolia*, *Juglans mandshurica*, *Kalopanax septemlobus*, *Phellodendron amurense*, *Quercus mongolica*, *Taxus cuspidata*, *Tilia mandshurica* (pH: 4,90–5,45).

Распространение в заповеднике: 2, 3, 5, 7, 10, 11, 14, 15, 17, 21, 22, 25, 26, 27, 28, 30, 32, 33, 35, 38, 44, 54, 57, 64.

Распространение в России: **ЦФО:** ВОР, ЛИП, МОС, ТВЕ; **СЗФО:** КАР, КОМ, ЛЕН, МУР; **ЮФО:** КРА, КРЫ; **СКФО:** ДАГ; **ПФО:** БАШ, САР; **УрФО:** СВЕ, ХАН, ЯМА; **СФО:** АЛР, АЛТ, КРН, НОС; **ДФО:** ПРИ, ЧУК, ЯКУ.

Trichiaceae Chevall., Fl. gén. env. Paris 1: 322. 1826, sensu Martin & Alexopoulos (1969),

incl. Arcyriaceae and Perichaenaceae

Arcyria affinis Rostaf., Sluzowce monogr. 276 (1875).

fc — **O** (20) w: 20.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 2, 3, 5, 7, 18, 25, 27, 32, 33, 34, 41, 44, 54, 56, 58, 60, 66, 70.

Распространение в России: **ЦФО**: ВЛА, МОС, ТВЕ; **СЗФО**: МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: АСТ, КРА, КРЫ; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: БАШ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ; **СФО**: АЛТ; **ДФО**: ПРИ.

Arcyria cinerea (Bull.) Pers., Syn. meth. fung. 1:184 (1801).

fc — **A** (213) w: 211, b: 1, df: 1, **mc** — **A** (123) w: 12, b: 104, l: 7. Приложение 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород, на коре живого *Quercus mongolica* и на мертвых плодовых телах грибов и методом влажных камер на гнилой древесине хвойных и лиственных пород (рН: 4,25–6,42), на коре живых *Abies nephrolepis*, *Acer mono*, *Actinidia arguta*, *Betula davurica*, *B. lanata*, *B. platyphylla*, *B. schmidtii*, *Cerasus sargentii*, *Chosenia arbutifolia*, *Juglans mandshurica*, *Lonicera maackii*, *Phellodendron amurense*, *Pinus koraiensis*, *Quercus mongolica*, *Taxus cuspidata*, *Tilia amurensis*, *T. mandshurica* (рН: 3,96–6,92) и на наземном опаде (рН: 4,36–7,42).

Распространение в заповеднике: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 18, 21, 22, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 47, 48, 49, 50, 52, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 62, 63, 64, 65, 66, 67, 68, 69, 70, 71, 72, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: БРЯ, ВЛА, ВОР, КАЛ, КУС, ЛИП, МОС, ОРЛ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КАИ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ, СТА; **ПФО**: БАШ, КИР, ОРЕ, ПЕР, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН, НОС, ТОМ, ТУВ; **ДФО**: МАГ, ПРИ, САХ, ЧУК, ЯКУ.

Примечания: помимо типичной разновидности, была отмечена *Arcyria cinerea* var. *digitata* (Schwein.) G. Lister.

Arcyria denudata (L.) Wettst., Verh. Zool.-Bot. Ges. Wien 35:535 (1886).

fc — **C** (63) w: 63, **mc** — **R** (3) w: 1, b: 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород и методом влажных камер на гнилой древесине хвойных пород (рН: 4,76) и на коре живой *Tilia amurensis* (рН: 5,92–7,03).

Распространение в заповеднике: 1, 5, 6, 7, 8, 11, 15, 16, 18, 22, 24, 25, 26, 31, 32, 33, 37, 40, 41, 48, 49, 52, 54, 55, 57, 58, 62, 65, 66, 68, 69, 70, 71, 72, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: БРЯ, ВОР, КАЛ, КОС, КУС, ЛИП, МОС, РЯЗ, СМО, ТВЕ, ЯРО; **СЗФО**: ВОЛ, КАР, ЛЕН, НОВ, ПСК; **ЮФО**: АДЫ, АСТ, ВОГ, КАИ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: СТА; **ПФО**: БАШ, КИР, НИЖ, ПЕР, САМ, САР, ТАТ, УЛЬ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ, ХАК; **ДФО**: АМУ, БУР, КАМ, ПРИ, ХАБ.

Arcyria incarnata (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers., Observ. mycol. 1:58 (1796).

fc — **R** (9) w: 9.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 3, 23, 33, 36, 38, 44, 58.

Распространение в России: **ЦФО**: БРЯ, ВОР, КАЛ, КУС, ЛИП, МОС, ОРЛ, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КАИ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ, СТА; **ПФО**: БАШ, КИР, НИЖ, ОРЕ, ПЕР, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН, НОС, ТОМ, ХАК; **ДФО**: МАГ, ПРИ, ЧУК.

^{ПК}*Arcyria insignis* Kalchbr. & Cooke, in Kalchbrenner, Grevillea 10:143 (1882).

fc — **O** (16) w: 16, **mc** — **O** (8) w: 2, b: 1, l: 5.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород и методом влажных камер на гнилой древесине хвойных и лиственных пород (рН: 6,42), на коре живой *Abies holophylla* (рН: 5,55) и на наземном опаде (рН: 4,64–5,38).

Распространение в заповеднике: 1, 3, 4, 5, 7, 14, 15, 18, 22, 23, 26, 31, 37, 38, 48, 49, 61, 65, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: КУС, МОС, РЯЗ, ТВЕ; **СЗФО**: КОМ, ЛЕН, МУР; **ЮФО**: ВОГ, КРА, КРЫ; **ПФО**: БАШ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ.

Arcyria marginoundulata Nann.-Bremek. & Y. Yamam., Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., С. 86(2):218 (1983).

mc — **R** (6), l: 6. Приложение 1, Рис. 9, Б, Рис. 22, В, Г.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на наземном опаде (рН: 4,64–5,45).

Распространение в заповеднике: 14, 19, 26.

Распространение в России: **ДФО**: ПРИ.

Arcyria oerstedii Rostaf., Sluzowce monogr. 278 (1875).

fc — **R** (4) w: 4.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 5, 18, 48, 50.

Распространение в России: **ЦФО**: БЕЛ, МОС, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: ЛЕН, МУР, НОВ; **ЮФО**: ВОГ; **ПФО**: КИР, ПЕР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: ПРИ.

Arcyria pomiformis (Leers) Rostaf., Sluzowce monogr. 271 (1875).

fc — **R** (4) w: 4, **mc** — **O** (19) w: 2, b: 17.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и методом влажных камер на гнилой древесине лиственных пород (рН: 4,13–4,87) и на коре живой *Abies holophylla* (рН: 4,91–5,71).

Распространение в заповеднике: 3, 12, 14, 21, 23, 25, 26, 27, 29, 30, 38.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, КУС, ЛИП, МОС, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **ПФО**: БАШ, КИР, ПЕР, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, ТОМ; **ДФО**: ЗАБ, МАГ, ПРИ, САХ, ЧУК.

Arcyria stipata (Schwein.) Lister, Monogr. mycetozoa, ed. 1, 189 (1894).

fc — **R** (1) w: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 62.

Распространение в России: **ЦФО**: ВЛА, МОС, ТВЕ; **СЗФО**: ЛЕН, МУР, НОВ; **ЮФО**: ВОГ, КРЫ, РОС; **ПФО**: БАШ, КИР; **УрФО**: СВЕ, ХАН; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: ПРИ, ХАБ.

^{ПК}*Arcyria versicolor* W. Phillips, Grevillea 5:115 (1877).

mc — **R** (1), b: 1

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живой *Maackia amurensis* (pH: 5,68).

Распространение в заповеднике: 46.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС; **ПФО**: БАШ; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: НОС.

Arcyria virescens G. Lister, J. Bot. 59:252 (1921).

fc — **O** (13) w: 13. Приложение 1, Рис. 9, В, Рис. 22, Д, Е.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 1, 18, 26, 28, 31, 36, 40, 41, 44, 68.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС; **ДФО**: ПРИ.

Примечания: данный вид в некоторых случаях можно спутать с широко распространенным видом *A. obvelata* (Oeder) Onsberg, у которого также после созревания и полного высыхания плодовых тел капиллиций сильно расширяется и колония спорангиев зачастую приобретает вид спутанной массы желтоватого цвета. Обычно в качестве диагностического признака, позволяющего отличить *A. virescens* от *A. obvelata* указывают оливково-зеленоватый (а не желтый) оттенок спорангиев (например, см. Martin, Alexopoulos, 1969). Однако этот зеленоватый оттенок, хорошо заметный у свежих образцов, со временем выцветает до бледно-зеленовато-охристого и может быть принят за естественную вариацию оттенка *A. obvelata*. Поэтому для различения этих двух видов лучше использовать другой признак, на котором обычно не акцентируют внимание: толщину нитей капиллиция, которая у *A. obvelata* составляет 3–4 мкм, а у *A. virescens* — 5–6 мкм (Martin, Alexopoulos, 1969). У исследованных нами образцов из заповедника «Кедровая Падь» толщина элатер составляла от 4,7 до 5,5 мкм, а у образцов *A. obvelata* из Европейской части России, взятых для сравнения — 3,0–3,3 мкм. Учитывая, что в ходе многолетних исследований в Сихотэ-Алинском заповеднике также была выявлена только *A. virescens*, есть основания полагать, что ранее опубликованные указания *A. obvelata* для Дальнего Востока являются ошибочными и в действительности относятся к *A. virescens*.

Hemitrichia abietina (Wigand) G. Lister, in Lister, Monogr. mycetozoa, ed. 2, 227 (1911).

mc — **R** (5), b: 5. Приложение 1, Рис. 22, Ж.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Actinidia arguta*, *Juglans mandshurica*, *Populus maximowiczii* (рН: 5,92–7,01).

Распространение в заповеднике: 16, 27, 32, 39.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС; **ЮФО**: ВОГ, КРЫ; **ПФО**: БАШ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ; **СФО**: АЛР, КРН, НОС; **ДФО**: ПРИ, ХАБ.

Hemitrichia calyculata (Speg.) M.L. Farr, Mycologia 66(5):887 (1974).

fc — **A** (328) w: 327, l: 1, **mc** — **R** (3) w: 3. Приложение 1, Рис. 9, Г.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород и на наземном опаде и методом влажных камер на гнилой древесине лиственных пород (рН: 4,77–5,43).

Распространение в заповеднике: 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 21, 23, 24, 25, 31, 33, 35, 36, 37, 38, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 68, 69, 70, 71, 72, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, РЯЗ, ТВЕ; **СЗФО**: НОВ, ПСК; **ЮФО**: ВОГ, КРЫ, РОС; **ПФО**: БАШ, КИР, ТАТ; **УрФО**: ТЮМ; **СФО**: АЛР, АЛТ, НОС; **ДФО**: ПРИ.

Примечания: данный вид является самым часто встречаемым при работе в поле (15,3% от числа всех находок) и вторым по встречаемости в заповеднике вообще (8,9%). Интересно, что в «Кедровой Пади» он встречается в 55 раз чаще, чем родственный ему вид *H. decipiens* (\equiv *Trichia decipiens*), который в свою очередь является одним из доминантов во многих лесных сообществах Европейской части России.

Hemitrichia clavata (Pers.) Rostaf., in Fuckel, Jahrb. Nassauischen Vereins Naturk. 27-28:75 (1873).

fc — **O** (15) w: 15. Приложение 1, Рис. 22, З.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 5, 7, 20, 37, 48, 51, 57, 61, 65, 69, 70, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: БЕЛ, БРЯ, ВЛА, КАЛ, КУС, ЛИП, МОС, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: СТА; **ПФО**: БАШ, КИР, ОПЕ, ПЕР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН, НОС, ТОМ, ХАК; **ДФО**: ПРИ, ХАБ.

Hemitrichia decipiens (Pers.) García-Cunch., J.C. Zamora & Lado, in García-Cunchillos, Zamora, Ryberg & Lado, Mol. Phylogenet. Evol. 177:107609, 14 (2022).

fc — **R** (6) w: 6.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 5, 35, 50, 53, 66.

Распространение в России: **ЦФО**: БРЯ, ВЛА, ВОР, КАЛ, КОС, КУС, МОС, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: ВОГ, КРА, КРЫ; **СКФО**: ДАГ, СТА; **ПФО**: БАШ, КИР, ПЕР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: КАМ, МАГ, ПРИ, САХ, ХАБ, ЧУК.

Hemitrichia minor G. Lister, J. Bot. 49:62 (1911).

mc — **C** (40), b: 40.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Acer ukurunduense*, *Betula lanata*, *B. platyphylla*, *B. schmidtii*, *Phellodendron amurense*, *Pinus koraiensis*, *Quercus mongolica*, *Taxus cuspidata*, *Tilia amurensis* (рН: 4,19–6,68).

Распространение в заповеднике: 3, 5, 10, 12, 14, 15, 21, 22, 23, 30, 33, 34, 35, 38, 39.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС; **СЗФО**: КАР, ЛЕН; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРЫ; **ПФО**: КИР, ОПЕ; **УрФО**: СВЕ, ЧЕЛ; **ДФО**: МАГ, ПРИ.

^{ПК}*Hemitrichia pardina* (Minakata) Ing, Mухомycetes Britain and Ireland 132 (1999).

mc — **O** (9), b: 9. Приложение 1, Рис. 22, И, Приложение 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Chosenia arbutifolia**, *Pinus koraiensis*, *Quercus mongolica*, *Ulmus laciniata** (*рН: 6,61–7,03).

Распространение в заповеднике: 2, 3, 5, 11, 17.

Распространение в России: **ЦФО**: ЛИП, ТВЕ; **СЗФО**: КАР; **ЮФО**: АСТ, ВОГ; **ПФО**: ОПЕ, САМ; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: МАГ, ЯКУ.

Hemitrichia serpula (Scop.) Rostaf. ex Lister, Monogr. mycetozoa, ed. 1, 179 (1894).

fc — **A** (75) w: 73, b: 1, l: 1, **mc** — **O** (15), b: 10, l: 5. Приложение 1, Рис. 22, К.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород, на коре живых деревьев, и на наземном опаде, и методом влажных камер на коре *Abies holophylla*, *Actinidia arguta*, *Chosenia arbutifolia*, *Quercus mongolica*, *Vitis amurensis* (рН: 5,08–7,19) и на наземном опаде (рН: 5,11–5,93).

Распространение в заповеднике: 1, 2, 3, 5, 7, 9, 10, 12, 13, 14, 15, 17, 18, 24, 26, 27, 28, 32, 33, 36, 37, 45, 46, 48, 49, 50, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 57, 58, 59, 60, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 69, 70, 71, 72, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, КАЛ, МОС, ОРЛ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: ЛЕН, НОВ, ПСК; **ЮФО**: ВОГ, КРА; **ПФО**: БАШ, КИР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН, НОС, ТУВ; **ДФО**: ПРИ, ХАБ.

Metatrichia floriformis (Schwein.) Nann.-Bremek., Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., C. 88(1):127 (1985).

fc — **R** (1) w: 1. Приложение 1, Рис. 9, Д.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 49.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: ВОГ; **ПФО**: КИР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН, НОС; **ДФО**: МАГ, ПРИ.

Metatrachia vesparia (Batsch) Nann.-Bremek. ex G.W. Martin & Alexop., *Mycomycetes* 143 (1969).
fc — **O** (23) w: 23.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 5, 18, 23, 31, 33, 37, 42, 45, 48, 49, 51, 55, 57, 61, 62, 65.

Распространение в России: **ЦФО**: БРЯ, ВЛА, ВОР, КАЛ, КУС, ЛИП, МОС, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ, СЕВ, СТА; **ПФО**: БАШ, КИР, ПЕР, САМ, ТАТ, УЛЬ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: ЗАБ, КАМ, ПРИ, ХАБ.

^{ПК}***Oligonema affine*** (de Bary) García-Cunch., J.C. Zamora & Lado, in García-Cunchillos, Zamora, Ryberg & Lado, *Mol. Phylogenet. Evol.* 177:107609, 15 (2022).

fc — **R** (3) w: 2, b: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и на коре живого *Quercus mongolica*.

Распространение в заповеднике: 8, 37, 51.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: ЛЕН, МУР; **ЮФО**: КРА, РОС; **СФО**: АЛР, КРН, ТОМ; **ПФО**: БАШ, ТАТ.

Oligonema favogineum (Batsch) García-Cunch., J.C. Zamora & Lado, in García-Cunchillos, Zamora, Ryberg & Lado, *Mol. Phylogenet. Evol.* 177:107609, 15 (2022).

fc — **C** (42) w: 42, **mc** — **R** (2) w: 1, b: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород и методом влажных камер на гнилой древесине хвойных пород (рН: 4,76) и на коре живого *Quercus mongolica* (рН: 6,71).

Распространение в заповеднике: 1, 3, 4, 5, 8, 12, 13, 15, 18, 23, 24, 25, 27, 28, 37, 45, 46, 47, 48, 49, 50, 52, 54, 55, 57, 58, 60, 61, 66, 68, 72.

Распространение в России: **ЦФО**: БРЯ, ВЛА, ВОР, КАЛ, КУС, МОС, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: ВОГ, КРА, КРЫ; **СКФО**: ДАГ, СТА; **ПФО**: БАШ, КИР, ПЕР, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ, ХАК; **ДФО**: ЗАБ, КАМ, ПРИ, ХАБ.

Oligonema persimile (P. Karst.) García-Cunch., J.C. Zamora & Lado, in García-Cunchillos, Zamora, Ryberg & Lado, *Mol. Phylogenet. Evol.* 177:107609, 15 (2022).

fc — **R** (2) w: 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 66.

Распространение в России: **ЦФО**: КАЛ, МОС, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: КРЫ; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: ТАТ; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: ПРИ.

Ophiotheca chrysosperma Curr., Quart. J. Microscop. Sci. 2:241 (1854)

≡ *Perichaena chrysosperma* (Curr.) Lister, Monogr. mycetozoa, ed. 1, 196 (1894).

fc — **R** (1) w: 1, **mc** — **A** (56), b: 53, l: 3.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и методом влажных камер на коре живых *Acer mono*, *Actinidia arguta*, *Carpinus cordata*, *Chosenia arbutifolia*, *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica*, *Kalopanax septemlobus*, *Malus mandshurica*, *Populus maximowiczii*, *Quercus mongolica*, *Tilia amurensis*, *T. mandshurica*, *Ulmus japonica*, *Vitis amurensis* (рН: 5,95–8,08) и на наземном опаде (рН: 6,79–7,42).

Распространение в заповеднике: 2, 7, 8, 11, 15, 16, 17, 19, 21, 33, 37, 38, 44, 49, 52, 53, 54, 57, 58, 59, 62, 66, 67, 69, 72, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, ЛЕН, МУР; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: БАШ, ОРЕ, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: КАМ, МАГ, ПРИ, ХАБ, ЧУК, ЯКУ.

Perichaena corticalis (Batsch) Rostaf., Sluzowce monogr. 293 (1875).

mc — **A** (59), b: 54, l: 5.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Acer tegmentosum*, *Actinidia arguta*, *Chosenia arbutifolia*, *Juglans mandshurica*, *Juniperus davurica*, *Kalopanax septemlobus*, *Lonicera maackii*, *Populus maximowiczii*, *Quercus mongolica*, *Tilia amurensis*, *Ulmus japonica*, *U. laciniata* (рН: 5,42–7,72) и на наземном опаде (рН: 6,66–6,91).

Распространение в заповеднике: 2, 3, 7, 8, 10, 11, 16, 17, 19, 21, 22, 27, 37, 38, 44, 49, 53, 56, 64, 66, 67, 69, 72, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: КУС, ЛИП, МОС, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КАИ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: БАШ, КИР, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ЧЕЛ; **СФО**: АЛТ, КРН, НОС, ТОМ, ТУВ, ХАК; **ДФО**: МАГ, ПРИ, ХАБ, ЯКУ.

Perichaena depressa Lib., Pl. crypt. Arduenna 378 (1837).

mc — **R** (5), b: 5. Приложение 1, Рис. 9, Е.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Acer mono*, *Actinidia arguta*, *Lonicera maackii*, *Vitis amurensis* (рН: 6,41–6,65).

Распространение в заповеднике: 27, 58, 69.

Распространение в России: **ЦФО**: КУС, МОС, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КОМ, ЛЕН, МУР; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КАИ, КРА, КРЫ; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: ОРЕ, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТУВ; **ДФО**: ЗАБ, ПРИ, ЧУК, ЯКУ.

^{ПК}*Perichaena liceoides* Rostaf., Sluzowce monogr. 295 (1875).

mc — **R** (2), b: 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Chosenia arbutifolia*, *Populus maximowiczii* (pH: 6,65–6,95).

Распространение в заповеднике: 39.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КАИ, КРА, КРЫ; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: ТАТ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: ПРИ, ЧУК.

^{ПК}*Perichaena quadrata* T. Macbr., N. Amer. Slime-moulds, ed. 1, 184 (1899).

mc — **O** (16), b: 14, l: 2. Приложение 1, Рис. 9, Ж.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Actinidia arguta*, *Chosenia arbutifolia*, *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica*, *Kalopanax septemlobus*, *Populus maximowiczii*, *Quercus mongolica* (pH: 5,47–7,63) и на наземном опаде (pH: 6,17–6,45).

Распространение в заповеднике: 2, 14, 16, 24, 49, 52, 53, 54, 62, 64, 69, 72.

Распространение в России: **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КАИ, КРЫ; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: ОРЕ; **ДФО**: ЗАБ, ПРИ.

^{РФ}, ^{ПК}*Trichia acetocorticola* Bortnikov, in Bortnikov, Bortnikova, Gmoshinskiy, Prikhodko & Novozhilov, Bot. Pacifica 12(2):93 (2023).

mc — **R** (2), b: 2. Приложение 1, Рис. 10, Приложение 2 [Bortnikov et al., 2023, fig. 8].

Описание: **Спорокарпы** — спорангии на ножках, в редких или достаточно плотных группах, 920–1460 мкм высотой. **Ножка** бугорчатая, сильно бороздчатая, 260–540 мкм в высоту, 27–37% от общей высоты, серовато-коричневая, равномерно окрашенная, заполненная аморфным материалом. **Споротеки** одиночные или сгруппированные по 2–3 на одной ножке, обратнойцевидные, 520–690 мкм в ширину. **Перидий** двухслойный. Внутренний слой тонкий, мембраноподобный, гиалиновый, орнаментирован множеством мелких прямых линий, пересекающихся под разными углами и образующих мозаичный рисунок. Внешний слой состоит из гранулированного материала, от серебристо-серого до красновато-темно-коричневого; внешние отложения практически непрерывные, без отчетливых пластинок перидия. **Растрескивание** по предварительно сформированным линиям или неравномерное. **Капиллиций** состоит из ржаво-желтых элатер, бледно-желтых в проходящем свете, простых и чрезвычайно длинных: предположительно длиной 600–900 мкм и более (большинство изученных элатер были оборваны с одной или обеих сторон; 17 измеренных фрагментов имели длину 370–4020 мкм [в среднем 950 мкм]; 5 целых элатер имели длину 430–1800 мкм [в среднем 590 мкм]). Элатеры толстые, (6,1–) 6,4–7,8 (–8,6) мкм в ширину (n = 35). **Окончания элатер** средние, около 30 (19–41) мкм в длину, постепенно сужающиеся к заостренному кончику. Нити капиллиция орнаментированы неравномерно расположенными, тонкими, левозавитыми спиральными

утолщениями, примерно с 7–10 витками на 20 мкм. В проходящем свете спирали с неровными краями, несколько «заостренные». Под СЭМ спирали довольно высокие и притупленные, иногда слегка раздвоенные или с почти что сетчатым орнаментом. Вторичная орнаментация состоит из тонких гребней, более или менее параллельных продольной оси элатеры; в местах соприкосновения гребней, идущих от соседних витков спиралей, также иногда образуется сетчатый орнамент. Споры в массе желтые, бледно-желтые в проходящем свете, обычно почти шаровидные, но иногда несколько неправильной формы, бородавчатые (8,4–) 9,5–11,1 (–12,8) мкм в диаметре ($C_p = 10,27$; $C_o = 0,81$; $n = 158$). Под СЭМ орнаментация спор пилятная, а пили удалены друг от друга (не имеют перемычек). Вторичная орнаментация заметная, представлена мельчайшими бородавочками, расположенными довольно плотно в некоторых местах. **Плазмодий** не наблюдался.

Голотип: МУХ 10073. Россия, Приморский край, заповедник «Кедровая Падь», горный широколиственный многопородный лес, 43.128167° N, 131.436500° E, 22.11.2017, собр. Бортников Ф. М., на коре живой березы Шмидта (*Betula schmidtii*), во влажной камере, рН = 5,16.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Betula schmidtii** и *Pinus koraiensis* (*рН: 5,16).

Распространение в заповеднике: 5, 33.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

Примечания: Основным диагностическим признаком этого нового для науки вида являются спорангии, которые обычно имеют серебристо-серый цвет, а отложения на перидии такие плотные, что линии растрескивания едва различимы или вообще не видны под сплошным слоем.

Подобные отложения ранее были отмечены у некоторых представителей других родов светлоспоровых миксомицетов: *Licea* Schrad., *Dianema* Rex, *Perichaena* Fr. Стоит отметить, что согласно литературным данным кристаллические отложения у *Perichaena* spp. обычно не образуются, если спороношения получены методом влажных камер, а не собраны в природе (Gilert, 1990). Однако все образцы *T. acetocorticola*, напротив, получены именно во влажных камерах, что говорит в пользу стабильности наблюдаемого признака.

Примечательна также экология данного вида: он встречается на коре живых деревьев с высокой кислотностью (рН: 4–5), что и получило отражение в его названии. В заповеднике «Кедровая Падь» *T. acetocorticola* была обнаружена на коре *Betula schmidtii* (рН: 5,16) и *Pinus koraiensis* (данные о кислотности данного образца субстрата отсутствуют, однако в других влажных камерах с корой *P. koraiensis* рН варьировал в диапазоне от 3,96 до 4,59). Третий известный на данный момент в мире образец этого вида происходит из северного Вьетнама (провинция Каобанг) и также получен методом влажных камер на коре *Pinus massoniana* Lamb. (рН: 4,02). Он, однако, имеет некоторые отличия от образцов из Приморья: окончания элатер капиллиция чуть более длинные (в среднем 44 мкм против 30 мкм у образцов из «Кедровой Пади»), спорангии образуют очень плотные колонии и пластинки перидия выражены чуть лучше. Из-за этих отличий данный образец был описан как новая разновидность этого вида — *Trichia acetocorticola* var. *aggregata* Bortnikov & Bortnikova (Bortnikov et al., 2023).

Ближайшими родственными видами к *Trichia acetocorticola* являются *T. pinicola* и *T. nubila*, которые также были описаны как новые для науки из северного Вьетнама и Приморского края, соответственно (Bortnikov et al., 2023). Все три вида объединяет то, что они имеют практически одинаковую орнаментацию элатер капиллиция с характерной вторичной исчерченностью, заметной не только на СЭМ, но и на масляной иммерсии. Основными признаками, позволяющими различить эти таксоны, являются толщина элатер капиллиция и длина их окончаний. *Trichia nubila*, описанная по единственному образцу, собранному с гнилой древесины на склоне г. Облачная (Чугуевский район Приморского края), по-видимому встречается и в юго-западном Приморье, однако пока что обнаружена нами не была.

РФ, ПК *Trichia armillata* Bortnikov, in Bortnikov, Bortnikova, Gmoshinskiy, Prikhodko & Novozhilov, Bot. Pacifica 12(2):109 (2023).

mc — С (44), b: 44. Приложение 1, Рис. 11, Приложение 2 [Bortnikov et al., 2023, fig. 18].

Описание: **Спорocarпы** — спорангии на ножках, разбросанные, (390–) 510–730 (–930) мкм в высоту. **Ножка** грубая, мелкобугорчатая, довольно длинная, 160–580 мкм в высоту, 36–69% от общей высоты (в среднем 46–60%), от светло-оранжево-коричневой до темно-коричневой или черновато-коричневой, заполнена аморфным материалом. **Споротека** одиночная, от почти шаровидной до обратнойцевидной, 180–380 мкм в ширину. **Перидий** двухслойный. Внутренний слой тонкий, мембраноподобный, гиалиновый, орнаментирован короткими прямыми линиями, пересекающимися под разными углами и формирующими мозаичный рисунок. Внешний слой состоит из гранулированного материала, от желто-коричневого до темно-коричневого или черновато-коричневого. Растрескивание происходит по предварительно сформированным линиям. **Капиллиций** состоит из желтых элатер, бледно-желтых в проходящем свете, простых, (80–) 170–290 (–370) мкм в длину и (2,6–) 3,3–4,1 (–4,6) мкм в толщину. **Окончания элатер** от коротких до средних, около 23 (14–36) мкм длиной, постепенно сужающиеся. Нити капиллиция орнаментированы левозавитыми спиральными утолщениями, расположенными достаточно рыхло, но равномерно, с (8–) 9–11 витками на 20 мкм. Под СЭМ спиральные утолщения гладкие, без вторичной орнаментации. **Споры** тускло-желтые в массе, бледно-желтые в проходящем свете, обычно почти шаровидные, но иногда несколько неправильной формы, бородавчатые, (8,2–) 9,2–10,8 (–13,3) мкм в диаметре (Ср = 10,03; Со = 0,80; n=529). Под СЭМ орнаментация спор пилятная, столбчатая часть пилей приземистая, капуты широкие, со сгруппированными закругленными головками. Под СЭМ с высоким разрешением может быть заметна вторичная орнаментация из мелких бородавочек, расположенных более или менее равномерно и иногда объединяющихся в короткие линии. **Плазмодий** не наблюдался.

Голотип: МУХ 11050. Россия, Приморский край, заповедник «Кедровая Падь», горный хвойно-широколиственный лес с преобладанием *Abies holophylla*, 43.119222° N, 131.470250° E, 10.03.2018, собр. Бортников Ф. М., на коре живой пихты цельнолистной (*Abies holophylla*), во влажной камере, рН = 5,47.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla* и *Quercus mongolica* (рН: 4,51–6,24).

Распространение в заповеднике: 3, 5, 10, 12, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 33.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

Примечания: Первоначально большинство образцов, отнесенных к этому новому виду, были идентифицированы как *Trichia munda* (но некоторые из них — как *T. botrytis* и даже *Hemitrichia minor*) из-за относительно длинных ножек (иногда до 70% от общей высоты), умеренно длинных окончаний элатер (14–36 мкм) и диаметра спор, попадающего в диапазон 9–12 мкм. Тем не менее, при переопределении и ревизии данных образцов мы выяснили, что есть по меньшей мере две особенности *T. armillata*, не согласующиеся с первоначальным описанием *T. munda* (Lister 1897).

Перидий исследованных образцов затруднительно назвать крапчатым (как это указывал для *T. munda* А. Листер), поскольку он обычно состоит всего из нескольких крупных пластинок (обычно их 3–5 шт., но иногда лишь одна). Кроме того, все изученные образцы были собраны с коры живых деревьев и никогда не были обнаружены на других субстратах, подобных тем, которые указаны в оригинальном описании (мертвые листья дуба, граба и т. д., и редко древесина). И хотя в двух случаях образцы были получены с опада во влажных камерах, при внимательном рассмотрении оказалось, что спорангии сформировались на небольших отпавших кусочках коры. Наконец, у нового вида спорангии меньше, чем это обычно указывают для *T. munda* (Ing, 1999, Stephenson, 2021).

Филогенетический анализ показал, что *T. armillata* и *T. munda* действительно являются близкими видами, однако *T. armillata* имеет специфические замены и формирует монофилетическую кладу, сестринскую по отношению к *T. munda* (Bortnikov et al., 2023).

Trichia contorta var. karstenii (Rostaf.) Ing, Trans. Brit. Mycol. Soc. 48(4):647 (1965).

fc — **R** (1) w: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 3.

Распространение в России: ЦФО: КУС, ЛИП, МОС, СМО, ТВЕ; СЗФО: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР; ЮФО: АСТ, ВОГ, КАИ, КРА, КРЫ; СКФО: ДАГ; ПФО: БАШ, ПЕР, САМ, ТАТ; УрФО: СВЕ, ТЮМ, ХАН; СФО: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ; ДФО: МАГ, ПРИ.

^{ПК}***Trichia crateriformis*** G.W. Martin, Mycologia 55(1):131 (1963).

fc — **R** (2) w: 2, **mc** — **O** (8) w: 1, b: 7. Приложение 1, Рис. 22, Л.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и методом влажных камер на гнилой древесине лиственных пород (рН: 4,87) и на коре живых *Abies holophylla*, *Betula davurica*, *Phellodendron amurense*, *Pinus koraiensis*, *Populus maximowiczii* (рН: 4,51–7,58).

Распространение в заповеднике: 5, 14, 27, 32, 53, 60.

Распространение в России: ЦФО: МОС; СЗФО: НОВ; ЮФО: КРА; ДФО: ПРИ.

^{ПК}*Trichia flavicoma* (Lister) Ing, Trans. Brit. Mycol. Soc. 50(4):558 (1967).

mc — **R** (5), b: 2, l: 3. Приложение 1, Рис. 12, Приложение 2 [Bortnikov et al., 2023, fig. 13].

Описание: **Спорокарпы** — спорангии на ножках, разбросанные, (128–) 171–320 (–462 мкм в высоту). **Ножка** грубая, мелкобугорчатая, (16–) 34–109 (–174) мкм в высоту, 10–45% от общей высоты, от темно-оранжево-коричневой до почти черной, заполнена аморфным материалом. **Споротека** всегда одиночная, от почти шаровидной до обратнойцевидной, (88–) 115–206 (–319) мкм шириной. **Перидий** двухслойный. Внутренний слой тонкий, мембраноподобный, гиалиновый, мелкобородавчатый, орнаментирован тонкими прямыми полосками, пересекающимися под разными углами. Под СЭМ орнаментация состоит из мелких округлых бородавок, одиночных или объединяющихся в короткие гребни. Внешний слой состоит из гранулированного материала, от желто-коричневого до темно-коричневого цвета. **Растрескивание** по предварительно сформированным линиям. Линии растрескивания обычно довольно широкие и контрастные. **Капиллиций** состоит из желтых или тускло-желтых элатер, бледно-желтых в проходящем свете, простых, (150–) 200–370 (–540) мкм длиной и (2,6–) 3,0–3,6 (–4,1) мкм в толщину, эластичных и часто извитых. Нити капиллиция орнаментированы левосторонними спиральными утолщениями, расположенными довольно плотно и равномерно, с (6–) 8–14 витками на 20 мкм. Под СЭМ спиральные утолщения гладкие, без заметной вторичной орнаментации. **Окончания элатер** короткие или средние, около 17 (7–24) мкм длиной, сужающиеся очень плавно, из-за чего начало окончания трудно различимое; довольно часто окончания притупленные, с аберрантными расширенными кончиками. **Споры** ярко-желтые в массе, бледно-желтые в проходящем свете, иногда почти шаровидные, но обычно несколько неправильной формы, бородавчатые, (9,9–) 10,7–12,2 (–13,5) мкм в диаметре ($C_p = 11,43$, $C_o = 0,73$, $n = 272$). Под СЭМ орнаментация пилятная, столбчатая часть довольно приземистая, капуты широкие, с округлыми, плотно собранными головками. При высоком разрешении СЭМ видна вторичная орнаментация из очень мелких, простых, полукруглых бородавок, иногда собранных в прямые или слегка изогнутые линии. **Плазмодий** не наблюдался.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живого *Juniperus davurica* (рН: 6,21–6,52) и наземном опаде *Juniperus davurica* (рН: 6,85–7,08).

Распространение в заповеднике: 67.

Распространение в России: **СЗФО:** КОМ; **ЮФО:** КРЫ; **ПФО:** БАШ; **УрФО:** СВЕ, ТЮМ, ХАН; **СФО:** АЛР, АЛТ, КРН; **ДФО:** ПРИ.

Примечания: Несмотря на незначительные отличия в размерах спорангиев, мы относим изученные образцы к этому виду, поскольку они, во-первых, имеют большое количество пластинок перидия с достаточно контрастными краями, во-вторых, имеют ярко-желтую споровую массу и, в-третьих, преимущественно найдены на опаде, что сближает их с оригинальным описанием *Trichia botrytis* var. *flavicoma* Lister (Lister, 1894). Стоит отметить, что *Juniperus davurica* — стелющийся кустарник и поэтому его ветви, с которых была собрана кора, находятся в непосредственном контакте с наземным опадом.

Наиболее близким видом к *Trichia flavicoma* является *T. titanica* (см. ниже) — вид, описанный нами из Приморья как новый для науки. Они, однако, различаются в первую очередь экологией (*T. flavicoma* связана с опадом, тогда как *T. titanica* — строго кортикулоидный вид) и длиной элатер (у *T. flavicoma* элатеры длинные, а у *T. titanica* — короткие). Стоит также отметить, что, в отличие от *T. titanica*, *T. flavicoma* является в Приморье очень редким видом и на данный момент известна всего из одной точки.

Trichia scabra Rostaf., Sluzowce monogr. 258 (1875).

fc — **O** (12) w: 12.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 1, 7, 24, 49, 50, 55, 59, 62.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, КАЛ, КУС, ЛИП, МОС, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: ВОГ, КРА, КРЫ; **СКФО**: СТА; **ПФО**: БАШ, КИР, ПЕР, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: ПРИ.

^{РФ, ПК}*Trichia taeniifila* Bortnikov, in Bortnikov, Bortnikova, Gmoshinskiy, Prikhodko & Novozhilov, Bot. Pacifica 12(2):89 (2023).

fc — **R** (5) w: 5. Приложение 1, Рис. 13, Приложение 2 [Bortnikov et al., 2023, fig. 5, 6].

Описание: **Спорокарпы** — спорангии на ножках, разбросанные, 890–1490 мкм в высоту. **Ножка** бугорчатая, 340–660 мкм в высоту, 36–56% от общей высоты, от светло-коричневой до почти черной, иногда красноватая, иногда слегка блестящая, заполнена аморфным материалом. **Споротеки** одиночные или собранные по две на общей ножке, от почти шаровидных до обратнойцевидных, 470–600 мкм в ширину. **Перидий** двухслойный. Внутренний слой тонкий, мембраноподобный, гиалиновый, орнаментированный точками и штришками. Под СЭМ орнаментация состоит из коротких линий, не образующих целой сети. Внешний слой состоит из гранулярного материала, от коричневого до красновато-темнокоричневого или почти черного цвета; пластинки перидия обычно довольно контрастные и многочисленные, с более или менее четкими краями. **Растрескивание** по предварительно сформированным линиям. **Капиллиций** состоит из темно-желтых или ржаво-желтых элатер, бледно-желтых в проходящем свете, всегда простых, (240–) 360–630 (–950) мкм в длину и (3,9–) 4,5–5,7 (–6,5) мкм в толщину. **Окончания элатер** средние, около 51 (32–67) мкм в длину, постепенно сужающиеся к заостренному кончику. Нити капиллиция орнаментированы тонкими левозавитыми или правозавитыми спиральными утолщениями (закрученными всегда в одну сторону в одном образце), расположенными неравномерно и на довольно большом расстоянии друг от друга, вытянутыми вдоль оси элатеры, с 2–6 (–7) витками на 20 мкм. Вторичная орнаментация состоит из более тонких спиралей и сеточки. Под СЭМ спиральные полосы представлены низкими тонкими гребнями, скошенными, иногда бороздчатыми, с мелкочаеистой сеточкой между спиральями, которая иногда достигает той же высоты, что и элементы первичной орнаментации. **Споры** от желтых до ярко-желтых в массе, бледно-желтые в проходящем свете, обычно почти шаровидные, но иногда несколько неправильной формы,

бородавчатые, (8,3–) 9,1–10,1 (–11,8) мкм в диаметре ($C_p = 9,57$; $C_o = 0,49$; $n = 327$). Под СЭМ орнаментация спор пилятная; пили удалены друг от друга, изредка сближены, но никогда не образуют перемычек между капутами. Вторичная орнаментация отсутствует. **Плазмодий** не наблюдался.

Голотип: **МУХ 12641**. Россия, Приморский край, заповедник «Кедровая Падь», широколиственный лес с преобладанием *Tilia* spp. и *Fraxinus* spp., 43.158111° N, 131.467361° E, 16.08.2017, собр. Бортников Ф. М., Антонов Е. А., на гнилой древесине лиственных пород, в полевых условиях.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 3, 31, 33, 65, 66.

Распространение в России: **ДФО**: ПРИ.

Примечания: ранее во многих публикациях *Trichia botrytis* описывалась как сильно изменчивый вид и по этой причине первоначально наши образцы были определены именно так. Однако в действительности новый вид *T. taeniifila*, имеет ряд существенных отличий от *T. botrytis*.

Наиболее заметным отличием является орнаментация нитей капиллиция. Элатеры *T. taeniifila* покрыты редкими вытянутыми спиралями, пространство между которыми имеет сетчатый рисунок, хорошо заметный как на СЭМ, так и под масляной иммерсией. Поскольку спирали редкие, элатеры часто бывают уплощенными, особенно в местах перегибов, и имеют несколько лентовидную форму. Кроме того, элатеры *Trichia taeniifila* длиннее: 360–630 мкм в среднем против 295–380 мкм у *T. botrytis*, и, напротив, окончания элатер короче: около 51 мкм против 84 мкм в среднем. Наконец, пили, которыми орнаментированы споры *T. taeniifila*, всегда отдельные и не соединены никакими перемычками, как у *T. botrytis* s.s. Эту особенность, однако, довольно трудно обнаружить без СЭМ.

Несколько похожая орнаментация элатер встречается у *Trichia microspora* Yu Li & Q. Wang, описанной из Китая (Li et al. 1989), однако этот вид легко отличим от *T. taeniifila* по другим признакам. Во-первых, *T. microspora* имеет длинную ножку 1,1–1,3 мм (против 0,4–0,7 мм), составляющую более 50% от общей высоты. Во-вторых, споры у *T. microspora* мельче: в среднем 7,5–8,2 мкм против 9,1–10,1. В-третьих, споровая масса у *T. microspora* темно-коричневая, а не желтая, как у *T. taeniifila*.

Некоторые изученные образцы *T. taeniifila* имели уникальную для комплекса видов *Trichia botrytis* особенность: правозавитые (а не левозавитые) спиральные утолщения на элатерах. Однако по остальным признакам и экологии экземпляры с лево- и правосторонними спиральными полосами практически не различаются: собраны в одном географическом регионе, имеют сходный габитус и микроморфологические характеристики (длину и ширину элатер, длину окончаний элатер, диаметр спор). Полученные последовательности nrSSU и mtSSU также оказались одинаковыми, хотя последовательность EF1 α из LE 297816 (с левосторонними спиралями) отличалась большим количеством спорных позиций и замен. Таким образом, несмотря на такую уникальную особенность, мы относим эти образцы к одному виду.

РФ, ПК ***Trichia titanica*** Bortnikov, Bortnikova & Novozhilov, in Bortnikov, Bortnikova, Gmoshinskiy, Prikhodko & Novozhilov, *Botanica Pacifica* 12(2):104 (2023).

ms — С (41), b: 41. Приложение 1, Рис. 14, Приложение 2 [Bortnikov et al., 2023, fig. 15].

Описание: **Спорокарпы** — спорангии на ножках, не превышающих радиус споротеки, иногда почти сидячие, обычно одиночные или в очень рассеянных группах, (79–) 121–207 (–345) мкм в высоту. **Ножка** грубая, мелкобугорчатая, (6–) 31–83 (–136) мкм в высоту, 6–54% от общей высоты (в среднем 24–43%), от полупрозрачной оранжево-коричневой до почти черной, заполнена аморфным материалом. **Споротека** всегда одиночная, от шаровидной до обратнойцевидной, (58–) 78–127 (–197) мкм в ширину. **Перидий** двухслойный. Внутренний слой тонкий, мембраноподобный, гиалиновый, мелкобородавчатый, орнаментированный тонкими прямыми линиями, пересекающимися под разными углами. Под СЭМ орнаментация состоит из мелких закругленных бородавок, одиночных или объединяющихся в короткие линии. Внешний слой состоит из гранулярного материала, от орехово-коричневого или желтовато-коричневого до темно-коричневого цвета. **Растрескивание** по предварительно сформированным линиям (прим.: даже полностью высохшие плодовые тела из влажных камер не растрескивались без внешнего механического воздействия). Линии растрескивания обычно не очень контрастные из-за тусклого цвета массы спор и капиллиция, просвечивающих через внутренний перидий. **Капиллиций** состоит из желтых или тускло-желтых элатер, бледно-желтых в проходящем свете, обычно простых, очень коротких, более или менее прямых или иногда изогнутых, но никогда не извилистых или переплетенных, (35–) 70–120 (–165) мкм в длину и (2,6–) 3,1–3,8 (–4,2) мкм в толщину. **Окончания элатер** короткие или средние, около 18 (11–28) мкм в длину, сужаются очень плавно, из-за чего их основания плохо различимы. Нити капиллиция орнаментированы левозавитыми спиральными утолщениями, расположенными очень равномерно и плотно, с (14–) 15–18 (–19) витками на 20 мкм. Под СЭМ нити гладкие, без заметной вторичной орнаментации. **Споры** тускло-желтые в массе, светло-желтые в проходящем свете, иногда почти шаровидные, но обычно несколько неправильной формы, бородавчатые, (8,5–) 9,8–11,2 (–13,0) мкм в диаметре ($C_p = 10,50$; $C_o = 0,71$, $n = 680$). Под СЭМ орнаментация спор пилятная, столбчатая часть пилей приземистая, головки капотов закругленные и плотно собранные. Под СЭМ с высоким разрешением видна вторичная орнаментация из очень мелких, простых, полукруглых бородавок, иногда объединяющихся в прямые или S-образные изогнутые линии. **Плазмодий** не наблюдался.

Голотип: МУХ 21439. Россия, Приморский край, заповедник «Кедровая Падь», долинный лес с преобладанием *Chosenia arbutifolia*, *Alnus hirsuta* (Spach) Rupr., и *Fraxinus* spp., 43.168930° N, 131.505160° E, 14.03.2020, собр. Бортников Ф. М., на коре живой чозении (*Chosenia arbutifolia*), во влажной камере, pH = 6,77.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Chosenia arbutifolia*, *Juglans mandshurica*, *Kalopanax septemlobus*, *Populus maximowiczii*, *Quercus mongolica*, *Tilia amurensis* и *Ulmus japonica* (pH: 5,51–7,42).

Распространение в заповеднике: 2, 11, 14, 16, 33, 38, 39, 49, 52, 53, 56, 62, 64, 66, 69, 72, 73.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

Примечания: основными диагностическими признаками нового вида являются мелкие плодовые тела, развивающиеся на коре живых деревьев с высокими значениями pH (чаще всего на *Chosenia arbutifolia*,

Kalopanax septemlobus и *Populus maximowiczii*), бородавчатый внутренний перидий и короткие элатеры длиной около 70–120 мкм.

Trichia titanica была обнаружена только в 8% влажных камер с корой *Quercus mongolica* (одной из доминирующих пород во вторичных лесах Приморского края). Мы связываем это с тем, что рН коры *Quercus mongolica* обычно несколько ниже оптимального для *T. titanica* (медианное значение рН коры дуба составляет 6,28). На коре трех упомянутых выше видов деревьев, рН которых стабильно выше (медианные значения рН равны 6,77, 6,73 и 6,87, соответственно), этот вид встречается гораздо чаще (по меньшей мере, в 23 %, 50 % и 44 % случаев, соответственно), и на самом деле может быть еще больше распространен, и вот почему.

Trichia titanica — самый маленький из известных на сегодняшний день видов *Trichia*: спорангии достигают в среднем всего 164 мкм в высоту. Кроме того, спорангии почти всегда разбросаны и никогда не образуют обильных плотных колоний. Наконец, из-за тускло-желтого цвета спор линии растрескивания на перидии не очень яркие и контрастные, а весь спорангий трудно заметить на коре схожего цвета. Видимо, этими причинами объясняется тот факт, что данный вид до сих пор не был обнаружен, а если и был, то, возможно, относился исследователями к aberrantным формам других видов *Trichia*, плохо развивающихся во влажных камерах. Однако, по нашим наблюдениям, *T. titanica* — широко распространенный вид, часто встречающийся на Дальнем Востоке России. Если исследователь хоть раз заметит спорокарпы *T. titanica*, то с большой долей вероятности этот вид будет обнаружен вновь. Так, при изучении материала 2016–2017 гг. автор обнаружил *T. titanica* в 7 из 50 камер с корой *Chosenia arbutifolia*, *Kalopanax septemlobus* и *Populus maximowiczii* (т. е. в 14 % случаев), а при обработке материала, собранного в 2020 г., когда этому виду уделялось пристальное внимание, он был обнаружен уже в 29 из 55 камер с теми же породами деревьев (т. е. в 53 % случаев).

Ближайшим видом к *T. titanica* является *T. flavicoma*, который, однако, имеет более крупные спорангии согласно оригинальному описанию: высота только его ножки составляет 250 мкм (Lister, 1894), тогда как у *T. titanica* высота ножки составляет в среднем 31–83 мкм, и даже общая высота спорокарпа превышает 250 мкм крайне редко. Мы сравнили *T. titanica* с образцами с Дальнего Востока и из Вьетнама, которые мы отнесли к *T. flavicoma*, хотя они были меньше, чем описанные Листером. Было показано, что эти два вида имеют много общих черт: общий габитус спорангиев, гладкие элатеры с одинаковой длиной окончаний, практически одинаковая орнаментация внутреннего перидия и спор под СЭМ. Тем не менее, имеются и существенные различия.

Во-первых, наиболее выраженное различие заключается в длине элатер. Элатеры *T. titanica* короткие, (35–) 70–120 (–165) мкм, не очень эластичные, а у *T. flavicoma* длинные, (150–) 200–370 (–540) мкм, более эластичные и часто скрученные. Например, даже в самом маленьком из исследованных нами спорангиев *T. flavicoma*, который по размерам был похож на *T. titanica*, весь капиллиций был представлен лишь одной или несколькими длинными элатерами, спутавшимися в клубок. Помимо длины элатер, различается и плотность спиральных полос: для *T. titanica* характерно наличие (14–) 15–

18 (–19) витков спиралей на сегмент длиной 20 мкм, в то время как у *T. flavicoma* на тот же сегмент приходится около (6–) 8–14 витков. Во-вторых, эти виды не похожи по экологии: *T. titanica* — исключительно кортикулоидный вид, в то время как *T. flavicoma* чаще ассоциирован с подстилкой (как отметил и Листер в оригинальном описании). В-третьих, у *T. flavicoma* споры в массе ярко-желтые (у *T. titanica* — тускло-желтые), и поэтому линии растрескивания на перидии выглядят ярче и контрастнее. В-четвертых, различается размер спор: у экземпляров *T. flavicoma* с Дальнего Востока России они крупнее, чем у *T. titanica* (10,7–12,2 мкм против 9,8–11,2 мкм), и, напротив, у экземпляров *T. flavicoma* из Вьетнама споры мельче (9,1–10,0 мкм против 9,8–11,2 мкм). Конечно, этот признак нельзя считать абсолютно надежным, поскольку диапазон диаметра спор *T. flavicoma* перекрывается с *T. titanica*. Молекулярные данные также указывают на сходство этих видов, хотя в частичных последовательностях nrSSU, mtSSU и EF1 α из *T. flavicoma* и *T. titanica* имеются специфические замены, позволяющие отличить один вид от другого.

Echinosteliales G.W. Martin, Mycologia 52(1): 127 (1961) [“1960”]

Echinosteliaceae Rostaf. ex Cooke, Contr. Mycol. Brit.: 53 (1877)

Echinostelium minutum de Bary, in Rostafinski, Sluzowce monogr. 215 (1874).

mc — C (38) w: 7, b: 31.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на гнилой древесине хвойных и лиственных пород (рН: 4,13–4,87) и на коре живых *Abies holophylla*, *A. nephrolepis*, *Acer ukurunduense*, *Actinidia arguta*, *Aralia mandshurica*, *Betula schmidtii*, *Cerasus sargentii*, *Pinus koraiensis*, *Quercus mongolica*, *Taxus cuspidata* (рН: 4,12–5,71).

Распространение в заповеднике: 5, 8, 10, 13, 14, 18, 20, 24, 25, 26, 27, 29, 33, 34, 35, 36.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: БАШ, КИР, ОПЕ, ПЕР, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ХАН, ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: БУР, МАГ, ПРИ, ЧУК.

Clastodermatales Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov & Shchepin, Phytotaxa 399 (3):221 (2019)

Clastodermataceae Alexop. & T.E. Brooks, Mycologia 63(4):926 (1971)

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

fc — R (1) w: 1, **mc** — O (21) w: 2, b: 19. Приложение 1, Рис. 15, А.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и методом влажных камер на гнилой древесине лиственных пород (рН: 4,36–4,73) и на коре живых *Abies holophylla*, *Alnus hirsuta*, *Aralia mandshurica*, *Maackia amurensis*, *Pinus koraiensis* (рН: 4,12–5,73).

Распространение в заповеднике: 1, 5, 7, 15, 24, 25, 27, 29, 30, 36, 46.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, ЛЕН, МУР, НОВ; **ПФО**: ПЕР; **УрФО**: СВЕ, ХАН; **СФО**: АЛР, КРН, НОС; **ДФО**: БУР, ПРИ, ХАБ.

Clastoderma pachypus Nann.-Bremek., Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., С. 71(1):44 (1968).

mc — **R** (5), b: 5. Приложение 1, Рис. 15, Б.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живой *Abies holophylla* (рН: 4,51–5,32).

Распространение в заповеднике: 24, 27, 29.

Распространение в России: **ЮФО**: КРЫ; **ДФО**: ПРИ.

Stemonitidales T. Macbr., N. Amer. Slime-moulds, ed. 2, 22, 148 (1922), as “Stemonitales”,
excl. *Colloderma*, *Lamproderma*

Amaurochaetaceae Rostaf. ex Cooke, Contr. Mycol. Brit. 52 (Jan.-Jul. 1877)

^{ПК}*Comatricha anomala* Rammeloo, Bull. Jard. Bot. Belg. 46(1–2):237 (1976).

mc — **R** (1), b: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живой *Pinus koraiensis*.

Распространение в заповеднике: 5.

Распространение в России: **УрФО**: ХАН; **СФО**: НОС.

Comatricha elegans (Racib.) G. Lister, in Lister, Guide Brit. mycetozoa, ed. 3, 31 (1909).

fc — **R** (4) w: 4, **mc** — **O** (13) w: 1, b: 12.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и методом влажных камер на гнилой древесине хвойных пород и на коре живых *Abies holophylla*, *Acer ukurunduense*, *Betula lanata*, *Chosenia arbutifolia*, *Pinus koraiensis*, *Quercus mongolica* (рН: 4,11–7,31).

Распространение в заповеднике: 2, 3, 5, 14, 17, 18, 21, 23, 24, 25, 27, 30, 34.

Распространение в России: **ЦФО**: КУС, МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **ПФО**: ОПЕ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН; **ДФО**: ПРИ.

Comatricha ellae Härk., Karstenia 18(1):23 (1978).

fc — **R** (2) w: 2, **mc** — **R** (3), b: 3.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и методом влажных камер на коре живых *Pinus koraiensis*, *Quercus mongolica* (рН: 4,28–6,50).

Распространение в заповеднике: 1, 3, 5, 10, 30.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ; **УрФО**: СВЕ, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, НОС; **ДФО**: ПРИ.

Comatricha laxa Rostaf., Sluzowce monogr. 201 (1874).

fc — **R** (1) w: 1, **mc** — **R** (2), b: 2. Приложение 1, Рис. 23, А.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *Pinus koraiensis* (рН: 4,19–4,51).

Распространение в заповеднике: 27, 30, 40.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, ЛИП, МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КАИ, КРА, КРЫ, РОС; **ПФО**: ОРЕ, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: ЗАБ, ПРИ, ЧУК.

Comatricha nigra (Pers. ex J.F. Gmel.) J. Schröt., in Cohn, Krypt.-Fl. Schlesien 3(1):118 (1885).

fc — **R** (5) w: 5, **mc** — **O** (9) w: 5, b: 3, l: 1. Приложение 1, Рис. 15, В.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и методом влажных камер на гнилой древесине хвойных и лиственных пород (рН: 4,13–4,44), на коре живых *Abies holophylla*, *Pinus koraiensis* (рН: 5,27–5,39) и на наземном опаде.

Распространение в заповеднике: 3, 5, 10, 12, 14, 15, 22, 25, 27, 31, 42.

Распространение в России: **ЦФО**: БРЯ, ВЛА, ВОР, КАЛ, КОС, КУС, ЛИП, МОС, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: ВОЛ, КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: БАШ, КИР, ОРЕ, ПЕР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: БУР, ЗАБ, КАМ, МАГ, ПРИ, ЧУК.

Comatricha tenerrima (M.A. Curtis) G. Lister, in Lister, Guide Brit. Mycetozoa, ed. 4, 39 (1919).

fc — **R** (2) w: 2, **mc** — **R** (7), b: 7. Приложение 1, Рис. 15, Г.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *Chosenia arbutifolia*, *Populus taxitowiczii* (рН: 5,36–7,01).

Распространение в заповеднике: 1, 2, 17, 30, 39, 72, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: КУС, МОС, ТВЕ; **ЮФО**: КРЫ; **СЗФО**: ЛЕН; **ПФО**: БАШ, ПЕР; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: ПРИ.

Enerthenema papillatum (Pers.) Rostaf., Sluzowce monogr. suppl. 28 (1876).

fc — **R** (2) w: 2, **mc** — **R** (1) w: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных пород и методом влажных камер на гнилой древесине хвойных пород.

Распространение в заповеднике: 5, 26.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, МОС, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: БАШ, ОРЕ, ПЕР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ХАК; **ДФО**: МАГ, ПРИ, ЧУК.

^{ПК}*Paradiacheopsis cribrata* Nann.-Bremek., Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., С. 71(1):47 (1968).

mc — **O** (12), b: 12. Приложение 1, Рис. 23, Б.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *Juglans mandshurica*, *Ligustrina amurensis*, *Phellodendron amurense* (рН: 5,23–6,42).

Распространение в заповеднике: 5, 28, 32, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: СМО, ТВЕ; **СЗФО**: ЛЕН; **ЮФО**: ВОГ; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: КРН.

Paradiacheopsis fimbriata (G. Lister & Cran) Hertel ex Nann.-Bremek., Nederlandse Mухомyceten (Zutphen) 232 (1975).

mc — **R** (5), b: 5. Приложение 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живой *Abies holophylla* (рН: 5,18–5,54).

Распространение в заповеднике: 26, 27.

Распространение в России: **ЦФО**: ЛИП, МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР; **ЮФО**: КРА, КРЫ, РОС; **ПФО**: САМ; **УрФО**: СВЕ, ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: ЗАБ, МАГ, ПРИ, ЧУК.

Paradiacheopsis rigida (Brândza) Nann.-Bremek., in Martin & Alexopoulos, Mухомycetes 231 (1969).

mc — **C** (25), b: 25. Приложение 1, Рис. 15, Д, Приложение 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *A. nephrolepis*, *Acer ukurunduense*, *Actinidia arguta*, *Betula lanata*, *Chosenia arbutifolia*, *Juglans mandshurica*, *Phellodendron amurense*, *Pinus koraiensis*, *Populus maximowiczii*, *Quercus mongolica* (рН: 3,99–7,00).

Распространение в заповеднике: 2, 5, 12, 13, 14, 27, 28, 29, 30, 32, 34, 39, 50.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **ЮФО**: ВОГ, КРА, КРЫ; **СКФО**: ДАГ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: ПРИ.

Paradiacheopsis solitaria (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek., Nederlandse Mухомyceten (Zutphen) 232 (1975).

mc — **R** (3), b: 3.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Phellodendron amurense* и *Pinus koraiensis*.

Распространение в заповеднике: 5.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, ЛЕН, МУР; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ; **ПФО**: БАШ, КИР; **УрФО**: СВЕ, ЧЕЛ; **СФО**: АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: ПРИ.

^{ПК}***Stemonaria gracilis*** Nann.-Bremek. & Y. Yamam., in Nannenga-Bremekamp, Yamamoto & Sharma, Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., С. 87(4):461 (1984).

mc — **R** (3), l: 3. Приложение 1, Рис. 23, В, Приложение 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на наземном опаде (рН: 4,76–5,40).

Распространение в заповеднике: 14, 34.

Распространение в России: ЦФО: МОС; ЮФО: КРА, КРЫ; ДФО: ПРИ.

Stemonaria irregularis (Rex) Nann.-Bremek., R. Sharma & Y. Yamam., in Nannenga-Bremekamp, Yamamoto & Sharma, Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., С. 87(4):456 (1984).

mc — **R** (1), b: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живой *Abies holophylla* (рН: 5,45).

Распространение в заповеднике: 27.

Распространение в России: ЦФО: ВЛА, ЛИП, МОС, ТВЕ; СЗФО: КОМ; ЮФО: ВОГ; ПФО: БАШ, ПЕР; УрФО: СВЕ; СФО: АЛР, АЛТ, ИРК, НОС, ТОМ, ТУВ; ДФО: ПРИ, ХАБ.

^{РФ, ПК}***Stemonaria minuta*** Nann.-Bremek. & Y. Yamam., Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., С. 90(3):347 (1987).

mc — **R** (3), b: 1, l: 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живого *Kalopanax septemlobus* (рН: 6,89) и на наземном опаде (рН: 4,87).

Распространение в заповеднике: 5, 20, 37.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

^{РФ, ПК}***Stemonaria rufipes*** Nann.-Bremek. & Y. Yamam., in Nannenga-Bremekamp, Yamamoto & Sharma, Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., С. 87(4):456 (1984).

mc — **R** (3), b: 3. Приложение 1, Рис. 15, Е.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Kalopanax septemlobus*, *Quercus mongolica*, *Tilia mandshurica* (рН: 5,47–7,06).

Распространение в заповеднике: 14, 15, 37.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

Stemonitopsis aequalis (Peck) Y. Yamam., Мухомусете Biota Japan 625 (1998).

fc — **C** (36) w: 36, **mc** — **R** (4), b: 4.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород и методом влажных камер на коре *Abies holophylla* (рН: 4,94–5,75).

Распространение в заповеднике: 1, 2, 3, 4, 5, 9, 21, 24, 25, 26, 28, 29, 31, 40, 47, 49, 50, 52, 54, 57, 58, 61, 64, 65, 66, 69, 72.

Распространение в России: ЦФО: МОС, ТВЕ; СЗФО: КОМ, МУР, ПСК; ЮФО: КРА, КРЫ; СКФО: ДАГ; ПФО: БАШ; УрФО: СВЕ; СФО: АЛР; ДФО: ПРИ, ЯКУ.

Примечания: помимо типичной разновидности, была отмечена *Stemonitis aequalis* var. *microspora* Nann.-Bremek. & Y. Yamam. (52,5% от общего числа находок).

Stemonitopsis amoena (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek., Nederlandse Myxomyceten (Zutphen) 205 (1975).

mc — **R** (4), b: 4.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Actinidia arguta*, *Alnus hirsuta*, *Populus maximowiczii*, *Quercus mongolica* (рН: 5,26–7,32).

Распространение в заповеднике: 7, 38, 53, 64.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС; **СЗФО**: КАР, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: КРЫ; **ПФО**: БАШ, ТАТ; **УрФО**: ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, НОС; **ДФО**: ПРИ.

Stemonitopsis gracilis (G. Lister) Nann.-Bremek., Nederlandse Myxomyceten (Zutphen) 210 (1975).

fc — **O** (13) w: 13, **mc** — **R** (3) w: 1, b: 2. Приложение 1, Рис. 15, Ж.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород и методом влажных камер на гнилой древесине лиственных пород (рН: 4,70) и на коре живой *Abies holophylla* (рН: 5,39–5,60).

Распространение в заповеднике: 5, 6, 7, 18, 23, 26, 27, 31, 48, 52, 55, 57.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: МУР; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: АЛР, АЛТ, НОС; **ДФО**: ПРИ.

Stemonitopsis hyperopta (Meyl.) Nann.-Bremek., Nederlandse Myxomyceten (Zutphen) 206 (1975).

fc — **A** (67) w: 67, **mc** — **R** (1), b: 1. Приложение 1, Рис. 15, З.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород и методом влажных камер на коре живой *Pinus koraiensis* (рН: 3,99).

Распространение в заповеднике: 1, 3, 4, 5, 8, 11, 16, 18, 22, 27, 28, 29, 31, 32, 37, 38, 40, 43, 44, 45, 47, 50, 51, 53, 54, 64, 65, 66, 68, 69, 70, 71, 72.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, РЯЗ, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, МУР, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КАИ, КРА, КРЫ; **ПФО**: БАШ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ; **СФО**: АЛР, КРН; **ДФО**: ПРИ.

^{ПК}***Stemonitopsis reticulata*** (H.C. Gilbert) Nann.-Bremek. & Y. Yamam., in Yamamoto & Nannenga-Bremekamp, Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch. 98(3):325 (1995).

fc — **R** (1), l: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на наземном опаде.

Распространение в заповеднике: 18.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС; **СЗФО**: КАР; **ЮФО**: КРА; **СФО**: ТУВ; **ДФО**: ПРИ.

^{ПК}***Stemonitopsis subcaespitosa*** (Peck) Nann.-Bremek., Nederlandse Myxomyceten (Zutphen) 211 (1975).

fc — **R** (2) w: 2, **mc** — **R** (2), b: 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и методом влажных камер на коре живого *Quercus mongolica* (рН: 5,42–6,24).

Распространение в заповеднике: 8, 10, 15.

Распространение в России: ЦФО: МОС; ЮФО: КРЫ; ПФО: БАШ; УрФО: ЧЕЛ; СФО: КРН; ДФО: ПРИ.

Stemonitopsis typhina (F.H. Wigg.) Nann.-Bremek., *Nederlandse Muxhomyceten (Zutphen)* 209 (1975).
fc — С (63) w: 63.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 1, 2, 3, 5, 6, 7, 9, 10, 12, 13, 18, 26, 31, 32, 36, 37, 38, 41, 48, 49, 50, 51, 52, 54, 55, 56, 59, 62, 63, 68, 69, 70, 71, 72.

Распространение в России: ЦФО: ВЛА, ВОР, КУС, ЛИП, МОС, ОРЛ, РЯЗ, СМО, ТВЕ, ЯРО; СЗФО: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; ЮФО: ВОГ, КРА, КРЫ; СКФО: ДАГ; ПФО: БАШ, КИР, ПЕР, ТАТ; УрФО: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; СФО: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ; ДФО: КАМ, МАГ, ПРИ, ХАБ, ЧУК.

Примечания: помимо типичной разновидности, была отмечена *Stemonitopsis typhina* var. *similis* (G. Lister) Nann.-Bremek. & Y. Yamam. (20,6% от общего числа находок).

Stemonitidaceae Fr., *Syst. Mycol.* 3(1): 75 (1829), excl. *Colloderma*, *Comatricha*,
Enerthenema, *Lamproderma*, *Paradiacheopsis*, *Stemonaria* and *Stemonitopsis*

Macbrideola cornea (G. Lister & Cran) Alexop., *Mycologia* 59(1):112 (1967).

mc — С (37), b: 37. Приложение 1, Рис. 16, А, Рис. 23, Г.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *Chosenia arbutifolia*, *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica*, *Kalopanax septemlobus*, *Populus maximowiczii* (рН: 5,65–7,63).

Распространение в заповеднике: 2, 11, 17, 30, 32, 37, 39, 44, 49, 53, 58, 62, 64, 69, 72, 73.

Распространение в России: ЦФО: МОС, ТВЕ; СЗФО: КАР, ЛЕН; ЮФО: ВОГ, КРА, КРЫ; СКФО: ДАГ; ПФО: БАШ, КИР; УрФО: СВЕ, ЯМА; СФО: АЛТ, КРН; ДФО: ПРИ.

^{РФ, ПК}***Macbrideola ovoidea*** Nann.-Bremek. & Y. Yamam., *Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch.*, С. 86(2):231 (1983).

fc — R (1) w: 1, mc — R (1), l: 1. Приложение 1, Рис. 16, Б.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных пород и методом влажных камер на наземном опаде (рН: 4,78).

Распространение в заповеднике: 14, 43.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

^{РФ, ПК}***Macbrideola scintillans* var. *verrucosa*** (Nann.-Bremek. & Y. Yamam.) Y. Yamam., *Muxhomycete Biota Japan* 577 (1998).

mc — **A** (60), b: 60. Приложение 1, Рис. 16, В, Рис. 23, Д, Е.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Chosenia arbutifolia*, *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica*, *Kalopanax septemlobus*, *Phellodendron amurense*, *Populus taximowiczii*, *Quercus mongolica*, *Tilia amurensis*, *T. mandshurica* (рН: 5,33–7,01).

Распространение в заповеднике: 2, 3, 8, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 19, 21, 22, 23, 32, 33, 37, 38, 39, 44, 49, 52, 56, 57, 58, 59, 64, 66, 69, 72, 73.

Распространение в России: **ДФО**: ПРИ.

Stemonitis axifera (Bull.) T. Macbr., N. Amer. Slime-moulds, ed. 1, 120 (1899).

fc — **A** (141) w: 141, **mc** — **R** (1), b: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород и методом влажных камер на коре живого *Quercus mongolica*.

Распространение в заповеднике: 1, 2, 3, 5, 7, 11, 12, 13, 15, 16, 18, 22, 23, 24, 25, 26, 28, 30, 31, 32, 34, 37, 38, 40, 41, 43, 44, 45, 47, 48, 49, 50, 51, 52, 54, 56, 57, 58, 61, 62, 63, 64, 65, 66, 68, 70, 71, 72.

Распространение в России: **ЦФО**: БРЯ, ВЛА, ВОР, КАЛ, КУС, ЛИП, МОС, ОРЛ, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАГ, КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КАИ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ, КАО, СТА, ЧЕЧ; **ПФО**: БАШ, КИР, ОРЕ, ПЕР, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: БУР, ЗАБ, КАМ, МАГ, ПРИ, ХАБ, ЧУК.

Примечания: помимо типичной разновидности, была отмечена *Stemonitis axifera* var. *smithii* (T. Macbr.) Nagelst.

Stemonitis flavogenita E. Jahn, Verh. Bot. Vereins Prov. Branderburg 45:165 (1904).

fc — **R** (4) w: 4.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 46, 47, 51, 70.

Распространение в России: **ЦФО**: ЛИП, МОС, РЯЗ, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ; **ЮФО**: ВОГ, КРЫ, РОС; **ПФО**: ПЕР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН; **ДФО**: ПРИ.

Stemonitis fusca Roth, Bot. Mag. (Römer & Usteri) 1(2):26 (1787).

fc — **O** (18) w: 17, s: 1. Приложение 1, Рис. 16, Г.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 7, 16, 30, 31, 32, 33, 37, 48, 49, 58, 62, 63, 66, 69.

Распространение в России: **ЦФО**: БРЯ, ВОР, КАЛ, КОС, КУС, ЛИП, МОС, ОРЛ, РЯЗ, СМО, ТВЕ, ЯРО; **СЗФО**: АРХ, ВОЛ, КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ, КАО, СТА; **ПФО**: БАШ, КИР, НИЖ, ПЕР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ, ТУВ, ХАК; **ДФО**: КАМ, ПРИ, ЧУК.

Примечания: помимо типичной разновидности был отмечен *Stemonitis fusca* var. *nigrescens* (Rex) Torrend.

Stemonitis marjana Y. Yamam., *Karstenia* 40(1-2):197 (2001).

mc — **R** (1), b: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живой *Abies holophylla* (рН: 5,24).

Распространение в заповеднике: 29.

Распространение в России: **УрФО:** СВЕ; **ДФО:** ПРИ.

^{РФ, ПК}***Stemonitis mussooriensis*** G.W. Martin, K.S. Thind & Sohi, *Mycologia* 49(1):128 (1957).

fc — **R** (4), b: 4, **mc** — **R** (2), b: 2. Приложение 1, Рис. 16, Д.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на коре живых *Abies holophylla* и *Quercus mongolica* и методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla* и *Quercus mongolica* (рН: 5,34–5,68).

Распространение в заповеднике: 14, 22, 26, 29, 30,

Распространение в России: **ДФО:** ПРИ.

Stemonitis pallida Wingate, in Macbride, N. Amer. Slime-moulds, ed. 1, 123 (1899).

fc — **R** (9) w: 9.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 1, 11, 28, 44, 48, 50, 54, 72.

Распространение в России: **ЦФО:** ВОР, КАЛ, МОС, ТВЕ; **СЗФО:** КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО:** АСТ, ВОГ, КАИ, КРА, КРЫ; **ПФО:** ТАТ; **УрФО:** СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; **СФО:** АЛР, КРН; **ДФО:** ПРИ.

Примечания: помимо типичной разновидности, была отмечена *Stemonitis pallida* var. *rubescens* Y. Yamam.

Stemonitis splendens Rostaf., *Sluzowce monogr.* 195 (1874).

fc — **C** (51) w: 51.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 1, 3, 4, 5, 12, 16, 18, 24, 36, 38, 41, 46, 51, 52, 53, 54, 55, 56, 58, 61, 62, 63, 65, 66, 71.

Распространение в России: **ЦФО:** ВОР, КУС, ЛИП, МОС, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО:** КАР, ЛЕН, МУР, ПСК; **ЮФО:** АСТ, ВОГ, КАИ, КРА, КРЫ, РОС; **ПФО:** КИР, САМ, ТАТ; **УрФО:** СВЕ, ТЮМ, ЧЕЛ; **СФО:** АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО:** ПРИ.

Примечания: 15 образцов (29% от общего числа находок) были определены как *Stemonitis lignicola* Nann.-Времек., который некоторыми авторами рассматривается как самостоятельный и отдельный от *S. splendens* вид.

^{ПК}*Stemonitis virginensis* Rex, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 43:391 (1891).

fc — **R** (5) w: 5.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 6, 24, 42.

Распространение в России: **ЦФО:** МОС, ТВЕ; **СЗФО:** КАР, КОМ, ЛЕН, МУР; **ЮФО:** КРЫ; **УрФО:** СВЕ, ТЮМ, ХАН; **СФО:** ТУВ; **ДФО:** БУР, ПРИ.

Physarales T. Macbr., N. Amer. Slime-moulds, ed. 2, 22 (1922), incl. *Colloderma*, and
Lamproderma

Didymiaceae Rostaf. ex Cooke, Contr. Mycol. brit. 29 (1877)

^{РФ, ПК}*Diachea cf. radiata* G. Lister & Petch, in Farquharson & G. Lister, J. Bot. 54:130 (1916).

fc — **R** (1), l: 1. Приложение 1, Рис. 16, Е.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на наземном опаде.

Распространение в заповеднике: 53.

Распространение в России: **ДФО:** ПРИ.

^{РФ, ПК}*Diachea silvaepluvialis* M.L. Farr, Contr. U. S. Natl. Herb. 37(6):409 (1969).

fc — **R** (1), l: 1. Приложение 1, Рис. 16, Ж, Рис. 23, Ж, Приложение 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на наземном опаде.

Распространение в заповеднике: 64.

Распространение в России: **ДФО:** ПРИ.

Примечания: этот редкий тропический вид легко отличается от всех остальных видов рода, известных в России, своими оранжево-коричневыми (а не белыми) ножками в совокупности со спорами, орнаментированными редко расставленными шипиками и группами мелких скученных бородавочек.

Diderma chondrioderma (de Bary & Rostaf.) Kuntze, Revis. gen. pl. 3(3):465 (1898).

fc — **R** (2) w: 2, **mc** — **O** (21), b: 21.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных пород и методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *Acer ukurunduense*, *Juglans mandshurica*, *Ligustrina amurensis*, *Maackia amurensis*, *Phellodendron amurense*, *Quercus mongolica*, *Tilia mandshurica* (рН: 5,47–6,81).

Распространение в заповеднике: 5, 14, 25, 26, 31, 32, 33, 34, 38, 39, 46, 57, 69.

Распространение в России: **ЦФО:** МОС, ТВЕ; **ЮФО:** КРА; **ДФО:** ПРИ, ЯКУ.

^{РФ, ПК}**Diderma donkii** Nann.-Bremek., Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., С. 76(5):482 (1973).

fc — **R** (1) w: 1, **mc** — **R** (5), b: 5. Приложение 1, Рис. 17, А.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных пород и методом влажных камер на коре живых *Acer ukurunduense*, *Quercus mongolica* (рН: 5,39–6,28).

Распространение в заповеднике: 14, 22, 25, 34.

Распространение в России: **ДФО**: ПРИ.

Diderma effusum (Schwein.) Morgan, J. Cincinnati Soc. Nat.Hist. 16(4):155 (1894).

fc — **R** (5) w: 1, l: 3, g: 1, **mc** — **C** (34), b: 22, l: 12. Приложение 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород, на наземном опаде и на поверхности живых растений и методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *Alnus hirsuta*, *Phellodendron amurense*, *Quercus mongolica*, *Taxus cuspidata* (рН: 5,18–6,75) и на наземном опаде (рН: 5,18–6,79).

Распространение в заповеднике: 5, 7, 10, 15, 17, 19, 21, 22, 26, 27, 28, 30, 34, 35, 38, 44, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР; **ЮФО**: КРА, КРЫ; **СКФО**: ДАГ; **СФО**: АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: ПРИ, ЯКУ.

^{ПК}**Diderma hemisphaericum** (Bull.) Hornem., Fl. dan. 11(33):13, tab. 1972 (1829).

mc — **R** (3), l: 3.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на наземном опаде (рН: 5,58–6,19).

Распространение в заповеднике: 7, 19, 32.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: ЛЕН; **ЮФО**: ВОГ; **ПФО**: БАШ, ОПЕ, ТАТ; **СФО**: АЛР, АЛТ, НОС; **ДФО**: ПРИ.

Diderma cf. radiatum (L.) Morgan, J. Cincinnati Soc. Nat.Hist. 16(4):151 (1894).

fc — **R** (4) w: 4. Приложение 1, Рис. 17, Б.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 44, 48, 49, 51.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, МОС, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, ПСК; **ЮФО**: КРЫ; **СКФО**: СТА; **ПФО**: ПЕР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; **СФО**: АЛТ, ИРК, КРН; **ДФО**: ПРИ, ХАБ, ЧУК.

Примечания: все четыре образца этого вида из четырех разных мест были собраны в короткий промежуток времени с 8 по 14 июля 2020 года в абсолютно одинаковой (низкой) степени сохранности, что говорит о том, что и сформировались они одновременно под действием неких факторов, запускающих процесс спороношения.

^{ПК}*Diderma rugosum* (Rex) T. Macbr., N. Amer. Slime-moulds, ed. 1, 105 (1899).

mc — **R** (3), b: 3. Приложение 1, Рис. 17, В, Приложение 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Juniperus davurica*, *Quercus mongolica* (рН: 6,05–6,49).

Распространение в заповеднике: 38, 67.

Распространение в России: **СЗФО**: МУР; **ДФО**: ПРИ.

Примечания: данный вид обладает крайне характерной морфологией и легок в определении. Перидий *D. rugosum* грязновато-белый и поделен складками на многочисленные фрагменты, из-за чего выглядит ареолированным. Ножка черная и внутри споротеки переходит в крупную булавовидную колонку беловато-кремового цвета.

Филогенетический анализ показал, что образец *D. rugosum* из «Кедровой Пади» генетически не отличается от образца с о. Тиоман (Малайзия), расположенного более чем в 5000 км к юго-западу от Приморья (Gmoshinskiy et al., 2023a).

Diderma saundersii (Berk. & Broome ex Masee) E. Sheld., Minnesota Bot. Stud. 1:477 (1895).

mc — **C** (29) w: 1, b: 27, l: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на гнилой древесине лиственных пород (рН: 4,87) на коре живых *Abies holophylla*, *Alnus hirsuta*, *Cerasus sargentii*, *Phellodendron amurense*, *Quercus mongolica* (рН: 4,91–6,55) и на наземном опаде.

Распространение в заповеднике: 5, 7, 12, 14, 15, 18, 19, 21, 24, 25, 27, 29, 30, 39.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС; **ДФО**: ЗАБ, ПРИ.

^{РФ, ПК}*Diderma velutinum* Bortnikov, in Bortnikov, Shchepin, Gmoshinskiy, Prikhodko & Novozhilov, Bot. Pacifica 7(2):48 (2018).

mc — **R** (1), b: 1. Приложение 1, Рис. 18, Приложение 2 [Bortnikov et al., 2022, fig. 1–16].

Описание: **Спорокарпы** в маленьких плотных группах, шаровидные или почти шаровидные, часто слегка угловатые из-за взаимного сдавливания, сидячие, 0,5–0,9 мм в диаметре, незрелые ярко-оранжевые, созревшие от бледно-желтых до серовато-зеленовато-желтых. **Гипоталлус** незаметный.

Перидий трехслойный, все слои плотно сомкнуты и разламываются вместе. Внешний слой тонкий, мембраноподобный, полупрозрачный. Средний слой толстый, довольно хрупкий, желтовато-охряный, состоит из плотно собранных гранул извести. Внутренний слой мембраноподобный, в верхней части очень тонкий и часто едва заметный, вплоть до отсутствия, утолщающийся и более темный по направлению к основанию, где по цвету до темно-орехово-коричневого, обычно хорошо различимый.

Растрескивание не наблюдалось, но вероятно нерегулярное. **Колонка** одного цвета с перидием, хорошо развитая, большая, сферическая или почти сферическая, достигает около 1/2 (до 2/3) высоты спорангия, покрыта тонкой мембраной, заполнена гранулами извести около 1,5 мкм в диаметре. Колонка и перидий редко с обызвествленным шиповидными выростами, не более чем 3–5 шт. на спорангий; еще реже эти выросты соединяются в колонну (между колонкой и перидием). **Капиллиций** обильный, отходит от колонки к внутреннему перидию, но в большинстве случаев нити обрываются

на концах и поэтому споровая масса отделена от перидия свободным пространством. Нити капиллиция гиалиновые, около 3–4,5 мкм в диаметре, волнистые, ветвящиеся и анастомозирующие, иногда с мембраноподобными расширениями в точках ветвления, поверхность нитей под СЭМ гладкая или с маленькими папулами. **Споры** в массе черновато-коричневые, в проходящем свете коричневые, (10,6–) 12 (–13,2) мкм в диаметре, плотно бородавчатые. Бородавки расположены нерегулярно, под СЭМ выглядят булавовидными. **Плазмодий** от желтовато-охряного до насыщенно-желто-оранжевого.

Голотип: LE 318752. Россия, Приморский край, заповедник «Кедровая Падь», хвойно-широколиственный лес, 43,113138° N, 131,515972° E, ноябрь 2016, собр. Бортников Ф. М., на коре живого бархата амурского (*Phellodendron amurense*), во влажной камере.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живого *Phellodendron amurense*.

Распространение в заповеднике: 5.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

Примечания: диагностическими признаками нового вида являются трехслойный перидий с плотно прижатыми слоями, плотно сгруппированные спорокарпы, шаровидные или почти шаровидные, ярко-оранжевые в незрелом состоянии и желтовато-охряные в созревшем состоянии, крупная сферическая колонка, гиалиновые нити капиллиция и бородавчатые споры около 12 мкм в диаметре.

Новый вид отличается рядом важных признаков от других видов, для которых характерны сидячие шаровидные или почти шаровидные спорангии с желтоватым, красновато-коричневым или охристым перидием и более или менее развитой колонкой: *D. albocolumella* A.C.C. Bezerra & L.H. Cavalc., *D. ochraceum* Hoffm., *D. sauteri* (Rostaf.) E. Sheld., *D. simplex* (J. Schröt.) E. Sheld. и *D. testaceum* (Schrad.) Pers. Первый вид, описанный из Бразилии, похож на новый вид тем, что имеет тройной перидий, крупную колонку и бородавчатые споры 10,5–13 мкм в диаметре. Однако, он имеет уплощенные спорангии в более разреженных группах. Кроме того, *D. albocolumella* имеет ярко желтовато-коричневый перидий и фиолетово-коричневый капиллиций (Bezerra, Cavalcanti, 2010).

D. ochraceum сближает с *D. velutinum* насыщенно охряный цвет перидия, но она отличается редуцированной колонкой, двойным перидием и более мелкими спорами (9–11 против 11–13 мкм у *D. velutinum*). Кроме того, орнаментация спор хорошо отличается на СЭМ: неравномерно распределенные большие короткие бородавки у *D. ochraceum* и более равномерно распределенные бородавки (в форме бакул) у *D. velutinum* (Schnittler et al. 2010, Moreno et al. 2018). *D. ochraceum* var. *izawae* Y. Yamam. & Nann.-Bremek. схож тем, что иногда тоже имеет шиповидные выросты, которые в ряде случаев соединяют колонку и перидий, но как и типичная разновидность, хорошо отличается по другим признакам (Yamamoto, Nannenga-Bremekamp, 1995).

Красновато-коричневые, желтоватые и бледно-охряные спорокарпы *D. sauteri*, *D. testaceum* и *D. simplex* слегка напоминают *D. velutinum*, но первый и второй виды имеют двойной перидий, а *D. simplex* имеет однослойный перидий. Кроме того, *D. testaceum* и *D. simplex* имеют более мелкие споры (8–9 и 8–11 мкм, соответственно) (Martin, Alexopoulos, 1969).

РФ, ПК *Diderma* sp.

mc — **O** (18), b: 18. Приложение 1, Рис. 17, Г, Приложение 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Acer mandshuricum*, *A. mono*, *Chosenia arbutifolia*, *Juglans mandshurica*, *Juniperus davurica*, *Ulmus laciniata* (рН: 5,46–6,90).

Распространение в заповеднике: 2, 7, 11, 17, 67, 69.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

Примечания: первоначально эти образцы были предварительно определены как *D. hemisphaericum* из-за общего габитуального сходства, однако эти два вида имеют ряд отличий, включая два наиболее заметных. Во-первых, у *D. hemisphaericum* ножка всегда белая, тогда как у *Diderma* sp., напротив, всегда темная, почти черная. В случае единственной находки это можно было бы объяснить недостатком извести при формировании в условиях влажной камеры, однако множественные находки на разных субстратах подтвердили стабильность данного признака. Во-вторых, *D. hemisphaericum* обитает на наземном опаде, что отмечается в литературе и подтверждается нашими собственными наблюдениями (см. выше). *Diderma* sp., напротив, на опаде не встречается и является строго кортикулоидным видом, предпочитая кору с медианным значением рН = 6,4 (n = 18).

Еще один вид, с которым можно спутать *Diderma* sp. — *Didymium clavus* (Alb. & Schwein.) Rabenh., который также имеет черные ножки и белую споротеку, иногда уплощенную вплоть до практически дисковидной. Однако перидий *Didymium clavus* покрыт кристаллической известью, тогда как перидий *Diderma* sp. — гранулированной, как и у всех типичных представителей этого рода, что позволяет легко различить эти виды.

Didymium anellus Morgan, J. Cincinnati Soc. Nat.Hist. 16(4):148 (1894).

mc — **R** (1), l: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на наземном опаде (рН: 6,88).

Распространение в заповеднике: 17.

Распространение в России: ЦФО: МОС, ТВЕ; СЗФО: ЛЕН; ЮФО: АСТ, ВОГ, КАИ, КРЫ; ПФО: ОРЕ, САР; УрФО: ЧЕЛ; СФО: АЛР, АЛТ, КРН, НОС; ДФО: ПРИ, ЯКУ.

Didymium bahiense Gottsb., Nova Hedwigia 15:365 (1968).

fc — **R** (1) w: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 44.

Распространение в России: ЦФО: МОС; ЮФО: АСТ; ДФО: ПРИ.

Didymium clavus (Alb. & Schwein.) Rabenh., Deutschl. Krypt.-Fl. 1:280 (1844).

mc — **R** (2), b: 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живой *Actinidia arguta* (рН: 6,56–6,64).

Распространение в заповеднике: 17, 20.

Распространение в России: **ЦФО**: КОС, КУС, ЛИП, МОС, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРЫ, РОС; **ПФО**: БАШ, КИР, ПЕР; **УрФО**: СВЕ, ХАН, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: МАГ, ПРИ, ЧУК.

Didymium difforme (Pers.) Gray, Nat. arr. Brit. pl. 1:571 (1821).

mc — **R** (1), b: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живого *Quercus mongolica*.

Распространение в заповеднике: 3.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, КАЛ, КОС, ЛИП, МОС, РЯЗ, СМО, ТАМ, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, ЛЕН, МУР, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КАИ, КРА, КРЫ; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: БАШ, МОР, НИЖ, ОРЕ, ПЕН, САР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, ТУВ; **ДФО**: ПРИ, ЧУК.

Didymium minus (Lister) Morgan, J. Cincinnati Soc. Nat.Hist. 16(4):145 (1894).

mc — **R** (5), b: 3, l: 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Kalopanax septemlobus*, *Populus taximowiczii*, *Tilia amurensis* (рН: 6,65–6,91) и на наземном опаде (рН: 4,96).

Распространение в заповеднике: 5, 24, 37, 39, 66.

Распространение в России: **ЦФО**: БРЯ, ВОР, МОС, РЯЗ, ТВЕ; **СЗФО**: КОМ, НОВ; **ЮФО**: ВОГ, КРА, КРЫ; **ПФО**: ПЕР; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; **СФО**: АЛТ, ТОМ; **ДФО**: ПРИ, ЯКУ.

^{РФ, ПК} ***Didymium cf. muscorum*** T.N. Lakh. & K.G. Mukerji, Trans. Mycol. Soc. Japan 17(2):123 (1976).

mc — **R** (1), l: 1. Приложение 1, Рис. 17, Д.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на наземном опаде (рН: 6,15).

Распространение в заповеднике: 48.

Распространение в России: **ДФО**: ПРИ.

Примечания: к сожалению, был обнаружен лишь один образец этого вида, состоящий из небольшого числа спорангиев, что не позволило провести достаточно детальное исследование морфологии.

В спорангии, использованном для приготовления препарата, колонка практически отсутствовала, а капиллиций был крайне скудным, что не характерно для *D. muscorum* (Lakhanpal, Mukerji, 1976). Однако споры имели весьма характерную грубую орнаментацию из крупных темных бородавок, неравномерно разбросанных по поверхности, что совпадало с наблюдениями других авторов (Moreno et al., 1987). Стоит также отметить, что иногда *D. muscorum* указывают как синоним *D. squamulosum* (Alb. & Schwein.) Fr. & Palmquist (Clark, Haskins, 2018), однако, на наш взгляд, эта точка зрения ошибочна, поскольку столь существенные различия в орнаментации спор сложно объяснить внутривидовой вариабельностью.

Didymium nigripes (Link) Fr., Syst. mycol. 3(1):119 (1829).

fc — O (12) w: 1, l: 11.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и на наземном опаде.

Распространение в заповеднике: 41, 44, 47, 49, 57.

Распространение в России: **ЦФО**: ВЛА, ВОР, КУС, ЛИП, МОС, РЯЗ, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ; **ПФО**: ПЕР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ЧЕЛ; **СФО**: АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: ПРИ, САХ, ЧУК.

^{ПК}*Didymium ochroideum* G. Lister, J. Bot. 69:297 (1931).

mc — R (3), l: 3. Приложение 1, Рис. 17, Е.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на наземном опаде (рН: 6,85–7,42).

Распространение в заповеднике: 67.

Распространение в России: **СФО**: АЛТ, ТУВ; **ДФО**: ПРИ, ЯКУ.

Didymium squamulosum (Alb. & Schwein.) Fr. & Palmquist, Symb. gasteromyc., fasc. 3 :19 (1818).

fc — O (12) w: 2, l: 10, **mc** — R (3), l: 3.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и на наземном опаде и методом влажных камер на наземном опаде (рН: 5,98–6,80).

Распространение в заповеднике: 1, 11, 17, 32, 44, 47.

Распространение в России: **ЦФО**: БРЯ, ВОР, КАЛ, КУС, ЛИП, МОС, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, ЛЕН, МУР; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: БАШ, НИЖ, ОРЕ, САМ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН, НОС, ТОМ, ТУВ, ХАК; **ДФО**: БУР, МАГ, ПРИ, ЧУК, ЯКУ.

^{РФ, ПК}*Paradiachea cylindrica* (Bilgram) Hertel ex H. Neubert, Nowotny & K. Baumann, Myxomyceten 3:250 (2000).

fc — R (1), l: 1. Приложение 1, Рис. 19, А, Рис. 24, А, Б, Приложение 2 [Novozhilov et al., 2023, fig. 6].

Описание: **Спорокарпы** — спорангии, сидячие на зауженном основании, от скученных до налегающих, цилиндрические с закругленной вершиной, слегка сужающиеся кверху, 1,0–1,8 мм в высоту, 0,50–0,65 мм шириной, коричневато-серые, бронзовые или золотые. **Гипоталлус** очень тонкий, мембраноподобный, от беловатого до коричневатого. **Перидий** мембраноподобный, переливающийся с золотыми, синими и фиолетовыми оттенками, не прикрепленный к капиллицию. Колонка отходит от основания и почти достигает вершины спорангия, довольно вариабельная, иногда почти полностью гиалиновая, иногда почти полностью светло-коричневая за исключением нижней части, неправильная, сформированная из мембраноподобных расширений, изредка более или менее правильная в нижней части, полностью необызвествленная. **Капиллий** коричневатый, отходящий от колонки, разветвляющийся и анастомозирующий, с множеством мембраноподобных расширений, более плотный

на периферии, с бледными окончаниями. **Споры** темно-коричневые в массе, от бледно-коричневых до серо-коричневых в проходящем свете, (12,5–) 13,2–14,2 (–14,6) мкм в диаметре, включая орнаментацию, сетчатые. Сеточка очень неравномерная, с ячейками разного размера; гребни, формирующие сеть, неаккуратные, искривленные, более широкие и темные в некоторых местах, иногда с утолщениями, напоминающими бородавки, но без настоящих бородавок; высота орнаментации 0,7–1,0 мкм. Под СЭМ гребни сплошные, не напоминают арочные мосты. **Плазмодий**, предположительно, белый.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на наземном опаде.

Распространение в заповеднике: 44.

Распространение в России: **ДФО**: ПРИ.

Lamprodermataceae T. Macbr.,

N. Amer. Slime-Moulds, Edn 2 (New York): 189 (1899)

Collaria arcyrionema (Rostaf.) Nann.-Bremek. ex Lado, Ruizia 9:26 (1991).

fc — **O** (21) w: 21, **mc** — **O** (13), b: 13. Приложение 1, Рис. 19, Б.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород и методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *Quercus mongolica*, *Tilia amurensis* (pH: 5,42–6,82).

Распространение в заповеднике: 3, 4, 5, 8, 10, 11, 12, 14, 15, 16, 21, 22, 23, 27, 33, 38, 49, 50, 54, 63, 68, 69, 70, 71.

Распространение в России: **ЦФО**: ВЛА, ВОР, КУС, ЛИП, МОС, РЯЗ, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ; **ЮФО**: ВОГ; **ПФО**: КИР, ПЕР, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: ПРИ, САХ.

Примечания: помимо типичной разновидности, была отмечена *Collaria arcyrionema* var. *japonica* (Meyl.) Nann.-Bremek. & Y. Yamam.

Colloderma cf. oculatum (C. Lippert) G. Lister, J. Bot. 48:312 (1910).

mc — **R** (3), b: 3.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Abies nephrolepis*, *Cerasus sargentii*, *Betula lanata* (pH: 4,62–5,41).

Распространение в заповеднике: 14, 18, 34.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, ЛЕН, МУР; **ПФО**: ПЕР; **УрФО**: СВЕ, ХАН; **СФО**: АЛР; **ДФО**: ПРИ.

Lamproderma scintillans (Berk. & Broome) Morgan, J. Cincinnati Soc. Nat.Hist. 16(4):131 (1894).

mc — **O** (12), b: 2, l: 10.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живого *Quercus mongolica* и на наземном опаде (pH: 5,69–6,88).

Распространение в заповеднике: 3, 7, 16, 17, 28, 32.

Распространение в России: **ЦФО**: КАЛ, МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КОМ, ЛЕН, МУР, ПСК; **ЮФО**: ВОГ, КРА, КРЫ; **УрФО**: ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, НОС; **ДФО**: МАГ, ПРИ, ЯКУ.

Physaraceae Physaraceae Chevall., Fl. gén. env. Paris (Paris) 1: 332 (1826)

^{ПК}**Badhamia macrocarpos** (Ces.) Rostaf., Sluzowce monogr. 143 (1874).

fc — **R** (1) w: 1. Приложение 1, Рис. 19, В, Рис. 24, В.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 56.

Распространение в России: **ЦФО**: ЛИП, МОС, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: ЛЕН, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, РОС; **СКФО**: СЕВ, СТА; **ПФО**: КИР, ОРЕ, САМ; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: АЛР, АЛТ, НОС, ТОМ.

^{ПК}**Badhamia nitens** Berk., Proc. Linn. Soc. London 2:200 (1852).

mc — **R** (1), b: 1. Приложение 1, Рис. 19, Г.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живой *Abies holophylla* (рН: 6,92).

Распространение в заповеднике: 27.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС; **СЗФО**: КОМ; **СФО**: АЛТ.

Craterium leucocephalum (Pers. ex J.F. Gmel.) Ditmar, in Sturm, Deutschl. Fl., Abt. 3, Die Pilze Deutschlands 1(1):21 (1813).

fc — **R** (1), l: 1, **mc** — **R** (1), l: 1. Приложение 1, Рис. 19, Д.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на наземном опаде и методом влажных камер на наземном опаде.

Распространение в заповеднике: 5, 31.

Распространение в России: **ЦФО**: КОС, КУС, ЛИП, МОС, ТВЕ, ЯРО; **СЗФО**: КАР, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **ПФО**: БАШ, ОРЕ, САМ; **УрФО**: СВЕ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: МАГ, ПРИ, ХАБ.

^{РФ, ПК}**Craterium microcarpum** H.Z. Li, Yu Li & Shuang L. Chen, Mycosystema 6:113 (1993).

mc — **R** (3), l: 3. Приложение 1, Рис. 19, Е.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на наземном опаде (рН: 4,48–5,14).

Распространение в заповеднике: 20.

Распространение в России: **ДФО**: ПРИ.

Fuligo leviderma H. Neubert, Nowotny & K. Baumann, Myxomyceten 2:211 (1995).

fc — **R** (2) w: 2. Приложение 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 74, 75.

Распространение в России: **ЦФО**: ВЛА, МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: ВОГ, КРА, РОС; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: БАШ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, НОС; **ДФО**: ПРИ.

Fuligo septica (L.) F.H. Wigg., Prim. fl. holsat. 112 (1780).

fc — O (11) w: 11.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 5, 7, 11, 15, 26, 37, 40, 43, 50, 76.

Распространение в России: **ЦФО**: БРЯ, ВЛА, ВОР, КАЛ, КУС, ЛИП, МОС, ОРЛ, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: АРХ, КАГ, КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; **ЮФО**: АДЫ, АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ, КАБ, КАО, СЕВ, СТА; **ПФО**: БАШ, КИР, МАР, НИЖ, ПЕР, САМ, ТАТ, УЛЬ, ЧУВ; **УрФО**: КУР, СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: ЗАБ, МАГ, ПРИ, ЯКУ.

Примечания: помимо типичной разновидности, были отмечены *Fuligo septica* var. *candida* (Pers.) R.E. Fr. (6 находок) и *Fuligo septica* var. *flava* (Pers.) Lázaro Ibiza (1 находка).

Physarella oblonga (Berk. & M.A. Curtis) Morgan, J. Cincinnati Soc. Nat. Hist. 19(1):7 (1896).

fc — R (1) w: 1. Приложение 1, Рис. 20, А.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 62.

Распространение в России: **ЮФО**: КРА; **ДФО**: ПРИ.

Примечания: единственный образец, собранный в заповеднике, представляет собой старую колонию спорангиев в плохой степени сохранности, практически лишенных споровой массы. Однако *Physarella oblonga* даже в таком состоянии легко определяется по крайне характерному капиллицию, который включает тонкие нити и крупные обызвествленные шиповидные выросты, отходящие от внутренней поверхности перидия.

Physarella oblonga — вид, более распространенный в тропических широтах и ранее в России отмеченный лишь дважды: в Краснодарском крае и в Уссурийском заповеднике в Приморском крае (Матвеев и др., 2018).

^{РФ, ПК} ***Physarum aeneum*** (Lister) R.E. Fr., Ark. Bot. 1:62 (1903).

mc — R (2), b: 2. Приложение 1, Рис. 20, Б, Рис. 24, Г.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *Tilia mandshurica* (рН: 5,10–6,58).

Распространение в заповеднике: 15, 26.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

Примечания: характерной особенностью этого вида является гладкий хрящевидный перидий бронзового цвета.

Physarum album (Bull.) Chevall., Fl. gén. env. Paris 1:336 (1826).

fc — **R** (4) w: 4, **mc** — **R** (4), b: 4.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород и методом влажных камер на коре живых *Alnus hirsuta*, *Maackia amurensis* (pH: 5,22–5,73).

Распространение в заповеднике: 1, 5, 7, 25, 31, 43, 46.

Распространение в России: ЦФО: ВЛА, ВОР, КАЛ, КОС, КУС, ЛИП, МОС, РЯЗ, СМО, ТВЕ; СЗФО: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, НОВ, ПСК; ЮФО: АСТ, ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; СКФО: ДАГ; ПФО: БАШ, КИР, ОПЕ, ПЕР, ТАТ; УрФО: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ, ЯМА; СФО: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ; ДФО: КАМ, МАГ, ПРИ, ХАБ, ЧУК.

^{ПК}***Physarum atroviolaceum*** G. Moreno, Y. Yamam. & A. Castillo, in Moreno, Castillo & Yamamoto, Bol. Soc. Micol. Madrid 38:50 (2014).

mc — **R** (7), b: 7. Приложение 1, Рис. 20, В.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живой *Pinus koraiensis* (pH: 4,13–4,35).

Распространение в заповеднике: 5, 28, 71.

Распространение в России: ЦФО: МОС.

Примечания: данный вид обладает весьма характерными спорангиями с темно-фиолетовой споротекой и ножками, которые зачастую меняют окраску от основания к вершине от желтоватой до красновато-коричневой и темно-коричневой. При инкубировании коры *Pinus koraiensis* во влажных камерах появление плодовых тел *Physarum atroviolaceum* можно предсказать по весьма характерному плазмодию насыщенно-вишнего цвета.

^{ПК}***Physarum auriscalpium*** Cooke, Ann. Lyceum Nat. Hist. New York 11:384 (1877).

mc — **R** (1), b: 1. Приложение 1, Рис. 20, Г.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живой *Tilia amurensis* (pH: 6,48).

Распространение в заповеднике: 12.

Распространение в России: ЦФО: МОС, РЯЗ, ТВЕ; СЗФО: КАР, ЛЕН; ПФО: КИР; УрФО: СВЕ; СФО: АЛТ, КРН, НОС; ДФО: ПРИ.

Physarum bethelii T. Macbr. ex G. Lister, in Lister, Monogr. mycetozoa, ed. 2, 57 (1911).

fc — **R** (1) w: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 52.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **ЮФО**: РОС; **СКФО**: ДАГ; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: АЛТ, КРН; **ДФО**: ПРИ.

^{ПК}*Physarum bitectum* G. Lister, in Lister, Monogr. mycetozoa, ed. 2, 78 (1911).

mc — **R** (1), b: 1. Приложение 1, Рис. 24, Д.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живого *Quercus mongolica*.

Распространение в заповеднике: 3.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС; **СЗФО**: КАР, ЛЕН; **ЮФО**: АСТ; **ПФО**: БАШ; **УрФО**: ЧЕЛ; **СФО**: АЛТ, ИРК, НОС; **ДФО**: БУР.

Physarum bivalve Pers., Ann. Bot. (Usteri) 15:5 (1795).

mc — **R** (1), l: 1. Приложение 1, Рис. 20, Е.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на наземном опаде.

Распространение в заповеднике: 5.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, ЛИП, МОС, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР; **ЮФО**: ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **ПФО**: ОПЕ; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН; **ДФО**: МАГ, ПРИ, ЧУК, ЯКУ.

^{РФ, ПК}*Physarum bogoriense* Racib., Hedwigia 37(1):52 (1898).

mc — **R** (1), b: 1. Приложение 1, Рис. 20, Ж, Рис. 24, Е.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живой *Tilia amurensis* (рН: 6,29).

Распространение в заповеднике: 23.

Распространение в России: **ДФО**: ПРИ.

Physarum cinereum (Batsch) Pers., Neues Mag. Bot. 1:89 (1794).

fc — **R** (1) g: 1, **mc** — **R** (6), b: 4, l: 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на поверхности живых растений и методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *Ulmus japonica* (рН: 5,27–7,27) и на наземном опаде (рН: 6,57).

Распространение в заповеднике: 5, 16, 17, 25, 27, 28, 51.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, ЛИП, МОС, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАГ, КАР, КОМ, ЛЕН, МУР; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КАИ, КРА, КРЫ; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: БАШ, ОПЕ; **УрФО**: СВЕ, ХАН; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: МАГ, ПРИ, ЧУК, ЯКУ.

Physarum compressum Alb. & Schwein., Consp. fung. lusat. 97 (1805).

mc — **O** (9), b: 9.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Chosenia arbutifolia*, *Populus taxitowiczii*, *Tilia amurensis*, *Ulmus japonica* (рН: 6,59–7,03).

Распространение в заповеднике: 2, 16, 17, 44, 66, 72, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: БРЯ, ВОР, КАЛ, ЛИП, МОС, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: ЛЕН, МУР; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КАИ, КРА; **ПФО**: ТАТ; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: ЗАБ, ПРИ.

Physarum decipiens M.A. Curtis, Amer. J. Sci. Arts, ser. 2 6:352 (1848).

mc — **R** (2), b: 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живого *Kalopanax septemlobus* (рН: 6,60–7,06).

Распространение в заповеднике: 56, 64.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, КУС, МОС, СМО; **СЗФО**: КАР, ЛЕН; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КРЫ; **ПФО**: ОРЕ, САМ; **УрФО**: СВЕ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ, ТУВ; **ДФО**: ПРИ.

Physarum flavicomum Berk., London J. Bot. 4:66 (1845).

fc — **R** (3) w: 3, **mc** — **R** (3), b: 3.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и методом влажных камер на коре живых *Abies holophylla*, *Alnus hirsuta*, *Maackia amurensis* (рН: 4,91–5,83).

Распространение в заповеднике: 7, 29, 31, 37, 48, 54.

Распространение в России: **ЦФО**: ЛИП, МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, НОВ; **ЮФО**: ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: СТА; **ПФО**: БАШ, ПЕР, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН; **ДФО**: ПРИ, ХАБ.

Physarum globuliferum (Bull.) Pers., Syn. meth. fung. 1:175 (1801).

fc — **R** (1) df: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на мертвых плодовых телах грибов.

Распространение в заповеднике: 71.

Распространение в России: **ЦФО**: ВОР, КАЛ, ЛИП, МОС, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР; **ЮФО**: КРА, РОС; **СКФО**: ДАГ; **ПФО**: БАШ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ЧЕЛ; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: ПРИ.

^{РФ, ПК} ***Physarum gravidum*** Morgan, J. Cincinnati Soc. Nat. Hist. 19(1):24 (1896).

mc — **R** (1), b: 1. Приложение 1, Рис. 21, А.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живого *Populus taxitowiczii* (рН: 6,91).

Распространение в заповеднике: 44.

Распространение в России: ДФО: ПРИ.

ПК *Physarum gyrosom* Rostaf., Sluzowce monogr. 111 (1874).

fc — R (1) w: 1. Приложение 1, Рис. 20, Д.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 29.

Распространение в России: ЦФО: ЛИП, МОС; СЗФО: КАР, ЛЕН, МУР, ПСК; ЮФО: АСТ, ВОГ; УрФО: ХАН, ТЮМ; СФО: АЛТ, НОС, ТУВ; ДФО: БУР.

ПК *Physarum hongkongense* Chao H. Chung, Slime Moulds Hong Kong 19 (1997).

mc — R (1), b: 1. Приложение 1, Рис. 21, Б.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живого *Kalopanax septemlobus* (рН: 6,92).

Распространение в заповеднике: 37.

Распространение в России: ЮФО: КРЫ.

ПК *Physarum lakhanpalii* Nann.-Bremek. & Y. Yamam., Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., С. 90(3):335 (1987).

mc — С (28), b: 28. Приложение 1, Рис. 21, В.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Acer mandshuricum*, *A. mono*, *Actinidia arguta*, *Carpinus cordata*, *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica*, *Juniperus davurica*, *Kalopanax septemlobus*, *Lonicera maackii*, *Quercus mongolica*, *Tilia mandshurica* (рН: 5,27–7,01).

Распространение в заповеднике: 11, 14, 15, 16, 21, 24, 32, 44, 49, 54, 57, 58, 64, 67, 69.

Распространение в России: СФО: НОС.

ПК *Physarum lateritium* (Berk. & Ravenel) Morgan, J. Cincinnati Soc. Nat. Hist. 19(1):23 (1896).

fc — R (1) w: 1. Приложение 1, Рис. 21, Г.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород (*Phellodendron amurense*).

Распространение в заповеднике: 5.

Распространение в России: ЦФО: МОС; СЗФО: МУР; СФО: АЛР, АЛТ, НОС; ДФО: МАГ, ПРИ.

Physarum leucophaeum Fr. & Palmquist, Symb.gasteromyc., fasc. 3 :24 (1818).

fc — R (5) w: 3, b: 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и на коре живой *Chosenia arbutifolia*.

Распространение в заповеднике: 2, 37, 52.

Распространение в России: **ЦФО**: ВЛА, ВОР, КУС, МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КАИ, КРА, КРЫ, РОС; **СКФО**: ДАГ, СТА; **ПФО**: БАШ, ПЕР; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, ИРК, КРН, НОС; **ДФО**: ЗАБ, МАГ, ПРИ, ХАБ.

Physarum melleum (Berk. & Broome) Masee, Monogr. Muxogastr. 278 (1892).

fc — **R** (2) w: 2, **mc** — **R** (1), b: 1. Приложение 1, Рис. 21, Д.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород и методом влажных камер на коре живого *Acer mandshuricum* (рН: 5,97).

Распространение в заповеднике: 7, 11, 69.

Распространение в России: **ЮФО**: ВОГ, КРА; **ДФО**: ПРИ.

Примечания: один из обнаруженных образцов был отнесен нами к *Physarum melleum* f. *luteum* Y. Yamam.

^{ПК}**Physarum notabile sensu lato** T. Macbr., N. Amer. Slime-moulds, ed. 2, 80 (1922).

mc — **C** (30), b: 30.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Acer mandshuricum*, *A. mono*, *Chosenia arbutifolia*, *Fraxinus mandshurica*, *Juglans mandshurica*, *Populus taximowiczii*, *Quercus mongolica*, *Tilia mandshurica*, *Ulmus laciniata* (рН: 5,47–7,32).

Распространение в заповеднике: 3, 7, 11, 14, 15, 17, 49, 53, 58, 69, 72, 73.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, ПСК; **ЮФО**: АСТ, ВОГ, КАИ, КРА; **ПФО**: БАШ, КИР, ОПЕ, ПЕР, САР; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС; **ДФО**: ПРИ, ХАБ.

Physarum oblatum T. Macbr., Bull. Iowa Univ. Lab. Nat.Hist. 2(4):384 (1893).

mc — **O** (10), b: 9, l: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен методом влажных камер на коре живых *Abies nephrolepis*, *Betula platyphylla*, *Cerasus sargentii*, *Pinus koraiensis*, *Quercus mongolica* (рН: 4,13–5,61) и на наземном опаде (рН: 6,57).

Распространение в заповеднике: 5, 14, 17, 18, 22, 28, 34.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, ЛЕН; **ЮФО**: КРЫ; **УрФО**: СВЕ, ЯМА; **СФО**: КРН; **ДФО**: МАГ, ПРИ, ХАБ, ЧУК.

Physarum penetrale Rex, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 43:389 (1891).

fc — **R** (6) w: 6. Приложение 1, Рис. 21, Е.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 2, 5, 25, 37, 40.

Распространение в России: **ЦФО**: ВЛА, ТВЕ; **СФО**: КРН; **ДФО**: ПРИ.

Physarum tenerum Rex, Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia 42:192 (1890).

fc — **R** (4) w: 4.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 11, 24, 25, 56.

Распространение в России: **ЦФО**: КУС, МОС, РЯЗ, ТВЕ; **СЗФО**: ЛЕН; **ЮФО**: КРА; **УрФО**: СВЕ; **ДФО**: ПРИ.

Physarum virescens Ditmar, in Sturm, Deutschl. Fl., Abt. 3, Die Pilze Deutschlands 1(4):123 (1817).

fc — **R** (1), l: 1.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на наземном опаде.

Распространение в заповеднике: 18.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, ЛЕН, МУР, ПСК; **ЮФО**: ВОГ; **СФО**: КРН, ТОМ; **ДФО**: ПРИ.

Physarum viride (Bull.) Pers., Ann. Bot. (Usteri) 15:6 (1795).

fc — **C** (60) w: 59, b: 1. Приложение 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине хвойных и лиственных пород и на коре живого *Quercus mongolica*.

Распространение в заповеднике: 1, 3, 5, 7, 15, 18, 24, 25, 26, 31, 33, 36, 37, 38, 40, 43, 50, 61, 64, 65, 69, 70, 72.

Распространение в России: **ЦФО**: ВЛА, ВОР, КУС, ЛИП, МОС, РЯЗ, СМО, ТВЕ; **СЗФО**: КАР, КОМ, ЛЕН, МУР, ПСК; **ЮФО**: ВОГ, КРА, КРЫ, РОС; **ПФО**: БАШ, КИР, ОРЕ, ПЕР, САМ, ТАТ; **УрФО**: СВЕ, ТЮМ, ХАН, ЧЕЛ, ЯМА; **СФО**: АЛР, АЛТ, КРН, НОС, ТОМ; **ДФО**: ПРИ, ЧУК.

Примечания: помимо типичной разновидности, были отмечены *Physarum viride* var. *aurantium* (Bull.) Lister и *Physarum viride* var. *incanum* Lister.

^{ПК}*Willkommlangea reticulata* (Alb. & Schwein.) Kuntze, Revis. gen. pl. 2:875 (1891).

fc — **R** (1) w: 1. Приложение 1, Рис. 21, Ж, Приложение 2.

Субстратная приуроченность: вид обнаружен в полевых условиях на гнилой древесине лиственных пород.

Распространение в заповеднике: 7.

Распространение в России: **ЦФО**: МОС; **УрФО**: СВЕ, ХАН; **СФО**: АЛТ, КРН, НОС.

ГЛАВА 7. АНАЛИЗ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ БИОТЫ МИКСОМИЦЕТОВ ЗАПОВЕДНИКА «КЕДРОВАЯ ПАДЬ»

В ходе проведенных исследований на территории заповедника «Кедровая Падь» в полевых условиях нами было собрано 2147 образцов спороношений миксомицетов. Еще 1554 образца было получено методом влажных камер при инкубации 719 образцов различных субстратов. Таким образом, общий объем проанализированной коллекции составил 3701 образец. Здесь и далее под «образцом» понимается запись в сводной базе данных, поскольку некоторые находки наиболее массовых и узнаваемых видов отмечались лишь в полевом дневнике, и, кроме того, часть собранных образцов была в слишком плохой сохранности или колония была слишком маленькой для инсерации в гербарную коллекцию (например, если во влажной камере сформировался лишь 1 спорангий, полностью использованный для приготовления препарата для определения видовой принадлежности).

Всего было выявлено 172 вида миксомицетов из 36 родов, 13 семейств и 9 порядков, что составляет 36% от числа видов, известных в России на данный момент по опубликованным данным (Bortnikov et al., 2020). Из обнаруженных видов большинство (95%) были новыми для заповедника, 63 вида — новыми для Приморского края, и 29 — для России. Семь видов: *Diderma velutinum*, *Licea mariae*, *L. synchryso- spora*, *Trichia acetocorticola*, *T. armillata*, *T. taeniifila* и *T. titanica* были описаны как новые для науки. Еще три вида, указанные в аннотированном списке как *Diderma* sp., *Licea* sp. и *Lycogala* sp., также, по-видимому, являются новыми для науки видами и планируются к описанию в будущем.

Из 172 выявленных видов 97 видов были обнаружены в полевых условиях, 115 видов были выявлены методом влажных камер, и из них лишь 40 видов (23%) — обоими методами, что в очередной раз подтверждает необходимость их совместного использования для наиболее полного выявления видового разнообразия миксомицетов. При этом для выявления представителей разных родов указанные методы имеют различный вес: так, например, более половины видов (и 72% образцов) родов *Cribraria* и *Stemonitis* были найдены исключительно в поле, а в случае с *Licea* spp. 98,7% образцов, напротив, были получены во влажных камерах, и лишь три образца, относящиеся к трем видам (*L. pusilla*, *L. pygmaea* и *L. sp.*) были случайно собраны в поле вместе с более крупными спороношениями *Arcyria*, *Cribraria* и *Stemonitis* (см. Рис. 30). Можно также отметить, что из 7 новых для науки видов 6 были выявлены исключительно во влажных камерах.

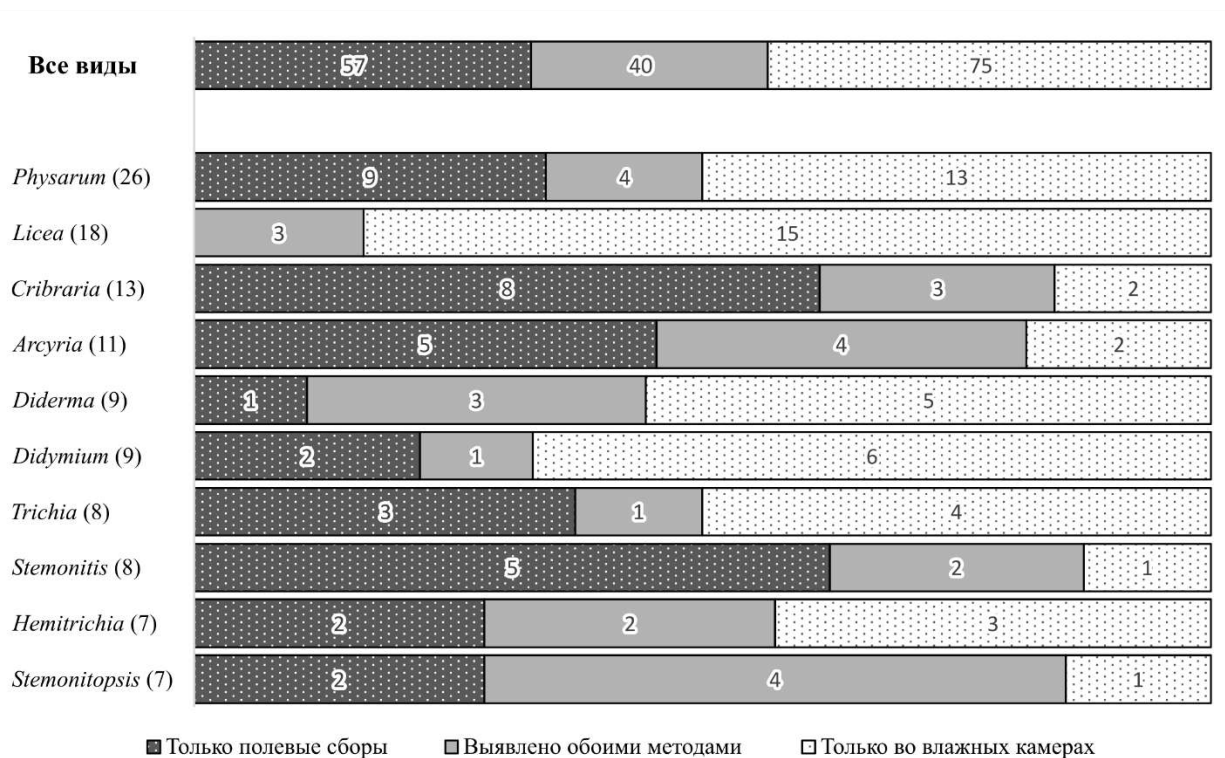


Рис. 30. Соотношение числа видов, выявленных двумя разными методами, во всем массиве данных и в десяти родах, лидирующих по видовому обилию.

Соотношение числа видов, выявленных в полевых условиях и во влажных камерах (97/115 или 0,84:1), является нетипичным для исследованных ранее территорий бореальной зоны и в то же время совпадает с таковым в аридных районах Евразии (Табл. 5). Наблюдаемая картина объясняется в первую очередь методологическими аспектами исследования. Из-за удаленности территории многочисленные короткие полевые выезды в течение всего вегетационного периода, рекомендуемые для работ по биоразнообразию, были невозможны, и сборы ограничились примерно неделей в 2016 году и примерно 30 днями в августе 2017 и июле 2020 годов, а сборов в марте — июне и сентябре — ноябре не было вовсе. Сравнивая результаты второй и третьей экспедиции, мы видим, что в поле было выявлено 23 и 20 дополнительных видов, соответственно, тогда как во влажных камерах после второго сезона — 59 видов, а после третьего — лишь 14 (Табл. 6). Такая разница в приросте объясняется тем, что формирование спороношений миксомицетов в естественных условиях определяется совокупностью внешних условий и особенностей фенологии конкретных видов, тогда как в случае с влажными камерами эти факторы нивелируются, и число выявленных видов определяется главным образом спектром и количеством проанализированных субстратов. Исходя из этого можно предположить, что организация новых экспедиций в дальнейшем, особенно в весенние и осенние месяцы, позволила бы выявить в поле больше видов и скорректировать наблюдаемое соотношение от 0,84:1 до 1:1 или более, приблизив его к типичному для лесных сообществ России.

Табл. 5. Результативность двух методов выявления разнообразия миксомицетов.

Исследованная территория	Число выявленных видов (в поле/во влажных камерах)		Ссылка
Кольский полуостров	116/20	5,80:1	Novozhilov et al., 2020a
Сихотэ-Алинский з-к	125/63	1,98:1	Novozhilov et al., 2017c
Верхнее Приобье	115/65	1,77:1	Власенко, 2010
Москва и МО	164/106	1,55:1	Гмошинский, 2013
Восточный Саян	76/65	1,17:1	Кошелева, 2007
Горный Крым	67/63	1,06:1	Романенко, 2006
Прикаспий	92/94	0,98:1	Novozhilov et al., 2003b
З-к «Кедровая Падь»	97/115	0,84:1	Собственные данные
Западный Казахстан	63/78	0,80:1	Zemlyanskaya et al., 2020
Плато Колорадо	18/78	0,23:1	Novozhilov et al., 2003a

Табл. 6. Продолжительность экспедиционных выездов и результативность полевых сборов и экспериментов с влажными камерами.

Сезон	Сроки экспедиции	Продолжительность (суток)	Число собранных образцов	Число выявленных видов (из них новых по сравнению с предыдущими сборами)
Полевые сборы				
2016	18 июля – 25 июля	7	690	54
2017	22 июля – 22 августа	31	587	66 (+23 +43%)
2020	7 июля – 5 августа	29	870	68 (+20 +26%)
Влажные камеры				
2016			109	48
2017			1006	96 (+59 +123%)
2020			439	52 (+8 +7%)

Эмпирические наблюдения подтверждаются оценкой, полученной с помощью индекса Chao, рассчитанного в программном пакете iNext: полнота изученности биоты составляет 72% для полевых сборов и существенно больше, 82% — для массива образцов, выявленных методом влажных камер. Общая же оценка для всех полученных данных составляет 77% (Рис. 31).

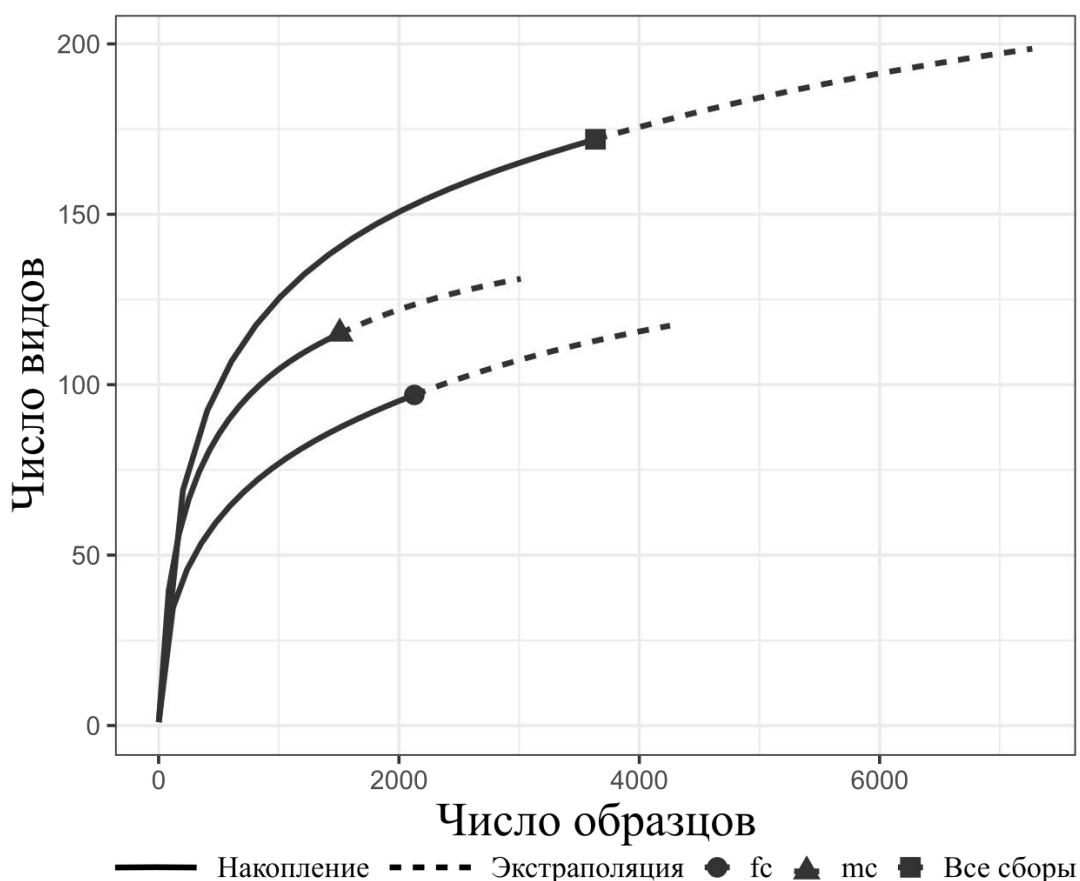


Рис. 31. Кривые накопления, рассчитанные для сборов разными методами (fc — полевые сборы, mc — влажные камеры).

При анализе таксономической структуры биоты заповедника была взята система, предложенная Д.В. Леонтьевым с коллегами (Leontyev et al., 2019), с некоторыми изменениями и дополнениями. Роды *Diachea* Fr. и *Paradiachea* Hertel, рассматриваемые авторами как *insertae sedis* в подклассе *Columellomycetidae*, отнесены нами к семейству *Didymiaceae* порядка *Physarales* на основании результатов недавних исследований, посвященных семейству *Didymiaceae* в целом (Prihodko et al., 2023a) и роду *Diachea* в частности, включая *D. cylindrica* (\equiv *Paradiachea cylindrica*) (Lado et al., 2022). Монотипный род *Willkommlangea*, также рассматриваемый как *insertae sedis* в подклассе *Columellomycetidae*, ранее традиционно включали в семейство *Physaraceae* порядка *Physarales* (см. например, Martin, Alexopoulos, 1969). Мы придерживаемся такой же точки зрения, которая обоснована морфологически и недавно получила первое филогенетическое подтверждение (Stephenson et al., 2020). Род *Ceratiomyxa* в большом количестве работ рассматривается вместе с другими миксомицетами, поэтому мы традиционно относим его к семейству *Ceratiomyxaceae* порядка *Ceratiomyxales*, хотя в настоящее время надежно подтверждена его обособленность от миксомицетов и его включают в состав класса *Protosteliomycetes* (Lado, 2005–2024) или выделяют в отдельный класс *Ceratiomyxomycetes* (Leontyev et al., 2019).

Наконец, стоит отметить, что недавние исследования филогении порядка Trichiales (García-Cunchillos et al., 2022) привели к ряду таксономических перестановок, в частности к сужению рода *Hemitrichia sensu stricto* до видов, ножка которых содержит спороподобные клетки (ранее важным признаком этого рода считался разветвленный капиллиций). Однако ревизия родов *Trichia* и *Hemitrichia* не была проведена в полном объеме, в связи с чем распределение обнаруженных нами видов по семействам Arcygiaceae (*Hemitrichia* s.s., *Trichia* со спороподобными клетками в ножках) и Trichiaceae (*Hemitrichia* excl. *Hemitrichia* s.s., *Trichia* с ножками из аморфного материала) было бы затруднительным и потребовало бы большого количества оговорок. Поэтому в целях упрощения анализа мы рассматриваем оба эти рода в составе семейства Trichiaceae *sensu lato*.

Как уже было отмечено выше, в заповеднике нами были обнаружены представители 36 родов, 13 семейств и 9 порядков миксомицетов (Табл. 7, Рис. 32). В биоте представлены все известные сейчас порядки кроме Meridermatales Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson, Novozhilov & Shcherin, центральный род которого (*Meriderma* Mar. Mey. & Poulain) включает нивальные виды, не охваченные нашим исследованием. Наибольшим видовым богатством характеризуются порядки Physarales (58 видов / 33,7% от общего числа видов), Trichiales (37 / 21,5%) и Stemonitidales (33 / 19,2%). Далее следуют порядки Liceales (18 / 10,5%) и Cribrariales (14 / 8,1%), а порядки Reticulariales, Clastodermatales, Ceratiomyxales и Echinosteliales суммарно насчитывают лишь 12 представителей (7%).

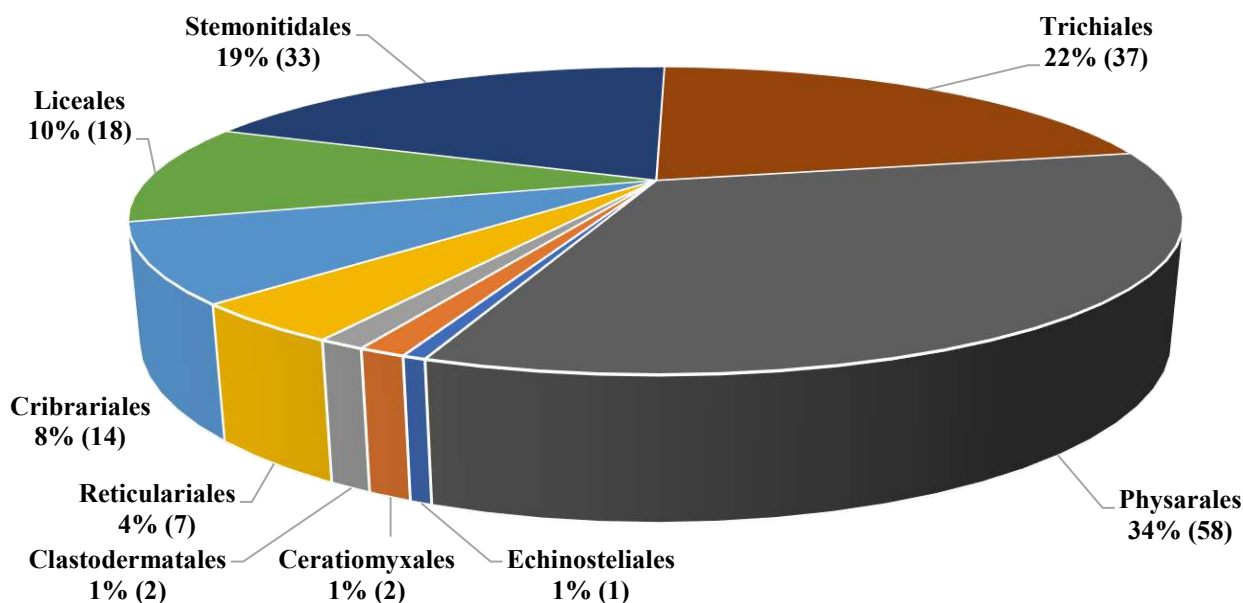


Рис. 32. Относительная и абсолютная видовая насыщенность порядков миксомицетов заповедника «Кедровая Падь».

Табл. 7. Таксономическая структура биоты миксомицетов исследованных сообществ заповедника «Кедровая Падь».

	Порядки	Семейства	Роды
	Ceratiomyxales (2)	Ceratiomyxaceae (2)	<i>Ceratiomyxa</i> (2)
Lucisporomycetidae (светлоспоровые)	Cribrariales (14)	Cribrariaceae (14)	<i>Cribraria</i> (13)
			<i>Lindbladia</i> (1)
	Reticulariales (7)	Reticulariaceae (7)	<i>Lycogala</i> (4)
			<i>Tubifera</i> (3)
	Liceales (18)	Liceaceae (18)	<i>Licea</i> (18)
	Trichiales (37)	Trichiaceae (36)	<i>Calomyxa</i> (1)
			<i>Arcyria</i> (11)
			<i>Hemitrichia</i> (7)
			<i>Metatrichia</i> (2)
			<i>Oligonema</i> (3)
<i>Ophiotheca</i> (1)			
<i>Perichaena</i> (4)			
<i>Trichia</i> (8)			
Columellomycetidae (темноспоровые)	Echinosteliales (1)	Echinosteliaceae (1)	<i>Echinostelium</i> (1)
	Clastodermatales (2)	Clastodermataceae (2)	<i>Clastoderma</i> (2)
	Stemonitidales (33)	Amaurochaetaceae (22)	<i>Comatricha</i> (6)
			<i>Enerthenema</i> (1)
			<i>Paradiacheopsis</i> (4)
			<i>Stemonaria</i> (4)
			<i>Stemonitopsis</i> (7)
		Stemonitidaceae (11)	<i>Macbrideola</i> (3)
			<i>Stemonitis</i> (8)
	Physarales (58)	Didymiaceae (21)	<i>Diachea</i> (2)
			<i>Diderma</i> (9)
			<i>Didymium</i> (9)
			<i>Paradiachea</i> (1)
		Lamprodermataceae (3)	<i>Collaria</i> (1)
			<i>Colloderma</i> (1)
			<i>Lamproderma</i> (1)
		Physaraceae (34)	<i>Badhamia</i> (2)
			<i>Craterium</i> (2)
			<i>Fuligo</i> (2)
<i>Physarella</i> (1)			
<i>Physarum</i> (26)			
<i>Willkommlangea</i> (1)			

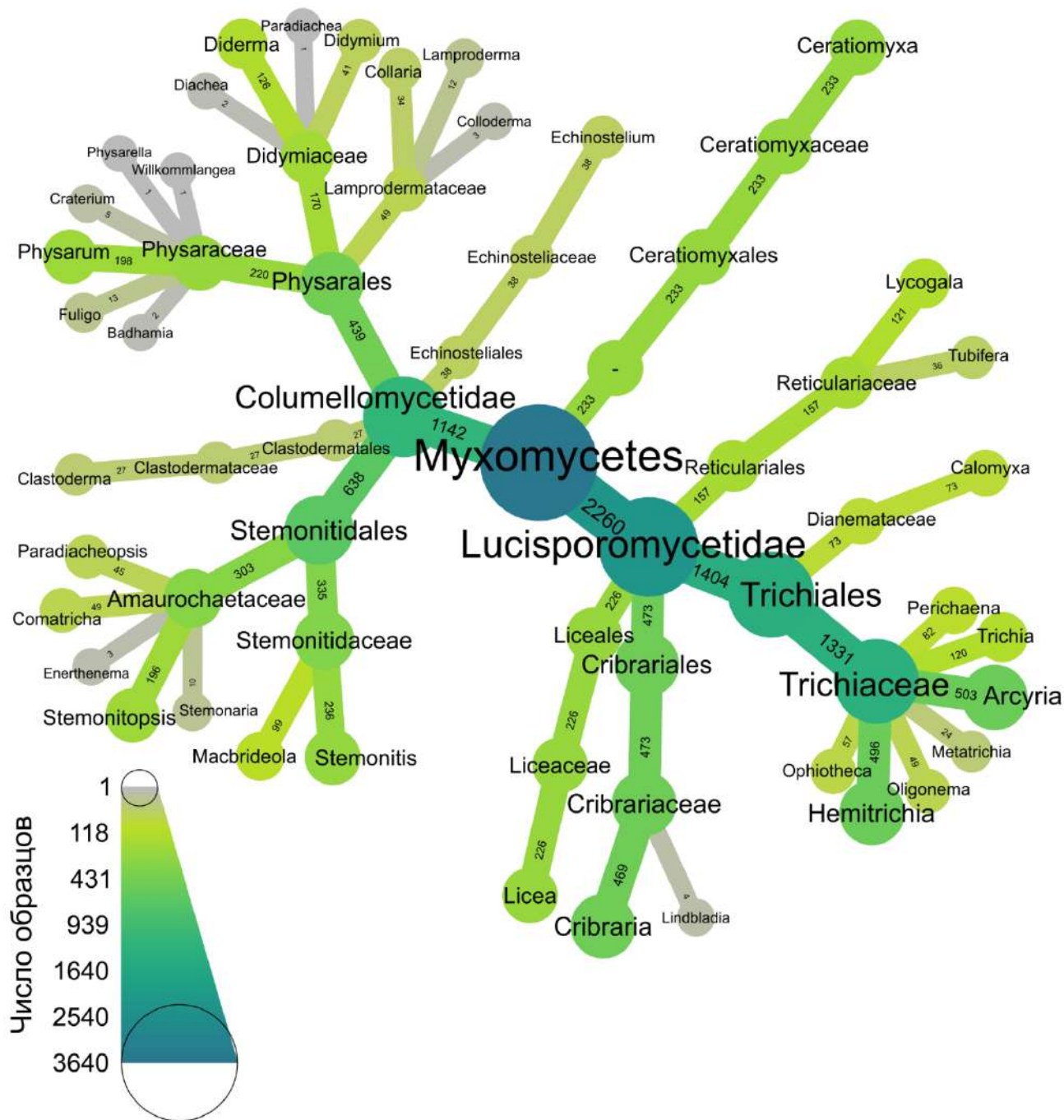


Рис. 33. Таксономическая структура биоты миксомицетов исследованных сообществ заповедника «Кедровая Падь». График создан с помощью пакета metacoder в R.

Светлоспоровые миксомицеты (подкласс *Lucisporomycetidae*), являясь менее разнообразными в изученной биоте, чем темнеспоровые (подкласс *Columellomycetidae*) (76 видов против 94), являются при этом гораздо более обильными: число их находок почти в два раза больше (2260 против 1142) (Рис. 33). Самыми обильными порядком и семейством являются *Trichiales* и *Trichiaceae* (39% и 37% всех находок), включающие два из трех самых обильных родов миксомицетов на изученной территории: *Arcyria* и *Hemitrichia*, на представителей которых суммарно приходится 27% всех образцов.

В заповеднике были выявлены представители 36 родов миксомицетов, что составляет 63% от числа родов, известных в России на данный момент (Bortnikov et al., 2020). Не были обнаружены виды 21 рода: *Amaurochaete* Rostaf., *Badhamiopsis* T.E. Brooks & H.W. Keller, *Barbeyella* Meyl., *Brefeldia* Rostaf., *Diacheopsis* Meyl., *Dianema* Rex, *Dictydiaethalium* Rostaf., *Gulielmina* García-Cunch., J.C. Zamora & Lado, *Kelleromyxa* Eliasson, *Leocarpus* Link, *Leptoderma* G. Lister, *Listerella* E. Jahn, *Meriderma* Mar. Mey. & Poulain, *Polyschismium* Corda, *Protophysarum* M.Blackw. & Alexop., *Prototrichia* Rostaf., *Reticularia* Bull., *Siphoptychium* Rostaf., *Symphytocarpus* Ing & Nann.-Bremek., *Thecotubifera* Leontyev, Schnittler, S.L. Stephenson & Novozh., *Trichioides* Novozh., Hooff & Jagers. Из них 7 родов, *Barbeyella*, *Dianema*, *Leocarpus*, *Prototrichia*, *Reticularia*, *Symphytocarpus*, *Thecotubifera*, ранее указывались в литературе для Приморского края (см. также упоминание *Reticularia intermedia* из сборов Н. А. Наумова в Главе 2, стр. 17). Один из представителей рода *Siphoptychium* (*S. violaceum* Leontyev, Schnittler & S.L. Stephenson) был обнаружен автором в Шкотовском районе Приморского края примерно в 100 км к востоку от «Кедровой Пади», и новые его находки в юго-западном Приморье весьма вероятны. Еще 8 родов (*Amaurochaete*, *Badhamiopsis*, *Brefeldia*, *Diacheopsis*, *Dictydiaethalium*, *Gulielmina*, *Meriderma*, *Polyschismium*) отмечены для Японии (Yamamoto, 2021) и также могут быть обнаружены в Приморском крае в ходе дальнейших исследований. Оставшиеся 5 родов (*Kelleromyxa*, *Leptoderma*, *Listerella*, *Protophysarum* и *Trichioides*) являются олиго- (в случае *Leptoderma*) или монотипными и встречаются редко. Наиболее вероятно в условиях Приморья нахождение вида *Trichioides iridescens* Novozh., Hooff & Jagers, первоначально описанного с Сахалина (Novozhilov et al., 2015).

Лидирующими по видовой насыщенности на исследованной территории являются роды *Physarum* (26 видов / 15% от общего числа выявленных видов), *Licea* (18 / 10%), *Cribraria* (13 / 8%), *Arcyria* (11 / 6%), *Diderma* и *Didymium* (по 9 / 5%), *Stemonitis* и *Trichia* (по 8 / 5%), *Stemonitopsis* и *Hemitrichia* (по 7 / 4%). Остальные 26 родов в сумме насчитывают 56 видов (33% от общего числа) (Рис. 34).

При этом если учесть общее число описанных видов каждого рода, то *Physarum* с лидирующей по абсолютной видовой насыщенности позиции смещается на 25 место из 36, поскольку в заповеднике найдено лишь 16% представителей этого крупнейшего рода миксомицетов (Табл. 8). Напротив, на первые строчки перемещаются монотипные роды: *Physarella* (с видом *P. oblonga*) и *Willkommlangea* (*W. reticulata*). Из крупных родов самым недопредставленным (2%) является род *Lamproderma* с единственным обнаруженным видом (*L. scintillans*). Объясняется это тем, что значительное число видов *Lamproderma* относится к экологической группе нивальных миксомицетов и их обнаружение в летние месяцы на

исследуемой территории крайне маловероятно без применения метода ДНК-меташтрихкодирования.

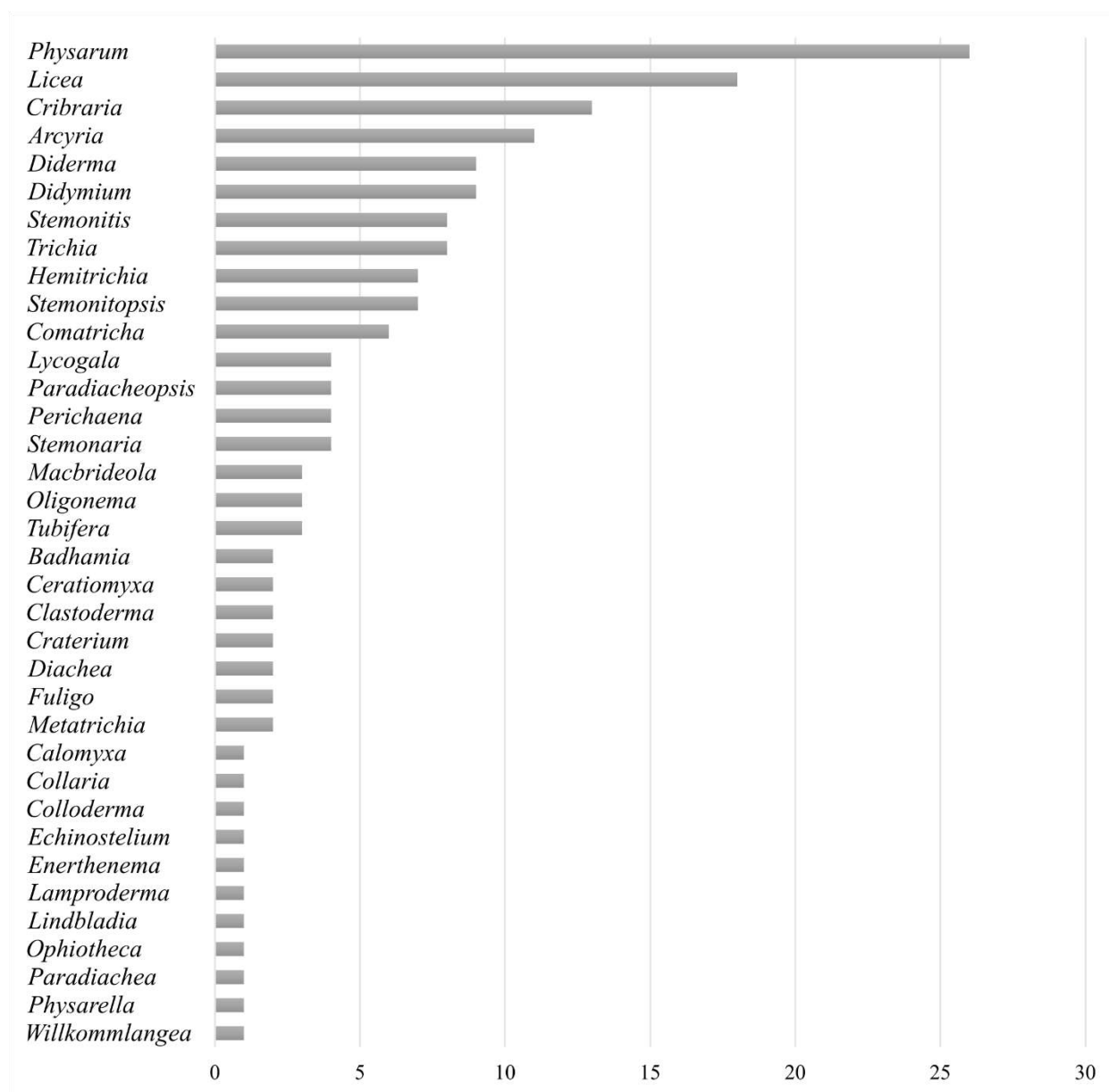


Рис. 34. Видовая насыщенность родов миксомицетов в заповеднике «Кедровая Падь»

Табл. 8. Абсолютная и относительная видовая насыщенность родов в заповеднике «Кедровая Падь».

Род	Найдено ↓	Всего	%	Род	Найдено	Всего	% ↓
<i>Physarum</i>	26	162	16%	<i>Physarella</i>	1	1	100%
<i>Licea</i>	18	80	23%	<i>Willkommlangea</i>	1	1	100%
<i>Cribraria</i>	13	46	28%	<i>Stemonitopsis</i>	7	10	70%
<i>Arcyria</i>	11	55	20%	<i>Lycogala</i>	4	7	57%
<i>Diderma</i>	9	87	10%	<i>Calomyxa</i>	1	2	50%
<i>Didymium</i>	9	99	9%	<i>Clastoderma</i>	2	4	50%
<i>Stemonitis</i>	8	23	35%	<i>Lindbladia</i>	1	2	50%
<i>Trichia</i>	8	39	21%	<i>Paradiacheopsis</i>	4	9	44%
<i>Hemitrichia</i>	7	34	21%	<i>Stemonitis</i>	8	23	35%
<i>Stemonitopsis</i>	7	10	70%	<i>Metatrichia</i>	2	6	33%
<i>Comatricha</i>	6	39	15%	<i>Ophiotheca</i>	1	3	33%
<i>Lycogala</i>	4	7	57%	<i>Cribraria</i>	13	46	28%
<i>Paradiacheopsis</i>	4	9	44%	<i>Oligonema</i>	3	11	27%
<i>Perichaena</i>	4	33	12%	<i>Colloderma</i>	1	4	25%
<i>Stemonaria</i>	4	16	25%	<i>Enerthenema</i>	1	4	25%
<i>Macbrideola</i>	3	20	15%	<i>Stemonaria</i>	4	16	25%
<i>Oligonema</i>	3	11	27%	<i>Tubifera</i>	3	13	23%
<i>Tubifera</i>	3	13	23%	<i>Licea</i>	18	80	23%
<i>Badhamia</i>	2	36	6%	<i>Hemitrichia</i>	7	34	21%
<i>Ceratiomyxa</i>	2	10	20%	<i>Trichia</i>	8	39	21%
<i>Clastoderma</i>	2	4	50%	<i>Arcyria</i>	11	55	20%
<i>Craterium</i>	2	19	11%	<i>Ceratiomyxa</i>	2	10	20%
<i>Diachea</i>	2	13	15%	<i>Fuligo</i>	2	10	20%
<i>Fuligo</i>	2	10	20%	<i>Paradiachea</i>	1	5	20%
<i>Metatrichia</i>	2	6	33%	<i>Physarum</i>	26	162	16%
<i>Calomyxa</i>	1	2	50%	<i>Comatricha</i>	6	39	15%
<i>Collaria</i>	1	7	14%	<i>Diachea</i>	2	13	15%
<i>Colloderma</i>	1	4	25%	<i>Macbrideola</i>	3	20	15%
<i>Echinostelium</i>	1	16	6%	<i>Collaria</i>	1	7	14%
<i>Enerthenema</i>	1	4	25%	<i>Perichaena</i>	4	33	12%
<i>Lamproderma</i>	1	57	2%	<i>Craterium</i>	2	19	11%
<i>Lindbladia</i>	1	2	50%	<i>Diderma</i>	9	87	10%
<i>Ophiotheca</i>	1	3	33%	<i>Didymium</i>	9	99	9%
<i>Paradiachea</i>	1	5	20%	<i>Echinostelium</i>	1	16	6%
<i>Physarella</i>	1	1	100%	<i>Badhamia</i>	2	36	6%
<i>Willkommlangea</i>	1	1	100%	<i>Lamproderma</i>	1	57	2%

Ядро биоты миксомицетов юго-западного Приморья составляют 19 видов: *Arcyria cinerea* (336 образцов / 9,1% от их общего числа), *Hemitrichia calyculata* (331 / 8,9%), *Ceratiomyxa fruticulosa* (212 / 5,7%), *Cribraria violacea* (151 / 4,1%), *Stemonitis axifera* (142 / 3,8%), *Cribraria cancellata* (96 / 2,6%), *Hemitrichia serpula* (90 / 2,4%), *Cribraria microcarpa* (81 / 2,2%), *Licea operculata* (77 / 2,1%), *Calomyxa metallica* (73 / 2,0%), *Stemonitopsis hyperopta* (68 / 1,8%), *Arcyria denudata* (66 / 1,8%), *Cribraria tenella* (65 / 1,8%), *Lycogala exiguum* (64 / 1,7%), *Stemonitopsis typhina* (63 / 1,7%), *Macbrideola scintillans* (60 / 1,6%), *Physarum viride* (60 / 1,6%), *Perichaena corticalis* (59 / 1,6%) и *Ophiotheca chrysosperma* (57 / 1,5%), причем из них 5 видов обнаружены только в полевых условиях, 4 вида — только методом влажных камер, и 10 видов — с помощью обеих методик (Рис. 35).

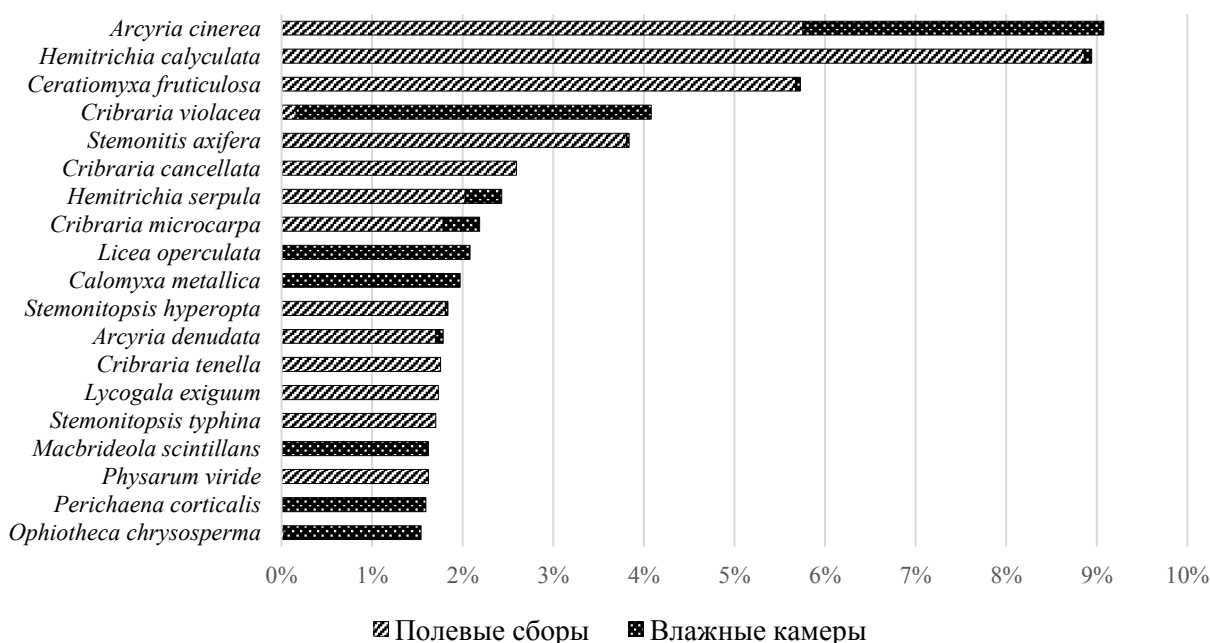


Рис. 35. Частота встречаемости видов, входящих в «ядро биоты» исследуемой территории.

Несмотря на то, что 10 из 19 видов, входящих в «ядро биоты», выявлены двумя методиками, соотношение находок каждого из них в поле и во влажных камерах далеко от равноценного, а набор наиболее часто встречающихся видов для каждого из методов значительно различается.

К наиболее часто встречающимся при полевых исследованиях относятся 17 видов: *Hemitrichia calyculata* (328 образцов / 15,3% от их общего числа) *Arcyria cinerea* (213 / 9,9%), *Ceratiomyxa fruticulosa* (210 / 9,8%), *Stemonitis axifera* (141 / 6,6%), *Cribraria cancellata* (96 / 4,5%), *Hemitrichia serpula* (75 / 3,5%), *Stemonitopsis hyperopta* (67 / 3,1%), *Cribraria microcarpa* (66 / 3,1%), *Cribraria tenella* (65 / 3,0%), *Lycogala exiguum s. l.* (64 / 3,0%), *Arcyria denudata* (63 / 2,9%),

Stemonitopsis typhina (63 / 2,9%), *Physarum viride* (60 / 2,8%), *Lycogala epidendrum s. l.* (53 / 2,5%), *Stemonitis splendens* (51 / 2,4%), *Oligonema favogineum* (42 / 2,0%) и *Stemonitopsis aequalis* (36 / 1,7%) (Рис. 36).

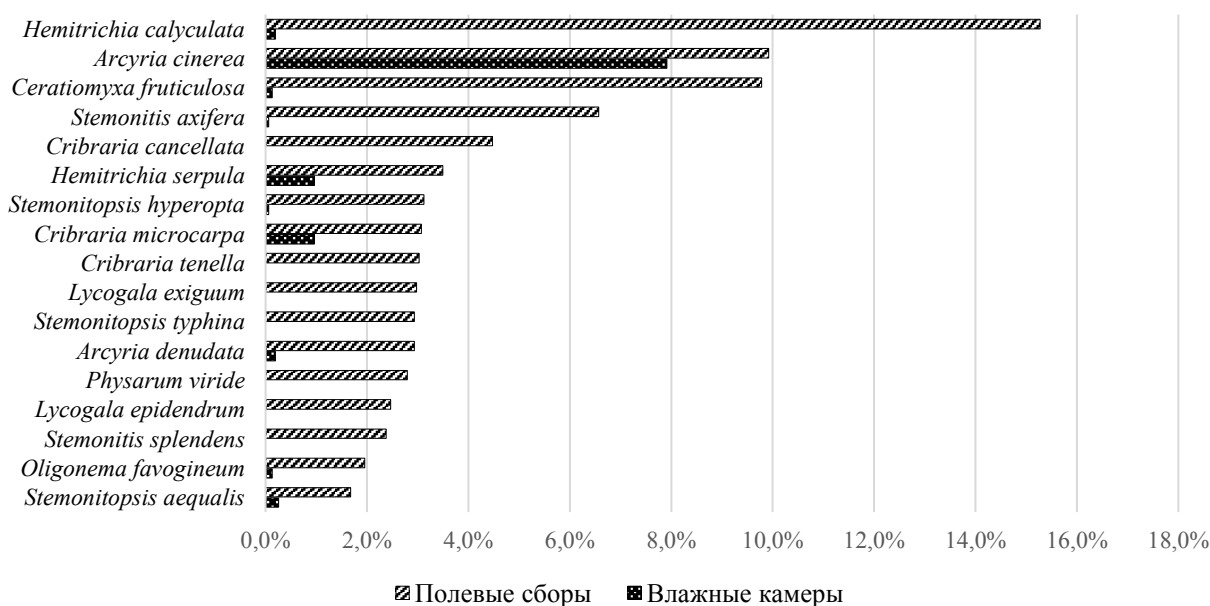


Рис. 36. Частота встречаемости видов, входящих в «ядро биоты» исследуемой территории, при анализе полевых сборов.

К наиболее часто встречающимся при исследовании методом влажных камер относятся 17 видов: *Cribraria violacea* (145 образцов / 9,3% от их общего числа), *Arcyria cinerea* (123 / 7,9%), *Licea operculata* (77 / 5,0%), *Calomyxa metallica* (73 / 4,7%), *Macbrideola scintillans* (60 / 3,9%), *Perichaena corticalis* (59 / 3,8%), *Ophiotheca chrysosperma* (56 / 3,6%), *Trichia armillata* (44 / 2,8%), *T. titanica* (41 / 2,6%), *Hemitrichia minor* (40 / 2,6%), *Echinostelium minutum* (38 / 2,4%), *Macbrideola cornea* (37 / 2,4%), *Diderma effusum* (34 / 2,2%), *Physarum notabile* (30 / 1,9%), *Diderma saundersii* (29 / 1,9%), *Physarum lakhanpalii* (28 / 1,8%) и *Paradiacheopsis rigida* (25 / 1,6%) (Рис. 37).

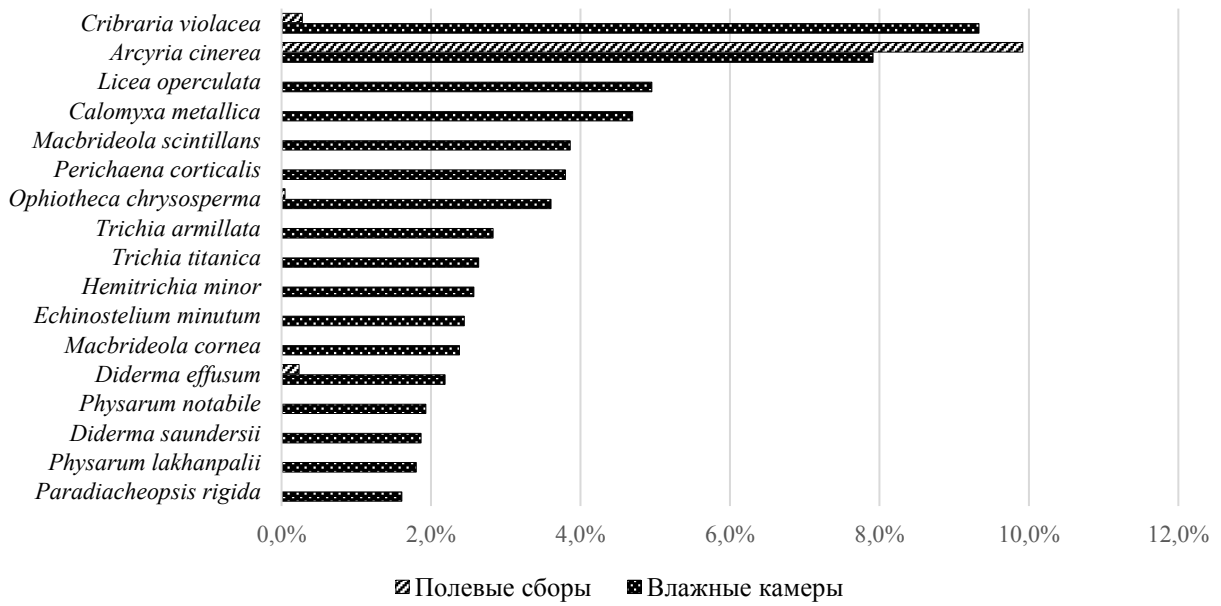


Рис. 37. Частота встречаемости видов, входящих в «ядро биоты» исследуемой территории, при анализе сборов из влажных камер.

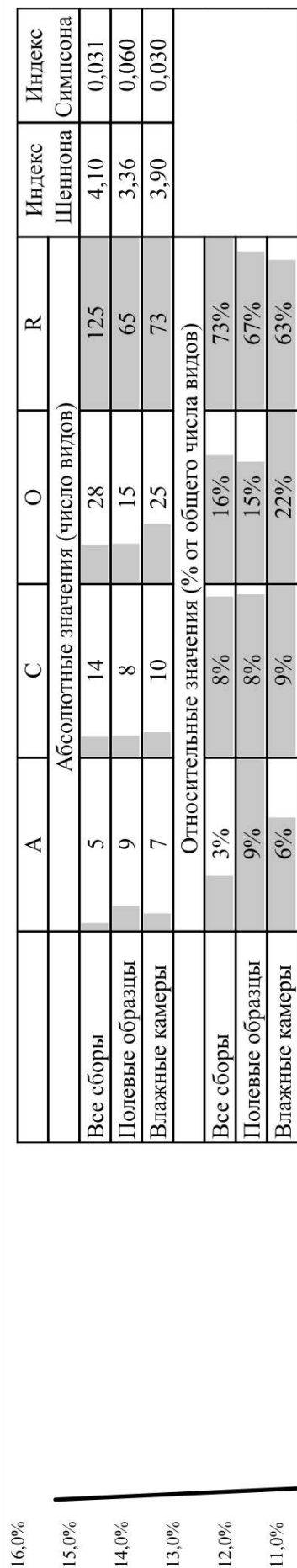


Рис. 38. График рангового распределения видов миксомицетов юго-западного Приморья, собранных в полевых условиях и полученных методом влажных камер. В таблице также указаны абсолютные и относительные соотношения групп встречаемости.

7.1. Сравнение видового состава миксомицетов в различных растительных сообществах заповедника

Как уже было отмечено ранее (см. Главу 3), лесные сообщества юго-западного Приморья характеризуются высочайшим богатством флоры (в том числе и дендрофлоры), и их разделение на описанные в литературе типы в полевых условиях затруднительно для неспециалиста. Поэтому для целей настоящего исследования все изученные пробные площади были отнесены нами к 9 типам растительности на основании доли участия тех или иных древесных пород в составе первого яруса (см. Главу 4, стр. 42–44; Рис. 39), поскольку именно деревья продуцируют основную массу субстратов, подходящих для обитания миксомицетов, в лесных экосистемах.

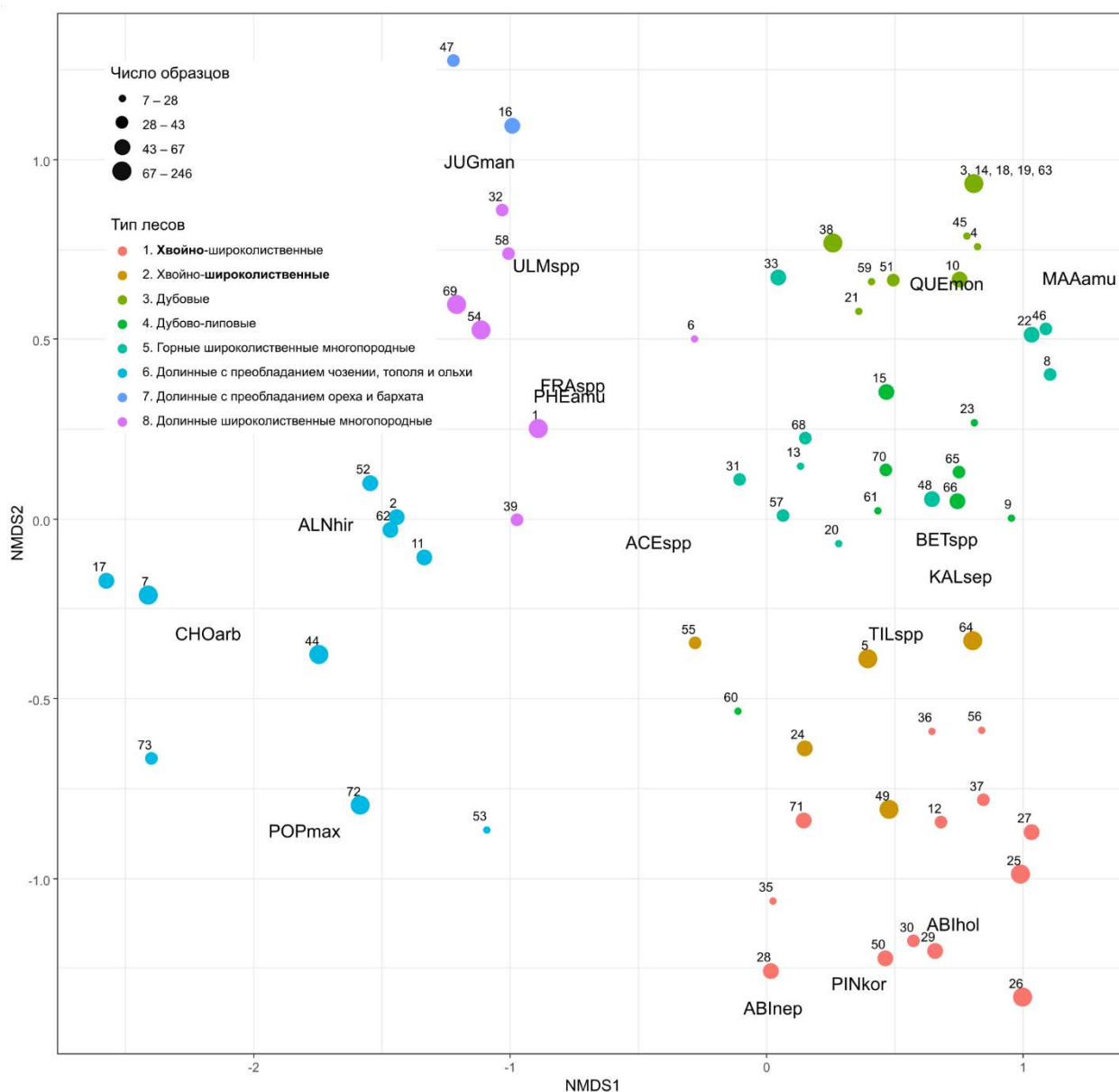


Рис. 39. Ординация точек сбора материала (пробных площадей) на основании данных о составе древостоя на каждой из них методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS). Акронимами обозначены центры учтенных древесных пород, цифрами – номера пробных площадей. Тип растительности №9 не включен в анализ.

Наибольшее число видов миксомицетов (109) было отмечено в коренных хвойно-широколиственных лесах с доминированием хвойных пород деревьев (*Abies holophylla*, *Pinus koraiensis*, реже — *A. nephrolepis*) (Табл. 9). При этом леса с доминированием дуба монгольского (*Quercus mongolica*), из которых происходило наибольшее число находок (709, 19,5% от всех образцов, определенных до вида), были лишь на четвертом месте по выявленному видовому богатству миксомицетов. В монодоминантном сообществе можжевельника даурского (пробная площадь №67, тип растительности №9) было обнаружено наименьшее число миксомицетов: всего 9 видов, однако два из них (*Didymium ochroideum* и *Trichia flavicoma*) не были найдены нигде в заповеднике, кроме этого места.

Ниже приводится полный список уникальных видов для растительных сообществ разных типов. Верхними индексами обозначено число находок соответствующих видов.

(1) Горные хвойно-широколиственные леса с доминированием хвойных пород:

Badhamia macrocarpos^[1], *B. nitens*^[1], *Cribraria splendens*^[4], *Licea poculiformis*^[1], *Paradiacheopsis fimbriata*^[5], *Physarum auriscalpium*^[1], *P. globuliferum*^[1], *P. gyrosum*^[1], *P. hongkongense*^[1], *Stemonaria irregularis*^[1] и *Stemonitis marjana*^[1].

(2) Горные хвойно-широколиственные леса со значительным участием широколиственных пород:

Comatricha anomala^[1], *Cribraria oregana*^[1], *Diachea silvaepluvialis*^[1], *Diderma velutinum*^[1], *Metatrachia floriformis*^[1], *Paradiacheopsis solitaria*^[3], *Physarum bivalve*^[1] и *P. lateritium*^[1].

(3) Горные широколиственные леса с доминированием дуба монгольского:

Didymium difforme^[1], *Physarum bitectum*^[1], *P. virescens*^[1], *Stemonitopsis reticulata*^[1], *Trichia contorta*^[1], *Tubifera microsperma*^[4].

(4) Широколиственные леса с преобладанием липы и дуба:

Cribraria mirabilis^[1], *Oligonema persimile*^[2] и *Physarum bogoriense*^[1].

(5) Горные широколиственные леса многопородные:

Arcyria versicolor^[1], *Craterium microcarpum*^[3], *Didymium muscorum*^[1] и *Tubifera dimorphotheca*^[1].

(6) Долинные широколиственные леса с преобладанием чозения, тополя и ольхи:

Arcyria stipata^[1], *Diachea radiata*^[1], *Didymium anellus*^[1], *D. bahiense*^[1], *Licea denudescens*^[1], *Paradiachea cylindrica*^[1], *Physarella oblonga*^[1], *Physarum bethelii*^[1], *P. gravidum*^[1] и *Willkommlangea reticulata*^[1].

Табл. 9. Показатели разнообразия миксоциетов в разных изученных типах растительных сообществ.

	Тип растительности	Число находок	Число видов	Уникальных видов	Индекс специфичности	Индекс Шеннона (H)	Индекс Симпсона (D)
1	Горные хвойно-широколиственные леса с доминированием хвойных пород	631	109	11	10%	3,94	0,04
2	Горные хвойно-широколиственные леса со значительным участием широколиственных пород	523	94	8	9%	3,81	0,04
3	Горные широколиственные леса с доминированием дуба монгольского	709	83	6	7%	3,54	0,05
4	Широколиственные леса с преобладанием липы и дуба	258	61	3	5%	3,61	0,04
5	Горные широколиственные леса многопородные	423	74	4	5%	3,76	0,04
6	Долинные широколиственные леса с преобладанием чозении, тополя и ольхи	565	90	10	11%	3,89	0,03
7	Долинные широколиственные леса с преобладанием ореха и бархата	83	37	—	—	3,34	0,05
8	Долинные широколиственные леса многопородные	415	73	3	4%	3,70	0,04
9	Заросли можжевельника даурского	24	9	2	22%	2,06	0,14

(7) Долинные широколиственные леса с преобладанием ореха и бархата:

Уникальных видов не выявлено.

(8) Долинные широколиственные леса многопородные:

Licea craterioides ^[1], *Lycogala conicum* ^[2] и *Perichaena liceoides* ^[2].

(9) Заросли можжевельника даурского:

Didymium ochroideum ^[3] и *Trichia flavicoma* ^[5].

Всего выявлено 47 видов миксомицетов, обнаруженных только в одном из типов растительных сообществ. Однако большая их часть, 79% (37 видов), были представлены лишь одним образцом, и потому выводы об их фитоценотической приуроченности следует делать с большой осторожностью. Из оставшихся 10 видов с числом находок от двух до пяти 8 видов были собраны лишь в одном месте. Четыре образца *Tubifera microsperma* (уникальный вид для лесов с доминированием дуба монгольского) были собраны на двух пробных площадях на гнилой древесине лиственных пород 2–3 степени разложения. Пять образцов *Paradiacheopsis fimbriata* (уникальный вид для хвойно-широколиственных лесов с доминированием хвойных пород) были выявлены методом влажных камер на коре пихты цельнолистной (*Abies holophylla*) на двух пробных площадях.

Лишь 4 вида миксомицетов (*Arcyria cinerea*, *Cribraria violacea*, *Ophiotheca chrysosperma* и *Perichaena corticalis*) были обнаружены во всех 9 типах растительных сообществ (Рис. 40), однако еще 19 видов были найдены во всех сообществах, кроме сообщества №9 (заросли можжевельника), представленного всего одной пробной площадью и насчитывающего лишь 9 выявленных видов миксомицетов. Еще 8 видов были найдены во всех сообществах, кроме сообществ №9 (заросли можжевельника) и №7 (долинные леса с преобладанием ореха и бархата; были представлены двумя пробными площадями, выявлено всего 37 видов миксомицетов).

Таким образом, по меньшей мере 31 вид миксомицетов из 172 (18%) распространены в заповеднике практически повсеместно: *Arcyria affinis*, *A. cinerea*, *A. denudata*, *A. insignis*, *Calomyxa metallica*, *Ceratiomyxa fruticulosa*, *Collaria arcyrionema*, *Cribraria cancellata*, *C. intricata*, *C. microcarpa*, *C. tenella*, *C. violacea*, *Hemitrichia calyculata*, *H. clavata*, *H. serpula*, *Lycogala epidendrum s.l.*, *L. exiguum s.l.*, *Macbrideola scintillans*, *Oligonema favogineum*, *Ophiotheca chrysosperma*, *Perichaena corticalis*, *Physarum viride*, *Stemonitis axifera*, *S. fusca*, *S. splendens*, *Stemonitopsis aequalis*, *S. gracilis*, *S. hyperopta*, *S. typhina*, *Trichia titanica*, *Tubifera ferruginosa*.

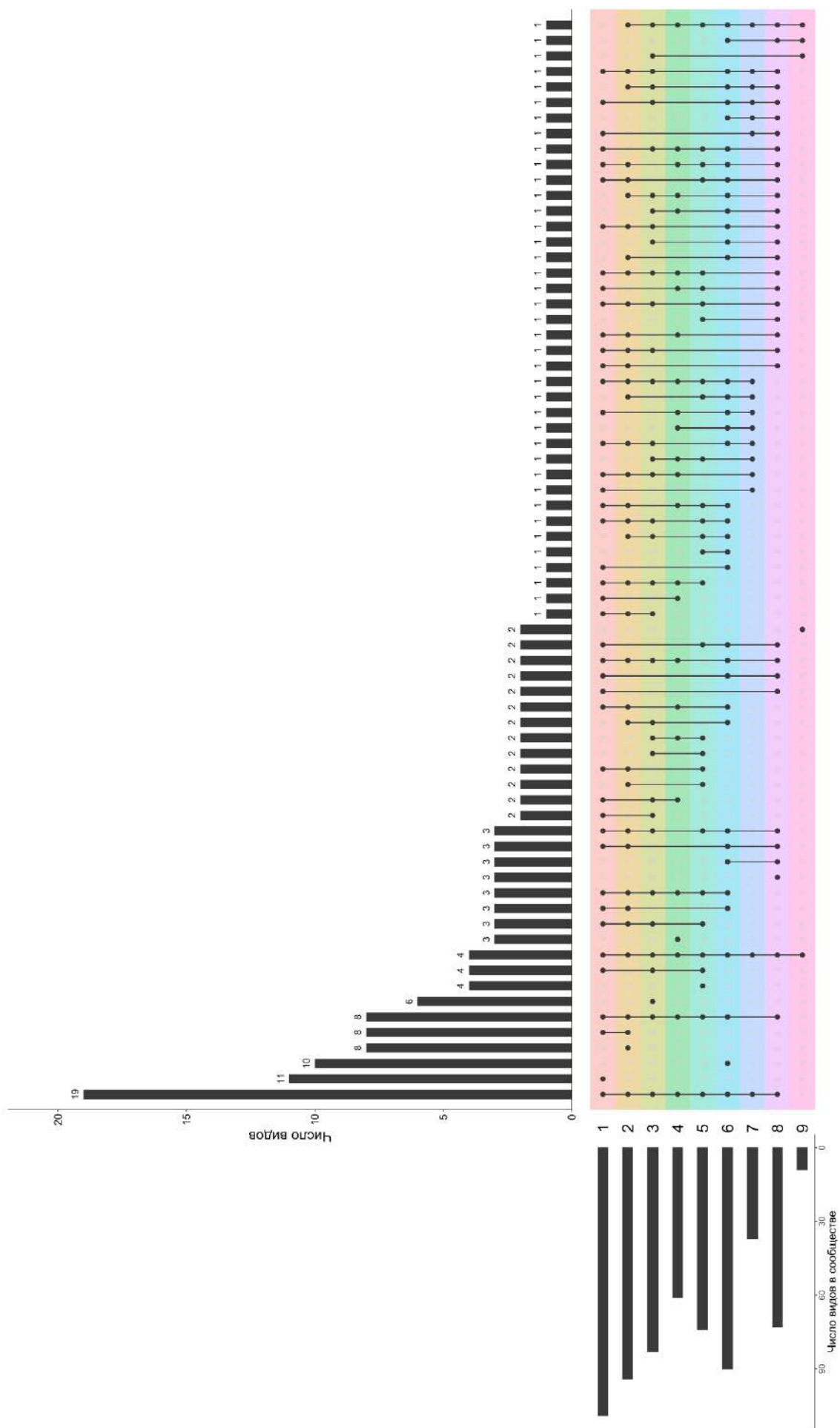


Рис. 40. Число видов миксомицетов, обнаруженных в разных типах растительных сообществ.

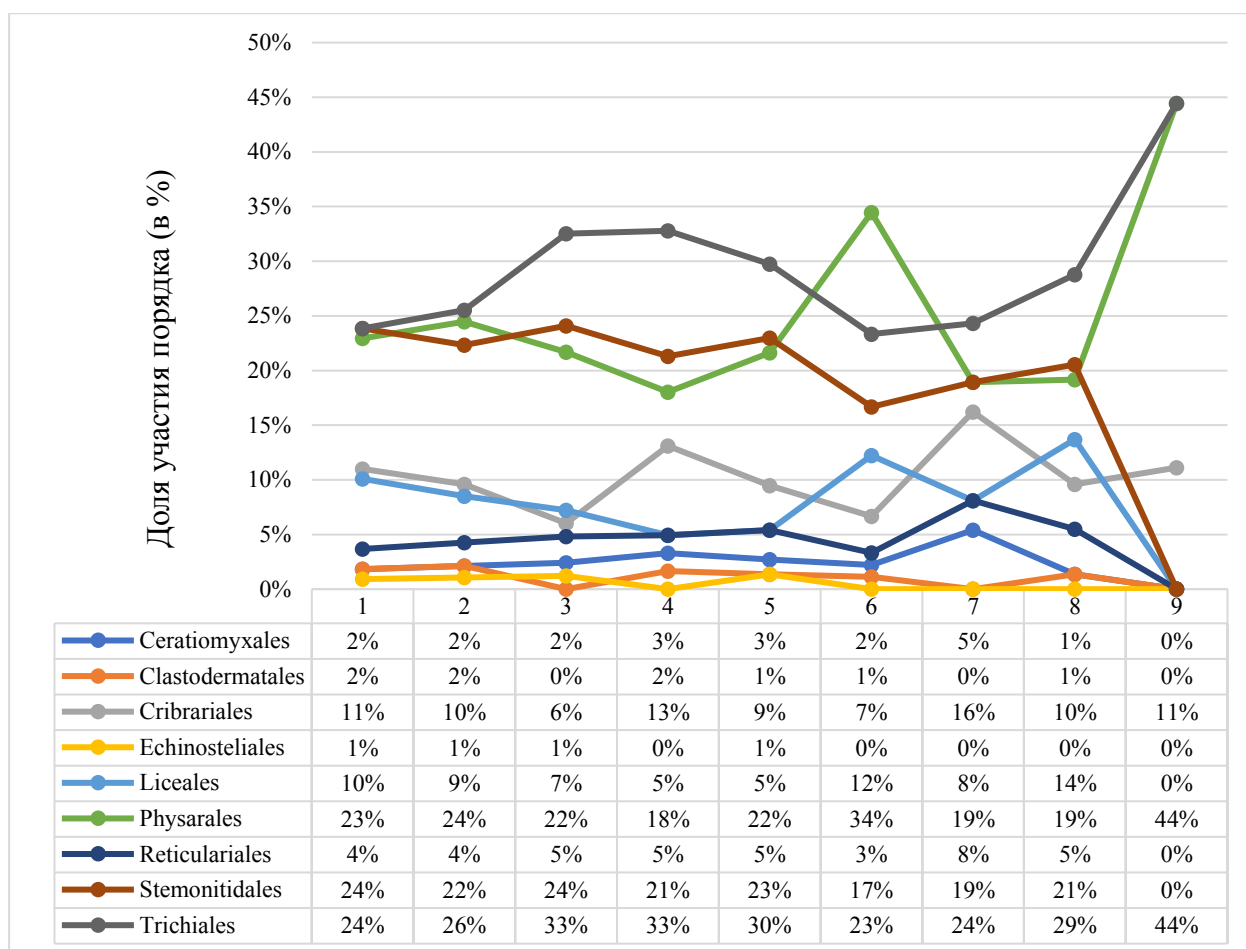


Рис. 41. Доля участия разных порядков в биоте миксомицетов разных типов растительных сообществ (кодировку типов растительности см. в Табл. 9).

Таксономическая структура биоты на уровне порядков в целом не имеет существенных различий в разных типах растительных сообществ, однако стоит отметить некоторое увеличение доли представителей порядка Physarales в долинных лесах с преобладанием чозении, тополя и ольхи при одновременном снижении участия представителей Stemonitidales и Trichiales (Рис. 41). Мы связываем это с тем, что в таких лесах большая часть деревьев обладает корой со средней или низкой кислотностью, что благоприятствует развитию кортикулоидных представителей Physarales и негативно сказывается на развитии Stemonitidales, как будет показано далее (см. стр. 197).

Результаты сравнения видового состава миксомицетов на каждой из исследованных пробных площадей методом многомерного неметрического шкалирования (NMDS) показали отсутствие четко выраженных групп, заметных на ординации, основанной на составе древостоя (Рис. 42). Тем не менее, наблюдается некоторая скученность точек, относящихся к хвойно-широколиственным (тип растительности №1) и долинным лесам, сформированным чозенией, тополем и ольхой (тип растительности №6). Такая картина, по-видимому, объясняется в первую очередь не гомогенностью сообщества миксомицетов во всех лесных формациях, а разным

объемом усилий, затраченных на исследование каждой пробной площади. В нашем исследовании нам было важно максимально охватить разнообразие растительных сообществ заповедника и субстратов, подходящих для обитания миксомицетов. Эта цель, однако, вступала в противоречие с попытками полной стандартизации исследования (например, отбором одинакового количества субстратов для влажных камер на каждой пробной площади), необходимыми для получения качественных результатов при таком методе анализа, но крайне трудозатратными при столь высоком разнообразии дендрофлоры.

В связи с этим мы также сравнили обобщенные данные по каждому типу фитоценозов, за исключением долинных лесов с преобладанием ореха маньчжурского и бархата амурского (тип №7) и зарослей можжевельника даурского (тип №9), поскольку в них было собрано несопоставимо малое число образцов спороношений миксомицетов (Табл. 9, Рис. 43). Наибольшее сходство (согласно рассчитанным коэффициентам Брея-Кертиса) было показано между сообществами горных хвойно-широколиственных лесов с со значительным участием широколиственных пород (тип №2) и горных широколиственных лесов с преобладанием дуба и липы (тип №4) ($BC_d = 0,30$), а наименьшее сходство — между сообществами горных хвойно-широколиственных лесов (тип №1) и долинных широколиственных лесов с преобладанием чозении, тополя и ольхи (тип №6) ($BC_d = 0,53$) (Табл. 10). По результатам кластерного анализа в наибольшей степени обособлены оказались сообщества долинных широколиственных лесов (типы №6 и №8) и всех остальных горных лесов (типы №1–5). Это хорошо согласуется с приведенной ранее ординацией всех пробных площадей на основании состава древостоя (Рис. 39), где разделение на группы долинных и горных лесов также наиболее выражено. Внутри кластера горных лесов (Рис. 43) наиболее обособленным является сообщество коренных хвойно-широколиственных лесов, в которых доля хвойных пород превышает 60%. По мере «разбавления» таких сообществ широколиственными породами видовой состав миксомицетов в них стремительно сближается с таковым в горных широколиственных лесах, что хорошо видно на ординации по положению фитоценоза второго типа (Рис. 43).

Основываясь на этих данных, мы считаем, что состав сообщества миксомицетов в значительной мере определяется набором субстратов, доступных в том или ином фитоценозе: гнилой древесиной и опадом разных типов, корой с малым или большим спектром структуры и кислотности; и, таким образом, набор конкретных микроместообитаний играет более важную роль в распространении миксомицетов по сравнению с совокупностью биогенных и абиогенных условий, присущих определенному типу растительного сообщества, во всяком случае на ограниченной территории.

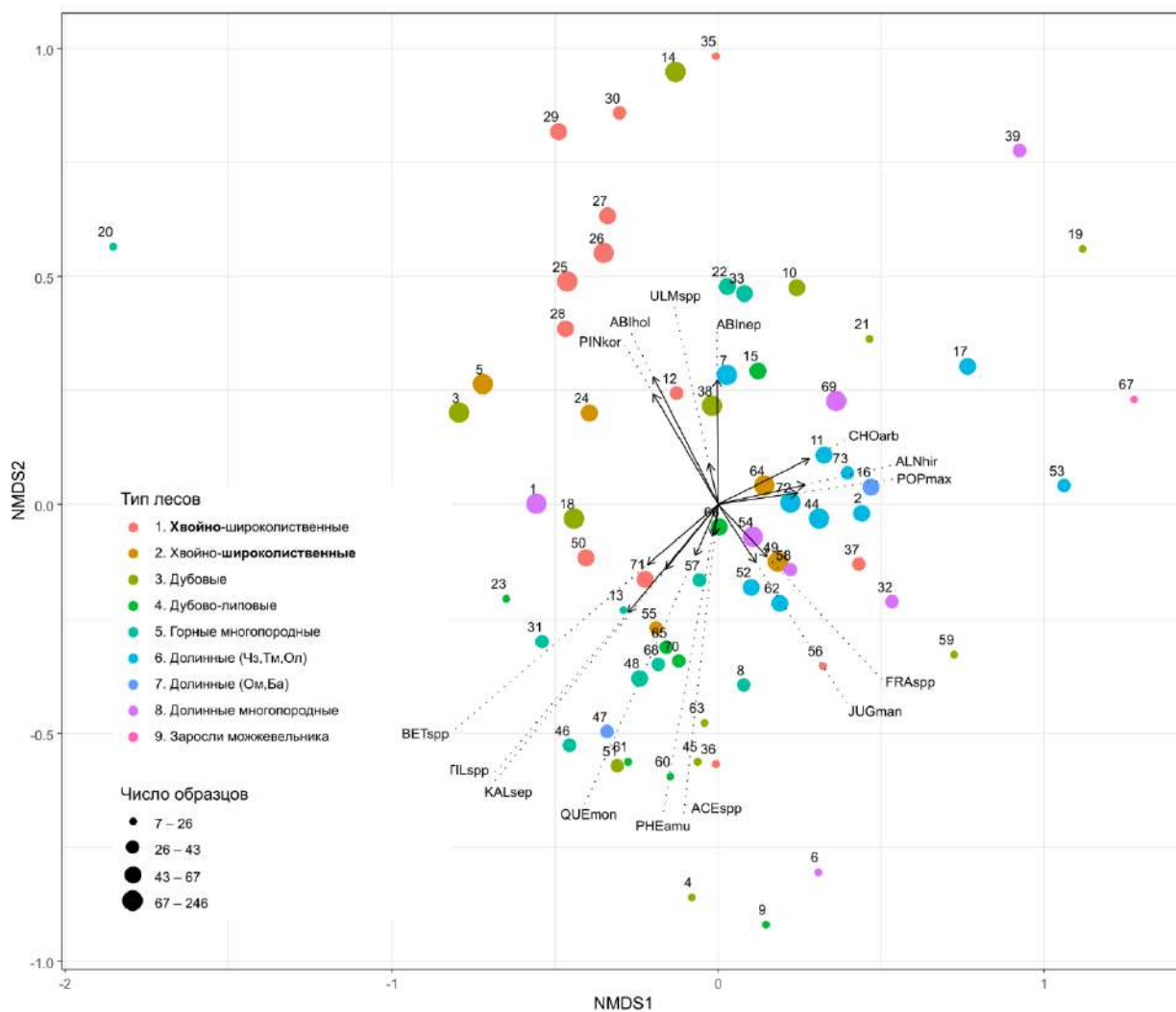


Рис. 42. Ординация точек сбора материала (пробных площадей) на основании данных об обилии разных видов миксомицетов на каждой из них, построенная методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS). Цифрами обозначены номера пробных площадей, векторами – корреляции разных древесных пород, входящих в состав растительного сообщества, с видовым составом миксомицетов в этом сообществе.

Табл. 10. Матрица коэффициентов несходства комплексов миксомицетов различных фитоценозов заповедника «Кедровая Падь» (коэффициент Брея-Кертиса) (кодировку типов растительности см. в Табл. 9).

	1	2	3	4	5	6	8
1	0	0,38	0,41	0,47	0,43	0,53	0,49
2	0,38	0	0,35	0,30	0,38	0,45	0,34
3	0,41	0,35	0	0,35	0,33	0,49	0,40
4	0,47	0,30	0,35	0	0,35	0,45	0,34
5	0,43	0,38	0,33	0,35	0	0,49	0,42
6	0,53	0,45	0,49	0,45	0,49	0	0,32
8	0,49	0,34	0,40	0,34	0,42	0,32	0

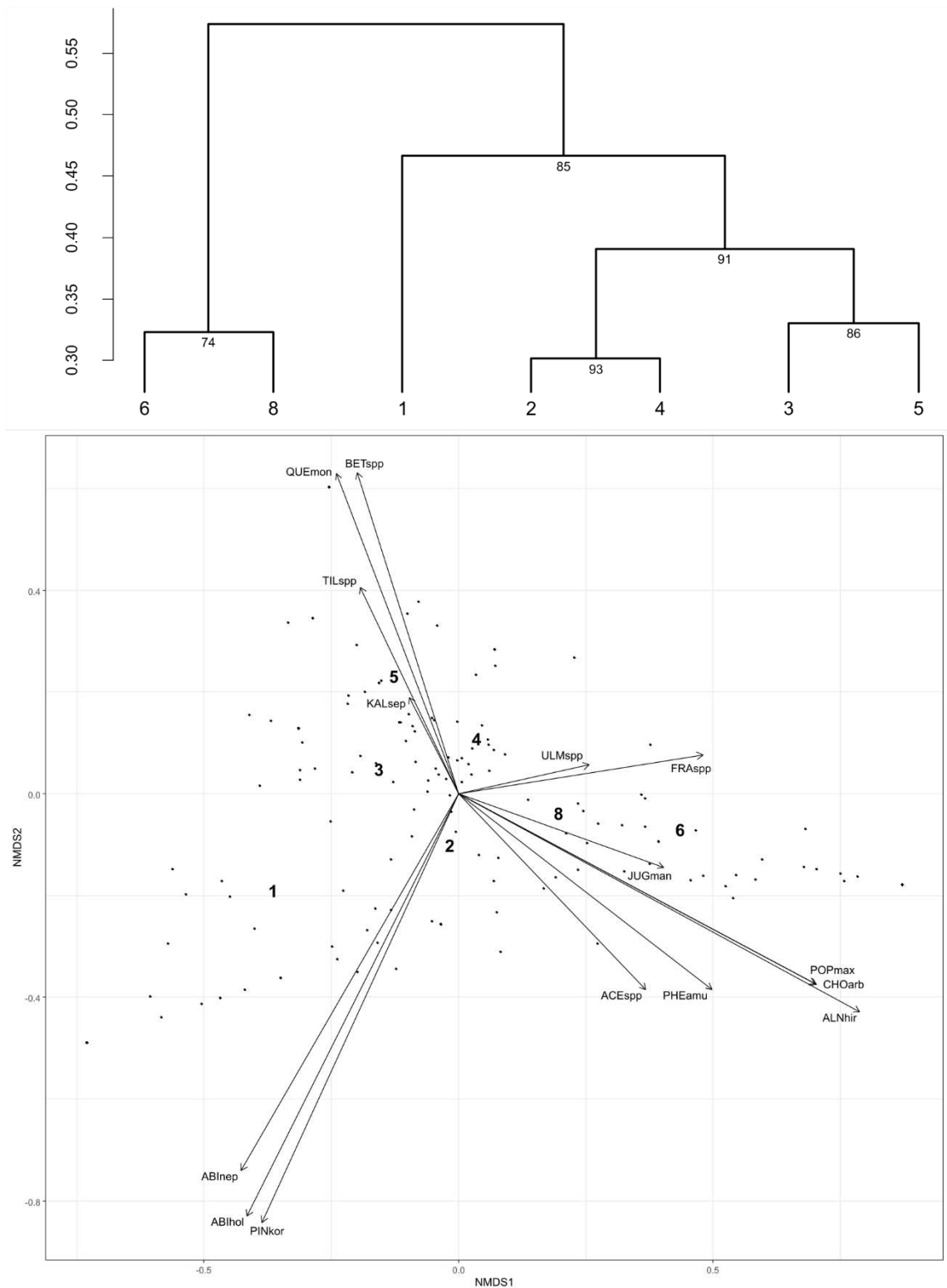


Рис. 43. Дендрограмма и ординация, построенная методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS), которая показывает сходство группировок миксомицетов, выявленных в разных типах растительных сообществ. Сообщества №7 и №9 исключены из анализа из-за несопоставимого объема выборки. На ординации точками показаны центры разных видов миксомицетов, а векторами – участие разных пород в составе древостоя в изученных растительных группировках.

7.2. Сравнительный анализ таксономической структуры миксомицетов юго-западного Приморья с другими регионами.

После выявления биоты миксомицетов юго-западного Приморья нам стало интересно понять её положение среди биот других хорошо исследованных регионов России и мира, а также вычленить факторы, объясняющие их сходства или различия. Для этих целей была подготовлена рабочая база данных, включающая информацию о разнообразии миксомицетов в 39 регионах мира, включая и изученный нами (Рис. 44, Табл. 11). В целях стандартизации объем всех таксонов принимали единообразно, а нивальные виды миксомицетов, исследование которых в Приморье не проводили, были исключены из БД.

Для первого варианта анализа были отобраны сопоставимые наборы данных, содержащие информацию об относительном обилии всех видов миксомицетов, выявленных с использованием двух методов исследования: полевых сборов и влажных камер (16 регионов), с использованием только метода полевых сборов (20 регионов) или только метода влажных камер (17 регионов).

Сравнение комплексов миксомицетов было основано на коэффициенте несходства Брея-Кертиса, часто применяемого для анализа экологических данных. Матрицы его значений были использованы для построения дендрограмм и ординаций (методом неметрического многомерного шкалирования, NMDS): см. Рис. 45, 46 и 47 для соответствующих наборов данных. Далее для поиска факторов, помогающих в интерпретации полученных результатов в каждом случае применили процедуру *BioEnv* (см. также Материалы и методы, раздел 4.7). С её помощью вычисляется максимальная Мантеловская корреляция между матрицей сходств, основанной на биологических данных (в нашем случае — на относительных обилиях видов миксомицетов), и $2^n - 1$ матрицами сходств, основанными на всех возможных комбинациях n внешних предикторов. В данном случае мы выбрали и установили для каждого региона значения 21 предиктора: 19 биоклиматических переменных из набора данных WorldClim2 (Fick, Hijmans, 2017; <https://www.worldclim.org/>; Табл. 12) (bio1–bio19), а также усредненную широту (lat) и долготу (lon) исследованной территории. Предикторы, сочетание которых согласно результатам процедуры в наибольшей степени отражало взаимосвязь сообществ миксомицетов сравниваемых регионов, были нанесены на ординацию в виде векторов с помощью функции *envfit*. Наконец, на все три ординации с помощью функции *ordisurf* нанесли изолинии распределения биоклиматической переменной bio12 (годовые осадки в мм), которая, хотя и не вошла ни в одну из оптимальных моделей в выводе процедуры *BioEnv*, в целом коррелирует с переменной bio18 (осадки в наиболее теплый квартал года) и является более привычным климатическим показателем.

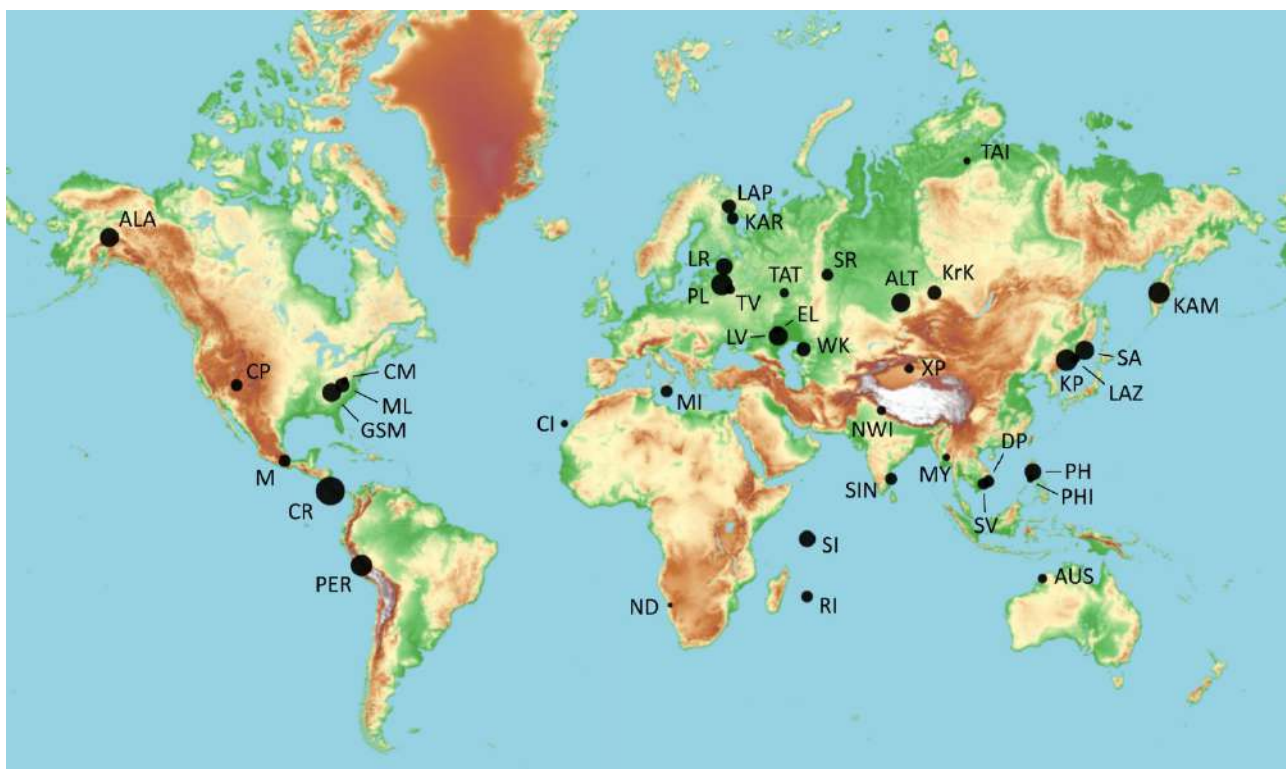


Рис. 44. Географическое положение регионов, выбранных для сравнения. Размер маркера пропорционален числу видов миксомицетов, выявленных на соответствующей территории.

Во всех трех случаях при кластеризации методом Варда сравниваемые регионы разделились на три группы, которые можно условно обозначить как «аридную» (выделена желтым цветом), «тропическую» (выделена красно-оранжевым цветом) и «бореальную» (выделена темно-синим цветом) клады (Рис. 45–47).

При анализе первого (обобщенного) набора данных (Рис. 45) было показано наибольшее сходство биоты миксомицетов юго-западного Приморья (KP) с сообществами миксомицетов Полистово-Ловатской болотной системы (PL), южного Вьетнама (SV) и Сейшельских островов (SI) ($BC_d = 0,57; 0,57; 0,58$), а наименьшее — с аридными сообществами западного Казахстана (WK), бассейна реки Тарим (XP) и плато Колорадо (CP) ($BC_d = 0,88; 0,89; 0,91$) при общем разбросе значений от 0,40 до 0,95; при анализе второго набора данных, включающих только полевые сборы (Рис. 46) — наибольшее сходство с сообществами Лазовского заповедника (LAZ), южного Вьетнама (SV) и Филиппин (PHI) ($BC_d = 0,38; 0,55; 0,55$), а наименьшее — с аридными сообществами западного Казахстана (WK), бассейна реки Тарим (XP) и Мексики (M) ($BC_d = 0,79; 0,81; 0,86$) при общем разбросе значений от 0,38 до 0,92; при анализе третьего набора данных, полученного методом влажных камер (Рис. 47) — наибольшее сходство с сообществами южного Вьетнама (SV), Полистово-Ловатской болотной системы (PL) и Сейшельских островов (SI) ($BC_d = 0,61; 0,64; 0,65$), а наименьшее — с аридными сообществами плато Колорадо (CP), западного

Казахстана (WK) и бассейна реки Тарим (XP) ($BC_d = 0,87; 0,87; 0,97$) при общем разбросе значений от 0,48 до 0,97.

Во всех трех случаях (Рис. 45–47) на ординации видно, что сообщество миксомицетов заповедника «Кедровая Падь» (KP) занимает промежуточное положение между регионами «бореальной» клады и «тропической» клады, тяготея к последним. В результате кластерного анализа этот регион попадает в «тропическую» кладу. Единственное исключение мы видим в результатах анализа данных, полученных методом влажных камер (Рис. 47), где изученное сообщество находится в составе «бореальной» клады. Однако такая картина объясняется, по-видимому, методом кластеризации, нежели реальным положением региона, который на ординации ближе всего к тропическим (SI, SV), а не бореальным регионам. При исключении из этого набора данных информации о сообществах Таймыра (TAI) и плато Колорадо (CP), юго-западное Приморье также оказывается в составе «тропической» клады (Рис. 48).

Интересно также оценить положение двух других сообществ миксомицетов из Приморского края: Лазовского (LAZ) и Сихотэ-Алинского (SA) заповедников. В Лазовском заповеднике исследования методом влажных камер ранее проводили лишь ограниченно, поэтому в анализ был включен только набор данных полевых сборов. Он показал, что сообщество южного Сихотэ-Алиня, где расположен заповедник, также попадает в «тропическую» кладу, однако на ординации оказалось существенно ближе к регионам «бореальной» клады (ALT, PL, TAT) в сравнении с сообществом юго-запада Приморья. Сихотэ-Алинский заповедник же в одном случае попал в «бореальную» кладу (при анализе данных из влажных камер), а во втором — в «тропическую кладу» (при анализе данных полевых сборов) (Рис. 46). Во втором случае, однако, необычное положение данного региона (особенно хорошо заметное на ординации) по-видимому, объясняется следующим: при полевых работах исследователями было обнаружено особое местообитание — скопления опада дуба монгольского, достигающие в толщину метра и более (Новожилов, личное сообщение); микроклимат этого местообитания благоприятствовал массовому спороношению некоторых подстилочных видов миксомицетов: *Arcyria marginoundulata* (было собрано 165 образцов, 6,1% от всех находок в поле), *Craterium microcarpum* [как *C. minutum*] (445; 16,4%), *Diderma testaceum* (160; 5,9%), *Didymium nigripes* agg. (519; 19,2%) и *Physarum bivalve* (107; 4,0%) (всего — 1396 образцов, 52% от полевых сборов) (Novozhilov et al., 2017c). Для сравнения в «Кедровой Пади» в полевых условиях из этих видов был обнаружен лишь *Didymium nigripes* (12 образцов, 0,6%), еще три вида были выявлены во влажных камерах: *Arcyria marginoundulata* (6; 0,4%), *Craterium microcarpum* (3; 0,2%), *Physarum bivalve* (1, 0,1%), а *Diderma testaceum* не была отмечена вовсе. Из этого можно заключить, что, по-видимому, непропорциональный сбор спороношений этих видов, обусловленный интересом

к необычному микроместообитанию, привел к искажению значений относительного обилия и других видов, собранных в поле, что сказалось на результатах сравнения биот (Рис. 45, 46). Напротив, в наборе данных, собранных методом влажных камер, подобных искажений нет, и результат ординации и кластеризации более предсказуемый и не вызывающий сомнений (Рис. 47).

Итак, основываясь даже на местах неполных и искаженных данных, можно заключить, что в пределах Приморского края наблюдается заметный градиент разнообразия миксомицетов и их сообщество изменяется по составу от почти «тропического» на юго-западе до почти «бореального» на севере края.

В ходе поиска биоклиматических факторов, которые бы в наибольшей степени объясняли наблюдаемые сходства и различия группировок миксомицетов в разных регионах мира, было выяснено, что для всех трех обсуждаемых наборов данных в состав оптимальной модели входили переменные bio2 и bio18, то есть среднесуточная амплитуда температур и количество осадков в самый теплый квартал года. В двух случаях в модели также фигурировала переменная bio15 (сезонность осадков) и по одному разу — переменные bio 5 (максимальная температура наиболее теплого месяца) и bio9 (средняя температура наиболее сухого квартала года) (Табл. 13).

Наблюдаемое положение биоты миксомицетов юго-западного Приморья хорошо согласуется с особенностями климата этой территории: в частности, выраженным влиянием Тихоокеанского муссона, приносящего в летний период теплые и влажные воздушные массы из экваториальной зоны. Заметные же отличия от биоты северной части края (Сихотэ-Алинского заповедника), для которой также характерен муссонный климат с высокой влажностью, объясняются, по-видимому, ограниченным распространением теплолюбивых пород деревьев, которые не проникают в центральный и северный Сихотэ-Алинь и потому не могут обеспечить формирование субстратов, подходящих для спороношения определенных видов миксомицетов. Это согласуется с ранее высказанными предположениями о том, что у всех или большинства видов миксомицетов ареал трофических стадий сравнительно большой, тогда как ареал, в пределах которого возможно формирование спороношений, ограничен климатическими или биологическими факторами, в частности доступностью подходящих субстратов. В пользу этой гипотезы говорит обнаружение метагеномными методами операционных таксономических единиц нивальных миксомицетов, формирующих плодовые тела рядом с тающим снегом, даже в низкогорных субтропических лесах Китая (Gao et al., 2019), а также заметная разница в моделируемом и реально наблюдаемом ареале вида *Barbeyella minutissima* (Stephenson et al., 2019).

Табл. 11. Список регионов, использованных для сравнения.

Исследованная территория		Число видов	Источник данных
ALA	Аляска, США	150	Stephenson et al., 2022
ALT	Приобье, Алтай	158	Власенко, Новожилов, 2011
AUS	Северная Австралия	75	Davison et al., 2017
CI	Канарские острова, Испания	62	Beltrán-Tejera et al., 2010
CM	Чезт Маунтин, США	57	Stephenson et al., 1993
CP	Плато Колорадо, США	94	Novozhilov et al., 2003a
CR	Коста-Рика	240	Rojas et al., 2018
DP	Далатское плато, Вьетнам	101	Novozhilov et al., 2020b
EL	Окрестности о. Эльтон	53	Землянская, Новожилов, 2010
GSM	Национальный парк Грэйт Смоки Маунтинс, США	165	Stephenson et al., 2001
KAM	Камчатка	178	Новожилов и др. (личное сообщение)
KAR	Карелия	95	Schnittler, Novozhilov, 1996
KP	З-к «Кедровая Падь»	172	Собственные данные
KrK	З-к «Столбы», Красноярский край	121	Kosheleva et al., 2008
LAP	З-к Лапландский, Мурманская область	111	Novozhilov et al., 2020a
LAZ	З-к Лазовский, Приморский край	72	Gmshinskiy et al., 2020a
LR	Ленинградская область	146	Новожилов, 1999
LV	Прикаспий, Нижнее Поволжье	155	Novozhilov et al., 2006
M	Мексика	104	Estrada-Torres et al., 2009
MI	Остров Мальта	94	Mifsud, 2020
ML	Маунтин Лейк, США	110	Stephenson et al., 1993
MY	Мьянма	66	Ko Ko et al., 2013
ND	Пустыня Намиб, Намибия	43	Stephenson et al., 2019
NWI	Предгорья Гималаев, северо-западная Индия	82	Stephenson et al., 1993
PER	Перу	178	Treviño-Zevallos et al., 2023
PH	Филиппины	146	Dagamac, dela Cruz, 2015
PHI	Остров Миндоро, Филиппины	50	Pecundo et al., 2020
PL	Полистово-Ловатская болотная система	187	Гмошинский, Борзов (личное сообщение)
RI	Остров Реюньон, Франция (Индийский океан)	93	Adamonyte et al., 2011
SA	З-к Сихотэ-Алинский, Приморский край	151	Novozhilov et al., 2017c
SI	Сейшельские острова (Индийский океан)	133	Kryvomaz et al., 2020
SIN	Южная Индия	102	Stephenson et al., 1993
SR	Свердловская область	104	Novozhilov, Fefelov, 2001
SV	Долинные районы южного Вьетнама	104	Novozhilov et al., 2017a
TAI	Таймыр	54	Novozhilov et al., 1999
TAT	Татарстан	84	Zemlyanskaya, Novozhilov, 2022
TV	Тверская область	70	Лебедев и др., 2017
WK	Западный Казахстан	111	Zemlyanskaya et al., 2020
XP	Бассейн р. Тарим и Восточный Тянь-Шань, Китай, провинция Синьцзян (Xinjiang)	78	Schnittler et al., 2012

Табл. 12. Список биоклиматических переменных BioClim.

Bio1	Среднегодовая температура, °С	
Bio2	Среднесуточная амплитуда, °С	Среднее значение всех месячных температурных диапазонов (месячный максимум минус месячный минимум)
Bio3	Изотермальность, %	Отношение диапазона колебаний дневных и ночных температур к диапазону колебаний между летними и зимними температурами
Bio4	Температурная сезонность, %	Стандартное отклонение для 12 среднемесячных температур
Bio5	Максимальная температура наиболее теплого месяца, °С	
Bio6	Минимальная температура наиболее холодного месяца, °С	
Bio7	Годовая амплитуда температур, °С	Bio 5 – Bio 6
Bio8	Средняя температура наиболее влажного квартала, °С	
Bio9	Средняя температура наиболее сухого квартала, °С	
Bio10	Средняя температура наиболее теплого квартала, °С	
Bio11	Средняя температура наиболее холодного квартала, °С	
Bio12	Годовые осадки, мм	
Bio13	Количество осадков в наиболее влажный месяц, мм	
Bio14	Количество осадков в наиболее сухой месяц, мм	
Bio15	Сезонность осадков, %	Стандартное отклонение 12 месячных сумм осадков, разделенное на среднемесячное количество осадков
Bio16	Количество осадков в наиболее влажный квартал, мм	
Bio17	Количество осадков в наиболее сухой квартал, мм	
Bio18	Количество осадков в наиболее теплый квартал, мм	
Bio19	Количество осадков в наиболее холодный квартал, мм	

Табл. 13. Результаты процедуры BioEnv.

Набор данных	Оптимальная модель	Мантеловская корреляция	p-значение для корреляции
Обобщенный (Рис. 45)	bio2 + bio18	0,68	0,002
Только полевые сборы (Рис. 46)	bio2+bio9+bio15+bio18	0,72	0,002
Только метод влажных камер (Рис. 47)	bio2+bio5+bio15+bio18	0,62	0,002

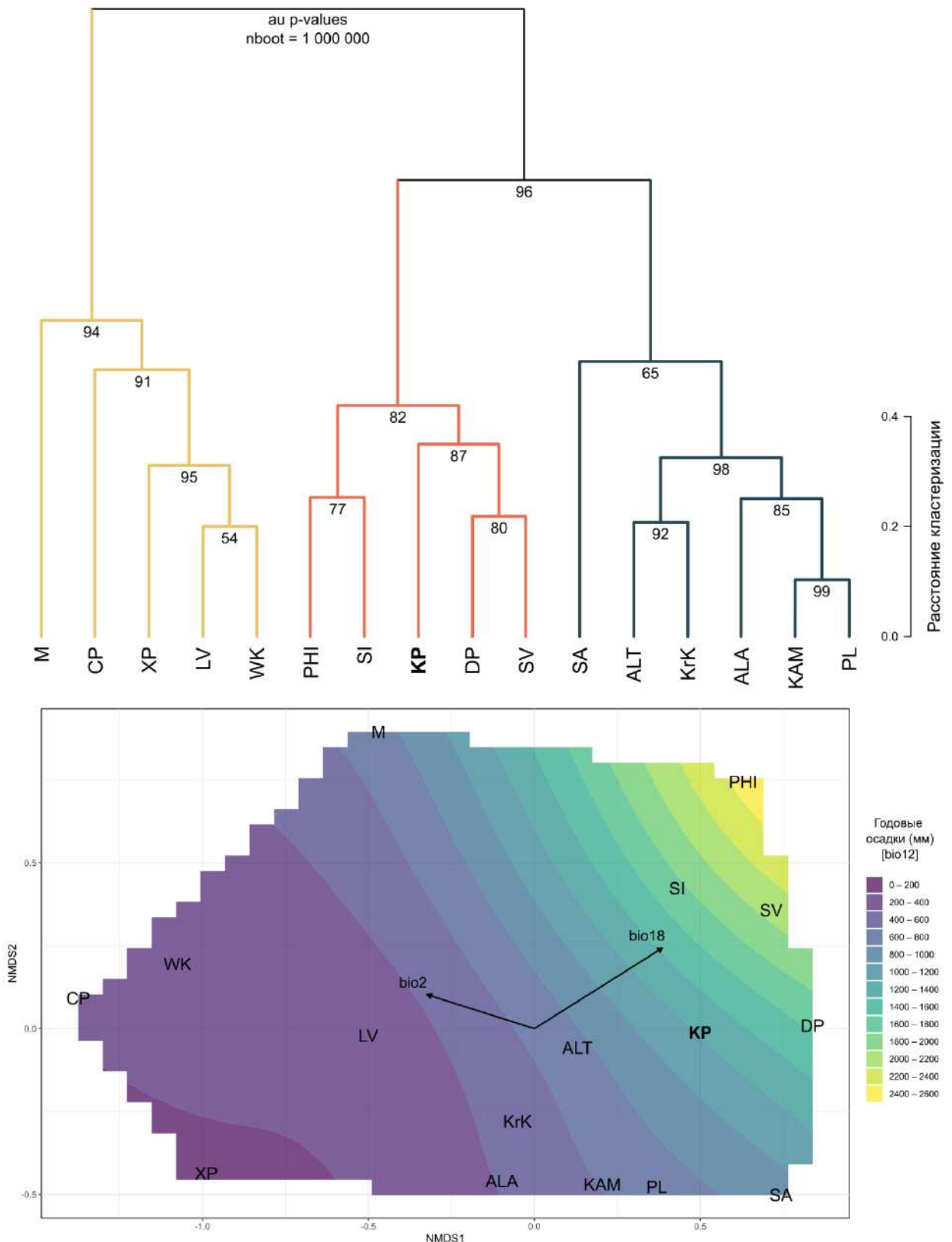


Рис. 45. Дендрограмма и ординация, построенная методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS), которые показывают сходство сообществ миксомицетов, выявленных в разных регионах мира двумя методами. Векторами нанесены биоклиматические параметры, которые наиболее точно (согласно процедуре BioEnv) объясняют результаты ординации: bio2 (среднесуточная амплитуда) и bio18 (количество осадков в наиболее теплый квартал).

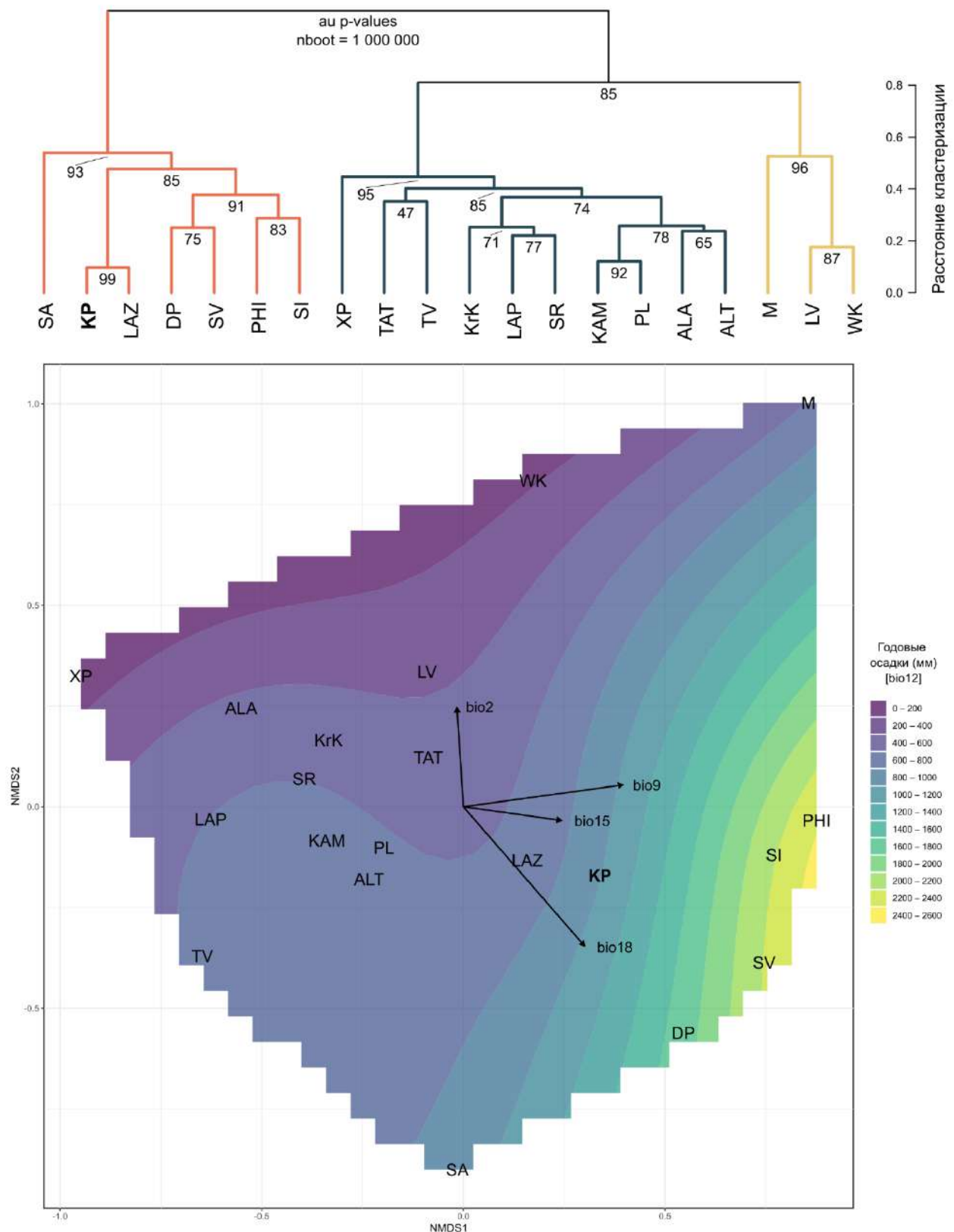


Рис. 46. Дендрограмма и ординация (NMDS), которые показывают сходство сообществ миксомицетов, выявленных в разных регионах мира методом полевых сборов. Векторами показаны биоклиматические параметры, которые наиболее точно (согласно процедуре BioEnv) объясняют результаты ординации: bio2 (среднесуточная амплитуда), bio9 (средняя температура наиболее сухого квартала), bio15 (сезонность осадков) и bio18 (количество осадков в наиболее теплый квартал).

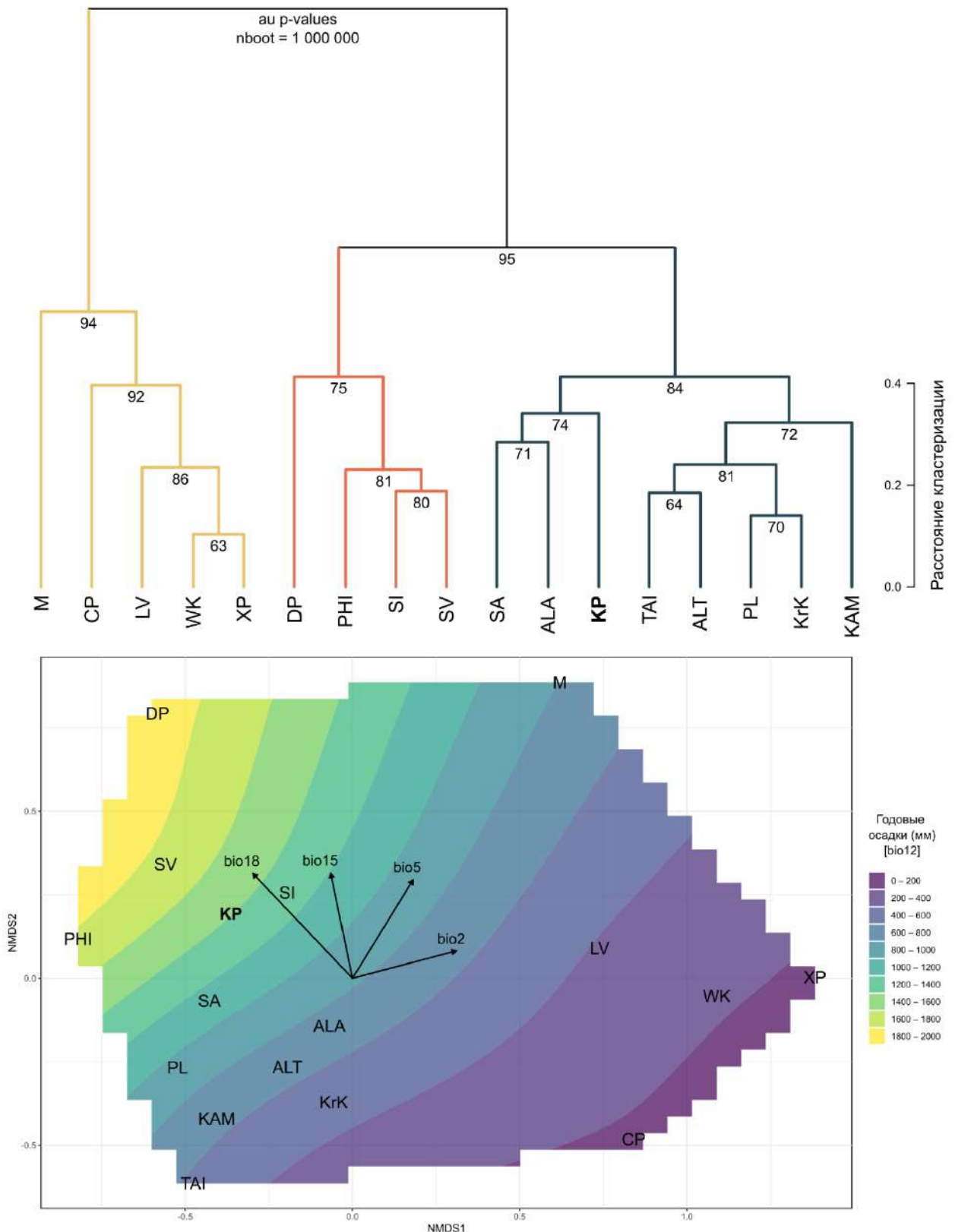


Рис. 47. Дендрограмма и ординация (NMDS), которые показывают сходство сообществ миксомицетов, выявленных в разных регионах мира методом влажных камер. Векторами показаны биоклиматические параметры, которые наиболее точно (согласно процедуре BioEnv) объясняют результаты ординации: bio2 (среднесуточная амплитуда), bio5 (максимальная температура наиболее теплого месяца), bio15 (сезонность осадков) и bio18 (количество осадков в наиболее теплый квартал).

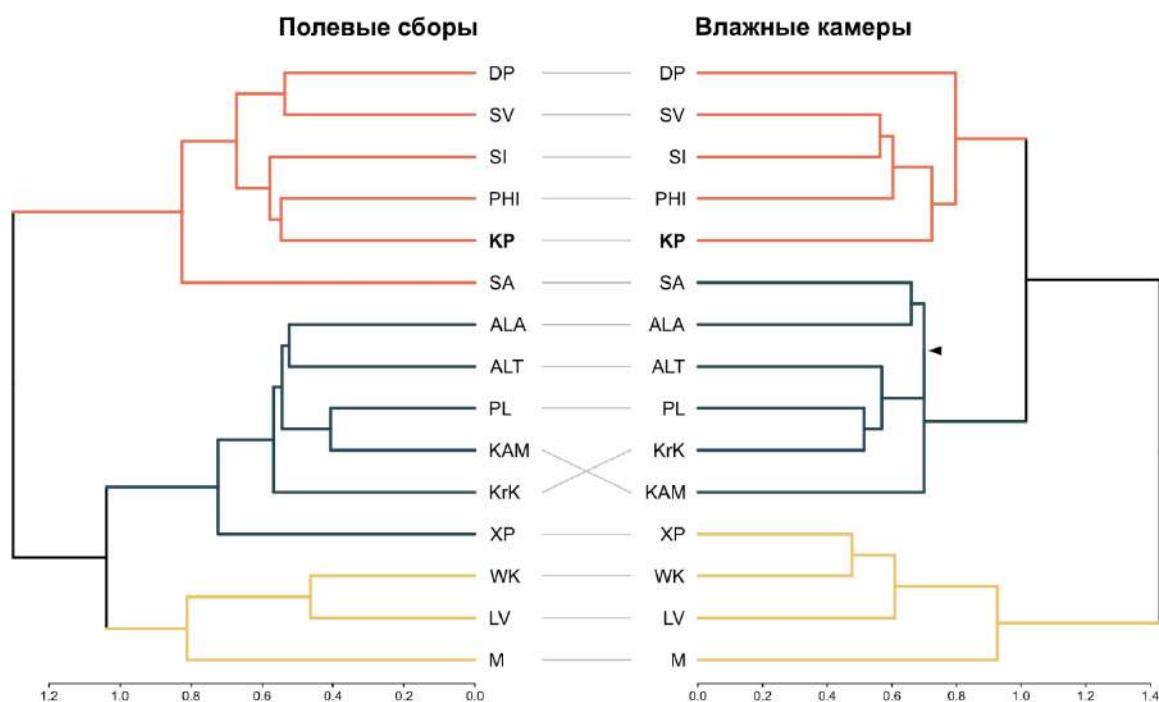


Рис. 48. Танглграмма, сравнивающая топологии дендрограмм, построенных на основании двух наборов данных для одних и тех же 15 регионов. Стрелкой указано место ветвления дерева, плохо заметное из-за используемого масштаба.

Второй вариант анализа был основан на данных об относительном видовом обилии разных порядков миксомицетов: Ceratiomyxales (CER), Clastodermatales (CLA), Cribrariales (CRI), Echinosteliales (ECH), Liceales (LIC), Physarales (PHY), Reticulariales (RET), Stemonitidales (STE) и Trichiales (TRI) (порядок Meridermatales был исключен из анализа, поскольку включает только нивальных представителей), то есть доле видов каждого порядка относительно общего числа выявленных таксонов (Рис. 49). Такой анализ предъявляет гораздо менее строгие требования к первичным данным, так как для каждого региона достаточно знать лишь сам список видов, без количественных оценок встречаемости каждого вида, что позволяет расширить выборку, в нашем случае — до всех 39 регионов. Результаты такого анализа, однако, гораздо хуже поддаются трактовке, поскольку основаны на сравнении высокоранговых таксонов, которые не имеют выраженной приуроченности к каким-то природным зонам. На полученной дендрограмме более-менее хорошо выражены и поддаются объяснению два кластера. Первый (выделен желтым цветом) включает четыре региона с выражено аридным климатом, для которых характерно наибольшее присутствие представителей порядков Echinosteliales и Liceales, а также малая представленность или полное отсутствие порядков Cribrariales и Clastodermatales. В эту кладу, однако, не вошли сообщества аридных районов Мексики (M), Китая (XP) и нижнего Поволжья (LV). Второй кластер (выделен красно-оранжевым цветом) включает регионы с тропическим или субтропическим климатом, и для них характерно наибольшее участие представителей порядка Physarales — самого крупного и разнообразного порядка миксомицетов в целом. Тем более

удивительным является то, что в состав этого кластера вошло и сообщество миксомицетов Ленинградской области (LR), очевидно радикально отличающейся по природным условиям от тропиков и субтропиков. Третий и четвертый кластеры на дендрограмме (выделены бирюзовым и темно-синим цветом, соответственно), в отличие от первых двух, крайне сложно охарактеризовать и интерпретировать, так как они включают регионы от Австралии (AUS), Вьетнама (DP) и Мьянмы (MY) на юге до Таймыра (TAI) на севере.

Исследованное нами сообщество юго-западного Приморья (KP) по уровню абсолютного видового богатства занимает 5 место из 39 (после Коста-Рики, Полистово-Ловатской болотной системы, Камчатки и Перу), а также имеет самую высокую долю представителей порядка Liceales среди неаридных регионов. В наибольшей степени таксономическая структура сообщества юго-западного Приморья на уровне порядков схожа со структурой сообществ Сихотэ-Алинского заповедника (SA), Мьянмы (MY), северной Австралии (AUS), Карелии (KAR) и Полистово-Ловатской болотной системы (PL) ($BC_d = 0,08-0,09$), а в наименьшей степени — со структурой сообществ пустыни Намиб (ND), Канарских островов (CI), Перу (PER) и южной Индии (SIN) ($BC_d = 0,26-0,29$). Общий же диапазон отличий всех сравненных регионов составлял от 0,031 в паре Полистово-Ловатская болотная система (PL) – Карелия (KAR) до 0,418 в паре Тверская область (TV) – южная Индия (SIN).

В целом, такой вид анализа нельзя рекомендовать как основной по нескольким причинам. Во-первых, низкие требования к детальности первичных данных не отменяют требования к полноте самого первичного исследования. Так, несбалансированное использование двух методов сбора спорношений может сильно исказить пропорции порядков, поскольку, например, представители рода *Cribraria* чаще обнаруживаются в поле, а рода *Licea*, напротив, — во влажных камерах. По этой причине некоторые наборы данных (например, по Свердловской области, Лапландскому заповеднику и Тверской области, чьи списки на 91%, 94% и 100% основаны на полевых сборах) следовало бы исключить из анализа, или рассматривать отдельно. Во-вторых, при таком анализе удельный вес любого вида миксомицетов оказывается одинаковым, и редкие виды оказывают на результат большее влияние, чем виды-доминанты, играющие более важную роль в сообществе. По этой причине малопригодными для анализа становятся флористические списки, накопленные в результате многих лет (или десятилетий) исследований одной и той же территории (например, список видов миксомицетов Японии [Yamamoto, 2021], насчитывающий почти 500 таксонов). Наконец, сами кластеры, получаемые в результате анализа, отличаются друг от друга не очень сильно, что не позволяет сделать каких-либо весомых дальнейших выводов (так, для четырех кластеров, обозначенных на дендрограмме цветами, ширина силуэта составляет лишь 0,27 при пороговом значении в 0,25).

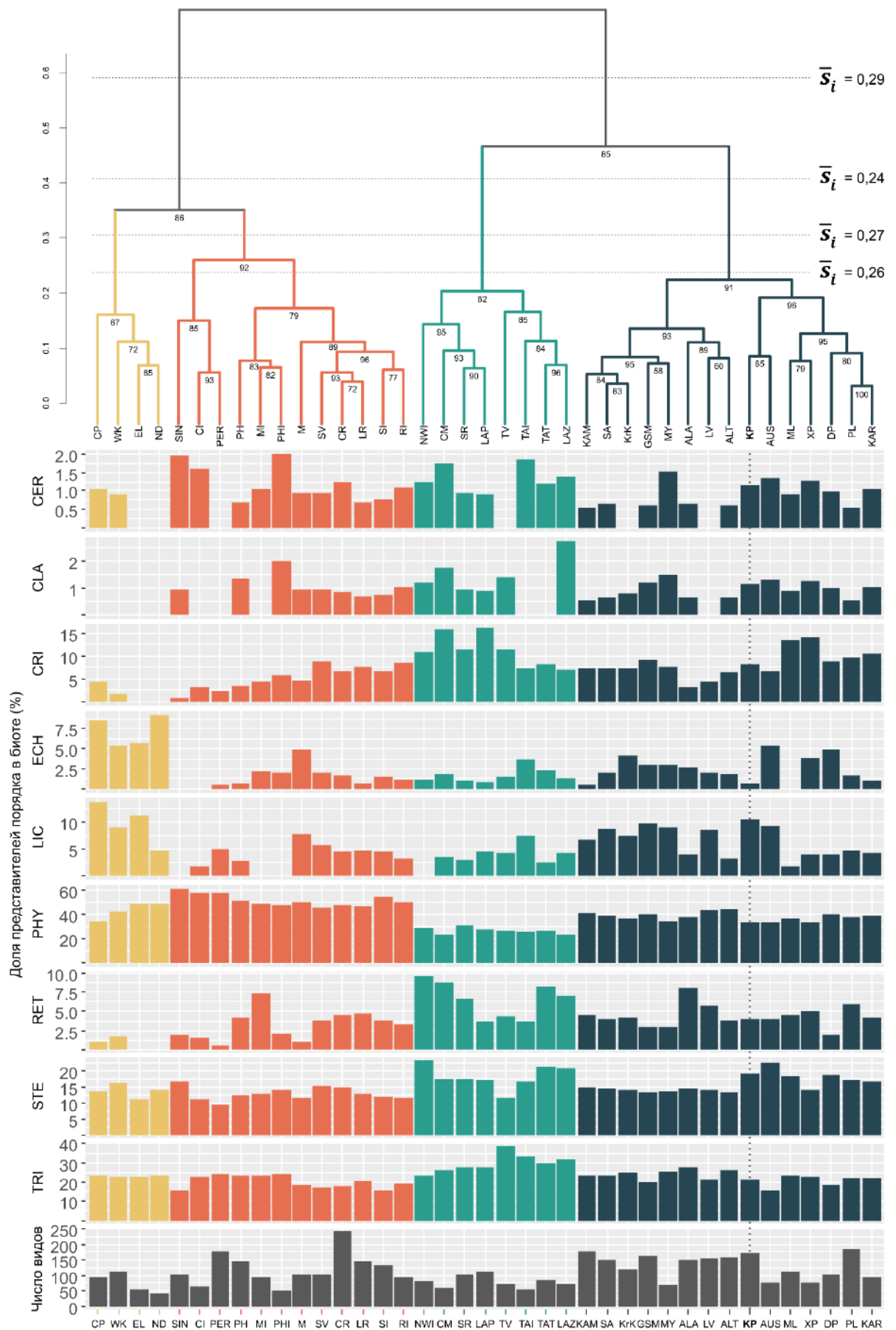


Рис. 49. Дендрограмма сходства биот миксомицетов разных регионов, построенная на основе сравнения относительных видовых обилий разных порядков, и первичные данные об этих обилиях.

Мы также провели оценку уровня разнообразия миксомицетов в разных регионах мира, рассчитав индекс Шеннона (H) для каждого из них (Табл. 14), используя три набора данных, включающих информацию об относительном обилии каждого вида (они же были использованы для подготовки Рис. 45–47).

Из наборов данных, собранных только одним из методов, наибольшее значение индекса (4,25) было отмечено для данных, полученных в ходе полевых сборов на Камчатке (КАМ), а наименьшее (2,70) — для данных, полученных методом влажных камер из аридного района провинции Синьцзян в Китае (ХР).

Согласно значению индекса Шеннона, набор данных из юго-западного Приморья отличается наибольшим разнообразием (H = 3,90) из всех других, полученных методом влажных камер. Напротив, разнообразие, выявляемое полевыми сборами, оказалось для этой территории ощутимо более низким (H = 3,36), что может быть связано с тем, что все сборы осуществляли в июле и августе, и другие фенологические фазы остались неохваченными данным исследованием.

Табл. 14. Значения индекса разнообразия Шеннона (H) в различных регионах России и мира, рассчитанные на трех наборах данных, собранных двумя методами (FC+MC), только полевыми методами (FC) и только методом влажных камер (MC). Расшифровку сокращений регионов см. в Табл. 11.

FC + MC		FC		MC	
PHI	2,95	PHI	2,89	XP	2,70
M	3,49	LAZ	3,28	PHI	2,79
XP	3,53	SA	3,29	DP	2,90
SA	3,54	TV	3,34	M	3,04
WK	3,55	KP	3,36	TAI	3,04
CP	3,74	M	3,46	ALT	3,22
DP	3,85	SV	3,51	WK	3,29
SV	3,92	XP	3,54	KrK	3,38
LV	3,92	KrK	3,59	LV	3,39
KrK	3,98	DP	3,69	SA	3,40
SI	4,06	TAT	3,70	ALA	3,46
ALA	4,09	ALA	3,73	SI	3,53
KP	4,10	WK	3,75	PL	3,57
ALT	4,23	SI	3,79	SV	3,59
PL	4,31	LAP	3,86	KAM	3,62
KAM	4,47	SR	3,92	CP	3,67
		LV	4,02	KP	3,90
		ALT	4,03		
		PL	4,14		
		KAM	4,25		

ГЛАВА 8. СУБСТРАТНЫЕ КОМПЛЕКСЫ МИКСОМИЦЕТОВ ЗАПОВЕДНИКА «КЕДРОВАЯ ПАДЬ»

Всего в ходе исследования был зарегистрирован 3701 образец миксомицетов, из которых 2164 (58%) были собраны с гнилой древесины, 1400 (38%) — с коры живых деревьев (преимущественно во влажных камерах) и 132 (4%) — с поверхности наземного опада. Два образца (*Physarum cinereum* и *Diderma effusum*) были обнаружены на поверхности живых растений (на листьях лианы *Actinidia* sp. и на листьях травы, соответственно). При анализе они были учтены в составе подстилочного комплекса видов, поскольку живые растения в наибольшей степени контактировали с опадом, и именно в нем, по-видимому, обитали вегетативные стадии миксомицетов, сформировавших спороношения. Еще два образца (*Arcyria cinerea* и *Physarum globuliferum*) были собраны с поверхности мертвых афиллофороидных грибов, причем для *P. globuliferum* это была единственная находка в заповеднике. Наконец, один образец *Stemonitis fusca* был собран непосредственно с поверхности почвы. Последние два типа субстрата не были включены в анализ, поскольку находки были единичными.

Таким образом, 99,92% находок относились к ксилобионтному (58,47%), кортикулоидному (37,83%) и подстилочному (3,62%) комплексам видов. При этом наибольшим видовым богатством характеризовался не ксилобионтный, а кортикулоидный комплекс видов, что связано с большим разнообразием типов субстратов, использованных для его выявления. В составе этих комплексов было выявлено 92 и 104 вида миксомицетов, соответственно, причем доля уникальных видов (обнаруженных только в составе одного субстратного комплекса) была практически одинаковой (53,3% и 53,8%, соответственно). Наименьшим по числу и образцов, и видов был подстилочный комплекс видов (Табл. 15). Это объясняется тем, что было проведено небольшое число опытов с влажными камерами с опадом (141 шт., 20% от всех камер), а в полевых условиях спороношения на опаде были крайне редкими находками на протяжении всех трех полевых сезонов.

Табл. 15. Показатели разнообразия миксомицетов в трех основных субстратных комплексах.

Субстратный комплекс	Число образцов	Число видов	Число уникальных видов	Доля уникальных видов (индекс специфичности)	Индекс разнообразия Шеннона (H)
Ксилобионтный	2164	92	49	53,3%	3,34
Кортикулоидный	1400	104	56	53,8%	3,79
Подстилочный	134	36	14	39%	3,18

При сравнении видового состава комплексов на основе коэффициента сходства Серенсена было обнаружено, что наибольшим сходством обладали ксилобионтный и кортикулоидный комплекс видов ($K_s = 0,40$), а подстилочный комплекс видов довольно существенно отличался от них обоих (в паре кортикулоидный — подстилочный комплекс K_s составил 0,26, а в паре ксилобионтный — подстилочный комплекс $K_s = 0,20$) (Рис. 50).

В составе ксилобионтного комплекса было выявлено 49 уникальных видов, из которых почти половина относилась к родам *Cribraria* (9 видов), *Arcyria*, *Physarum* и *Stemonitis* (по 5 видов), обладающим крупными и хорошо заметными в полевых условиях спороношениями.

К уникальным родам, обнаруженным только на гнилой древесине, относятся *Enerthenema*, *Fuligo*, *Lindbladia*, *Metatrachia*, *Physarella* и *Willkommlangea*. Причем для каждого из родов были выявлены всего один или два вида: в роде *Enerthenema* — 3 находки одного вида, в роде *Fuligo* — 13 находок двух видов (11/2), в роде *Lindbladia* — 4 находки одного вида, в роде *Metatrachia* — 24 находки двух видов (23/1), в редких монотипных родах *Physarella* и *Willkommlangea* — по одной находке каждого вида. Из 46 находок указанных родов лишь одна (*Enerthenema papillatum*) была сделана во влажной камере на гнилой древесине хвойных пород, остальные же были обнаружены в полевых условиях.

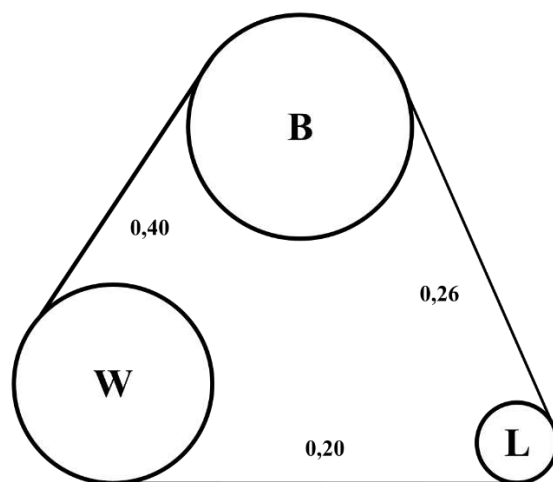


Рис. 50. Граф, показывающий уровень сходства между видовым составом ксилобионтного (W), кортикулоидного (B) и подстилочного (L) комплексов миксомицетов. Диаметр круга пропорционален числу выявленных видов в комплексе.

К наиболее частым видам на гнилой древесине (с уровнем встречаемости более 1,5%) относятся 17 видов: *Hemitrichia calyculata* (330 находок/15,2% от общего числа находок на древесине), *Arcyria cinerea* (223/10,3%), *Ceratiomyxa fruticulosa* (210/9,7%), *Stemonitis axifera* (141/6,5%), *Cribraria cancellata* (96/4,4%), *Cribraria microcarpa* (76/3,5%), *Hemitrichia serpula* (73/3,4%), *Stemonitopsis hyperopta* (67/3,1%), *Cribraria tenella* (65/3,0%), *Arcyria denudata* (64/3,0%), *Lycogala exiguum s.l.* (64/3,0%), *Stemonitopsis typhina* (63/2,9%), *Physarum viride* (59/2,7%), *Lycogala epidendrum s.l.* (53/2,4%), *Stemonitis splendens* (51/2,4%), *Oligonema favogineum* (43/2,0%) и *Stemonitopsis aequalis* (36/1,7%). Причем видно (см. Рис. 51), что из этих 17 видов лишь *Arcyria cinerea* часто встречается также и в составе кортикулоидного и подстилочного комплексов. В составе кортикулоидного комплекса отмечены 9 видов из 17 с

уровнем встречаемости от 0,07% до 0,78%, а в составе подстилочного вида отмечены лишь 3 вида из 17: *Arcyria cinerea* (5,22%), *Hemitrichia calyculata* (0,75%) и *Hemitrichia serpula* (4,48%).

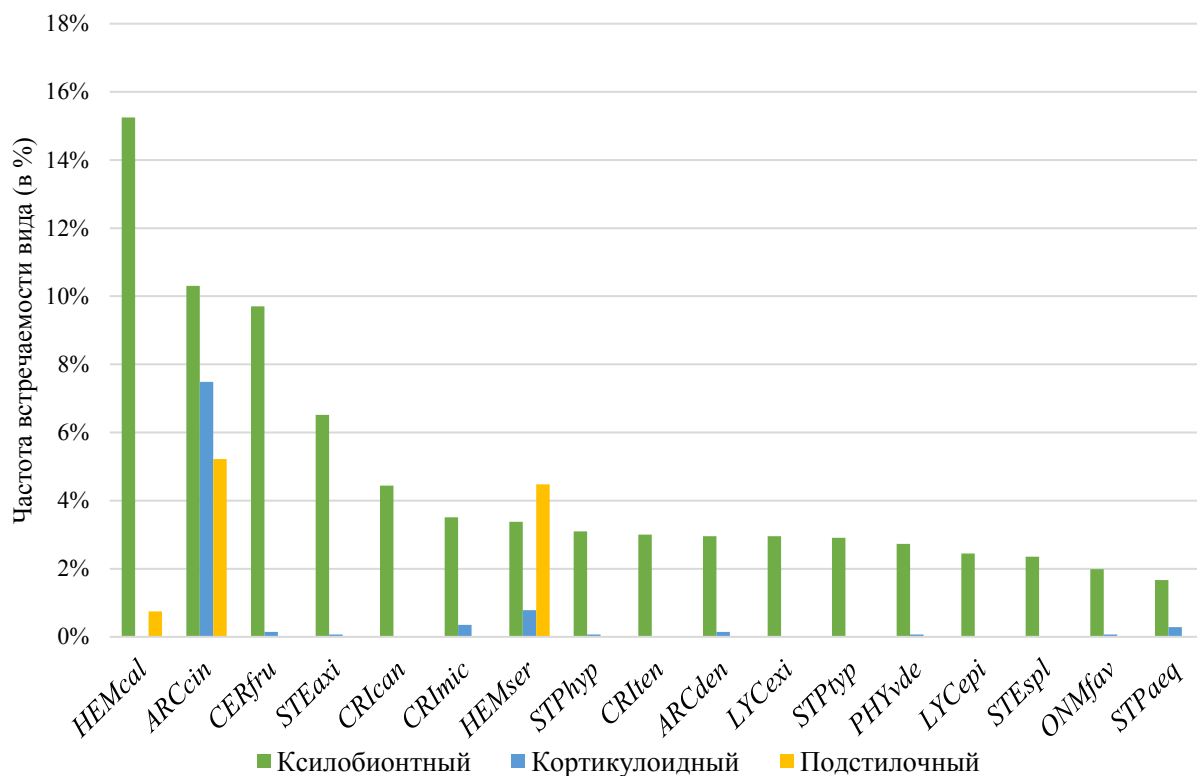


Рис. 51. Частота встречаемости видов, входящих в «ядро биоты» в ксилобионтном комплексе, на других типах субстратов.

В составе кортикулоидного комплекса видов было отмечено 56 уникальных видов, из которых половина относится к родам *Licea* (13 видов), *Physarum* (11 видов) и *Paradiacheopsis* (4 вида).

К уникальным родам, обнаруженным только на коре живых кустарников и деревьев, относятся *Calomyxa* Nieuwl., *Colloderma* G. Lister и *Paradiacheopsis* Hertel. Согласно литературным данным, *Calomyxa metallica* (один из двух видов рода, гораздо более широко распространенный по миру) встречается не только на коре живых растений, но и на гнилой древесине и мертвой коре, причем в полевых условиях обычно обнаруживаются более крупные спороношения (Martin, Alexopoulos, 1969). Нами, однако, этот вид был найден исключительно на коре, а все образцы были представлены отдельными и не очень крупными спорангиями (см. Приложение 1, Рис. 9, А). Представители рода *Colloderma*, в том числе и наиболее распространенный вид *C. oculatum*, имеют выраженную приуроченность к гнилой древесине, покрытой печеночниками. Интересно, что в нашем случае все три образца *C. oculatum* были получены во влажных камерах на коре березы, пихты и вишни, не покрытых или практически не покрытых мхами и печеночниками. Это наблюдение говорит о том, что либо *C. oculatum* имеет

более широкую экологическую нишу, чем считалось ранее, либо же мы имеем дело со случаем «скрытого разнообразия», и обнаруженные образцы относятся к близкому к *C. oculatum*, но не описанному виду рода *Colloderma*. Таким образом, уточнение таксономического статуса обнаруженных образцов потребует дополнительных исследований в будущем. Наконец, почти все описанные представители рода *Paradiacheopsis* приурочены к коре живых деревьев и имеют мелкие спорангии, обычно не превышающие 1 (–1,5) мм в высоту, что делает их обнаружение в полевых условиях затруднительным.

К наиболее частым видам на коре живых деревьев, кустарников и лиан (с уровнем встречаемости более 1,5%) относятся 19 видов: *Cribraria violacea* (141 находка/10,1% от общего числа находок на коре), *Arcyria cinerea* (105/7,5%), *Licea operculata* (75/5,3%), *Calomyxa metallica* (73/5,2%), *Macbrideola scintillans* var. *verrucosa* (60/4,3%), *Perichaena corticalis* (54/3,9%), *Ophiotheca chrysosperma* (53/3,8%), *Trichia armillata* (44/3,1%), *Trichia titanica* (41/2,9%), *Hemitrichia minor* (40/2,9%), *Macbrideola cornea* (37/2,6%), *Echinostelium minutum* (31/2,2%), *Physarum notabile* s.l. (30/2,1%), *Physarum lakhanpalii* (28/2,0%), *Diderma saundersii* (27/1,9%), *Paradiacheopsis rigida* (25/1,8%), *Licea synchryospora* (23/1,6%), *Diderma effusum* (22/1,6%) и *Cribraria confusa* (22/1,6%).

В составе подстилочного комплекса видов было отмечено 14 уникальных видов, из которых 3 относилось к роду *Didymium*, по 2 вида — к родам *Craterium*, *Diachea* и *Physarum*, и по 1 виду — к родам *Arcyria*, *Diderma*, *Paradiachea*, *Stemonaria* и *Stemonitopsis*.

К уникальным родам, обнаруженным только на наземном опаде, относятся *Craterium*, *Diachea* и *Paradiachea*. Представители все трех родов изредка встречаются на гнилой древесине и коре живых деревьев (например, *Diachea arboricola* Н. W. Keller & Skrabal является кортикулоидным видом), однако чаще всего ассоциированы именно с наземным опадом и мелкими растительными остатками, что подтверждают и наши наблюдения.

К наиболее частым видам на опаде (с уровнем встречаемости более 1,5%) относятся 17 видов: *Diderma effusum* (16 находок/11,9% от общего числа находок на коре), *Didymium squamulosum* (13/9,7%), *Didymium nigripes* (11/8,2%), *Lamproderma scintillans* (10/7,5%), *Arcyria cinerea* (7/5,2%), *Hemitrichia serpula* (6/4,5%), *Arcyria marginoundulata* (6/4,5%), *Perichaena corticalis* (5/3,7%), *Arcyria insignis* (5/3,7%), *Cribraria violacea* (4/3,0%), *Ophiotheca chrysosperma* (3/2,2%), *Physarum cinereum* (3/2,2%), *Trichia flavicoma* (3/2,2%), *Craterium microcarpum* (3/2,2%), *Diderma hemisphaericum* (3/2,2%), *Didymium ochroideum* (3/2,2%) и *Stemonaria gracilis* (3/2,2%).

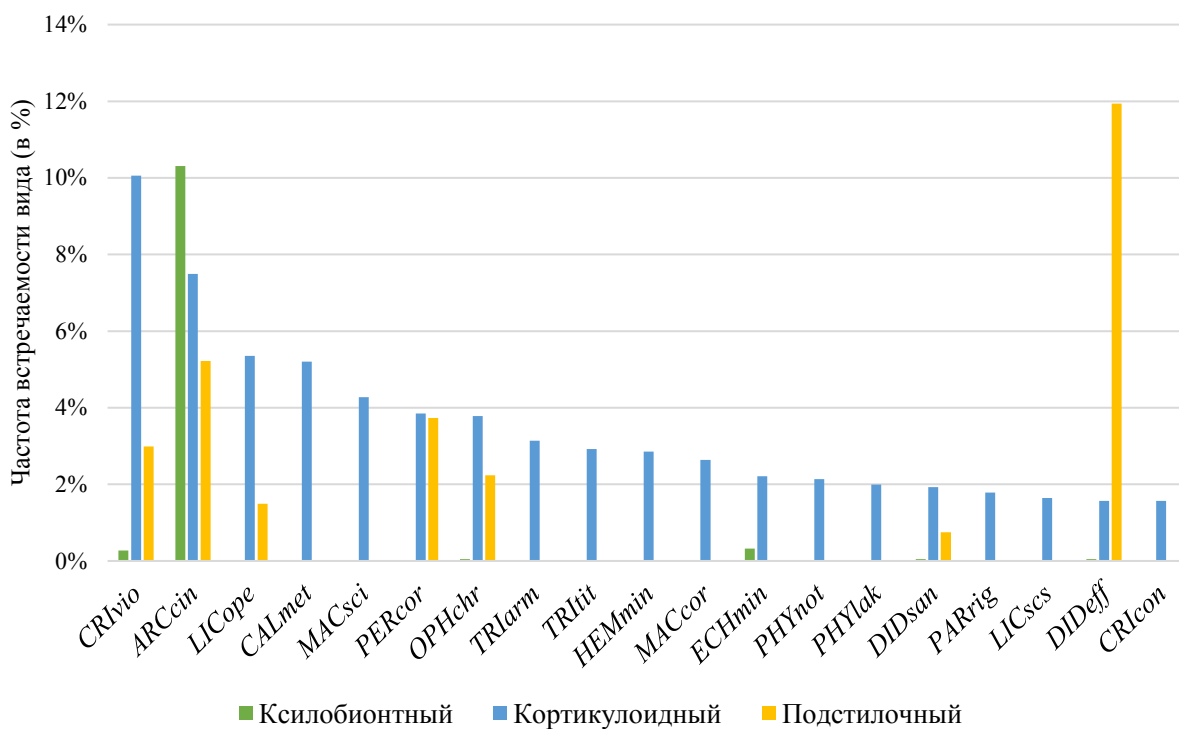


Рис. 52. Частота встречаемости видов, входящих в «ядро биоты» в кортикулоидном комплексе, на других типах субстратов.

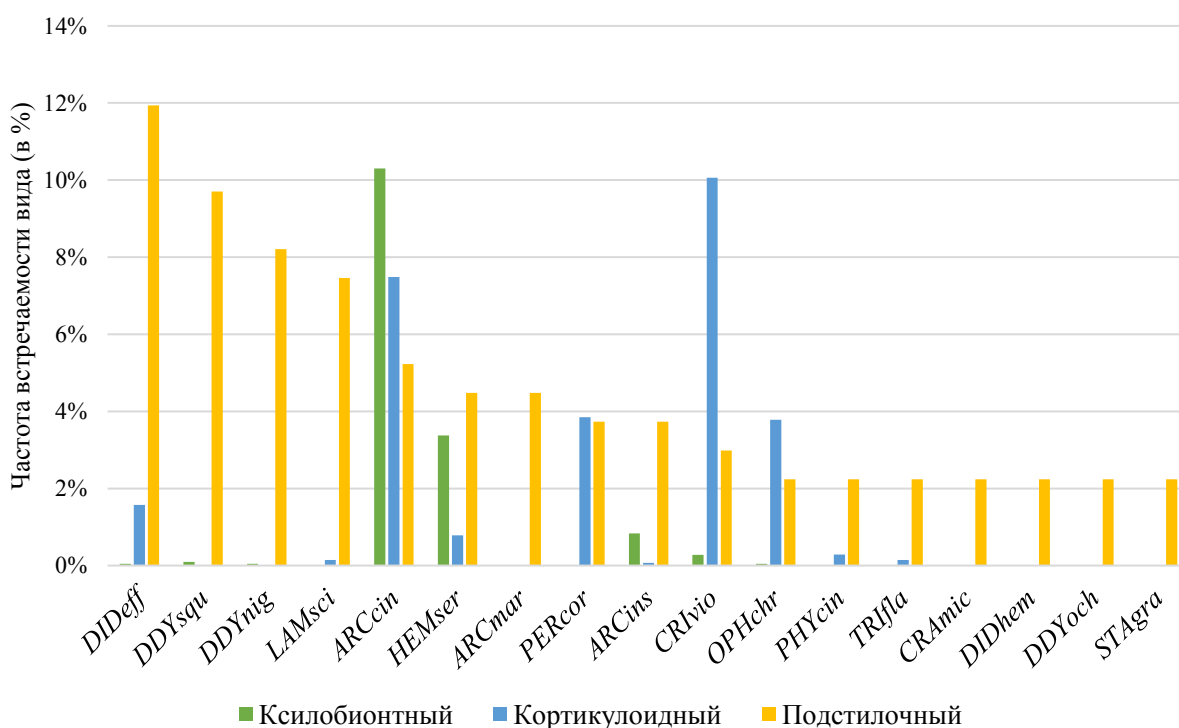


Рис. 53. Частота встречаемости видов, входящих в «ядро биоты» в подстилочном комплексе, на других типах субстратов.

При сравнении таксономической структуры двух наиболее крупных субстратных комплексов (ксилобионтного и кортикулоидного) видно, что доли представителей порядков Physarales, Trichiales, Stemonitales, Ceratiomyxales, Clastodermatales и Echinosteliales

различаются не очень существенно. Напротив, представленность порядков Cribrariales и Reticulariales значительно выше в ксилобионтном комплексе за счет того, что виды родов *Cribraria*, *Lindbladia*, *Lycogala* и *Tubifera* (за исключением *C. confusa*, *C. minutissima* и *C. violacea*) либо не формируют спороношений на коре живых деревьев, либо делают это крайне редко, а представленность порядка Liceales в четыре раза выше в кортикулоидном комплексе за счет большого количества кортикулоидных представителей рода *Licea*.

В наименее богатом подстилочном комплексе более половины представителей относятся к порядку Physarales (Рис. 54), а порядки Reticulariales, Liceales, Ceratiomyxales, Clastodermatales и Echinosteliales не представлены вовсе.

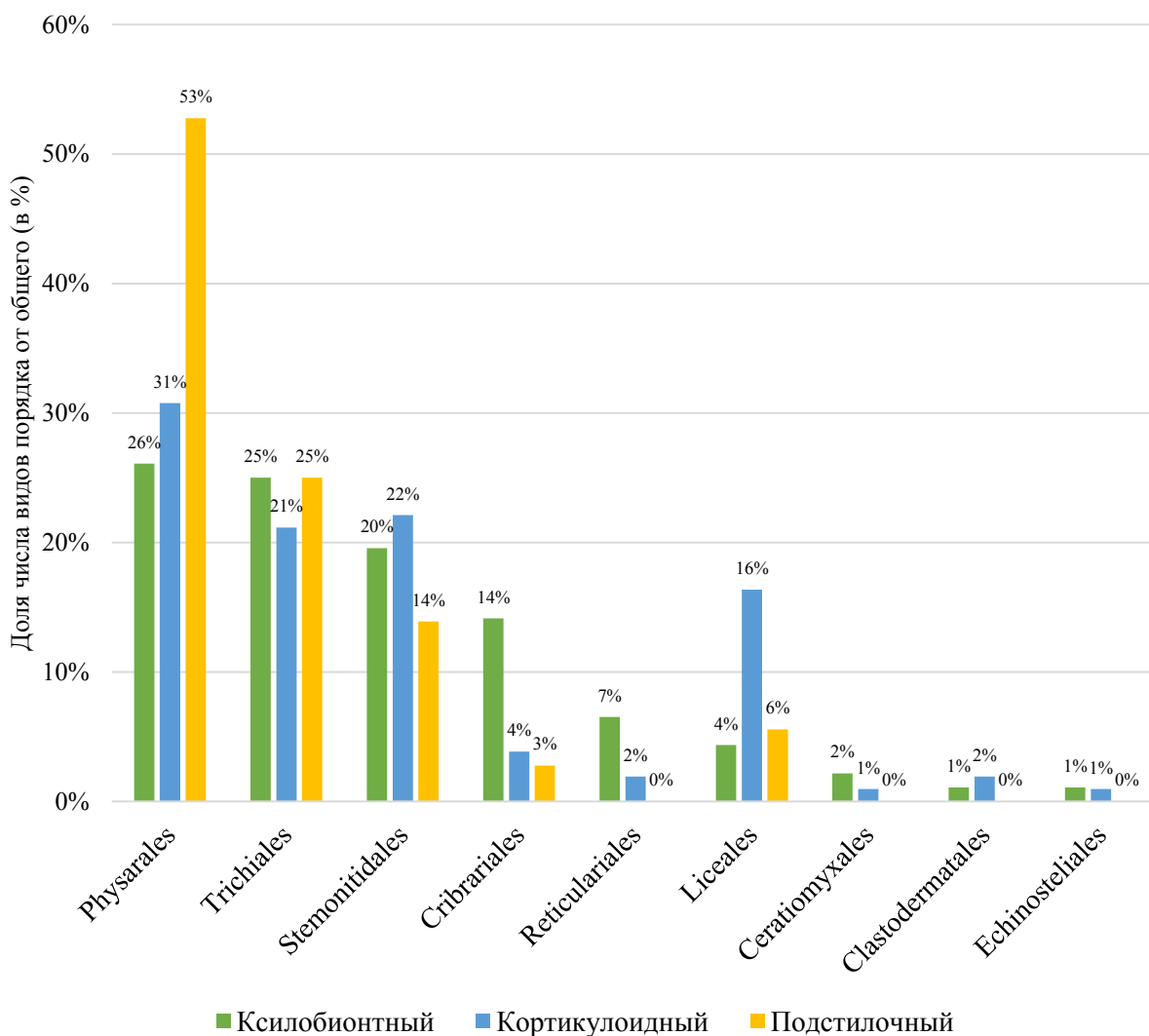


Рис. 54. Относительная видовая насыщенность порядков миксомицетов в разных субстратных комплексах.

8.1. Кортикулоидные миксомицеты из влажных камер.

Как было отмечено ранее, кортикулоидный комплекс видов обладает наибольшей специфичностью на исследованной территории и включает 56 уникальных видов, не найденных на гнилой древесине или наземном опаде. Кроме того, кору живых растений можно легко разделить на типы, соответствующие конкретному виду одревесневающего растения и имеющие специфический набор признаков (структура поверхности, способность удерживать влагу, кислотность). Это выгодно отличает данный субстрат от опада, который может быть иметь очень сложный состав, и от древесины, которую при высокой степени разложения бывает затруднительно даже отнести к хвойной или лиственной, особенно в условиях многосоставных хвойно-широколиственных лесов юго-запада Приморья. Таким образом, кортикулоидные миксомицеты являются удобным объектом для изучения их экологических предпочтений.

Всего в ходе работы методом влажных камер было проанализировано 523 образца коры 34 видов деревьев, кустарников и лиан (см. стр. 54, Табл. 2). Их краткие характеристики, включая фотографии структуры поверхности, приведены в Главе 5 (см. стр. 66–79).

По результатам инкубирования субстратов мы оценивали количество «положительных» камер, то есть тех, в которых наблюдали формирование спороношений миксомицетов или по меньшей мере наличие следов их жизнедеятельности (плазмодиев или их свежих следов). Для всех камер с корой доля «положительных» составила 88,7%, что является нормальным показателем для подобных исследований (Табл. 16).

Табл. 16. Продуктивность метода влажных камер (ВК) в исследованиях кортикулоидных миксомицетов.

Территория	Количество ВК	% положительных ВК	Ссылка
Финляндия	1209	48%*	Härkönen, 1977
США	50	74%	Coelho, Stephenson, 2012
Австралия	116	78%	Stephenson et al., 2023
Китай	1440	79%	Liu et al., 2013
Китай	200	81%*	Härkönen et al., 2004
Казахстан	81	85%	Schnittler, 2001
Россия	523	89%	Собственные данные
США	632	90%	Stephenson, 1989
Япония	2200	91%*	Takahashi, 2020
США	230	96%	Novozhilov et al., 2003a
Россия	103	99%	Новожилов и др., 2005
* как «положительные» оценивались лишь ВК со спороношениями миксомицетов			

Табл. 17. Видовое богатство кортикулоидных миксомицетов на коре разных пород деревьев, кустарников и лиан.

Вид растения	Число ВК и мест сбора		% «положительных» камер	Число видов	Число уникальных видов
<i>Abies holophylla</i>	60	8	100%	40	10
<i>Abies nephrolepis</i>	10	2	100%	7	—
<i>Acer mandshuricum</i>	5	1	100%	6	1
<i>Acer mono</i>	5	1	100%	7	—
<i>Acer tegmentosum</i>	5	1	20%	1	—
<i>Acer ukurunduense</i>	5	1	80%	7	—
<i>Actinidia arguta</i>	20	5	65%	12	1
<i>Alnus hirsuta</i>	10	1	90%	7	—
<i>Aralia mandshurica</i>	5	1	80%	2	—
<i>Betula davurica</i>	5	1	20%	2	—
<i>Betula lanata</i>	5	1	100%	9	—
<i>Betula platyphylla</i>	5	1	60%	4	—
<i>Betula schmidtii</i>	10	2	80%	7	—
<i>Carpinus cordata</i>	5	1	60%	2	—
<i>Cerasus sargentii</i>	5	1	100%	5	—
<i>Chosenia arbutifolia</i>	55	9	98%	27	1
<i>Fraxinus mandshurica</i>	15	3	93%	12	—
<i>Juglans mandshurica</i>	30	7	100%	21	—
<i>Juniperus davurica</i>	5	1	100%	5	1
<i>Kalopanax septemlobus</i>	20	4	95%	16	3
<i>Ligustrina amurensis</i>	5	1	60%	3	1
<i>Lonicera maackii</i>	5	1	100%	5	—
<i>Maackia amurensis</i>	10	2	70%	6	1
<i>Malus mandshurica</i>	5	1	100%	2	—
<i>Phellodendron amurense</i>	30	5	60%	15	1
<i>Pinus koraiensis</i>	30	6	100%	26	6
<i>Populus maximowiczii</i>	21	5	100%	21	2
<i>Quercus mongolica</i>	85	10	92%	40	6
<i>Taxus cuspidata</i>	5	1	100%	6	—
<i>Tilia amurensis</i>	15	3	87%	16	4
<i>Tilia mandshurica</i>	10	2	100%	11	—
<i>Ulmus japonica</i>	5	1	80%	7	—
<i>Ulmus laciniata</i>	5	1	100%	4	—
<i>Vitis amurensis</i>	7	4	29%	5	—

При этом у 59% исследованных видов растений продуктивность выявления миксомицетов превышала усредненный показатель, а у 15 видов (44%) составила 100%. И если в 9 случаях из 15 столь высокую продуктивность можно объяснить погрешностью из-за недостаточной выборки (было исследовано всего по 5 образцов коры), то в остальных случаях выборка была больше (вплоть до 60 образцов у *Abies holophylla*) и максимально возможная продуктивность является следствием того, что условия микроместообитания хорошо подходят для миксомицетов.

Наименьшей продуктивностью характеризовалась кора *Acer tegmentosum*, *Betula davurica* и *Vitis amurensis*: 20%, 20% и 29%, соответственно. В наибольшей степени поддается трактовке первый случай, поскольку кора *Acer tegmentosum* является идеально гладкой и очень тонкой (см. стр. 69, Рис. 25, И). Низкую продуктивность у *Betula davurica* можно было бы объяснить высокой кислотностью её коры (второй по порядку после *Pinus koraiensis*), однако у *Betula schmidtii*, имеющей схожий уровень кислотности, продуктивность составила 80%. Слабые водоудерживающие свойства также не могут объяснить наблюдаемую картину в должной мере, поскольку у *Betula lanata* и *Betula platyphylla*, обладающих даже менее трещиноватой корой (см. стр. 68, Рис. 24, Б, В), продуктивность (при той же выборке) составила 100% и 80% соответственно. Низкую продуктивность (29%) у *Vitis amurensis* можно было бы объяснить тем, что кора лозы практически гладкая, однако и здесь в качестве сравнения можно привести исследования двух североамериканских видов винограда со сравнительно похожей структурой коры: *Vitis aestivalis* Michx. и *Vitis vulpina* L. (Everhart et al., 2008). Хотя продуктивность влажных камер напрямую авторами не указана, по количеству находок (в среднем 3,5 на каждую из 222 камер для *V. aestivalis* и в среднем 3,8 на каждую из 68 камер) можно сделать косвенное заключение о том, что она, скорее всего превышала 29%.

Гладкая поверхность коры безусловно снижает привлекательность такого местообитания для миксомицетов, что неоднократно отмечалось и ранее (например, Härkönen, 1977). Однако наличие контрпримеров доказывает, что это не может быть главенствующим фактором, ограничивающим распространение кортикулоидных миксомицетов. Так, в случае с *Alnus hirsuta* и *Abies nephrolepis*, обладающих практически гладкой корой, продуктивность составила 90% и 100%, соответственно.

Из пород, исследованных на сравнительно большой выборке, относительно низкую продуктивность (60%) показал *Phellodendron amurense*. Этот результат был довольно неожиданным, поскольку кора бархата амурского глубоко трещиноватая и мягкая. Тем не менее, при невысокой продуктивности, на коре этого дерева было выявлено 15 видов миксомицетов, один из которых — *Diderma velutinum*, был описан как новый для науки и до настоящего момента нигде кроме типового местообитания обнаружен не был.

Таким образом, только лишь структура поверхности коры или её кислотность не объясняют в полной мере закономерностей распределения кортикулоидных миксомицетов и поиск и обоснование других факторов, оказывающих на него влияние, (возможно, имеющих химическую природу), требует специализированных исследований в будущем.

8.1.1. Виды миксомицетов, выявленных на разных типах коры.

Всего было проанализировано 523 влажные камеры с корой 34 видов растений из 18 семейств (см. Главу 5).

В 508 камерах (97%) спустя сутки после начала экспозиции была измерена кислотность. Общий диапазон кислотности всех субстратов составил чуть более четырех единиц: от 3,96 у *Pinus koraiensis* до 8,08 у *Chosenia arbutifolia* (Рис. 55). Наибольшей кислотностью характеризовалась кора *Pinus koraiensis*, *Betula davurica* и *Betula schmidtii* (средние значения pH = 4,20, 4,32 и 4,6, соответственно), а наименьшей — *Ulmus japonica*, *Populus maximowiczii* и *Chosenia arbutifolia* (средние значения pH = 7,23, 6,86 и 6,78, соответственно). При этом любопытно, что не все хвойные породы обладали высокой кислотностью и медианные значения pH возрастали от 4,2 у *Pinus koraiensis* (4,0–4,6, n = 25), 4,9 у *Abies nephrolepis* (4,6–5,1, n = 10), 5,2 у *Taxus cuspidata* (4,9–5,5, n = 5) и 5,3 у *Abies holophylla* (4,5–5,9, n = 60) до 6,2 у *Juniperus davurica* (6,1–6,5, n = 5). Последнее наблюдение довольно необычно, поскольку, например, для *Juniperus communis* L. из Финляндии сообщались значения кислотности от 4,0 до 5,5, характерные и для других хвойных пород (Härkönen, 1977). Стоит отметить, что опад *Juniperus davurica* имеет еще меньшую кислотность (6,7–7,4). Возможно, на кислотность опада и коры стелющегося по земле *Juniperus davurica* оказывает влияние характер материнской породы (хребет «Три Сестры», где были собраны образцы, сложен известняками). В то же время упомянутый выше автор сообщает, что при работе в Танзании у образцов *Juniperus* L. и *Cupressus* L. кислотность составляла 6,3–7,6 (Härkönen, Ukkola, 2000). Таким образом, стабильность нейтральной реакции у коры *J. davurica* желательно в будущем подтвердить новыми сборами в других районах Приморья.

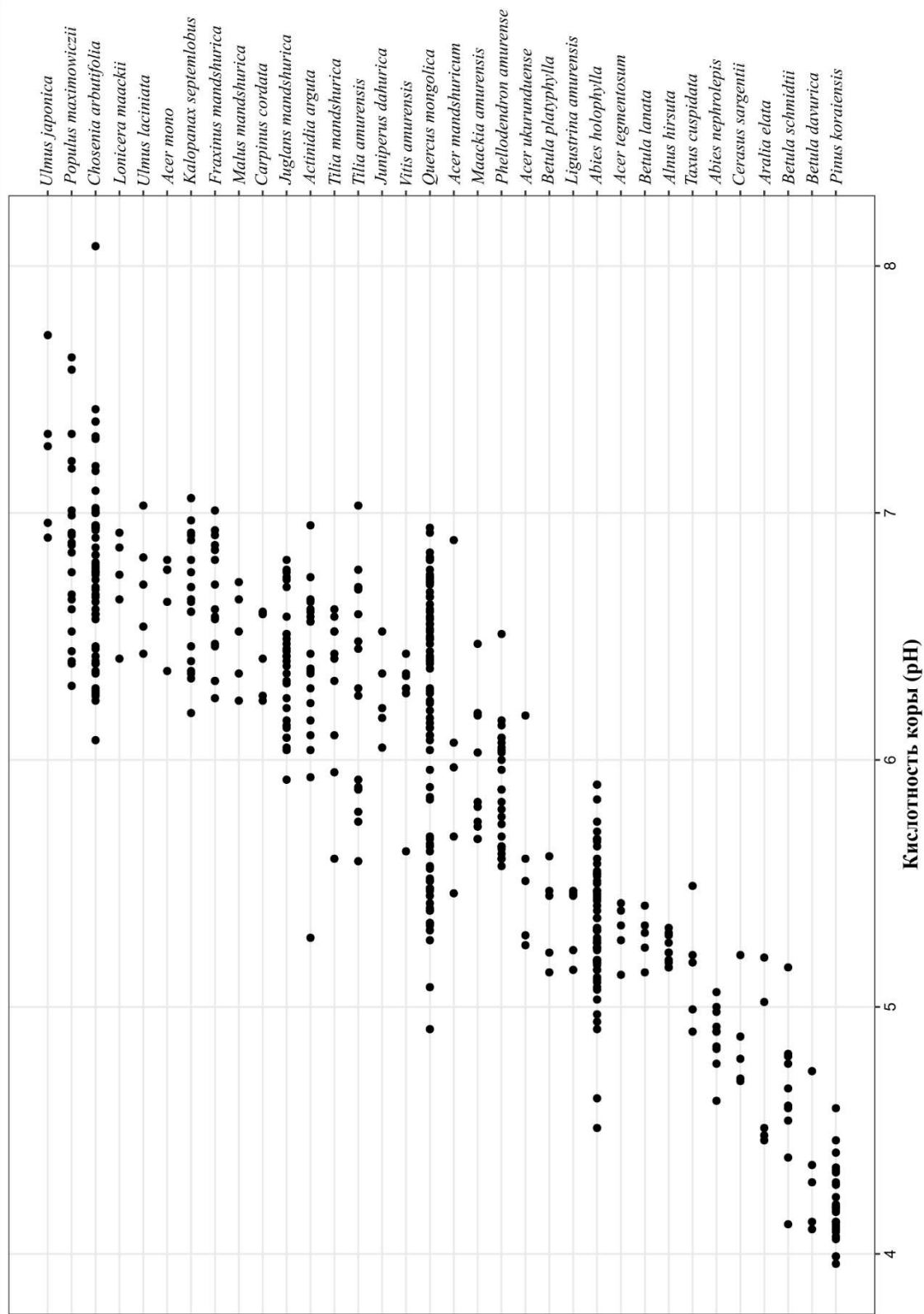


Рис. 55. Кислотность коры изученных пород деревьев, кустарников и лиан. Каждая черная точка показывает значение рН в одной влажной камере.

В Приложении №3 (см. стр. 252) приводится список видов миксомицетов, выявленных на каждом типе коры, и отдельно указываются виды, выявленные на коре только одного вида растения. Для каждого уникального вида верхним индексом указано число находок.

Уникальные виды (38 из 100) были обнаружены на 13 видах растений из 34, больше всего — на коре *Abies holophylla* (10 уникальных видов), *Pinus koraiensis* и *Quercus mongolica* (по 6 уникальных видов), меньшее число — на коре *Tilia amurensis*, *Kalopanax septemlobus* и *Populus maximowiczii* (4, 3 и 2, соответственно), и по одному уникальному виду — на коре *Acer mandshuricum*, *Actinidia arguta*, *Chosenia arbutifolia*, *Juniperus davurica*, *Ligustrina amurensis*, *Maackia amurensis* и *Phellodendron amurense* (Табл. 17).

К наиболее часто встречаемым уникальным видам относятся *Arcyria pomiformis* (17 находок), *Clastoderma pachypus* и *Paradiacheopsis fimbriata* (по 5 находок) — на коре *Abies holophylla* и *Cribraria minutissima* (10 находок), *Physarum atroviolaceum* (7 находок) и *Cribraria microcarpa* (5 находок) — на коре *Pinus koraiensis*. Из них три вида, *Clastoderma pachypus*, *Paradiacheopsis fimbriata* и *Physarum atroviolaceum* за все время исследования были найдены только на коре, что указывает на высокую степень их специализации. В частности, *Physarum atroviolaceum*, по-видимому, является очень частым видом на коре *Pinus koraiensis* и его можно узнать уже по винно-красному фанероплазмодию, который, однако, во многих случаях не формирует плодовых тел. *Cribraria minutissima*, по результатам наших исследований, не является исключительно кортикулоидным видом, однако все же большинство находок (10 из 11) были сделаны на коре *Pinus koraiensis*, причем в 7 из 10 случаев — в паре с *Cribraria confusa* (она, в свою очередь, в 86% случаев была также обнаружена на коре *Pinus koraiensis*, и лишь трижды — на коре *Abies holophylla* и *Phellodendron amurense*).

Среднее значение индекса Шеннона (α -разнообразия) для сообществ кортикулоидных миксомицетов на коре разных растений составило 1,8, достигая максимума для сообществ на коре *Populus maximowiczii* ($H = 2,7$), *Pinus koraiensis* (2,8), *Abies holophylla* (2,8), *Chosenia arbutifolia* (2,9) и *Quercus mongolica* (3,0) (Табл. 18). При этом заметной зависимости уровня разнообразия от кислотности субстрата у хорошо исследованных пород деревьев не наблюдается (Рис. 56).

Среднее значение индекса доминирования Симпсона составило 0,24. Наиболее выровненные сообщества были выявлены на коре *Pinus koraiensis*, *Juglans mandshurica*, *Populus maximowiczii* ($D = 0,09$), *Chosenia arbutifolia* и *Quercus mongolica* (0,08).

Табл. 18. Значения индекса разнообразия Шеннона (H) и индекса доминирования Симпсона (D) для сообществ на коре разных видов растений.

Вид растения	pH (медиана)	Число ВК	Число видов	Индекс Шеннона (H)	Индекс доминирования Симпсона (D)
<i>Abies holophylla</i>	5,3	60	40	2,8	0,10
<i>Abies nephrolepis</i>	4,9	10	7	1,8	0,19
<i>Acer mandshuricum</i>	6,0	5	6	1,6	0,24
<i>Acer mono</i>	6,8	5	7	1,8	0,18
<i>Acer tegmentosum</i>	5,3	5	1	0,0	1,00
<i>Acer ukurunduense</i>	5,5	5	7	1,8	0,18
<i>Actinidia arguta</i>	6,4	20	12	2,3	0,13
<i>Alnus hirsuta</i>	5,2	10	7	1,8	0,17
<i>Aralia mandshurica</i>	4,5	5	2	0,7	0,50
<i>Betula davurica</i>	4,3	5	2	0,7	0,50
<i>Betula lanata</i>	5,3	5	9	2,1	0,12
<i>Betula platyphylla</i>	5,5	5	4	1,3	0,31
<i>Betula schmidtii</i>	4,6	10	7	1,5	0,31
<i>Carpinus cordata</i>	6,4	5	2	0,6	0,56
<i>Cerasus sargentii</i>	4,8	5	5	1,5	0,22
<i>Chosenia arbutifolia</i>	6,8	55	27	2,9	0,08
<i>Fraxinus mandshurica</i>	6,6	15	12	2,2	0,14
<i>Juglans mandshurica</i>	6,4	30	21	2,7	0,09
<i>Juniperus davurica</i>	6,2	5	5	1,5	0,23
<i>Kalopanax septemlobus</i>	6,7	20	16	2,4	0,13
<i>Ligustrina amurensis</i>	5,5	5	3	1,1	0,33
<i>Lonicera maackii</i>	6,8	5	5	1,5	0,23
<i>Maackia amurensis</i>	5,8	10	6	1,6	0,22
<i>Malus mandshurica</i>	6,5	5	2	0,5	0,68
<i>Phellodendron amurense</i>	5,9	30	15	2,5	0,11
<i>Pinus koraiensis</i>	4,2	30	26	2,8	0,09
<i>Populus maximowiczii</i>	6,9	21	21	2,7	0,09
<i>Quercus mongolica</i>	6,3	85	40	3,0	0,08
<i>Taxus cuspidata</i>	5,2	5	6	1,7	0,21
<i>Tilia amurensis</i>	6,3	15	16	2,6	0,09
<i>Tilia mandshurica</i>	6,4	10	11	2,2	0,13
<i>Ulmus japonica</i>	7,3	5	7	1,8	0,19
<i>Ulmus laciniata</i>	6,7	5	4	1,4	0,27
<i>Vitis amurensis</i>	6,3	7	5	1,6	0,20

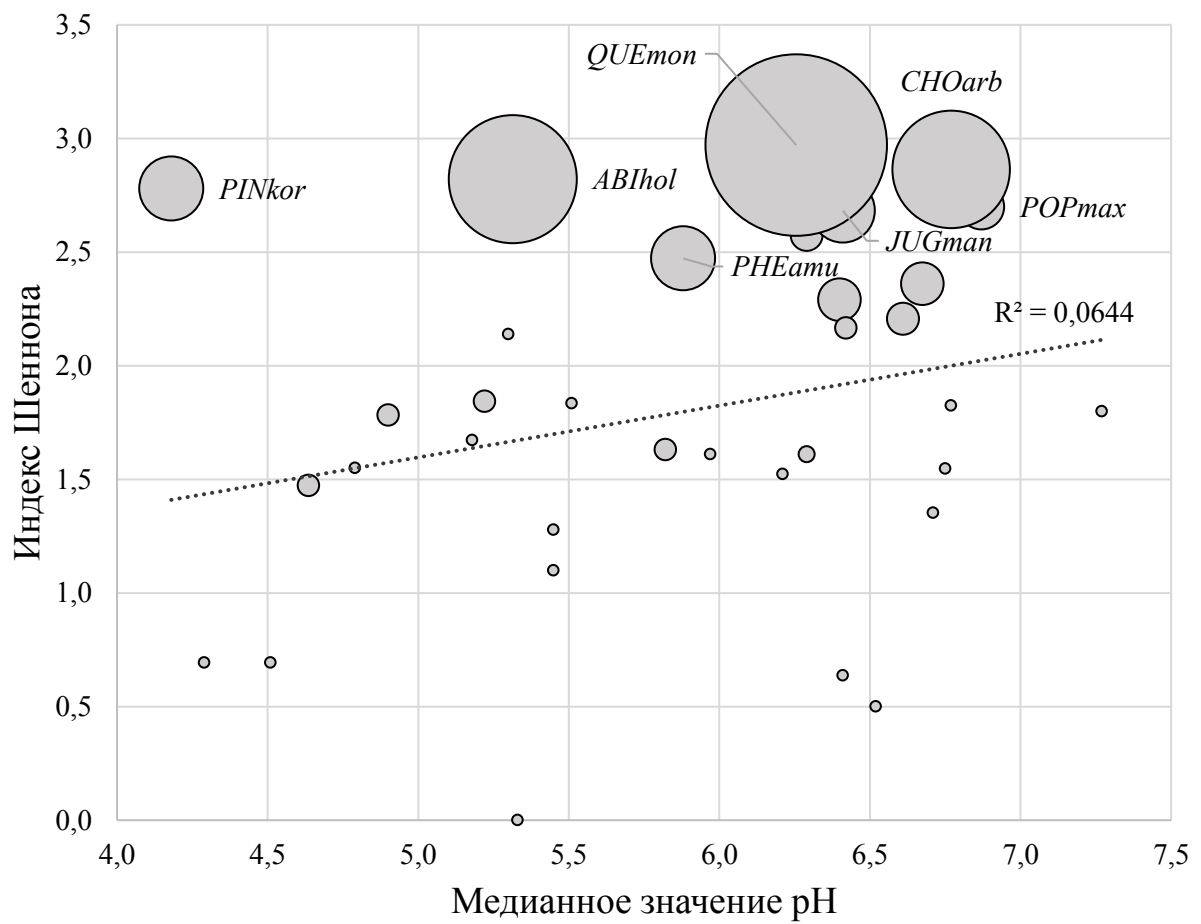


Рис. 56. Зависимость индекса разнообразия Шеннона (H) от медианного значения кислотности субстрата. Размер маркера пропорционален числу исследованных влажных камер с каждым видом коры.

8.1.2. Кислотность субстрата как фактор, влияющий на видовое богатство и таксономическую структуру кортикулоидных миксомицетов.

Согласно многочисленным наблюдениям, кислотность субстрата, в частности коры, оказывает заметное влияние как на обилие миксомицетов, так и на их таксономический состав (Stephenson, 1989, Novozhilov et al., 2022).

При исследовании кортикулоидных миксомицетов в заповеднике «Кедровая Падь» было проанализировано 523 влажных камеры с фрагментами коры 34 пород живых деревьев, кустарников и лиан. Для 508 камер была замерена кислотность субстрата (рН), варьирующая в пределах от 3,96 до 8,08 единиц (Рис. 57).

В результате анализа видового богатства миксомицетов в разных диапазонах кислотности были получены следующие данные:

рН: < 4,5. 32 ВК, 18 выявленных видов:

Arcyria cinerea, *Clastoderma debaryanum*, *Comatricha elegans*, *C. ellae*, *C. laxa*, *Cribraria confusa*, *C. microcarpa*, *C. minutissima*, *Echinostelium minutum*, *Hemitrichia minor*, *Licea kleistobolus*, *L. operculata*, *L. parasitica*, *Lycogala* sp., *Paradiacheopsis rigida*, *Physarum atroviolaceum*, *P. oblatum*, *Stemonitopsis hyperopta*.

рН: 4,5–5,0. 31 ВК, 20 выявленных видов:

Arcyria cinerea, *A. pomiformis*, *Calomyxa metallica*, *Clastoderma debaryanum*, *C. pachypus*, *Colloderma oculatum*, *Comatricha elegans*, *C. laxa*, *Diderma saundersii*, *Echinostelium minutum*, *Hemitrichia minor*, *Licea castanea*, *L. operculata*, *L. parasitica*, *Paradiacheopsis rigida*, *Physarum flavicomum*, *P. oblatum*, *S. aequalis*, *Trichia armillata*, *T. crateriformis*.

рН: 5,0–5,5. 95 ВК, 52 выявленных вида:

Arcyria cinerea, *A. pomiformis*, *Calomyxa metallica*, *Ceratiomyxa fruticulosa*, *Clastoderma debaryanum*, *C. pachypus*, *Collaria arcyrionema*, *Colloderma oculatum*, *Comatricha elegans*, *C. nigra*, *C. tenerrima*, *Cribraria confusa*, *C. violacea*, *Diderma chondrioderma*, *D. donkii*, *D. effusum*, *D. saundersii*, *D. sp.*, *Echinostelium minutum*, *Hemitrichia minor*, *H. serpula*, *Licea biforis*, *L. craterioides*, *L. kleistobolus*, *L. mariae*, *L. operculata*, *L. parasitica*, *L. pusilla*, *L. pygmaea*, *Macbrideola scintillans*, *Paradiacheopsis cribrata*, *P. fimbriata*, *P. rigida*, *Perichaena corticalis*, *P. quadrata*, *Physarum aeneum*, *P. album*, *P. cinereum*, *P. flavicomum*, *P. lakhanpalii*, *P. notabile*, *P. oblatum*, *Stemonaria irregularis*, *S. rufipes*, *Stemonitis marjana*, *S. mussooriensis*, *Stemonitopsis aequalis*, *S. amoena*, *S. gracilis*, *S. subcaespitosa*, *Trichia acetocorticola*, *T. armillata*.

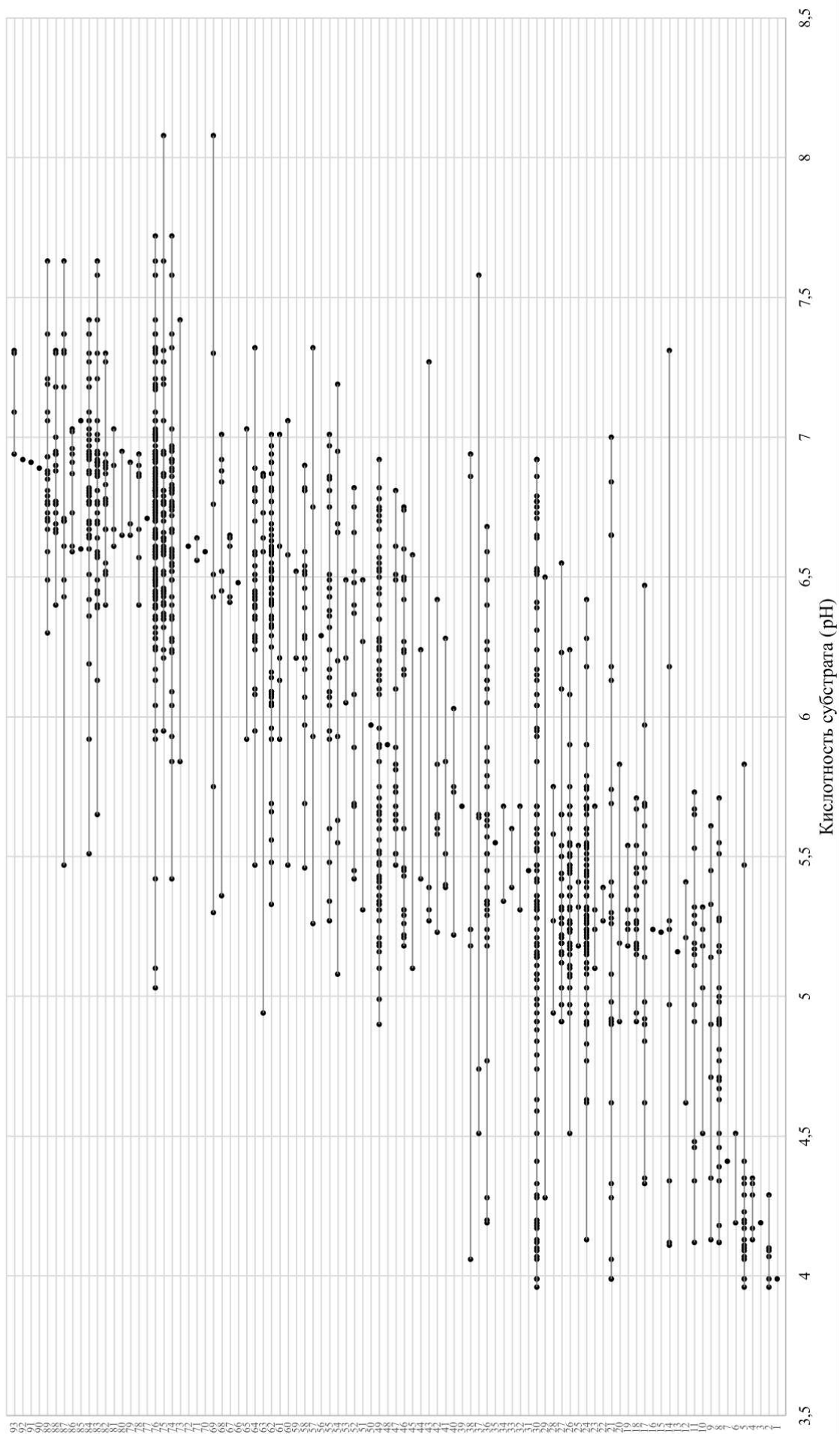


Рис. 57. Кислотность образцов коры, на которых методом влажных камер были обнаружены миксомицеты. Закодированные названия видов см. в Табл. 19.

Табл. 19. Легенда к рисунку 57.

1 — *Stemonitopsis hyperopta*, 2 — *Cribraria minutissima*, 3 — *Cribraria microcarpa*, 4 — *Physarum atroviolaceum*, 5 — *Cribraria confusa*, 6 — *Comatricha laxa*, 7 — *Lycogala* sp., 8 — *Echinostelium minutum*, 9 — *Physarum oblatum*, 10 — *Clastoderma pachypus*, 11 — *Clastoderma debaryanum*, 12 — *Colloderma oculatum*, 13 — *Trichia acetocorticola*, 14 — *Comatricha elegans*, 15 — *Licea craterioides*, 16 — *Stemonitis marjana*, 17 — *Licea parasitica*, 18 — *Arcyria pomiformis*, 19 — *Paradiacheopsis fimbriata*, 20 — *Physarum flavicomum*, 21 — *Paradiacheopsis rigida*, 22 — *Comatricha nigra*, 23 — *Licea pygmaea*, 24 — *Licea operculata*, 25 — *Licea pusilla*, 26 — *Trichia armillata*, 27 — *Diderma saundersii*, 28 — *Stemonitopsis aequalis*, 29 — *Comatricha ellae*, 30 — *Arcyria cinerea*, 31 — *Stemonaria irregularis*, 32 — *Ceratiomyxa fruticulosa*, 33 — *Stemonitopsis gracilis*, 34 — *Stemonitis mussooriensis*, 35 — *Arcyria insignis*, 36 — *Hemitrichia minor*, 37 — *Trichia crateriformis*, 38 — *Licea kleistobolus*, 39 — *Arcyria versicolor*, 40 — *Physarum album*, 41 — *Diderma donkii*, 42 — *Paradiacheopsis cribrata*, 43 — *Physarum cinereum*, 44 — *Stemonitopsis subcaespitosa*, 45 — *Physarum aeneum*, 46 — *Diderma effusum*, 47 — *Diderma chondrioderma*, 48 — *Badhamia nitens*, 49 — *Calomyxa metallica*, 50 — *Physarum melleum*, 51 — *Licea mariae*, 52 — *Collaria arcyrionema*, 53 — *Diderma rugosum*, 54 — *Hemitrichia serpula*, 55 — *Physarum lakhanpalii*, 56 — *Physarum bogoriense*, 57 — *Stemonitopsis amoena*, 58 — *Diderma* sp., 59 — *Trichia flavicoma*, 60 — *Stemonaria rufipes*, 61 — *Hemitrichia abietina*, 62 — *Macbrideola scintillans*, 63 — *Licea castanea*, 64 — *Physarum notabile*, 65 — *Arcyria denudata*, 66 — *Physarum auriscalpium*, 67 — *Perichaena depressa*, 68 — *Comatricha tenerrima*, 69 — *Licea biforis*, 70 — *Licea poculiformis*, 71 — *Didymium clavus*, 72 — *Licea denudescens*, 73 — *Licea pedicellata*, 74 — *Perichaena corticalis*, 75 — *Ophiotheca chrysosperma*, 76 — *Cribraria violacea*, 77 — *Oligonema favogineum*, 78 — *Licea atricapilla*, 79 — *Didymium minus*, 80 — *Perichaena liceoides*, 81 — *Hemitrichia pardina*, 82 — *Licea rugosa*, 83 — *Macbrideola cornea*, 84 — *Trichia titanica*, 85 — *Physarum decipiens*, 86 — *Physarum compressum*, 87 — *Perichaena quadrata*, 88 — *Licea pseudoconica*, 89 — *Licea synchronospora*, 90 — *Stemonaria minuta*, 91 — *Physarum gravidum*, 92 — *Physarum hongkongense*, 93 — *Licea belmontiana*.

pH: 5,5–6,0. 69 ВК, 47 выявленных видов:

Arcyria cinerea, *A. denudata*, *A. insignis*, *A. pomiformis*, *A. versicolor*, *Badhamia nitens*, *Calomyxa metallica*, *Ceratiomyxa fruticulosa*, *Clastoderma debaryanum*, *Collaria arcyrionema*, *Cribraria confusa*, *C. violacea*, *Diderma chondrioderma*, *D. donkii*, *D. effusum*, *D. saundersii*, *D. sp.*, *Echinostelium minutum*, *Hemitrichia abietina*, *H. minor*, *H. serpula*, *Licea biforis*, *L. operculata*, *L. parasitica*, *L. pedicellata*, *L. pusilla*, *L. pygmaea*, *Macbrideola cornea*, *M. scintillans*, *Ophiotheca chrysosperma*, *Paradiacheopsis cribrata*, *P. fimbriata*, *P. rigida*, *Perichaena corticalis*, *Physarum album*, *P. flavicomum*, *P. lakhanpalii*, *P. melleum*, *P. notabile*, *P. oblatum*, *Stemonitis mussooriensis*, *Stemonitopsis aequalis*, *S. amoena*, *S. gracilis*, *Trichia armillata*, *T. crateriformis*, *T. titanica*.

pH: 6,0–6,5. 123 ВК, 41 выявленный вид:

Arcyria cinerea, *Calomyxa metallica*, *Collaria arcyrionema*, *Comatricha elegans*, *C. ellae*, *C. tenerrima*, *Cribraria violacea*, *Diderma chondrioderma*, *D. donkii*, *D. effusum*, *D. rugosum*, *D. saundersii*, *D. sp.*, *Hemitrichia abietina*, *H. minor*, *H. serpula*, *Licea atricapilla*, *L. biforis*, *L. mariae*, *L. operculata*, *L. parasitica*, *L. pseudoconica*, *L. rugosa*, *L. synchronospora*, *Macbrideola cornea*,

M. scintillans, *Ophiotheca chrysosperma*, *Paradiacheopsis cribrata*, *P. rigida*, *Perichaena corticalis*, *P. depressa*, *P. quadrata*, *Physarum album*, *P. auriscalpium*, *P. bogoriense*, *P. lakhanpalii*, *P. notabile*, *Stemonitopsis subcaespitosa*, *Trichia armillata*, *T. flavicoma*, *T. titanica*.

pH: 6,5–7,0. 137 ВК, 47 выявленных видов:

Arcyria cinerea, *Calomyxa metallica*, *Collaria arcyrionema*, *C. ellae*, *C. tenerrima*, *Cribraria violacea*, *Diderma chondrioderma*, *D. effusum*, *D. saundersii*, *D. sp.*, *Didymium clavus*, *D. minus*, *Hemitrichia abietina*, *H. minor*, *H. pardina*, *H. serpula*, *Licea atricapilla*, *L. belmontiana*, *L. biforis*, *L. castanea*, *L. denudescens*, *L. kleistobolus*, *L. poculiformis*, *L. pseudoconica*, *L. rugosa*, *L. synchronospora*, *Macbrideola cornea*, *M. scintillans*, *Oligonema favogineum*, *Ophiotheca chrysosperma*, *Paradiacheopsis rigida*, *Perichaena corticalis*, *P. depressa*, *P. liceoides*, *P. quadrata*, *Physarum aeneum*, *P. compressum*, *P. decipiens*, *P. gravidum*, *P. hongkongense*, *P. lakhanpalii*, *P. notabile*, *Stemonaria minuta*, *S. rufipes*, *Stemonitopsis amoena*, *Trichia flavicoma*, *T. titanica*.

pH: 7,0–7,5. 23 ВК, 27 выявленных видов:

Arcyria denudata, *Comatricha elegans*, *C. tenerrima*, *Cribraria violacea*, *Hemitrichia abietina*, *H. pardina*, *H. serpula*, *Licea belmontiana*, *L. biforis*, *L. pedicellata*, *L. pseudoconica*, *L. rugosa*, *L. synchronospora*, *Macbrideola cornea*, *M. scintillans*, *Ophiotheca chrysosperma*, *Paradiacheopsis rigida*, *Perichaena corticalis*, *P. quadrata*, *Physarum cinereum*, *P. compressum*, *P. decipiens*, *P. lakhanpalii*, *P. notabile*, *Stemonaria rufipes*, *Stemonitopsis amoena*, *Trichia titanica*.

pH: > 7,5. 4 ВК, 8 выявленных видов:

Cribraria violacea, *Licea biforis*, *L. synchronospora*, *Macbrideola cornea*, *Ophiotheca chrysosperma*, *Perichaena corticalis*, *P. quadrata*, *Trichia crateriformis*.

Представленные данные показывают, что на изученной территории наибольшим видовым богатством миксомицетов характеризуются субстраты с pH от 5 до 7, а при его снижении или повышении оно ощутимо снижается (Рис. 58). Эти наблюдения не совпадают с опубликованными ранее данными о том, что повышение pH положительно коррелирует с видовым разнообразием (Novozhilov et al., 2022), однако стоит отметить, что среди изученных нами субстратов было всего четыре образца, кислотность которых превышала 7,5 единиц, а сильно основных субстратов с кислотностью 8,7–10,4, встречающихся в условиях пустынь (Blackwell, Gilbertson, 1984), не было вовсе.

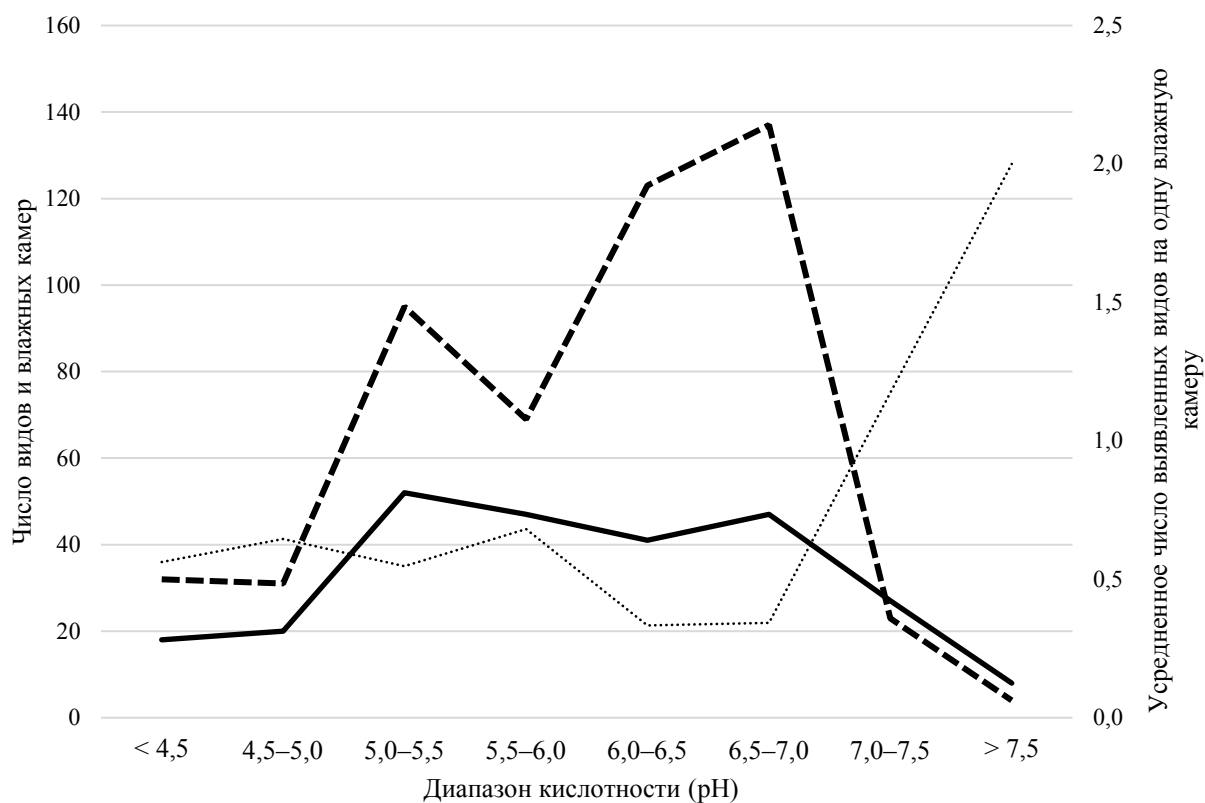


Рис. 58. Зависимость видового богатства кортикулоидных миксомицетов от кислотности коры (pH). Сплошной линией показано число выявленных видов, пунктирной — число проанализированных влажных камер с соответствующей кислотностью, тонкой пунктирной — их отношение.

Известно также, что изменение кислотности по-разному влияет на видовое богатство миксомицетов из разных таксономических групп. Сообщается, что представители порядков Physarales адаптированы к нейтральным или основным субстратам, тогда как представители Stemonitidales и Cribrariales напротив, предпочитают более кислые условия (Novozhilov et al., 2022). Относительно адаптаций Trichiales и Liceales существуют разные точки зрения: некоторые авторы отмечают, что представители Trichiales предпочитают менее кислые условия, а Liceales — приспособлены к широкому спектру условий (Stephenson, 1989), тогда как другие считают, что за исключением рода *Perichaena* высокие значения pH негативно сказываются на видовом богатстве и Trichiales, и Liceales (Novozhilov et al., 2022).

Мы проанализировали влияние кислотности коры на абсолютное и относительное видовое богатство разных порядков кортикулоидных миксомицетов (Рис. 60, 61).

В порядке Physarales наибольшее видовое богатство (12–14 видов) было отмечено в диапазоне pH от 5,0 до 7,5, а при меньших и больших значениях оно резко снижалось. Доля участия представителей Physarales возрастала по мере увеличения значения pH вплоть до 7,0

(особенно резко — в диапазоне с 4,0 до 5,0), однако при более основных значениях вновь ощутимо снижалась.

В порядке Stemonitidales наибольшее видовое богатство (15 видов) было отмечено в диапазоне рН от 5,0 до 5,5. В более кислых условиях оно резко падало до 4–5 видов. При этом из-за экстремальных условий и высокой специфичности сообщества на коре с рН <4,5 доля участия Stemonitidales, насчитывающего всего 5 видов, была наибольшей среди всех порядков и достигала 28%. В целом доля Stemonitidales была наиболее высокой в кислых и умеренно кислых условиях, постепенно снижаясь при повышении основности, за исключением диапазона рН от 7,0 до 7,5, где она достигала 26%.

В порядке Trichiales наибольшее видовое богатство (по 14 видов) было отмечено в диапазонах рН от 5,5 до 6,0 и от 6,5 до 7,0, а при меньших и больших значениях постепенно снижалось. Доля участия представителей Trichiales в большинстве диапазонов рН была примерно равной 30%, обнаруживая заметное снижение лишь на кислых и умеренно кислых субстратах. На наиболее основных субстратах, доступных в исследовании, 4 из 8 видов относились к этому порядку и таким образом его доля достигала 50%.

В порядке Liceales наибольшее видовое богатство (10 видов) было отмечено в диапазоне рН от 6,5 до 7,0, а при повышении кислотности оно постепенно снижалось до 3 видов на коре с рН <4,5. Изменение относительного участия Liceales при изменении кислотности не является линейным: в диапазоне рН от 4,0 до 6,0 оно снижается с 17% до 13%, тогда как в диапазоне от рН 6,0 до 7,5 и более — растет с 20% до 25%. Последнее, на наш взгляд, объясняется наличием узкоспециализированных видов, не встречающихся при рН <6,0 (Рис. 59).

В порядке Cribrariales было отмечено всего 4 вида, из которых три (*C. confusa*, *C. microcarpa* и *C. minutissima*) были преимущественно найдены на коре *Pinus koraiensis*, характеризующейся наибольшей кислотностью среди всех изученных видов растений. Четвертый вид: *C. violacea*, напротив, был найден преимущественно (хотя и не исключительно) на коре лиственных пород в диапазоне кислотности с 5,0 до 7,7, со средним значением 6,7 (Рис. 57, код вида: 76).

Порядки Clastodermatales, Echinosteliales, Reticulariales и Ceratiomyxales представлены всего пятью видами: *Clastoderma debaryanum*, *C. pachypus*, *Echinostelium minutum*, *Lycogala* sp. и *Ceratiomyxa fruticulosa*, и в силу малочисленности не оказывают заметного влияния на сообщество кортикулоидных миксомицетов (их доля колеблется от 1% до 6–10%). Обнаружение представителей порядков Reticulariales и Ceratiomyxales на коре является необычным само по себе, особенно в первом случае. Род *Lycogala* практически всегда формирует плодовые тела на

гнилой древесине и известно лишь несколько случаев их обнаружения методом влажных камер на коре живых деревьев. Причем если в нашем случае оба образца *Lycogala* sp. были обнаружены на коре *Pinus koraiensis* (кислотность в одном случае не замерялась, а во втором была равна 4,4), то в Северной Америке *Lycogala epidendrum* [sensu lato] была трижды найдена на коре лианы *Aristolochia macrophylla* Lam. (pH = 6,7–7,7) (Coelho, Stephenson, 2012). Кроме того, в Северной Америке единожды на коре *Castanea dentata* (Marshall) Borkh. (Stephenson, 1989) и дважды на коре неназванного дерева (Everhart, Keller, 2008) была обнаружена *Lycogala epidendrum* [sensu lato] и в Южной Америке, также на коре неназванного дерева была обнаружена *Lycogala exiguum* [sensu lato] (Barbosa et al., 2016). К сожалению, в этих публикациях кислотность субстратов не была указана. Тем не менее, если все эти находки не являются случайными, можно предполагать наличие целой группы редких строго кортикулоидных видов *Lycogala* с мелкими спорокарпами.

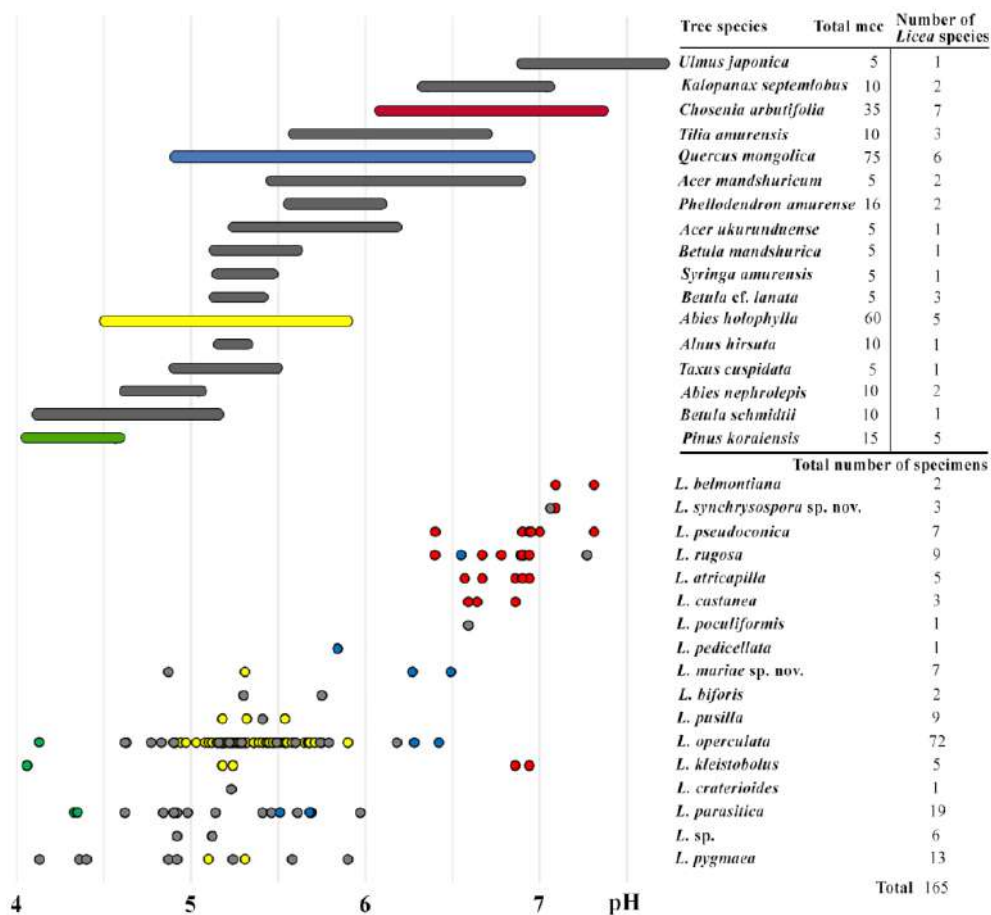


Рис. 59. Кислотность субстратов, на которых были отмечены виды рода *Licea* (Bortnikov et al., 2022, fig. 21). Цветом выделены диапазоны кислотности коры пород деревьев, на которых было выявлено не менее трех видов *Licea*. При составлении графика использованы только данные, полученные по результатам полевого сезона 2017 года.

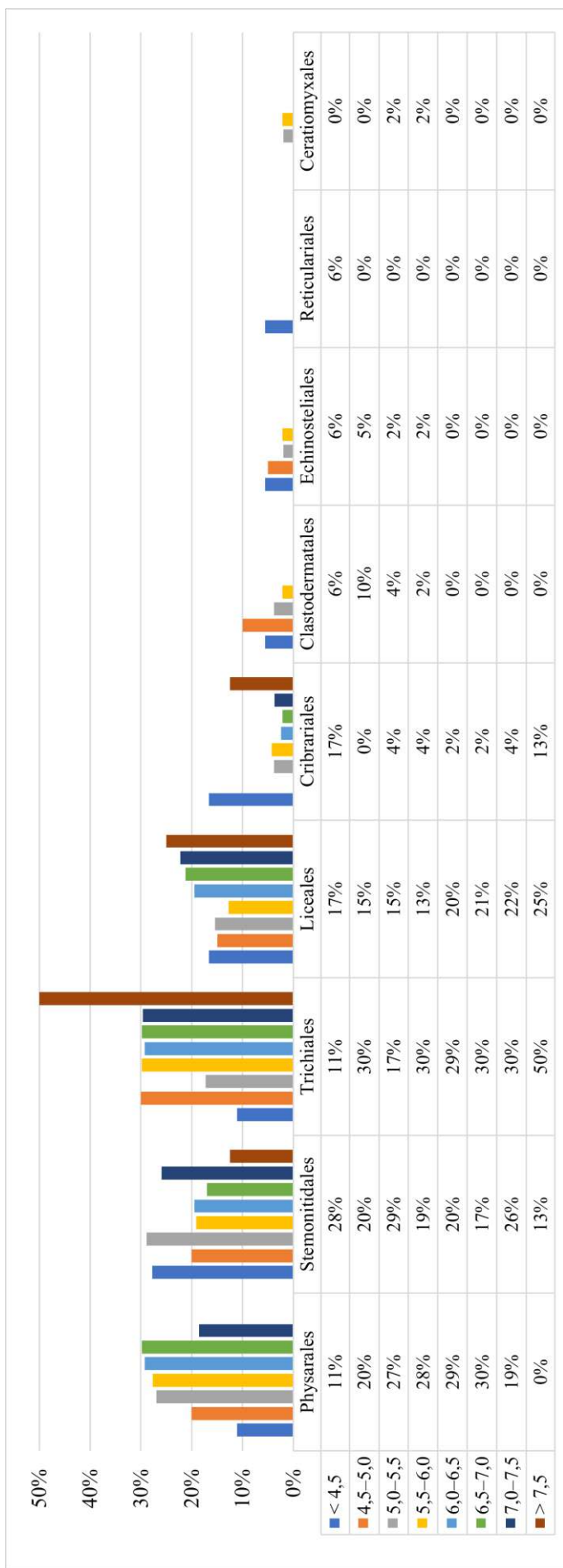


Рис. 60. Относительное участие представителей разных порядков миксомицетов в сообществах на коре с разной кислотностью.

pH	Physarales	Stemonitidales	Trichiales	Liceales	Cribrariales	Clastodermatales	Echinosteliales	Reticulariales	Ceratiomyxales
< 4,5	2	5	2	3	3	1	1	1	–
4,5–5,0	4	4	6	3	–	2	1	–	–
5,0–5,5	14	15	9	8	2	2	1	–	1
5,5–6,0	13	9	14	6	2	1	1	–	1
6,0–6,5	12	8	12	8	1	–	–	–	–
6,5–7,0	14	8	14	10	1	–	–	–	–
7,0–7,5	5	7	8	6	1	–	–	–	–
> 7,5	0	1	4	2	1	–	–	–	–

Рис. 61. Абсолютное видовая насыщенность разных порядков миксомицетов на субстратах с разной кислотностью

8.1.3. Кислотность субстрата как фактор, ограничивающий экологическую нишу кортикулоидных миксомицетов.

Известно, что среди кортикулоидных миксомицетов есть виды, специализирующиеся на субстратах с определенной кислотностью (низкой, средней или высокой), а также виды-генералисты с широкой экологической нишей и виды-оппортунисты, обычно обитающие в почве, на опаде или древесине и лишь изредка встречаемые на коре живых растений (Everhart et al., 2008). Предполагается также, что у строго кортикулоидных видов диапазон толерантности к кислотности субстрата уже, чем у видов, обычно обитающих на древесине (Novozhilov et al., 1999).

В то же время, практически не уделяется внимания установлению соотношения высоко- и низкоспециализированных кортикулоидных видов, обитающих на субстратах с узким и широким диапазоном pH, соответственно.

При анализе субстратных предпочтений 100 кортикулоидных видов, выявленных методом влажных камер в «Кедровой Пади», за оптимальный диапазон pH было принято среднеквадратическое отклонение, умноженное на два (Рис. 62, Табл. 20).

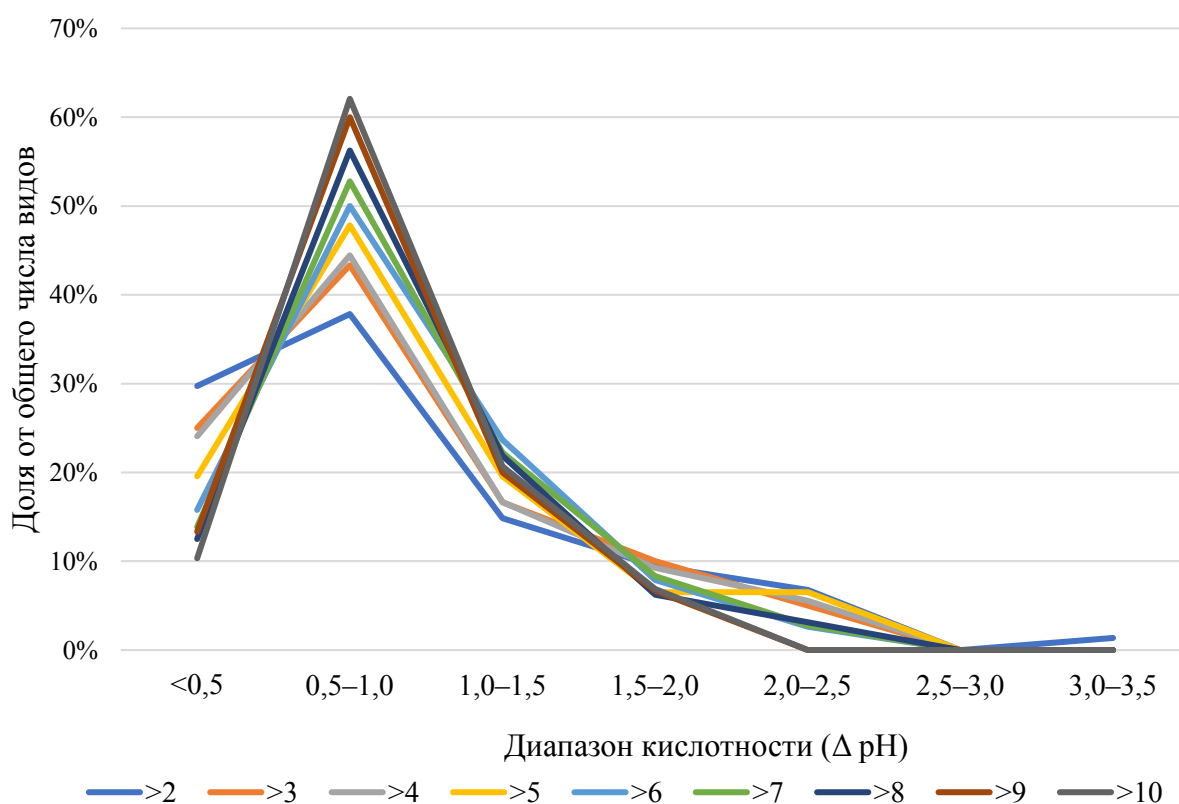


Рис. 62. Распределение кортикулоидных видов по ширине экологической ниши (оптимального диапазона кислотности, 2SD) при выборке таксонов с разным числом находок.

Было выявлено, что большинство кортикулоидных видов имеет весьма узкий диапазон кислотности, оптимальный для обитания, причем при ужесточении выборки таксонов (от не менее чем двух находок до не менее чем десяти находок), отсекающем случайные наблюдения, доля узко специализированных видов (с оптимальным диапазоном рН менее 0,5 единиц) неизменно падает, но доля специализированных видов ($\Delta\text{pH} = 0,5-1,0$), напротив, возрастает, а их сумма сохраняется на уровне 68–72% от общего числа видов. Доля же видов, стабильно встречающихся в диапазоне рН более двух единиц (при максимальном диапазоне исследованных субстратов чуть более четырех единиц) является низкой и не превышает 8%.

При использовании для оценки ширины экологической ниши не оптимального, а максимально наблюдаемого диапазона кислотности, наблюдается значительное смещение пропорций в сторону слабо специализированных видов ($\Delta\text{pH} = 1,5-2,5$), доля которых достигает 66% при выборке таксонов с десятью и более находками. Однако, на наш взгляд, использовать максимальный диапазон не стоит по нескольким причинам: во-первых, в него могут попадать случайные технические ошибки измерения рН, во-вторых, на него могут влиять редкие находки какого-либо таксона в неоптимальных для него условиях, где он обитает на границе своей ниши, в-третьих, он никак не учитывает частоту обнаружения таксона на субстрате с определенным значением кислотности.

Виды кортикулоидных миксомицетов, обитающих в широком диапазоне кислотности, вызывают особый интерес. Например, *Arcyria cinerea* (один из самых широко распространенных видов миксомицетов в мире), в заповеднике «Кедровая Падь» отмечен как кортикулоидный и встречается на коре 17 разных деревьев, кустарников и лиан в диапазоне рН от 3,96 до 6,92 ($\Delta\text{pH}_{\text{max}} = 2,96$) с оптимальным диапазоном в 1,67 единицы. Однако исследования последних лет, посвященные таксономическим ревизиям комплексов видов *Tubifera ferruginosa* (Leontyev et al., 2015), *Lycogala epidendrum* (Leontyev et al., 2023) и *Trichia botrytis* (Bortnikov et al., 2023) позволяют допускать, что и вариабельный вид *Arcyria cinerea* может в действительности включать большое количество неописанных пока таксонов, и дальнейшие исследования значительно сократят количество истинных генералистов среди кортикулоидных видов миксомицетов.

В упомянутой выше работе, посвященной комплексу видов *Trichia botrytis*, нами было продемонстрировано, что исследованные кортикулоидные морфотипы *Trichia*, поверхностно схожие на первый взгляд, в действительности относятся к четырем разным новым для науки видам: *T. acetocorticola*, *T. armillata*, *T. pinicola* и *T. titanica*. При этом каждый вид предпочитает субстрат с определенным уровнем кислотности: близкородственные виды *T. acetocorticola* и *T. pinicola* были выявлены на коре с рН 4–5, *T. armillata* — на коре с медианным рН = 5,4, а *T. titanica*

— на коре с медианным рН = 6,9. Причем *T. acetocorticola* и *T. armillata* были обнаружены на коре как хвойных, так и лиственных пород деревьев, что говорит о том, что по меньшей мере для этих таксонов кислотность коры является более важным фактором, влияющим на их распространение, нежели источник происхождения субстрата. *Trichia armillata* и *T. titanica* являются довольно распространенными в заповеднике «Кедровая Падь» и большое количество наблюдений позволяет достоверно оценить уровень их субстратных предпочтений: *T. armillata* была найдена на коре с рН = 4,51–6,24 (Δ рН = 1,73, оптимальный диапазон: 0,62 единицы), а *T. titanica* — на коре с рН = 5,51–7,42 (Δ рН = 1,91, оптимальный диапазон: 0,75 единицы).

Этот пример подтверждает, что кислотность субстрата является обязательной для измерения величиной, и ей стоит уделять внимание не только в экологических, но и в таксономических исследованиях кортикулоидных миксомицетов.

Табл. 20. Предпочтительный (2SD) и максимальный диапазоны кислотности, в которых обитали выявленные виды кортикулоидных миксомицетов. Приведены разные наборы данных, полученные при ужесточении требований к выборке.

Количество образцов	Предпочтительный диапазон рН						
	<0,5	0,5-1,0	1,0-1,5	1,5-2,0	2,0-2,5	2,5-3,0	3,0-3,5
>2	30%	38%	15%	9%	7%	0%	1%
>3	25%	43%	17%	10%	5%	0%	0%
>4	24%	44%	17%	9%	6%	0%	0%
>5	20%	48%	20%	7%	7%	0%	0%
>6	16%	50%	24%	8%	3%	0%	0%
>7	14%	53%	22%	8%	3%	0%	0%
>8	13%	56%	22%	6%	3%	0%	0%
>9	13%	60%	20%	7%	0%	0%	0%
>10	10%	62%	21%	7%	0%	0%	0%

Количество образцов	Максимальный диапазон рН						
	<0,5	0,5-1,0	1,0-1,5	1,5-2,0	2,0-2,5	2,5-3,0	3,0-3,5
>2	26%	16%	14%	22%	15%	5%	4%
>3	17%	18%	13%	25%	17%	7%	5%
>4	15%	17%	13%	26%	19%	7%	6%
>5	11%	13%	15%	28%	17%	9%	7%
>6	5%	11%	16%	34%	21%	8%	5%
>7	3%	11%	17%	33%	22%	8%	6%
>8	3%	9%	16%	34%	25%	6%	6%
>9	3%	10%	13%	37%	27%	7%	3%
>10	0%	10%	14%	38%	28%	7%	3%

Если же рассматривать субстратные предпочтения специализированных видов с оптимальным диапазоном рН не более единицы, то видно, наибольшее их количество (35–38%) обитает на субстратах с рН = 6,5–7,0, а доля видов, обитающих при кислотности от 6,0 до 7,0 доходит до 55–62% (Рис. 63).

Представленные данные могут быть использованы при планировании новых исследований в других регионах со схожими условиями: для наиболее полного выявления разнообразия кортикулоидных миксомицетов следует уделить особое внимание поиску и тщательному изучению видов растений с низкой кислотностью коры.

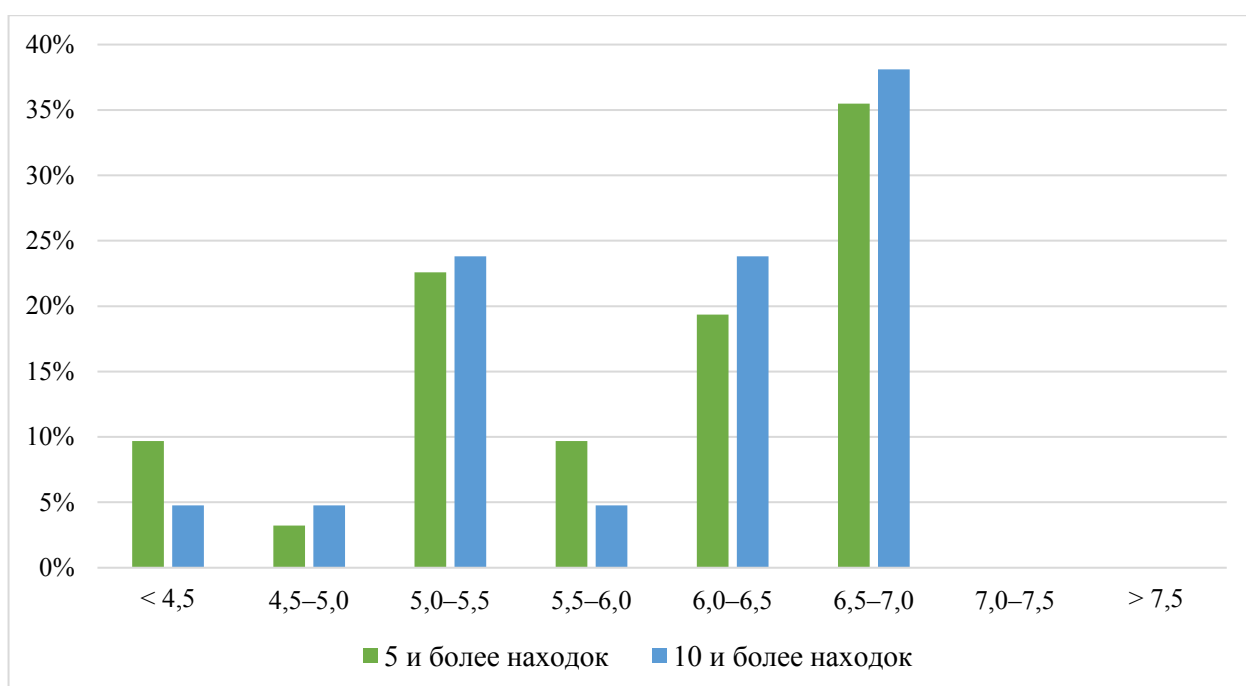


Рис. 63. Оптимальная кислотность субстрата для узкоспециализированных видов.

8.2. Ксилобионтные и подстилочные миксомицеты из влажных камер.

В ходе исследования осуществили постановку влажных камер с наземным опадом (141 шт.) и гнилой древесиной (55 шт.), на которых было выявлено 100 образцов 29 видов и 65 образцов 20 видов миксомицетов, соответственно.

По продуктивности образования спороношений (или хотя бы плазмодиев и их следов), влажные камеры с опадом и древесиной значительно уступают влажным камерам с образцами коры живых деревьев (Табл. 21). Также эти субстраты имеют заметно меньший диапазон кислотности, снижающийся в ряду: кора живых растений — наземный опад — гнилая древесина от 4,12 до 3,06 и 2,29 (и до всего лишь 1,50 в случае с древесиной хвойных пород). Такое сужение экологической ниши может служить одним из объяснений снижения видового разнообразия миксомицетов в том же ряду, даже с учетом серьезных различий в выборке.

Во влажных камерах с наземным опадом кислотность варьировала от 4,36 до 7,42, при этом основность среды подстилки возрастала в ряду: горные широколиственные леса — горные смешанные леса — долинные широколиственные леса. Наиболее основным был опад в кустарниковом сообществе *Juniperus davurica*, что, как было отмечено ранее, возможно связано с характером подстилающих материнских горных пород в этой растительной формации (Рис. 64).

Во влажных камерах с гнилой древесиной кислотность варьировала от 4,13 до 6,42, причем у хвойной древесины диапазон кислотности был в полтора раза меньше, чем у лиственной древесины (Табл. 21). Примерно так же соотносится и число выявленных видов миксомицетов на хвойной и лиственной древесине (11 и 16, соответственно). В среднем же основность древесины возрастала в ряду: горные широколиственные леса — горные смешанные леса — долинные широколиственные леса, как и в случае с опадом (Рис. 65).

Табл. 21. Продуктивность метода влажных камер (ВК) при исследовании разных субстратных комплексов миксомицетов и показатели их кислотности.

Тип субстрата	Число ВК	% "положительных" ВК	Кислотность субстрата			
			pH min	pH max	ΔpH	
Кора живых деревьев	523	89%	3,96	8,08	4,12	
Наземный опад	141	71%	4,36	7,42	3,06	
Гнилая древесина	55	67%	4,13	6,42	2,29	
	Лиственных пород	37	65%	4,13	6,42	2,29
	Хвойных пород	18	72%	4,40	5,90	1,50

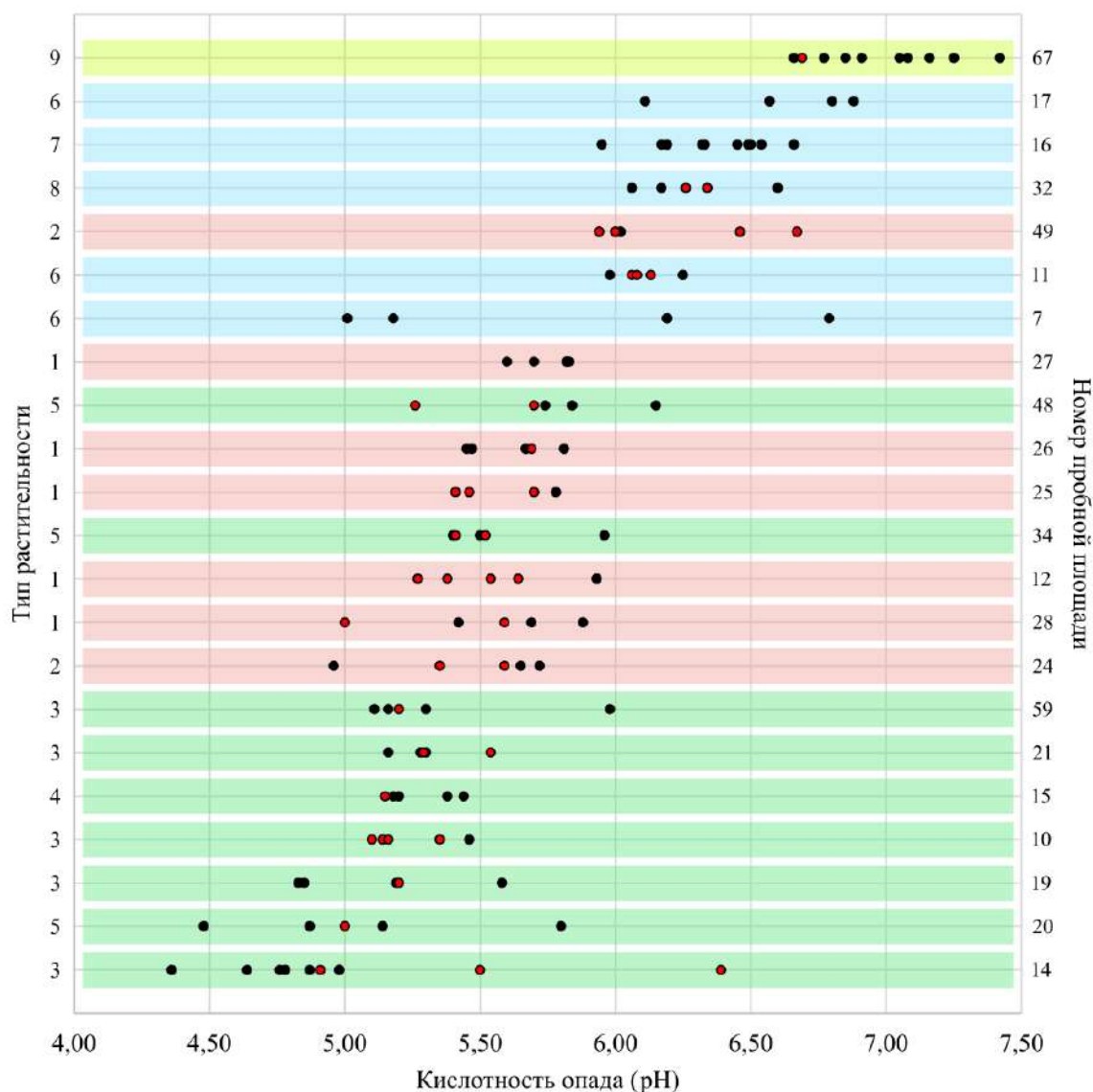


Рис. 64. Кислотность опада на разных пробных площадях. Каждая точка показывает значение pH в одной влажной камере, красными точками обозначены «негативные» камеры, в которых не было отмечено следов жизнедеятельности миксомицетов. Красной заливкой показаны пробные площади, относящиеся к горным смешанным лесам (типы растительности 1, 2), зеленой — к горным широколиственным лесам (т.р. 3, 4, 5), голубой — к долинным широколиственным лесам (т.р. 6, 7, 8), салатной — кустарниковое сообщество *Juniperus dahurica*.

По причине немногочисленности находок делать надежные выводы о субстратных предпочтениях миксомицетов ксилобионтного и подстилочного комплексов затруднительно, однако стоит заметить, что 67–75% видов были выявлены в диапазоне pH не более единицы (Рис. 66, 67, 68). Это согласуется с результатами, полученными для кортикулоидных миксомицетов (68–72%), но в последнем случае при расчетах использовался оптимальный диапазон pH (2SD), отсекающий крайние значения, что позволяет предполагать наличие у ксилобионтных и подстилочных миксомицетов более жестких требований к условиям среды по сравнению с

кортикулоидными видами. Однако это предположение требует подтверждения при большей выборке образцов, полученных с древесины и опада.

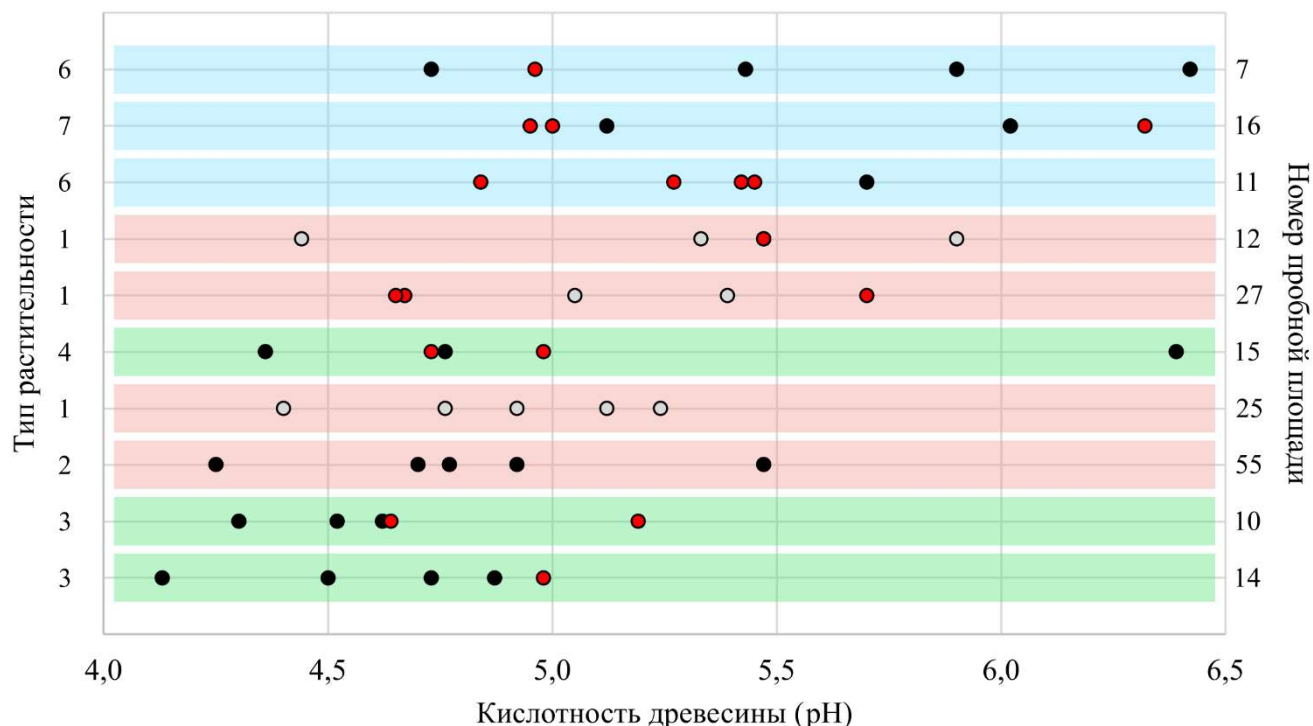


Рис. 65. Кислотность древесины на разных пробных площадях. Каждая точка показывает значение pH в одной влажной камере (серые точки соответствуют древесине хвойных пород), красными точками обозначены «негативные» камеры, в которых не было отмечено следов жизнедеятельности миксомицетов. Красной заливкой показаны пробные площади, относящиеся к горным смешанным лесам (типы растительности 1, 2), зеленой — к горным широколиственным лесам (т.р. 3, 4, 5), голубой — к долинным широколиственным лесам (т.р. 6, 7, 8).

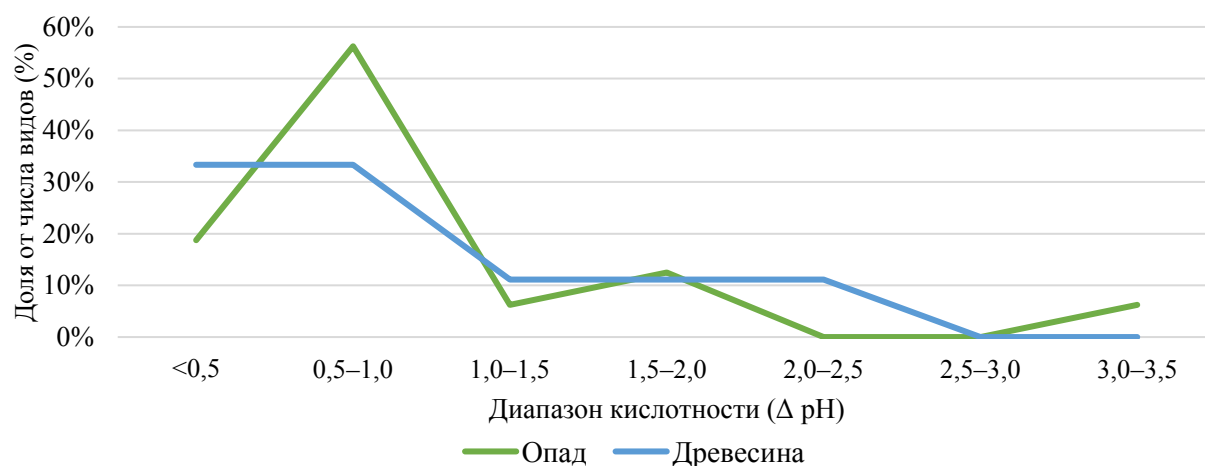


Рис. 66. Распределение миксомицетов, обитающих на опаде и древесине по ширине диапазона кислотности, в котором они были выявлены. При расчете взяты минимальные и максимальные значения pH.

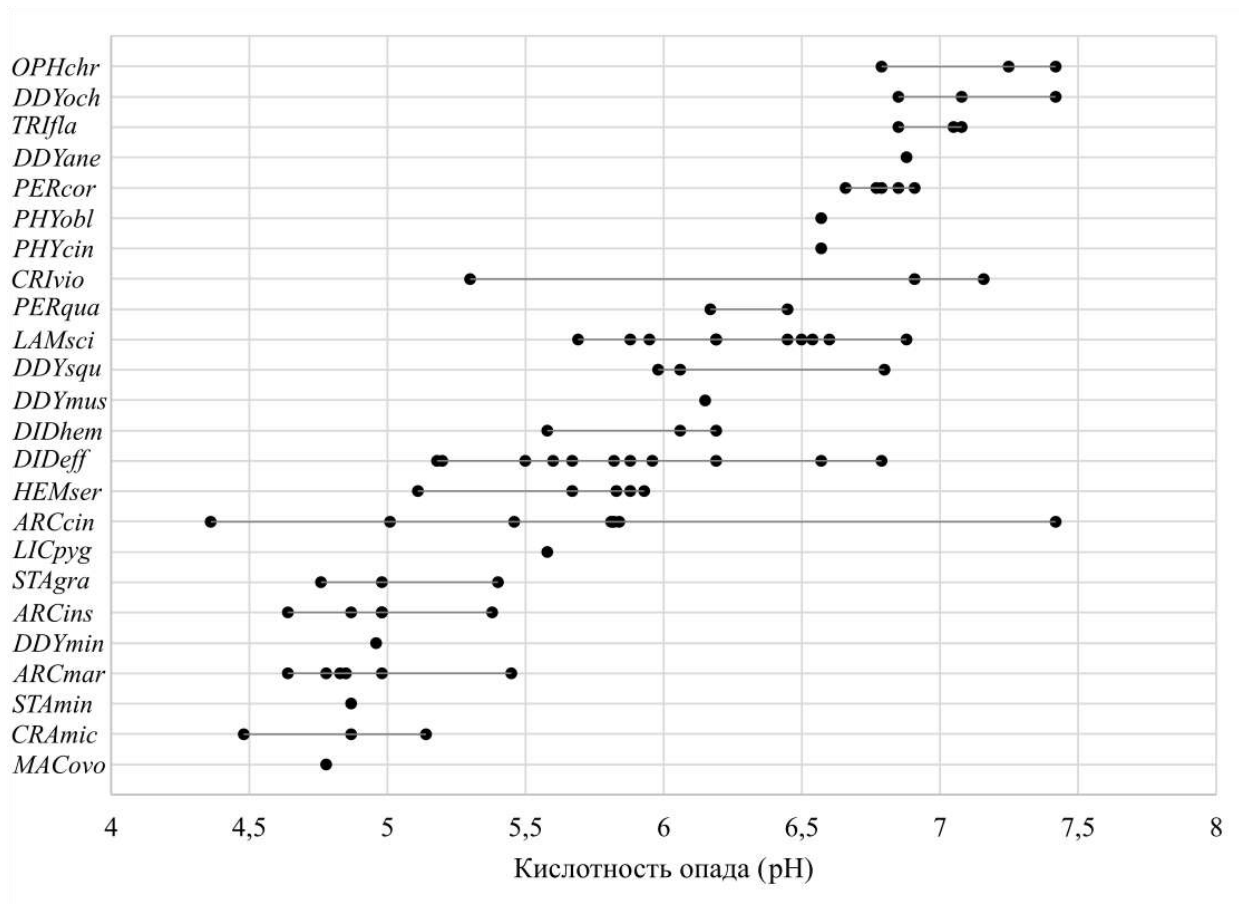


Рис. 67. Кислотность образцов опада, на которых методом влажных камер были обнаружены миксомицеты.

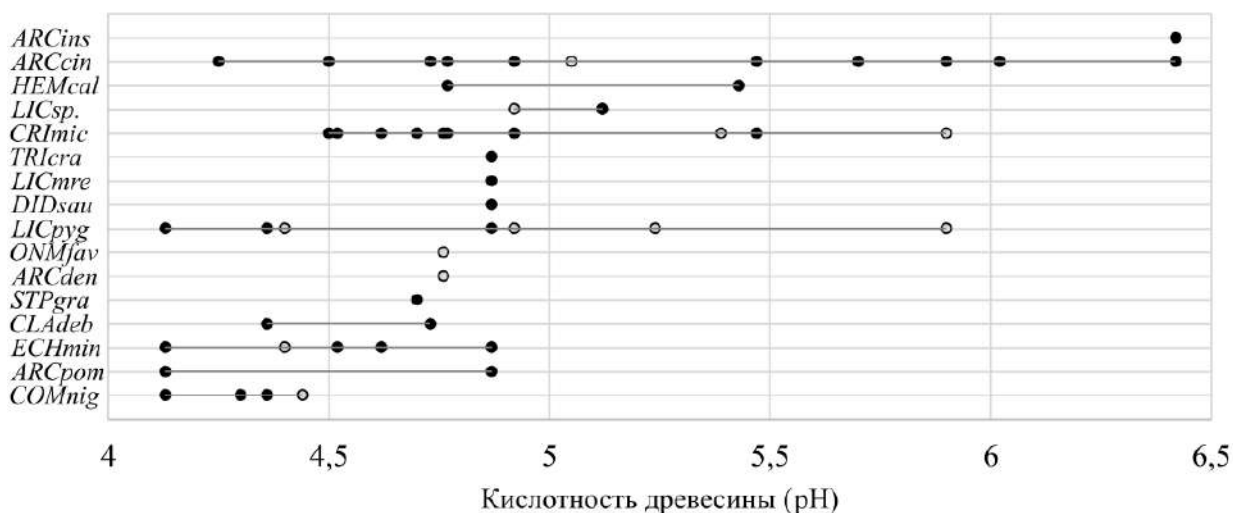


Рис. 68. Кислотность образцов древесины, на которых методом влажных камер были обнаружены миксомицеты. Серые точки соответствуют древесине хвойных пород.

ГЛАВА 9. ДИНАМИКА ФОРМИРОВАНИЯ СПОРОФОРОВ МИКСОМИЦЕТОВ ВО ВЛАЖНЫХ КАМЕРАХ

Ранее было показано, что миксомицеты формируют плодовые тела в течение всего вегетационного периода, однако динамика спороношения отличается в разных таксономических группах: например представители порядка Trichiales более активно спороносят в весенние и осенние месяцы (Власенко, 2010, Гмошинский, 2013, Gmoshinskiy, Matveev, 2016). Предполагается также, что микроклиматические особенности оказывают на это явление большее влияние, чем макроклиматические (Rojas et al., 2021).

К сожалению, в связи с особенностями организации экспедиционных работ, оценить фенологию миксомицетов юго-запада Приморья в поле не представилось возможным, однако заслуживает упоминания такой вопрос как динамика формирования плодовых тел миксомицетов во влажных камерах.

На основании анализа 2321 записи о сроках появления спорофоров 114 видов миксомицетов можно заключить, что 82 вида (72% от общего числа) наиболее часто формируют плодовые во влажных камерах в период с 21-го по 60-й день (Рис. 69, 70).

Наиболее рано формируются плодовые тела *Clastoderma pachypus*, *Comatricha anomala*, *Comatricha laxa*, *Cribraria confusa*, *Cribraria minutissima*, *Licea pseudoconica*, *Licea rugosa*, *Paradiacheopsis fimbriata*, *Paradiacheopsis solitaria* и *Stemonitis axifera*, а наиболее поздно — *Ceratiomyxa fruticulosa*, *Diderma saundersii*, *Hemitrichia serpula*, *Licea biforis*, *Licea synchronospora*, *Perichaena quadrata*, *Physarum aeneum*, *Stemonitis mussooriensis*, *Stemonitopsis amoena*, *Trichia flavicomata*. Причем некоторые виды переходят к спороношению лишь при сильном или полном высыхании субстрата.

Учитывая эти наблюдения, для наиболее полного выявления видового состава миксомицетов мы рекомендуем соблюдать длительность опытов с влажными камерами не менее 90 суток. Последнюю проверку следует производить дополнительно уже после полного высыхания субстрата.

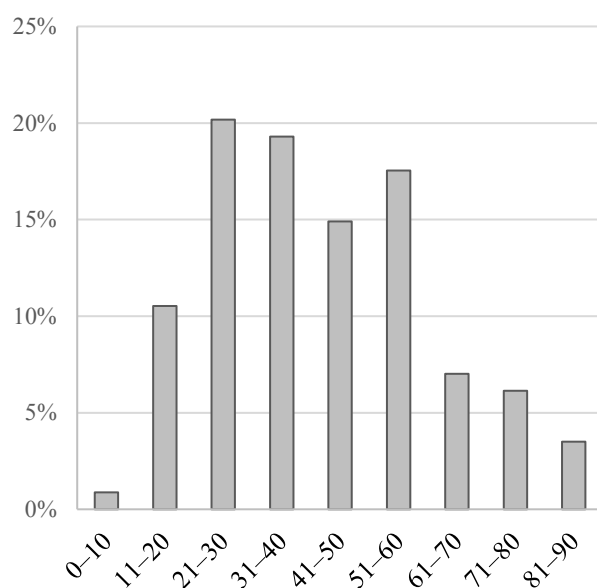


Рис. 69. Соотношение числа видов миксомицетов с разными оптимальными сроками спороношения во влажных камерах (в сутках от начала экспозиции).

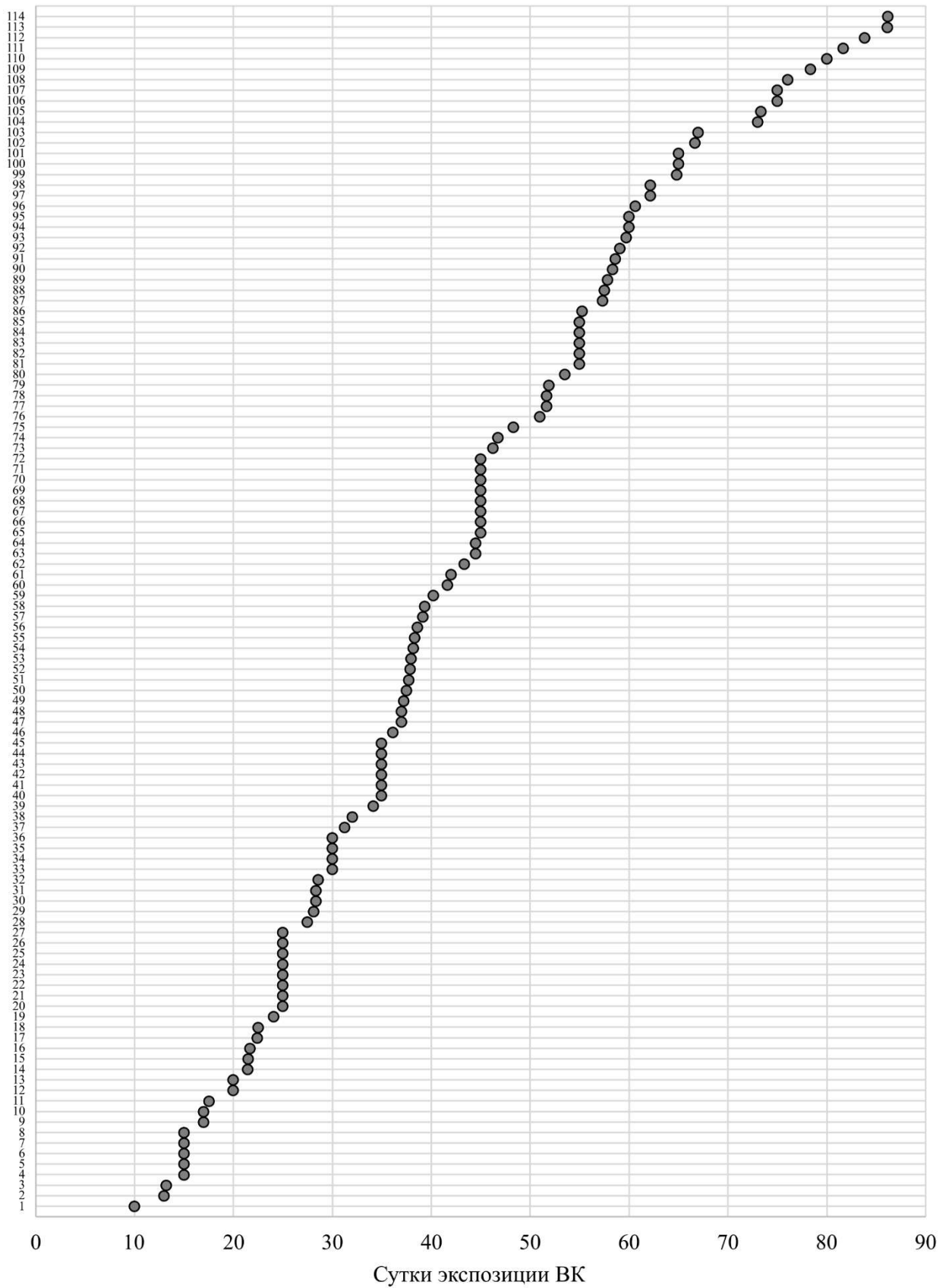


Рис. 70. Оптимальное (среднее) время спороношения для 114 видов миксомицетов, зарегистрированных во влажных камерах.

ВЫВОДЫ

1. В заповеднике «Кедровая Падь» выявлено 172 вида миксомицетов из 36 родов, 13 семейств и 9 порядков, из которых 63 вида впервые отмечены для Приморского края, 29 видов — для России, а 7 видов: *Diderma velutinum*, *Licea mariae*, *L. synchrysozona*, *Trichia acetocorticola*, *T. armillata*, *T. taeniifila* и *T. titanica* описаны как новые для науки.
2. Наибольшим видовым богатством характеризуются порядки Physarales (33% от общего числа видов), Trichiales (21%) и Stemonitidales (19%), а наибольшим обилием — порядки Trichiales (39% от всех находок), Stemonitidales (18%) и Cribrariales (13%).
3. Наибольшее видовое богатство, разнообразие и специфичность биоты миксомицетов отмечены в коренных хвойно-широколиственных сообществах (главным образом, чернопихтарниках) ($S = 109$, $H = 3,94$, 11 уникальных видов) и в долинных широколиственных лесах с преобладанием чозении (*Chosenia arbutifolia*), тополя (*Populus maximowiczii*) и ольхи (*Alnus hirsuta*) ($S = 90$, $H = 3,89$, 10 уникальных видов).
4. Видовое богатство миксомицетов возрастает в ряду от подстилочного комплекса видов к ксилобионтному и кортикулоидному. Кортикулоидный комплекс характеризуется наибольшей специфичностью: на коре живых деревьев, кустарников и лиан выявлено 56 видов, не отмеченных на древесине или опаде. Наибольшим видовым богатством и разнообразием характеризуются сообщества миксомицетов на коре пихты цельнолистной (*Abies holophylla*), дуба монгольского (*Quercus mongolica*), чозении (*Chosenia arbutifolia*) и сосны корейской (*Pinus koraiensis*).
5. Большая часть кортикулоидных миксомицетов (около 70% видов) предпочитает диапазон кислотности не более единицы, а более половины таких видов встречаются на субстратах с $pH > 6$. При этом кислотность, по-видимому, оказывает большее влияние на возможность их распространения, чем вид растения.
6. По видовому составу биота миксомицетов юго-западного Приморья в большей степени тяготеет к сообществам палеотропиков, а не к бореальным сообществам северной Евразии и Северной Америки, что в значительной степени объясняется мягким и влажным климатом на этой территории.

СПИСОК ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых изданиях, индексируемых в базах данных WoS, Scopus, RSCI

1. **Bortnikov F. M.**, Shchepin O. N., Gmshinskiy V. I., Prikhodko I. S., Novozhilov Yu. K. *Diderma velutinum*, a new species of *Diderma* (Mycomycetes) with large columella and triple peridium from Russia // *Botanica Pacifica*. 2018. Vol. 7. No. 2. P. 47–51
[Scopus, SNIP = 0,60, SJR = 0,20] 0,58/0,25 п.л.
2. **Bortnikov F. M.**, Matveev A. V., Gmshinskiy V. I., Novozhilov Yu. K., Zemlyanskaya I. V., Vlasenko A. V., Schnittler M., Shchepin O. N., Fedorova N. A. Mycomycetes of Russia: a history of research and a checklist of species // *Karstenia*. 2020. Vol. 58. P. 316–373
[Scopus, SNIP = 0,93, SJR = 0,27] 4,72/2,60 п.л.
3. **Bortnikov F. M.**, Gmshinskiy V. I., Novozhilov Yu. K. Species of *Licea* Schrad. (Mycomycetes) in Kedrovaya Pad State Nature Biosphere Reserve (Far East, Russia), including two new species // *Phytotaxa*. 2022. Vol. 541. No. 1. P. 21–48
[Wos, IF = 1,1; Scopus, SNIP = 0,79, SJR = 0,39] 3,23/2,42 п.л.
4. **Bortnikov F. M.**, Bortnikova N. A., Gmshinskiy V. I., Prikhodko I. S., Novozhilov Yu. K. Additions to *Trichia botrytis* complex (Mycomycetes): 9 new species // *Botanica Pacifica*. 2023. Vol. 12. No. 2. P. 81–119
[Scopus, SNIP = 0,60, SJR = 0,20] 4,51/3,15 п.л.
5. Novozhilov Yu. K., Prikhodko I. S., **Bortnikov F. M.**, Shchepin O. N., Luptakova A. D., Dobriakova K. D., Thi Ha Giang Pham. *Diachea racemosa* (Mycomycetes = Myxogastrea): a new species with cespitose sporocarps from southern Vietnam and its position within the phylogenetic clade *Diachea sensu lato* (Physarales) // *Protistology*. 2023. Vol. 17. No. 4. P. 189–204
[Scopus, SNIP = 0,46, SJR = 0,35] 1,14/0,42 п.л.

Тезисы конференций

1. **Бортников Ф. М.** Крупнейшие отечественные коллекции миксомицетов (LE, MYX): вчера, сегодня и завтра / **Бортников Ф. М.**, Гмошинский В. И., Новожилов Ю. К., Бортникова Н. А., Приходько И. С. // Тезисы докладов Второй всероссийской конференции, посвящённой 200-летию указа об именовании Ботанического сада на Аптекарском острове Императорским. СПб.: Ботанический институт им. В. Л. Комарова РАН, 2023. С. 6.
2. **Бортников Ф. М.** Результаты изучения видового разнообразия миксомицетов (Mycomycetes) в заповеднике «Кедровая Падь» в 2016–2020 годах / **Бортников Ф. М.** // Сборник тезисов конференции «Plantae & Fungi – 2023: Вызовы XXI века», 25–29 сентября 2023 г., Владивосток, Россия. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2023. С. 61.

СПИСОК УПОМИНАЕМЫХ НАЗВАНИЙ МИКСОМИЦЕТОВ И ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

A

Arcyria

<i>affinis</i>	98
<i>cinerea</i>	99, 150, 151, 176, 177, 179, 199
<i>denudata</i>	99, 150, 177
<i>incarnata</i>	99
<i>insignis</i>	100, 179
<i>marginoundulata</i>	100, 179
<i>obvelata</i>	101
<i>oerstedii</i>	100
<i>pomiformis</i>	100, 187
<i>stipata</i>	101
<i>versicolor</i>	101
<i>virescens</i>	101

B

Badhamia

<i>macrocarpos</i>	132
<i>nitens</i>	132

C

Calomyxa

<i>metallica</i>	98, 150, 151, 179
------------------------	-------------------

Ceratiomyxa

<i>fruticulosa</i>	16, 82, 150, 177, 206
<i>morchella</i>	82

Clastoderma

<i>debaryanum</i>	18, 115
<i>pachypus</i>	116, 187, 206

Collaria

<i>arcyronema</i>	131
-------------------------	-----

Colloderma

<i>oculatum</i> (cf.)	131, 178
-----------------------------	----------

Comatricha

<i>anomala</i>	116, 206
<i>elegans</i>	116
<i>ellae</i>	116
<i>laxa</i>	116, 206
<i>nigra</i>	117
<i>tenerrima</i>	117

Craterium

<i>leucocephalum</i>	132
----------------------------	-----

<i>microcarpum</i>	132, 179
--------------------------	----------

Cribraria

<i>argillacea</i>	82
<i>cancellata</i>	82, 150, 177
<i>confusa</i>	83, 179, 181, 187, 206
<i>intricata</i>	83
<i>languescens</i>	83
<i>microcarpa</i>	83, 150, 177, 187
<i>minutissima</i>	84, 181, 187, 206
<i>mirabilis</i>	84
<i>oregana</i>	84
<i>splendens</i>	84, 155
<i>tenella</i>	84, 150, 177
<i>violacea</i>	85, 150, 151, 179, 181
<i>vulgaris</i>	85

D

Diachea

<i>arboricola</i>	179
<i>radiata</i> (cf.)	124
<i>silvaepluvialis</i>	124
<i>splendens</i>	18

Diderma

<i>aurantiacum</i>	18
<i>chondrioderma</i>	124
<i>donkii</i>	125
<i>effusum</i>	125, 151, 176, 179
<i>hemisphaericum</i>	125, 179
<i>radiatum</i> (cf.)	125
<i>rugosum</i>	126
<i>saundersii</i>	126, 151, 179, 206
<i>sp</i>	128
<i>velutinum</i>	126

Didymium

<i>anellus</i>	128
<i>bahiense</i>	128
<i>clavus</i>	128
<i>difforme</i>	129
<i>minus</i>	129
<i>muscorum</i> (cf.)	129
<i>nigripes</i>	130, 179
<i>ochroideum</i>	130, 157, 179
<i>squamulosum</i>	130, 179

E**Echinostelium**

minutum 115, 151, 179

Enerthenema

papillatum 117

F**Fuligo**

leviderma 17, 132

septica 17, 63, 133

H**Hemitrichia**

abietina 101

calyculata 102, 150, 177

clavata 102

decipiens 102

minor 103, 151, 179

pardina 103

serpula 103, 150, 177, 179

L**Lamproderma**

scintillans 131, 179

Licea

atricapilla 88

belmontiana 89

biforis 89, 206

castanea 90

craterioides 90

denudescens 90

kleistobolus 91

mariae 91

operculata 92, 150, 151, 179

parasitica 93

pedicellata 93

poculiformis 93

pseudoconica 94, 206

pusilla 94, 140

pygmaea 95, 140

rugosa 95, 206

sp. 97, 140

synchryospora 96, 179, 206

Lindbladia

tubulina 85

Lycogala

conicum 85

epidendrum 86, 151, 177

exiguum 86, 150, 177

sp. 86, 196

M**Macbrideola**

cornea 121, 151, 179

ovoidea 121

scintillans 121, 150, 151, 179

Metatrichia

floriformis 103

vesparia 104

Mucilago

spongiosa 17

O**Oligonema**

affine 104

favogineum 104, 151, 177

persimile 104, 155

Ophiotheca

chryosperma 105, 150, 151, 179

P**Paradiachea**

cylindrica 130

Paradiacheopsis

cribrata 117

fimbriata 118, 155, 187, 206

rigida 118, 151, 179

solitaria 118, 155, 206

Perichaena

corticalis 105, 150, 151, 179

depressa 105

liceoides 106, 157

quadrata 106, 206

Physarella

oblonga 18, 133

Physarum

aeneum 133, 206

album 134

atroviolaceum 134, 187

auriscalpium 134

bethelii 134

bitectum 135

<i>bivalve</i>	135
<i>bogoriense</i>	135
<i>cinereum</i>	135, 176, 179
<i>compressum</i>	136
<i>decipiens</i>	136
<i>flavicomum</i>	136
<i>globuliferum</i>	136, 176
<i>gravidum</i>	136
<i>gyrosum</i>	137
<i>hongkongense</i>	137
<i>lakhanpalii</i>	137, 151, 179
<i>lateritium</i>	137
<i>leucophaeum</i>	137
<i>melleum</i>	138
<i>notabile</i>	138, 151, 179
<i>oblatum</i>	138
<i>penetrabile</i>	138
<i>tenerum</i>	139
<i>virescens</i>	139
<i>viride</i>	139, 150, 151, 177

R

Reticularia

<i>intermedia</i>	17
-------------------------	----

S

Siphoptychium

<i>violaceum</i>	147
------------------------	-----

Stemonaria

<i>gracilis</i>	118, 179
<i>irregularis</i>	119
<i>minuta</i>	119
<i>rufipes</i>	119

Stemonitis

<i>axifera</i>	122, 150, 177, 206
<i>flavogenita</i>	122
<i>fusca</i>	122, 176
<i>marjana</i>	123
<i>mussooriensis</i>	123, 206
<i>pallida</i>	123
<i>splendens</i>	17, 123, 151, 177
<i>virginiensis</i>	124

Stemonitopsis

<i>aequalis</i>	119, 151, 177
<i>amoena</i>	120, 206
<i>gracilis</i>	120
<i>hyperopta</i>	120, 150, 177
<i>reticulata</i>	120
<i>subcaespitosa</i>	120

<i>typhina</i>	121, 150, 151, 177
----------------------	--------------------

T

Trichia

<i>acetocorticola</i>	106, 199
<i>armillata</i>	108, 151, 179, 199
<i>contorta</i>	109
<i>crateriformis</i>	109
<i>flavicomma</i>	110, 114, 157, 179, 206
<i>munda</i>	109
<i>pinicola</i>	199
<i>scabra</i>	111
<i>taeniifila</i>	111
<i>titanica</i>	112, 179, 199

Trichioides

<i>iridescens</i>	147
-------------------------	-----

Tubifera

<i>dimorphotheca</i>	87
<i>ferruginosa</i>	87
<i>microsperma</i>	88

W

Willkommlangea

<i>reticulata</i>	139
-------------------------	-----

Породы деревьев, кустарников и лиан

1. Места отбора субстратов..... 54
2. Фотографии коры 67
3. Краткая характеристика пород..... 70
4. Сводная таблица о продуктивности ВК 183
5. Сводный график кислотности 186
6. Сводная таблица о кислотности субстратов 188

Abies

- holophylla*.....31, 67, 70, 91, 108, 155, 252
nephrolepis33, 67, 71, 184, 252

Acer

- mandshuricum* 69, 77, 252
mono 69, 77, 252
tegmentosum..... 69, 77, 184, 253
ukurunduense..... 69, 77, 253

Actinidia

- arguta* 68, 75, 253

Alnus

- hirsuta*..... 67, 73, 184, 253

Aralia

- elata* 70, 77, 253

Betula

- davurica*..... 68, 73, 184, 253
lanata..... 68, 73, 253
platyphylla..... 68, 73, 254
schmidtii 68, 73, 107, 254

Carpinus

- cordata* 68, 74, 254

Cerasus

- sargentii*..... 69, 76, 178, 254

Chosenia

- arbutifolia*36, 68, 74, 96, 113, 254

Fraxinus

- mandshurica*.....36, 70, 78, 254

Juglans

- mandshurica*.....68, 74, 255

Juniperus

- dahurica*157
davurica37, 49, 67, 71, 185, 202, 255

Kalopanax

- septemlobus*.....70, 78, 114, 255

Ligustrina

- amurensis*70, 79, 255

Lonicera

- maackii*.....79, 255

Maackia

- amurensis*69, 76, 256

Malus

- mandshurica*.....69, 76, 256

Phellodendron

- amurense*70, 76, 127, 184, 256

Pinus

- koraiensis*33, 67, 71, 107, 187, 195, 256

Populus

- maximowiczii*.....36, 68, 74, 114, 256

Quercus

- mongolica*.....34, 67, 72, 109, 257

Taxus

- cuspidata*34, 67, 72, 257

Tilia

- amurensis*69, 75, 257
mandshurica.....69, 75, 257

Ulmus

- japonica*.....67, 72, 258
laciniata67, 72, 258

Vitis

- amurensis*70, 78, 184, 258

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Аблакатова А.А. Основные грибные болезни и микофлора плодово-ягодных растений Дальнего Востока: автореферат диссертации на соискание уч. ст. к.б.н./Аблакатова Александра Александровна. — Владивосток, 1965. — 16 с.
2. Берсенев Ю.И., Цой Б.В., Явнова Н.В. Особо охраняемые природные территории Приморского края. — Владивосток: Управление Росприроднадзора по Приморскому краю, 2006. — 64 с.
3. Бояркин Р.В., Костенков Н.М. Почвенный покров государственного заповедника «Кедровая Падь» // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. — 2009. — Т. 11. — С. 34–38.
4. Будищев А.Ф. Описание лесов южной части Приморской области. — Хабаровск: Типография канцелярии Приамурского генерал-губернатора, 1898. — 537 с.
5. Бункина И.А. Грибы // Флора и растительность Уссурийского заповедника / под ред. Харкевича С.С. — М.: Наука, 1978. — С. 36–39.
6. Бункина И.А., Коваль Э.З. К флоре миксомицетов Приморского края // Новости систематики низших растений. — 1967. — Т. 4. — С. 152–153.
7. Буссе Ф.Ф. Переселение крестьян морем в Южно-Уссурийский край в 1883–1893 годах. — СПб.: Типография высочайше утвержденного товарищества «Общественная польза», 1896. — 57 с.
8. Васильев Н.Г. Леса заповедника «Кедровая Падь» // Лесоводственные исследования на Дальнем Востоке. — 1965. — Т. 1. — С. 97–140.
9. Васильев Н.Г. Растительность заповедника «Кедровая Падь» // Труды Биолого-почвенного института. Новая серия. — 1972. — Т. 8 (111). — С. 17–42.
10. Васильев Н.Г., Колесников Б.П. Чернопихтово-широколиственные леса южного Приморья. — М.–Л.: Издательство академии наук СССР, 1962. — 147 с.
11. Васильев Н.Г., Матюшкин Е.Н. (отв. ред.) Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. — М.: Наука, 1982. — 304 с.
12. Васильев Н.Г., Матюшкин Е.Н., Купцов Ю.В. Заповедник «Кедровая Падь» // Заповедники Дальнего Востока СССР / отв. ред.: Соколов В.Е., Сыроечковский Е.Е. — М.: Мысль, 1985. — С. 269–291.
13. Васильев Н.Г., Флягина И.А. Пихтово-еловые леса // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника / отв. ред.: Васильев Н.Г., Матюшкин Е.Н. — М.: Наука, 1982. — С. 86–94.

14. Васильев Н.Г., Харкевич С.С., Шибнев Ю.Б. Заповедник «Кедровая Падь». — М.: Лесная промышленность, 1984. — 197 с.
15. Власенко А.В. Миксомицеты (Mucorales) сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья: диссертация на соискание уч. ст. к.б.н.: 03.02.12/Власенко Анастасия Владимировна. — СПб., 2010. — 178 с.
16. Власенко А.В., Новожилов Ю.К. Миксомицеты сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья // Микология и фитопатология. — 2011. — Т. 45. — № 6. — С. 465–477.
17. Галанин А.В., Беликович А.В. Зона тихоокеанского муссона: ботанико-географическое районирование, миграции растений и особенности видообразования // Растения в муссонном климате V: Материалы V научной конференции «Растения в муссонном климате». Владивосток, 20–23 октября 2009 г. — Владивосток: Дальнаука, 2009. — С. 33–43.
18. Галанин А.В., Галанина И.А. Корейско-Хасанская ботанико-географическая подобласть (очерк растительности) // Мониторинг и биоразнообразие экосистем Сибири и Дальнего Востока: сборник научных статей. — Находка: Институт технологии и бизнеса, 2012. — С. 93–114.
19. Гмошинский В.И. Миксомицеты Москвы и Московской области: диссертация на соискание уч. ст. к.б.н.: 03.02.12/Гмошинский Владимир Иванович. — М., 2013. — 169 с.
20. Гмошинский В.И., Антонов Е.А. К биоте миксомицетов Приморья // Бюллетень Ботанического сада-института. — 2016. — Т. 15. — С. 16–19.
21. Гриднева Н.В. Пихта цельнолистная (*Abies holophylla* Maxim.) в Приморском крае: ресурсная оценка и перспективы интродукции: автореферат диссертации на соискание уч. ст. к.б.н.: 03.00.32/Гриднева Наталья Владимировна. — Владивосток, 2009. — 21 с.
22. Землянская И.В. Миксомицеты Богдинско-Баскунчакского заповедника // Микология и фитопатология. — 2003. — Т. 37. — № 4. — С. 40–47.
23. Землянская И.В., Новожилов Ю.К. Миксомицеты соляно-купольных формаций в окрестностях озера Эльтон // Микология и фитопатология. — 2010. — Т. 44. — № 6. — С. 516–523.
24. Кабанов Н.Е., Васильев Н.Г., Горовой П.Г., Васильева Л.Н. История организации заповедника «Кедровая Падь» и основные итоги ботанических и лесоводственных исследований в нем // Труды Биолого-почвенного института. Новая серия. — 1972. — Т. 8 (111). — С. 7–16.
25. Колесников Б.П. Кедровые леса Дальнего Востока. — М. –Л.: Издательство академии наук СССР, 1956. — 263 с.
26. Колесников Б.П. Очерк растительности Дальнего Востока. — Хабаровск: Хабаровское книжное издательство, 1955. — 105 с.

27. Колесников Б.П. Столетие первой экспедиции по изучению лесов Приморья и Приамурья // Труды по лесному хозяйству Сибири. — 1960. — Т. 6. — С. 187–192.
28. Колесников Б.П. Чозения и ее ценозы на Дальнем Востоке // Труды дальневосточного филиала академии наук СССР. Серия ботаническая. — 1937. — Т. 11. — С. 703–800.
29. Коркешко А.Л. Береза Шмидта в заповеднике «Кедровая Падь» // Труды дальневосточной горнотаёжной станции им. акад. В.Л. Комарова. — 1941. — Т. 4. — С. 295–328.
30. Коркишко Р.И. (ред.) Кадастр растений и грибов заповедника «Кедровая Падь»: списки видов. — Владивосток: Дальнаука, 2002. — 157 с.
31. Коркишко Р.И., Саенко Е.М. 90 лет Государственному природному биосферному заповеднику «Кедровая Падь» // Вестник ДВО РАН. — 2006. — Т. 5. — С. 175–183.
32. Кошелева А.П. Миксомицеты заповедника «Столбы» (Восточный Саян): таксономический состав и экология: диссертация на соискание уч. ст. к.б.н.: 03.00.24/Кошелева Алёна Петровна. — СПб, 2007. — 168 с.
33. Лебедев А.Н., Гмошинский В.И., Бухтоярова Н.Ю. Новые данные о видовом разнообразии миксомицетов ЦЛГПБЗ (Нелидовский р-н, Тверская область) // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и Экология». — 2017. — №1. — С. 217–236.
34. Матвеев А.В., Гмошинский В.И., Ботяков В.Н., Новожилов Ю.К. Первые находки *Physarella oblonga* (Mucorales) в России // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. — 2018. — Т. 124. — № 4. — С. 66–77.
35. Нечаева Т.И. Конспект флоры заповедника «Кедровая Падь» // Труды Биолого-почвенного института. Новая серия. — 1972. — Т. 8 (111). — С. 43–88.
36. Никольская В.В., Тимофеев Д.А., Чичагов В.П. Природное районирование // Южная часть Дальнего Востока / под ред. Герасимова И.П. — М.: Наука, 1969. — С. 301–345.
37. Новожилов Ю.К. Миксомицеты Ленинградской области // Биоразнообразие Ленинградской области / под ред. Балашовой Н.Б., Заварзина А.А. — СПб.: Издательство Санкт-Петербургского университета, 1999. — С. 197–204.
38. Новожилов Ю.К. Определитель грибов России. Отдел Слизевики. Вып. 1. Класс Миксомицеты. — СПб.: Наука, 1993. — 288 с.
39. Новожилов Ю.К., Землянская И.В., Шниттлер М. Кортикулоидные миксомицеты пустынь северо-западного Прикаспия // Микология и фитопатология. — 2005. — Т. 39. — № 5. — С. 43–54.
40. Новожилов Ю.К., Крусанова З.Г. Миксомицеты Лазовского заповедника (Приморский край) // Новости систематики низших растений. — 1989. — Т. 26. — С. 69–72.
41. Попов Н.А., Васильев Н.Г. Типы дубовых лесов заповедника «Кедровая Падь» // Вопросы сельского и лесного хозяйства Дальнего Востока. — 1961. — Т. 3. — С. 153–184.

42. Пржевальский Н.М. Путешествие в Уссурийском крае 1868–1869 г. — СПб: Типография Н. Неклюдова, 1870. — 369 с.
43. Романенко Е.А. Миксомицеты Крымского природного заповедника: диссертация на соискание уч. ст. к.б.н.: 03.00.21/Романенко Екатерина Александровна. — Киев, 2006. — 263 с.
44. Тахтаджян А.Л. Флористические области Земли. — Л.: Наука, 1978. — 248 с.
45. Траншель В. Грибы и миксомицеты Камчатки // Камчатская экспедиция Федора Павловича Рябушинского, снаряженная при содействии Императорского Русского географического общества / под ред. Еленкина А.А. — М.: Типография П.П. Рябушинского, 1914. — С. 535–576.
46. Урусов В.М., Варченко Л.И. Рефугиумы флоры и смены растительного покрова в заповеднике "Кедровая Падь" (Приморье) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сборник научных статей по материалам Двенадцатой международной научно-практической конференции. Барнаул, 28–30 октября 2013 г. — Барнаул: ИП Колмогоров, 2013. — С.187–202.
47. Харкевич С.С. (отв. ред.) Сосудистые растения советского Дальнего Востока. — Л.–СПб.: Наука, 1985–1996. — Т. 1–8.
48. Харкевич С.С. (ред.) Флора и растительность Уссурийского заповедника. — М.: Наука, 1978. — 271 с.
49. Харпухаева Т.М. Эпифитные лишайники, обитающие на *Chosenia arbutifolia* в Республике Бурятия // Природа внутренней Азии. — 2017. — Т. 1. — № 2. — С. 37–42.
50. Шретер А.И. Итоги предварительного химического изучения растений флоры заповедника «Кедровая Падь» // Труды Биолого-почвенного института. Новая серия. — 1972. — Т. 8 (111). — С. 180–304.
51. Ячевский А.А. Микологическая флора Европейской и Азиатской России. Слизевики. — М.: Типо-литография В. Рихтера, 1907. — 410 с.
52. Adamonyte G., Stephenson S.L., Michaud A., Seraoui E-H., Meyer M., Novozhilov Yu.K., Krivomaz T. Mухomycete species diversity on the island of La Réunion (Indian Ocean) // Nova Hedwigia. — 2011. — Vol. 92. — No. 3–4. — P. 523–549.
53. Adl S.M., Bass D., Lane C.E., Lukeš J., Schoch C.L., Smirnov A., Agatha S., Berney C., Brown M.W., Burki F., Cárdenas P., Čepička I., Chistyakova L., del Campo J., Dunthorn M., Edvardsen B., Eglit Y., Guillou L., Hampl V., Heiss A.A., Hoppenrath M., James T.Y., Karnkowska A., Karpov S., Kim E., Kolisko M., Kudryavtsev A., Lahr D.J. G., Lara E., Le Gall L., Lynn D.H., Mann D.G., Massana R., Mitchell E.A.D., Morrow C., Park J.S., Pawlowski J.W., Powell M.J., Richter D.J., Rueckert S., Shadwick L., Shimano S., Spiegel F.W., Torruella G., Youssef N.,

- Zlatogursky V., Zhang Q. Revisions to the Classification Nomenclature and Diversity of Eukaryotes // *Journal of Eukaryotic Microbiology*. — 2019. — Vol. 66. — No. 1. — P. 4–119.
54. Barbosa D.Í., Bezerra A.C.C., Lima V.X., Cavalcanti L.H. Corticolous myxobiota of the Pernambuco Center of Endemism, Brazil // *Acta Botanica Brasilica*. — 2016. — Vol. 30. — No. 4. — P. 549–559.
55. Batista E., Lopes A., Alves A. How Good Are We at Describing a New Fungal Species? A Case Study Based on the Family Botryosphaeriaceae (Dothideomycetes) // *Mycological Progress*. — 2022. — Vol. 21. — No. 3. — Art. 40. — P. 1–15.
56. Beltrán-Tejera E., Mosquera J., Lado C. Myxomycete diversity from arid and semiarid zones of the Canary Islands (Spain) // *Mycotaxon*. — 2010. — Vol. 113. — No. 1. — P. 439–442.
57. Bezerra A.C.C., Cavalcanti L.D.H. *Diderma albocolumella* (Myxomycetes), a new species in the Brazilian Atlantic Forest // *Rodriguésia*. — 2010. — Vol. 61. — No. 1. — P. 105–108.
58. Blackwell M., Gilbertson R.L. Distribution and sporulation phenology of myxomycetes in the Sonoran Desert of Arizona // *Microbial Ecology*. — 1984. — Vol. 10. — P. 369–377.
59. Bortnikov F.M., Bortnikova N.A., Gmshinskiy V.I., Prikhodko I.S., Novozhilov Yu.K. Additions to *Trichia botrytis* complex (Myxomycetes): 9 new species // *Botanica Pacifica*. — 2023. — Vol. 12. — No. 2. — P. 81–119.
60. Bortnikov F.M., Gmshinskiy V.I., Novozhilov Yu.K. Species of *Licea* Schrad. (Myxomycetes) in Kedrovaya Pad State Nature Biosphere Reserve (Far East, Russia), including two new species // *Phytotaxa*. — 2022. — Vol. 541. — No. 1. — P. 21–48.
61. Bortnikov F.M., Matveev A.V. Myxomycetes of Russia. On-line database. // Москва: МГУ. — 2020–2024. <https://russia.myxomycetes.org/>
62. Bortnikov F.M., Matveev A.V., Gmshinskiy V.I., Novozhilov Yu.K., Zemlyanskaya I.V., Vlasenko A.V., Schnittler M., Shchepin O.N., Fedorova N.A. Myxomycetes of Russia: a history of research and a checklist of species // *Karstenia*. — 2020. — Vol. 58. — P. 316–373.
63. Bortnikov F.M., Shchepin O.N., Gmshinskiy V.I., Prikhodko I.S., Novozhilov Yu.K. *Diderma velutinum*, a new species of *Diderma* (Myxomycetes) with large columella and triple peridium from Russia // *Botanica Pacifica*. — 2018. — Vol. 7. — No. 2. — P. 47–51.
64. Clark J., Haskins E.F. A taxonomic guide to the species of *Didymium* (Didymiaceae, Physarales, Myxomycetes) I. The stipitate species // *Asian Journal of Mycology*. — 2018. — Vol. 1. — No. 1. — P. 22–62.
65. Clark J., Haskins E.F. Sporophore morphology and development in the myxomycetes: A review // *Mycosphere*. — 2014. — Vol. 5. — No. 1. — P. 153–170.
66. Clark J., Haskins E.F. The nuclear reproductive cycle in the myxomycetes: a review // *Mycosphere*. — 2013. — Vol. 4. — No. 2. — P. 233–248.

67. Coelho I.L., Stephenson S.L. Myxomycetes associated with pipevine, a temperate liana // *Mycosphere*. — 2012. — Vol. 3. — No. 2. — P. 245–249.
68. Crisci J.V., Katinas L., Apodaca M.J., Hoch P.C. The End of Botany // *Trends in Plant Science*. — 2020. — Vol. 25. — No. 12. — P. 1173–1176.
69. Dagamac N.H.A., dela Cruz T.E.E. Myxomycete research in the Philippines: Updates and opportunities // *Mycosphere*. — 2015. — Vol. 6. — No. 6. — P. 784–795.
70. Davison E.M., Davison P.J.N., Barrett M.D., Barrett R.L., McMullan-Fisher S.J.M. Additions to the Myxomycota of summer rainfall regions of tropical Australia // *Nova Hedwigia*. — 2017. — Vol. 104. — No. 1–3. — P. 47–64.
71. De Bary A. Die Mycetozoen (Schleimpilze). Ein Beitrag zur Kenntnis der Niedersten Organismen. — Leipzig: Verlag von Wilhelm Engelmann, 1864. — 132 p.
72. De Lima, V.X., Cavalcanti L.D.H. Diversity and ecology of Myxomycetes in the Pampa Biome, Brazil // *Nova Hedwigia*. — 2017. — Vol. 104. — No. 1–3. — P. 273–291.
73. Dickie I.A. Insidious effects of sequencing errors on perceived diversity in molecular surveys // *The New Phytologist*. — 2010. — Vol. 188. — No. 4. — P. 916–918.
74. Durkin L., Jansson T., Sanchez M., Khomich M., Ryberg M., Kristiansson E., Nilsson R. H. When mycologists describe new species, not all relevant information is provided (clearly enough) // *MycKeys*. — 2020. — Vol. 72. — P. 109–128.
75. Estrada-Torres A., Wrigley De Basanta D., Conde E., Lado C. Myxomycetes associated with dryland ecosystems of the Tehuacán-Cuicatlán Valley Biosphere Reserve, Mexico // *Fungal Diversity*. — 2009. — Vol. 36. — P. 17–56.
76. Everhart S.E., Keller H.W. Life history strategies of corticolous myxomycetes: the life cycle, plasmodial types, fruiting bodies, and taxonomic orders // *Fungal Diversity*. — 2008. — Vol. 29. — P. 1–16.
77. Everhart S.E., Keller H.W., Ely J.S. Influence of bark pH on the occurrence and distribution of tree canopy myxomycete species // *Mycologia*. — 2008. — Vol. 100. — No. 2. — P. 191–204.
78. Fiore-Donno A.M., Kamono A., Chao E.E., Fukui M., Cavalier-Smith T. Invalidation of *Hyperamoeba* by Transferring its Species to Other Genera of Myxogastria // *The Journal of Eukaryotic Microbiology*. — 2010. — Vol. 57. — No. 2. — P. 189–196.
79. Gao Y., Song H., Zhou F., Chen S., He G., Yan J., Sun Q., Long H., Zhai Z., Hu D., Hu H. Community of soil-inhabiting myxomycetes shares similar assembly mechanisms with fungi, and is affected by bacterial community in subtropical forests of China // *Soil Biology and Biochemistry*. — 2022. — Vol. 175. — Art. 108854.

80. Gao Y., Zhang X., He G., Shchepin O.N., Yan S., Chen S. Influence of forest type on dark-spored myxomycete community in subtropical forest soil, China // *Soil Biology and Biochemistry*. — 2019. — Vol. 138. — Art. 107606. — P. 1–11.
81. García-Cunchillos I., Zamora J.C., Ryberg M., Lado C. Phylogeny and evolution of morphological structures in a highly diverse lineage of fruiting-body-forming amoebae, order Trichiales (Myxomycetes, Amoebozoa) // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. — 2022. — Vol. 177. — Art. 107609. — P. 1–20.
82. Gilert E. On the identity of *Perichaena liceoides* (Myxomycetes). *Mycological Research*. — 1990. — Vol. 94. — No. 5. — P. 698–704.
83. Gmshinskiy V.I., Bortnikov F.M., Matveev A.V., Novozhilov Yu K. New data on Myxomycetes Lazovsky State Nature Reserve (Far East, Russia) // *Botanica Pacifica*. — 2020a. — Vol. 9. — No. 1. — P. 155–164.
84. Gmshinskiy V.I., Matveev A.V. Season dynamics of sporulation of myxomycetes in Moscow city and Moscow region // *Микология и фитопатология*. — 2016. — Т. 50. — № 3. — С. 139–147.
85. Gmshinskiy V.I., Matveev A.V., Gubanov E.S., Bortnikov F.M., Dunayev E.A. Critical revision of the Myxomycetes collection of Young Naturalists Club of Zoological Museum of Moscow State University // *Botanica Pacifica*. — 2020b. — Vol. 9. — No. 2. — P. 175–190.
86. Gmshinskiy V.I., Novozhilov Yu.K., Prikhodko I.S., Bortnikov F.M., Shchepin O.N., Schnittler M. Morphology and phylogeny of *Diderma aurantiacum* (Myxomycetes) — a new species for Russia from the Far East // *Новости систематики низших растений*. — 2023a. — Т. 57. — № 1. — С. 27–42.
87. Gmshinskiy V.I., Prikhodko I.S., Bortnikov F.M., Shchepin O.N., Novozhilov Yu.K. New genus *Valtocarpus* (Myxomycetes = Eumycetozoa): molecular phylogeny and morphological analysis of aethalioid species in the order Stemonitidales // *Protistology*. — 2023b. — Vol. 17. — No. 4. — P. 216–232.
88. Gray W.D., Alexopoulos C. J. *Biology of the Myxomycetes*. — New York: Ronald Press Co., 1968. — 1968 p.
89. Härkönen M. Corticolous Myxomycetes in three different habitats in southern Finland // *Karstenia*. — 1977. — Vol. 17. — P. 19–32.
90. Härkönen M., Rikkinen J., Ukkola T., Enroth J., Virtanen V., Jääskeläinen K., Rinne E., Hiltunen L., Piippo S., He X. Corticolous myxomycetes and other epiphytic Cryptogams on seven native tree species in Hunan Province, China // *Systematics and Geography of Plants*. — 2004. — Vol. 74. — No. 1. — P. 189–198.
91. Härkönen M., Ukkola, T. Conclusions on Myxomycetes compiled over twenty-five years from 4793 moist chamber cultures // *Stapfia*. — 2000. — Vol. 73. — P. 105–112.

92. Hosokawa A., Reid C.R., Latty T. Slimes in the city: The diversity of myxomycetes from inner-city and semi-urban parks in Sydney, Australia // *Fungal Ecology*. — 2019. — Vol. 39. — P. 37–44.
93. Ing B. *The Myxomycetes of Britain and Ireland: An Identification Handbook*. — Slough: Richmond Publishing Company, 1999. — 374 p.
94. Karsten P.A. Fungi in Transbaicalia, paucis exceptis prope fontes minerales Yamarovka, aestate ann. 1904 et 1905 a clar. P. Mikhno collecti // *Труды Троицкосавско-Кяхтинского отделения Приамурского отдела Императорского Русского географического общества*. — 1905 [1906]. — Т. 8. — № 1. — С. 60–64.
95. Keller H.W., Braun K.L. Myxomycetes of Mexico II // *Boletín de la Sociedad Mexicana de Micología*. — 1977. — Vol. 11. — P. 167–180.
96. Keller H.W., Brooks T.E. Corticolous Myxomycetes VII: contribution toward a monograph of *Licea*, five new species // *Mycologia*. — 1977. — Vol. 69. — No. 4. — P. 667–684.
97. Keller H.W., Everhart S.E., Kilgore C.M. Chapter 1 — The myxomycetes: introduction, basic biology, life cycles, genetics, and reproduction. In book: *Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*. Second Edition // Academic Press. — 2022. — P. 1–46.
98. Ko Ko T.W., Rosing W.C., Ko Ko Z.Z.W., Stephenson S.L. Myxomycetes of Myanmar // *Sydowia*. — 2013. — Vol. 65. — No. 2. — P. 267–276.
99. Kosheleva A.P., Novozhilov Yu.K., Schnittler M. Myxomycete diversity of the state reserve “Stolby” (south-eastern Siberia, Russia) // *Fungal Diversity*. — 2008. — Vol. 31. — P. 45–62.
100. Kowalski D.T. A new foliicolous species of *Licea* // *Mycologia*. — 1970. — Vol. 62. — No. 5. — P. 1057–1061.
101. Kryvomaz T., Michaud A., Stephenson S.L. An annotated checklist of myxomycetes from the Seychelles Islands, Indian Ocean // *Karstenia*. — 2020. — Vol. 58. — No. 2. — P. 215–240.
102. Lado C. An on-line nomenclatural information system of Eumycetozoa // Madrid: Real Jardín Botánico, CSIC. — 2005–2024. <https://eumycetozoa.com>
103. Lado C., Treviño-Zevallos I.F., García-Martín J.M., Wrigley de Basanta D. *Diachea mitchellii*: A new myxomycete species from high elevation forests in the tropical Andes of Peru // *Mycologia*. — 2022. — T. 114. — № 4. — С. 798–811.
104. Lakhanpal T.N., Mukerji K. G. Experimental studies on Indian myxomycetes — II. Cultural studies on some species of *Didymium* // *Transactions of the Mycological Society of Japan*. — 1976. — Vol. 17. — No. 2. — P. 121–125.
105. Lakhanpal T.N., Nannenga-Bremekamp N.E., Chopra R.K. Notes on *Licea* (Myxomycetes) from India // *Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Section C*. — 1990. — Vol. 93. — No. 3. — P. 253–264.

106. Lee I.K., Kim Y.C. Effect of sulfur dioxide gas and abscisic acid pretreatment on physiological susceptibility and growth damages of coniferous seedlings // Journal of Korean Society of Forest Science. — 1994. — Vol. 83. — No. 3. — P. 331–343.
107. Leontyev D.V., Buttgerit M., Kochergina A.V., Shchepin O.N., Schnittler M. Two independent genetic markers support separation of the myxomycete *Lycogala epidendrum* into numerous biological species // Mycologia. — 2023. — Vol. 115. — No. 1. — P. 32–43.
108. Leontyev D.V., Schnittler M. Chapter 3 — The Phylogeny of Myxomycetes. In book: Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology // Academic Press. — 2017. — P. 83–106.
109. Leontyev D.V., Schnittler M., Stephenson S.L. A critical revision of the *Tubifera ferruginosa* complex // Mycologia. — 2015. — Vol. 107. — No. 5. — P. 959–985.
110. Leontyev D.V., Schnittler M., Stephenson S.L., Novozhilov Y.K., Shchepin O.N. Towards a phylogenetic classification of the Myxomycetes // Phytotaxa. — 2019. — Vol. 399. — No. 3. — P. 209–238.
111. Li X., Wang D., Cui Z. A new cytosine-type alkaloid from the stem bark of *Maackia amurensis* // Natural Product Research. — 2010. — Vol. 24. — No. 16. — P. 1499–1502.
112. Li Y., Li H., Wang Q. Myxomycetes from China II. Two new species of *Trichia* // Mycosystema. — 1989. — Vol. 2. — P. 241–246.
113. Lister A. A monograph of the Mycetozoa being a descriptive catalogue of the species in the Herbarium of the British Museum. — London, 1894. — 224 p.
114. Lister A. Notes on some rare species of Mycetozoa // Journal of Botany. — 1897. — Vol. 35. — P. 209–218.
115. Lister G. Two new species of Mycetozoa // Journal of Botany British and Foreign. — 1911. — Vol. 49. — P. 61–62.
116. Liu Q.S., Yan S.Z., Dai J.Y., Chen S.L. Species diversity of corticolous myxomycetes in Tianmu Mountain National Nature Reserve, China // Canadian Journal of Microbiology. — 2013. — Vol. 59. — No. 12. — P. 803–813.
117. Mao S., Chen W., Liao S. Studies on chemical constituents of the stem bark of *Taxus cuspidata* // Journal of Chinese Medicinal Materials. — 1999. — Vol. 22. — No. 7. — P. 346–347.
118. Martin G.W. A new species of *Licea* from Panama. Mycologia. — 1957. — Vol. 49. — No. 3. — P. 439–440.
119. Martin G.W., Alexopoulos C.J. The Myxomycetes. — Iowa City: University of Iowa Press, 1969. — 561 p.
120. Misfud S. An updated checklist of the myxomycetes in the Maltese islands – An overview of an ongoing research // Microbial Biosystems. — 2020. — Vol. 5. — No. 2. — P. 9–19.

121. Mitchell D.W., Moreno G. A new species of *Licea* (Myxomycetes) from New Mexico // Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid. — 2009. — Vol. 33. — P. 171–174.
122. Moreno G., Heykoop M., Illana C. Interesting myxomycetes found in Alcalá de Henares (Madrid) // Boletín de la Sociedad Micológica de Madrid. — 1987. — Vol. 11. — No. 2. — P. 213–216.
123. Moreno G., López-Villalba Á., Stephenson S.L., Castillo A. *Lepidoderma cristatosporum*, a new species of myxomycete from Australia // Mycoscience. — 2018. — Vol. 59. — No. 5. — P. 386–391.
124. Nannenga-Bremekamp N.E. Notes on Myxomycetes X. Some new species of *Licea*, *Reticularia*, *Cribraria*, *Dictydiaethalium*, *Trichia* and *Metatrachia* // Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Section C. — 1966. — Vol. 69. — No. 3. — P. 336–349.
125. Nannenga-Bremekamp N.E. Notes on Myxomycetes. XV. New species of *Oligonema*, *Licea*, *Clastoderma*, *Comatracha*, *Paradiacheopsis* and *Badhamia* // Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Section C. — 1968. — Vol. 71. — No. 1. P. 41–51.
126. Nannenga-Bremekamp N.E., Yamamoto Y. Additions to the Myxomycetes of Japan. I // Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Section C. — 1983. — Vol. 82. — P. 207–241.
127. Nannenga-Bremekamp N.E., Yamamoto Y. Additions to the Myxomycetes of Japan III // Proceedings van de Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Section C. — 1987. — Vol. 90. — No. 3. — P. 311–349.
128. Naoumoff N. Matériaux pour la flore mycologique de la Russie, Fungi ussurienses I // Bulletin de la Société Mycologique de France. — 1914. — Vol. 30. — P. 64–83.
129. Novozhilov Yu.K., van Hooff H., Jagers M. *Trichioides iridescens*, a new genus and new species (incertae sedis in Myxomycetes) // Mycological Progress. — 2015. — Vol. 14. — No. 1. — P. 1–7.
130. Novozhilov Yu.K., Erastova D.A., Shchepin O.N., Schnittler M., Alexandrova A.V., Popov E.S., Kuznetsov N. Myxomycetes associated with monsoon lowland tropical forests in southern Vietnam // Nova Hedwigia. — 2017a. — Vol. 104. — No. 1–3. — P. 143–182.
131. Novozhilov Yu.K., Fefelov K.A. An annotated checklist of the myxomycetes of Sverdlovsk region, West Siberian lowland, Russia // Микология и фитопатология. — 2001. — Т. 35. — № 4. — С. 41–52.
132. Novozhilov Yu.K., Mitchell D.W., Schnittler M. Myxomycete biodiversity of the Colorado Plateau // Mycological Progress. — 2003a. — Vol. 2. — No. 4. — P. 243–258.

133. Novozhilov Yu.K., Okun M.V., Erastova D.A., Shchepin O.N., Zemlyanskaya I.V., García-Carvajal E., Schnittler M. Description, culture and phylogenetic position of a new xerotolerant species of *Physarum* // *Mycologia*. — 2013. — Vol. 105. — No. 6. — P. 1535–1546.
134. Novozhilov Yu.K., Prikhodko I.S., Bortnikov F.M., Shchepin O.N., Luptakova A.D., Dobriakova K.D., Thi Ha Giang Pham. *Diachea racemosa* (Myxomycetes = Myxogastrea): a new species with cespitose sporocarps from southern Vietnam and its position within the phylogenetic clade *Diachea* sensu lato (Physarales) // *Protistology*. — 2023. — Vol. 17. — No. 4. — P. 189–203.
135. Novozhilov Yu.K., Rollins A.W., Schnittler M. Chapter 8 — Ecology and Distribution of Myxomycetes. In book: *Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*. — Academic Press, 2017b. — P. 253–297.
136. Novozhilov Yu.K., Rollins A.W., Shchepin O.N., Schnittler M. Chapter 9 — Ecology and distribution of myxomycetes. In book: *Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*. Second Edition. — Academic Press, 2022. — P. 325–376.
137. Novozhilov Yu.K., Schnittler M., Erastova D.A., Shchepin O.N. Myxomycetes of the Sikhote-Alin State Nature Biosphere Reserve (Far East, Russia) // *Nova Hedwigia*. — 2017c. — Vol. 104. — No. 1–3. — P. 183–209.
138. Novozhilov Yu.K., Schnittler M., Stephenson S.L. Myxomycetes of the Taimyr Peninsula (north-central Siberia) // *Karstenia*. — 1999. — Vol. 39. — No. 2. — P. 77–97.
139. Novozhilov Yu.K., Shchepin O.N., Gmoshinskiy V.I., Schnittler M. Myxomycetes of boreal forests of the Laplandskiy State Nature Biosphere Reserve (Kola Peninsula, Russia) // *Karstenia*. — 2020a. — Vol. 58. — No. 2. — P. 292–315.
140. Novozhilov Yu.K., Shchepin O.N., Schnittler M., Dagamac N.H.A., Alexandrova A.V., Popov E.S., Kuznetsov N. Myxomycetes associated with mountain tropical forests of Bidoup Nui Ba and Chu Yang Sin national parks (Dalat Plateau, southern Vietnam) // *Nova Hedwigia*. — 2020b. — Vol. 110. — No. 1–2. — P. 185–224.
141. Novozhilov Yu.K., Zemlianskaia I.V., Schnittler M., Fefelov K.A. An annotated checklist of the myxomycetes of the northwestern Caspian lowland // *Микология и фитопатология*. — 2003b. — Т. 37. — № 6. — С. 53–65.
142. Novozhilov Yu.K., Zemlianskaia I.V., Schnittler M., Stephenson S.L. Myxomycete diversity and ecology in the arid regions of the Lower Volga River Basin (Russia) // *Fungal Diversity*. — 2006. — Vol. 23. — P. 193–241.
143. Pecundo M.H., Dagamac N.H.A., dela Cruz T.E.E. A comparative diversity study of myxomycetes in the lowland forests of Mt. Malasimbo and Mt. Siburan, Mindoro Island, Philippines // *Karstenia*. — 2020. — Vol. 58. — No. 2. — P. 275–291.

144. Poulain M., Meyer M., Bozonnet J. Les Myxomycetes. — Sévrier: Fédération mycologique et botanique Dauphiné-Savoie, 2011. — 568 p.
145. Prikhodko I.S., Shchepin O.N., Bortnikova N.A., Novozhilov Yu.K., Gmshinskiy V.I., Moreno G., López-Villalba Á., Stephenson S.L., Schnittler M. A three-gene phylogeny supports taxonomic rearrangements in the family Didymiaceae (Myxomycetes) // *Mycological Progress*. — 2023a. — Vol. 22. — No. 2. — Art. 11. — P. 1–24.
146. Prikhodko I.S., Shchepin O.N., Novozhilov Yu.K., Gmshinskiy V.I., Schnittler M. Reassessing the phylogenetic position of the genus *Kelleromyxa* (Myxomycetes= Myxogastrea) using genome skimming data // *Protistology*. — 2023b. — Vol. 17. — No. 2. — P. 73–84.
147. Rojas C., Rojas P.A., Lado C. Myxomycete diversity in Costa Rica // *Mycosphere*. — 2018. — Vol. 9. — No. 2. — P. 227–255.
148. Rojas C., Rojas P.A., Stephenson S.L. Phenology of myxomycetes in Turrialba, Costa Rica // *Karstenia*. — 2021. — Vol. 59. — No. 1–2. — P. 1–12.
149. Rollins A.W., Stephenson S.L. Global distribution and ecology of myxomycetes // *Current Topics in Plant Biology*. — 2011. — Vol. 12. — P. 1–14.
150. Ronikier A., Bochynek A., Chachuła P., Kozik J., Kubiak D., Perz P., Salamaga A. Revision of the genus *Licea* (Myxomycetes) in Poland // *Nova Hedwigia*. — 2017. — Vol. 104. — P. 243–272.
151. Schnittler M. Ecology of myxomycetes of a winter-cold desert in western Kazakhstan // *Mycologia*. — 2001. — Vol. 93. — No. 4. — P. 653–669.
152. Schnittler M., Dagamac N.H., Novozhilov Yu.K. Chapter 9 — Biogeographical Patterns in Myxomycetes. In book: *Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*. — Academic Press, 2017. — P. 299–331.
153. Schnittler M., Novozhilov Yu.K. The myxomycetes of boreal woodlands in Russian northern Karelia: a preliminary report // *Karstenia*. — 1996. — Vol. 36. — P. 19–40.
154. Schnittler M., Novozhilov Yu.K., Carvajal E., Spiegel F.W. Myxomycete diversity in the Tarim basin and eastern Tian-Shan, Xinjiang Prov., China // *Fungal Diversity*. — 2012. — Vol. 59. — P. 91–108.
155. Schnittler M., Unterseher M., Pfeiffer T., Novozhilov Yu.K., Fiore-Donno A.M. Ecology of sandstone ravine myxomycetes from Saxonian Switzerland (Germany) // *Nova Hedwigia*. — 2010. — Vol. 90. — No. 3–4. — P. 277–302.
156. Shchepin O.N., Dagamac N.H., Sanchez O.M., Novozhilov Y.K., Schnittler M., Zemlyanskaya I.V. DNA barcoding as a tool for identification of plasmodia and sclerotia of myxomycetes (*Myxogastria*) appearing in moist chamber cultures // *Mycosphere*. — 2017. — Vol. 8. — No. 10. — P. 1904–1913.

157. Shchepin O.N., Schnittler M., Erastova D.A., Prikhodko I.S., Borg Dahl M., Azarov D.V., Chernyaeva, E.N., Novozhilov, Yu.K. Community of dark-spored myxomycetes in ground litter and soil of taiga forest (Nizhne-Svirskiy Reserve, Russia) revealed by DNA metabarcoding // *Fungal Ecology*. — 2019. — Vol. 39. — P. 80–93.
158. Stephenson S.L. Distribution and ecology of myxomycetes in temperate forests. II. patterns of occurrence on bark surface of living trees, leaf litter, and dung // *Mycologia*. — 1989. — Vol. 81. — No. 4. — P. 608–621.
159. Stephenson S.L. *Secretive Slime Moulds: Myxomycetes of Australia*. Canberra: CSIRO Publishing, 2021. — 382 p.
160. Stephenson S.L., Elliott T.F., Elliot K., Vernes K. Myxomycetes associated with the bark, cones and leaves of Australian cypress pines (*Callitris* spp.) // *Australian Journal of Botany*. — 2023. — Vol. 71. — No. 3. — P. 157–165.
161. Stephenson S.L., Fiore-Donno A.M., Schnittler M. Myxomycetes in soil // *Soil Biology and Biochemistry*. — 2011. — Vol. 43. — No. 11. — P. 2237–2242.
162. Stephenson S.L., Kalyanasundaram I., Lakhanpal T.N. A comparative biogeographical study of myxomycetes in the mid-Appalachians of eastern North America and two regions of India // *Journal of Biogeography*. — 1993. — Vol. 20. — P. 645–657.
163. Stephenson S.L., Novozhilov Yu.K., Prikhodko I.S. A new species of *Physarum* (Myxomycetes) from Christmas Island (Australia) // *Новости систематики низших растений*. — 2020. — Т. 54. — № 2. — С. 397–404.
164. Stephenson S.L., Novozhilov Yu.K., Shchepin O.N., Laursen G.A., Leontyev D.V., Schnittler M. Myxomycetes of Alaska: species diversity and distribution // *Nova Hedwigia*. — 2022. — Vol. 115. — No. 3–4. — P. 519–534.
165. Stephenson S.L., Schnittler M., Mitchell D.W., Novozhilov Yu.K. Myxomycetes of the Great Smoky Mountains National Park // *Mycotaxon*. — 2001. — Vol. 78. — P. 1–15.
166. Stephenson S.L., Wrigley de Basanta D., Lado C., Estrada-Torres A., Darrah R. Myxomycete biodiversity revealed in the Namib desert // *South African Journal of Botany*. — 2019. — Vol. 124. — P. 402–413.
167. Takahashi K. Diversity of corticolous myxomycetes in the last glacial refugia of *Cryptomeria japonica* in Japan // *Karstenia*. — 2020. — Vol. 58. — No. 2. — P. 260–274.
168. Tian H., Zhai W., Sun K., Zhu Y., Zhou H., Wan P. Chemical composition and potential bioactivities of essential oil from *Quercus mongolica* bark // *Arabian Journal of Chemistry*. — 2022. — Vol. 15. — No. 9. — Art. 104076.

169. Treviño-Zevallos I., García-Cunchillos I., Wrigley De Basanta D., Lado C. Diversity of Myxomycetes from Peru Part III: The high Andes and the altiplano // *Phytotaxa*. — 2023. — Vol. 624. — No. 1. — P. 1–92.
170. Ukkola T. Myxomycetes of the Usambara Mountains, northeast Tanzania // *Acta botanica Fennica*. — 1998. — Vol. 160. — P. 1–37.
171. Vlasenko A.V., Sambyla C.N., Novozhilov Yu.K., Vlasenko V.A. Rare myxomycete species from Siberia and first record of *Tubifera dimorphothecca* in Russia // *Czech Mycology*. — 2021. — Vol. 73. — No. 2. — P. 215–228.
172. Wei Y.L., Li Q.S., Bai Z., Wu Q.X. Fungal community composition and enzyme activity in different type bark of *Pinus koraiensis* // *Forests*. — 2021. — Vol. 12. — Art. 1781. — P. 1–16.
173. Wrigley de Basanta D., de Mier C., Lado C. A taxonomic revision of the species of *Licea* subg. *Licea* (Myxomycetes) // *Phytotaxa*. — 2023. — Vol. 629. — No. 2. — P. 95–128.
174. Wrigley de Basanta D., Estrada-Torres A. Chapter 11 — Techniques for recording and isolating myxomycetes: updated // In book: *Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*. Second Edition. — Academic Press, 2022. — P. 417–452.
175. Wrigley de Basanta D., Lado C. A taxonomic evaluation of the stipitate *Licea* species // *Fungal Diversity*. — 2005. — Vol. 20. — P. 261–314.
176. Wrigley de Basanta D., Lado C., Estrada-Torres A., Stephenson S.L. Biodiversity studies of myxomycetes in Madagascar // *Fungal Diversity*. — 2013. — Vol. 59. — P. 55–83.
177. Yamamoto Y. Biota of Japanese myxomycetes. — Ibaraki, Committee for the publication of “Biota of Japanese Myxomycetes. — 2021. — 1136 p.
178. Yamamoto Y. Notes on Japanese myxomycetes I. A new species of *Licea*. *Japanese Journal of Botany*. — 1991. — Vol. 66. — P. 12–13.
179. Yamamoto Y., Nannenga-Bremekamp N.E. *Diderma ochraceum* var. *izawae*, a new Myxomycete from New Zealand // *Proceedings of the Royal Netherlands Academy of Arts and Sciences*. — 1995. — Vol. 98. — No. 3. — P. 327–328.
180. Zemlyanskaya I.V., Novozhilov Yu.K. New data on myxomycete diversity of the Republic of Tatarstan (Russia) // *Новости систематики низших растений*. — 2022. — Т. 56. — №1. — С. 71–84.
181. Zemlyanskaya I.V., Novozhilov Yu.K., Schnittler M. An annotated checklist slime molds (Myxomycetes = Myxogastrea) of western Kazakhstan // *Karstenia*. — 2020. — Vol. 58. — No. 2. — P. 168–189.
182. Zhou Y., Jin M., Zhou W., Li G. Chemical constituents of the stem barks of *Quercus mongolica* // *Chemistry of Natural Compounds*. — 2018. — Vol. 54. — P. 973–974.

Приложение 1. Иллюстрации некоторых видов миксомицетов.

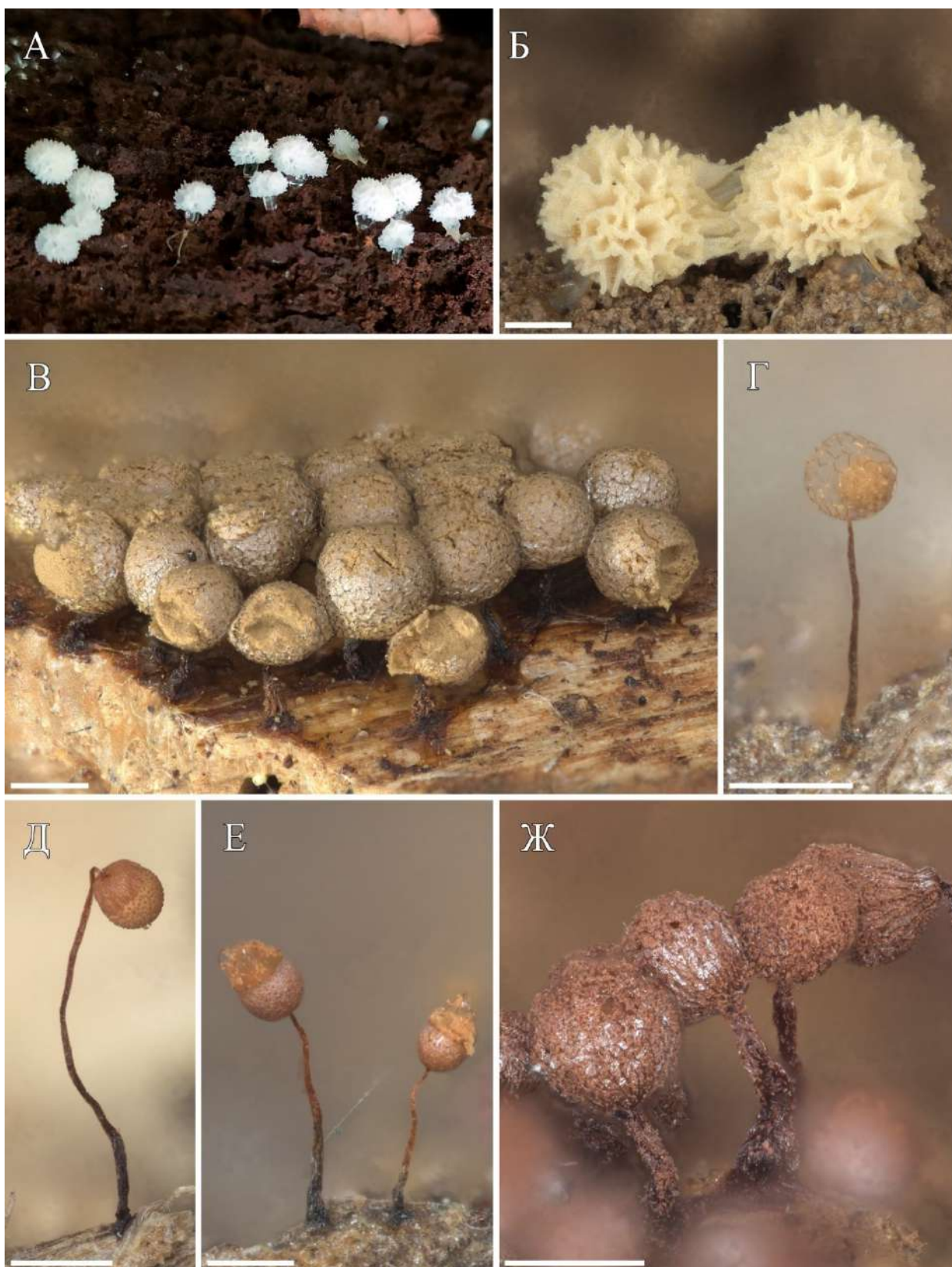


Рис. 1. А, Б – *Ceratiomyxa morchella* (МУХ 22062), внешний вид в полевых условиях (А) и в гербарии (Б), В – *Cribraria argillacea* (МУХ 10750), Г – *Cribraria confusa* (ФБм1610), Д – *Cribraria languescens* (МУХ 10751), Е – *Cribraria minutissima* (ФБм1611), Ж – *Cribraria mirabilis* (МУХ 22022). Масштабные отрезки: Б, В, Д, Ж – 500 мкм, Г, Е – 200 мкм.

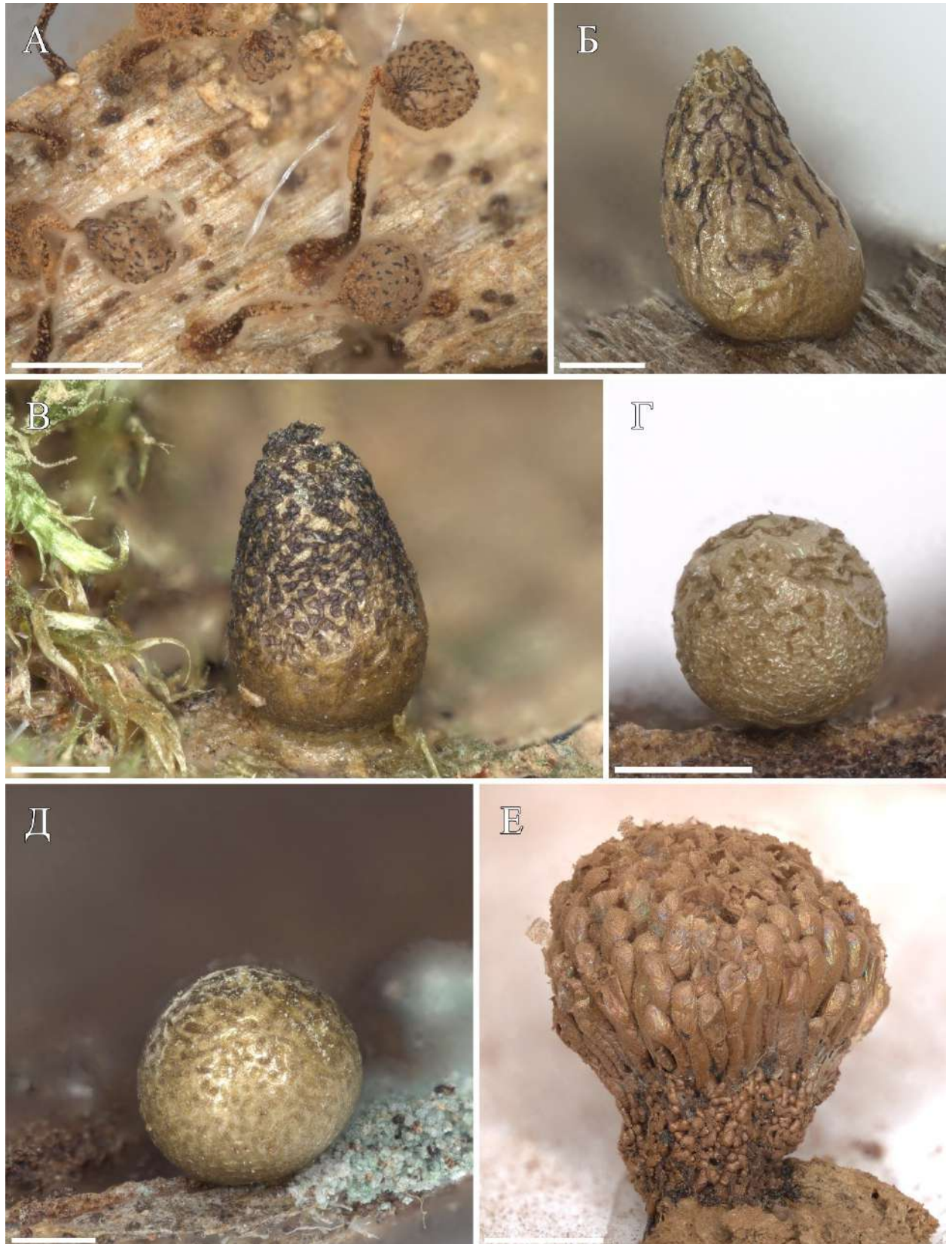


Рис. 2. А – *Cribraria splendens* (LE 327945), Б, В – *Lycogala conicum* (МУХ 10784, МУХ 12674, соответственно), Г, Д – *Lycogala* sp. (ФБт1608, МУХ 8274, соответственно), Е – *Tubifera dimorphotheca* (LE 328135). Масштабные отрезки: А-Д – 500 мкм, Е – 2 мм.

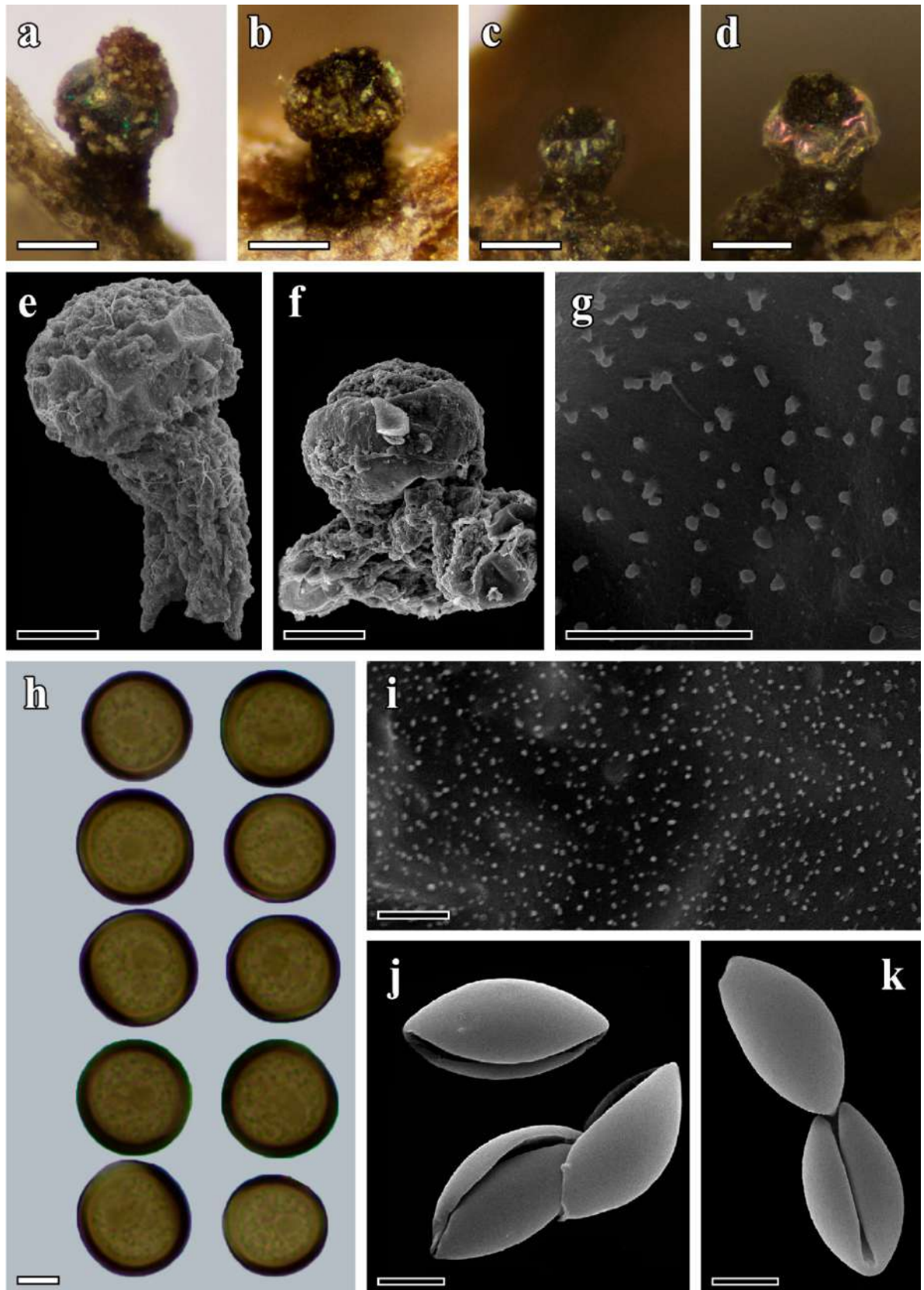


Рис. 3. *Licea atricapilla* (Bortnikov et al., 2022, Fig. 2). (МУХ 10170: а, е, к; МУХ 11289: б; МУХ 11300: д; МУХ 11314: с, f-j). а-д: спорокарпы. е, f: спорокарпы под СЭМ. g, i: внутренний перидий под СЭМ. h: споры в проходящем свете. j, k: Споры под СЭМ. Масштабные отрезки: а-д – 100 мкм, е-f – 50 мкм, g-k – 5 мкм.

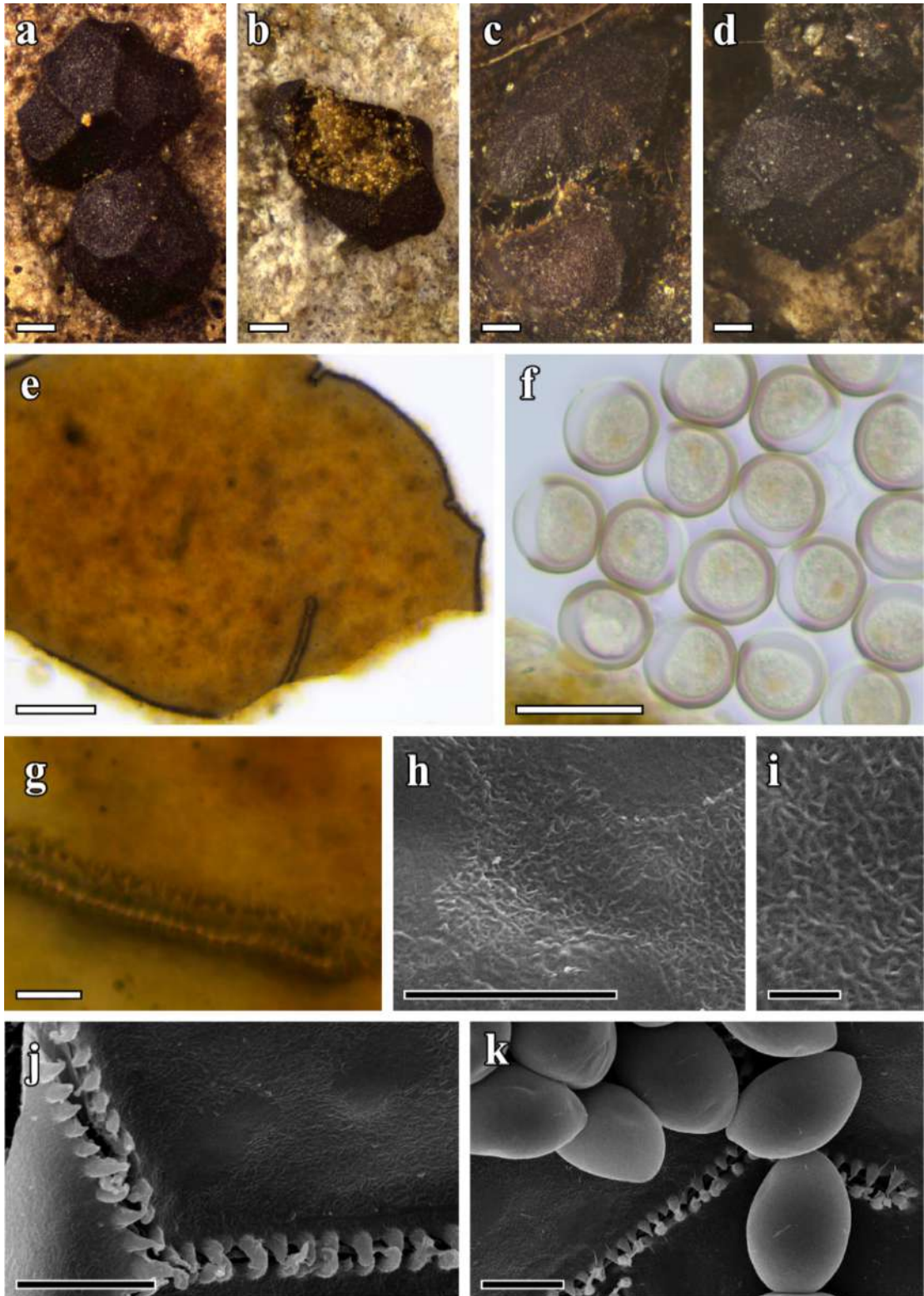


Рис. 4. *Licea mariae* (Bortnikov et al., 2022, Fig. 8). Голотип (МУХ 11149: а, б) и паратипы (МУХ 8203: d, h-j; МУХ 10243: с, е-g). а, с, d: спорокарпы. б: разрушенный спорокарп с золотисто-желтой споровой массой. е: перидий в проходящем свете. f: споры в проходящем свете. g: фрагмент перидия в проходящем свете. h-j: внутренний перидий под СЭМ. k: внутренний перидий и споры под СЭМ. Масштабные отрезки: а-d – 100 мкм, е – 50 мкм, f, g – 20 мкм, h, j, k – 10 мкм, i – 2 мкм.

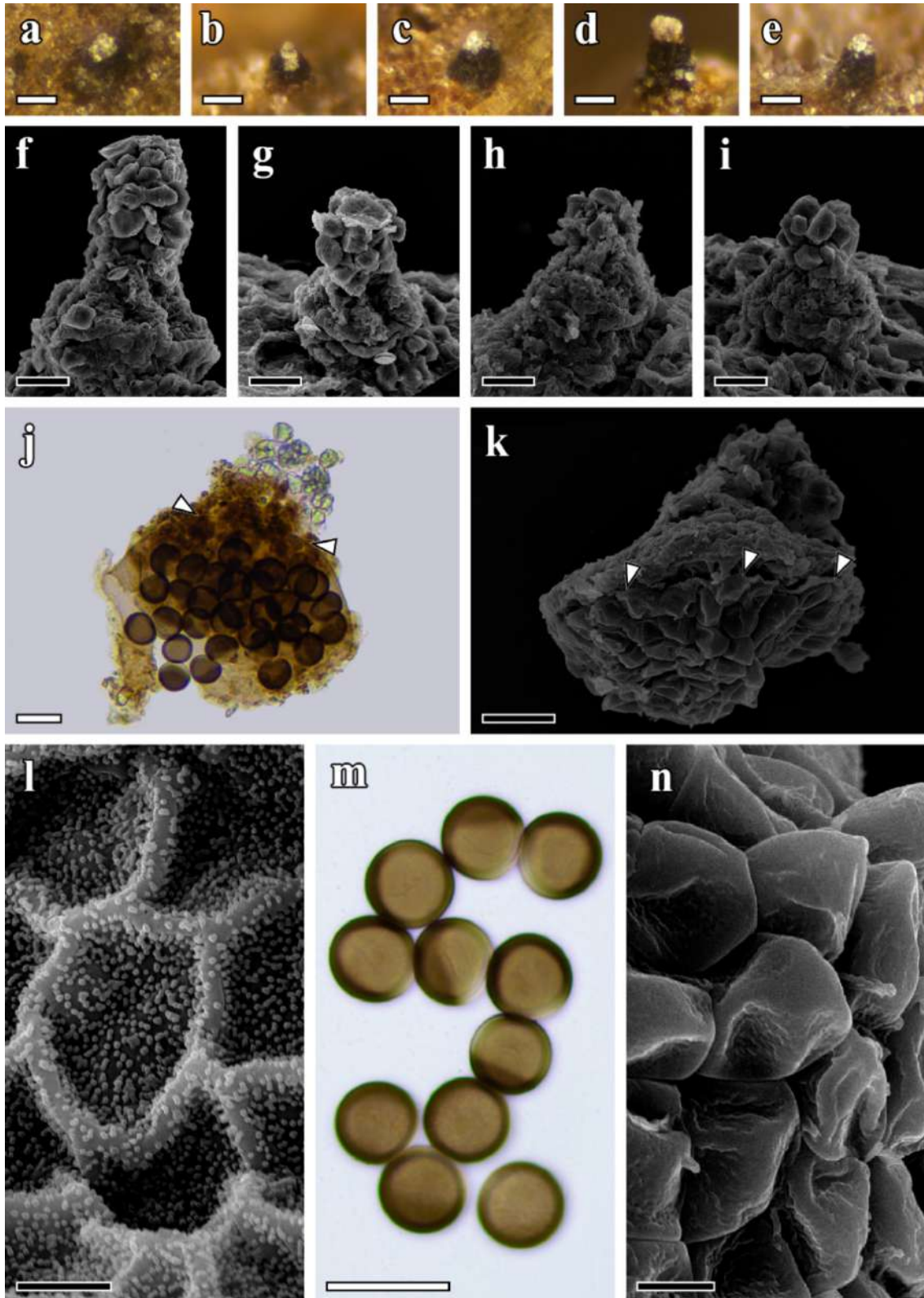


Рис. 5. *Licea pseudoconica* (Bortnikov et al., 2022, Fig. 13). (MYX 10210: h, i; MYX 11280: a-d, f, g, j-n; MYX 11305: e). a-e: спорокарпы. f-i: спорокарпы под СЭМ. j-k: разрушенные спорокарпы в проходящем свете (j) и под СЭМ (k). Стрелки указывают на закругленное, а не коническое завершение перидия в верхней части. l: внутренний перидий под СЭМ. m: споры в проходящем свете. n: споры под СЭМ. Масштабные отрезки: a-e – 50 мкм, f-k, m – 20 мкм, l, n – 5 мкм.

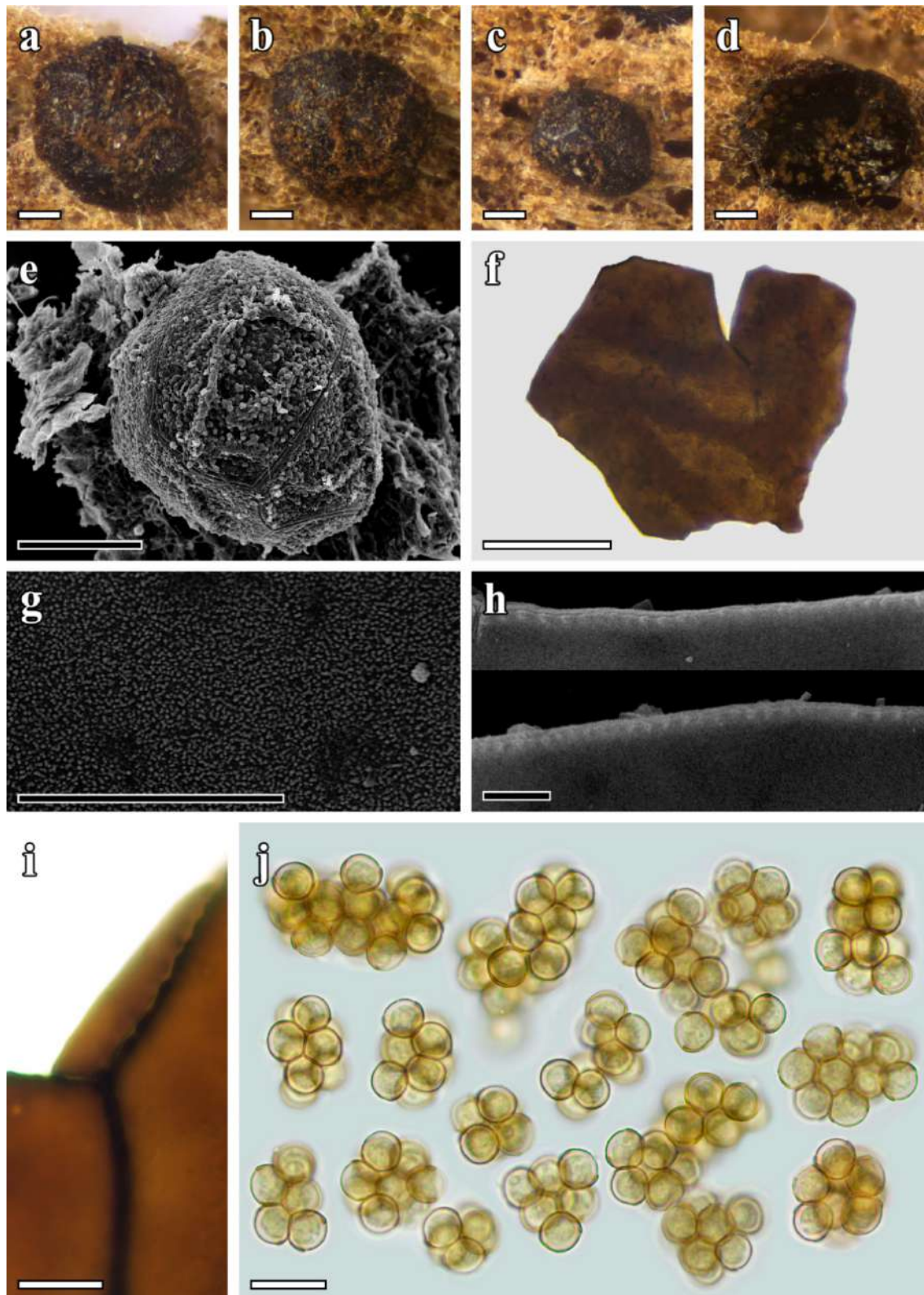


Рис. 6. *Licea synchryospora* (Bortnikov et al., 2022, Fig. 18). Голотип (МҮХ 11315). а-с: спорокарпы. d: разрешенный спорокарп с желтыми группами спор. e: спорокарп под СЭМ. f: пластинка перидия в проходящем свете. g: внутренний перидий под СЭМ. h: внутренний край пластинки перидия под СЭМ. i: внутренний перидий в проходящем свете. j: группы спор в проходящем свете. Масштабные отрезки: а-f – 100 мкм, g-j – 10 мкм.

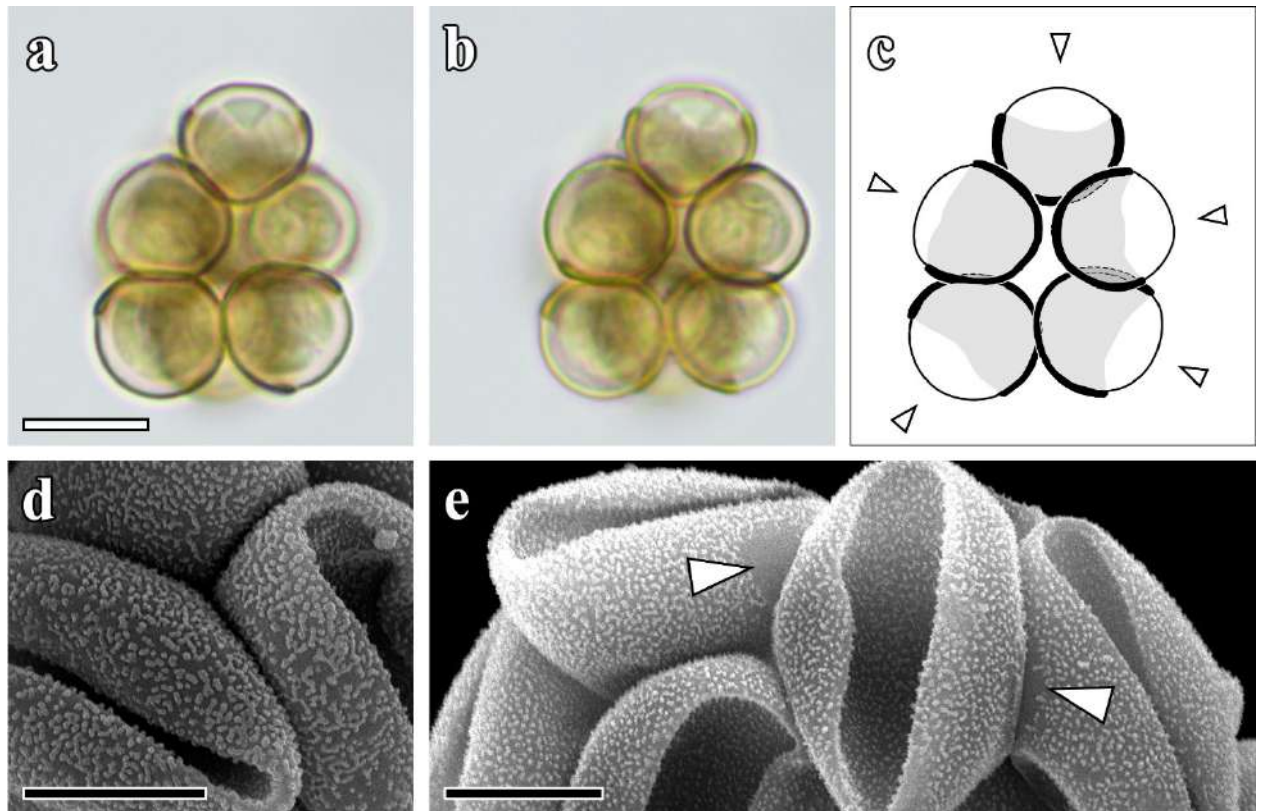


Рис. 7. *Licea synchronospora* (Bortnikov et al., 2022, Fig. 19). Голотип (МУХ 11315). a-b: группа спор в проходящем свете. c: та же группа, схема. Стрелки указывают на области прорастания с более тонкими стенками, обращенные к периферии группы. d-e: группа спор под СЭМ; видны гладкие участки поверхности спор в местах плотного контакта соседних спор; тонкие участки оболочки коллапсировали внутрь спор. Масштабные отрезки: a-c – 10 мкм, d-e – 5 мкм.

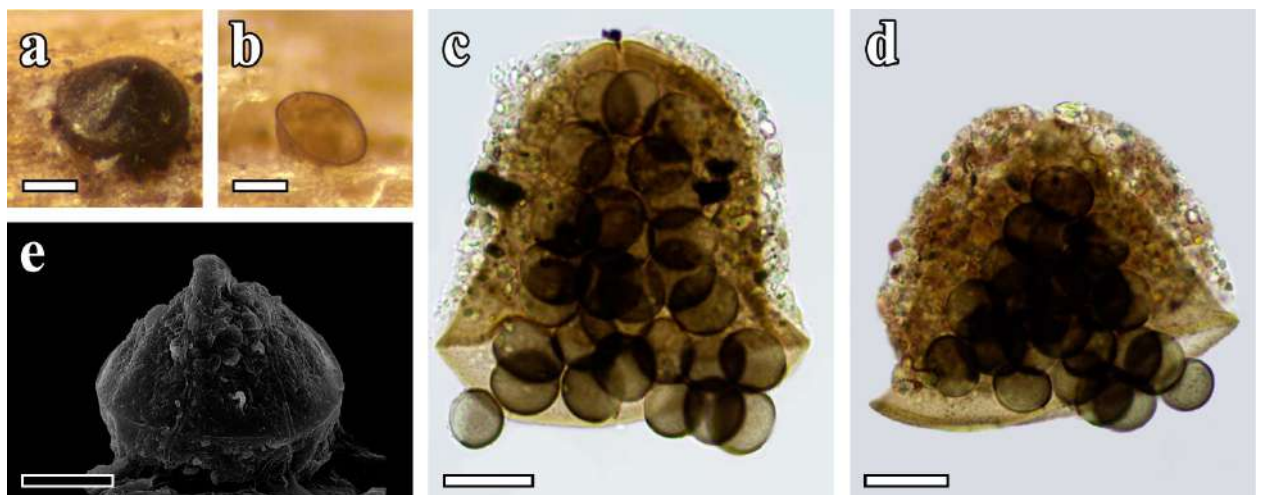


Рис. 8. *Licea* sp. (Bortnikov et al., 2022, Fig. 20). (МУХ 10295: a-b, e, МУХ 10270: c-d). a-b: спорокарпы. c-d: верхняя часть спорокарпа со спорами в проходящем свете. e: спорокарп под СЭМ. Масштабные отрезки: a-b – 50 мкм, c-e – 20 мкм.

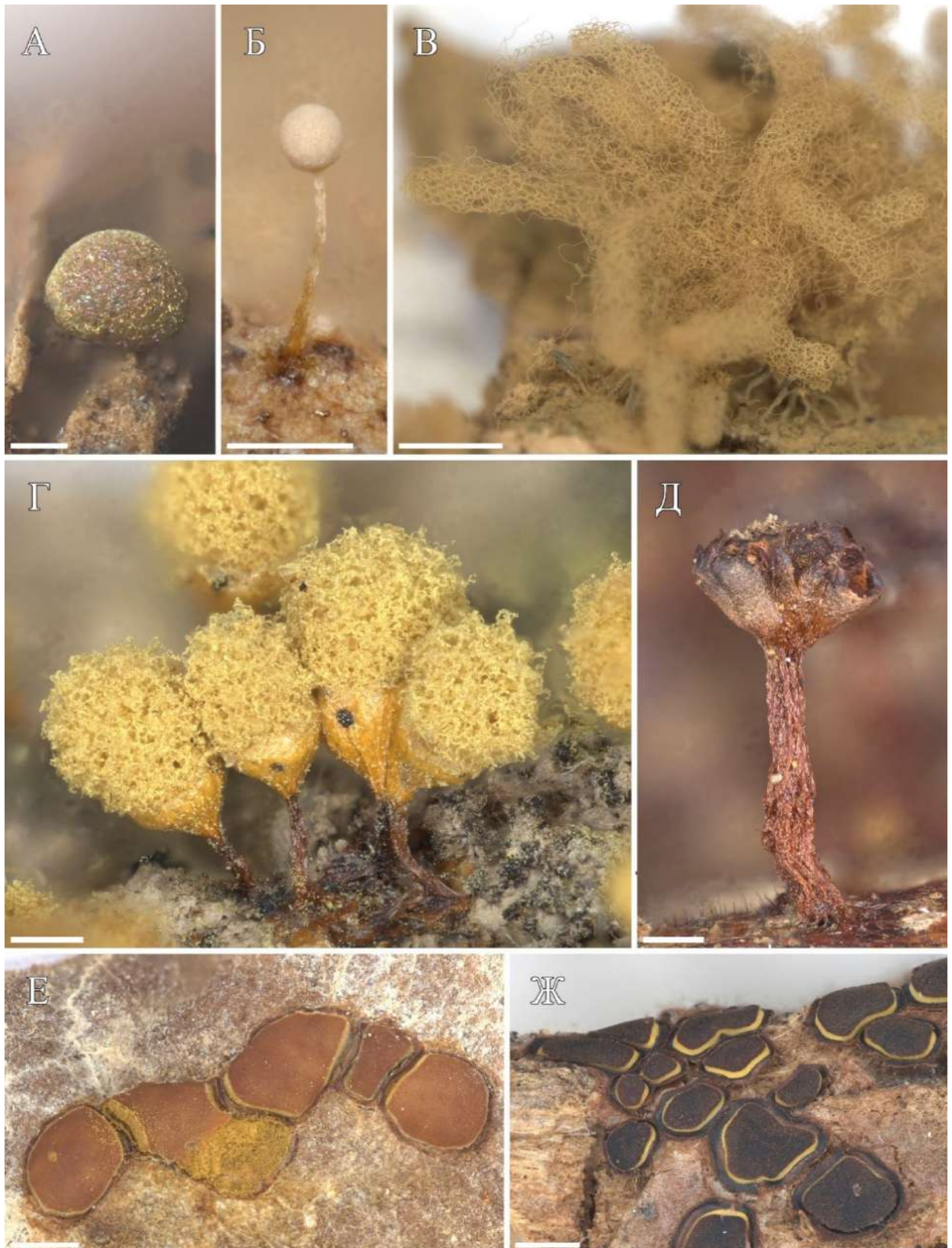


Рис. 9. А – *Calomyxa metallica* (ФБм1345), Б – *Arcyria marginoundulata* (МУХ 10292), В – *Arcyria virescens* (МУХ 8061), Г – *Hemitrichia calyculata* (LE 328023), Д – *Metatrichia floriformis* (МУХ 21839), Е – *Perichaena depressa* (ФБм1534), Ж – *Perichaena quadrata* (ФБм1425). Масштабные отрезки: А, Б – 200 мкм, В – 2 мм, Г-Ж – 500 мкм.

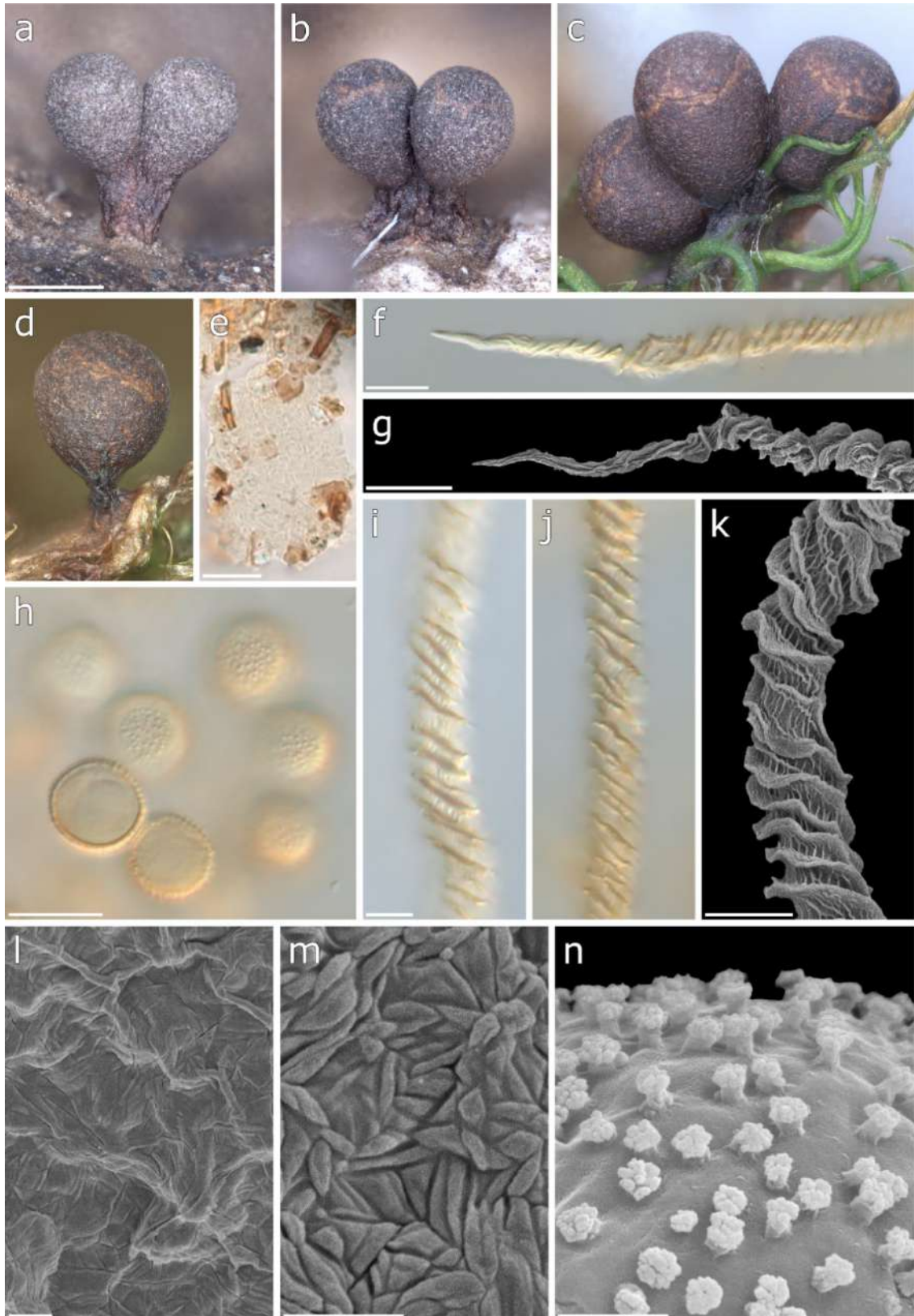


Рис. 10. *Trichia acetocorticola* (Bortnikov et al., 2023, Fig. 9). Голотип (MYX 10073: a, b, f, j, l), паратип (MYX 8283: c, d, e, g, h, i, k, m, n). a-d – спорокарпы, e – перидий в проходящем свете, f, g – окончания элатер, h – споры, i, j, k – элатеры, l, m – внутренний перидий, n – орнаментация спор под СЭМ. Масштабные отрезки: a-d – 500 мкм, e, f, g, h – 10 мкм, i, j, k – 5 мкм, l, m – 3 мкм, n – 1 мкм.

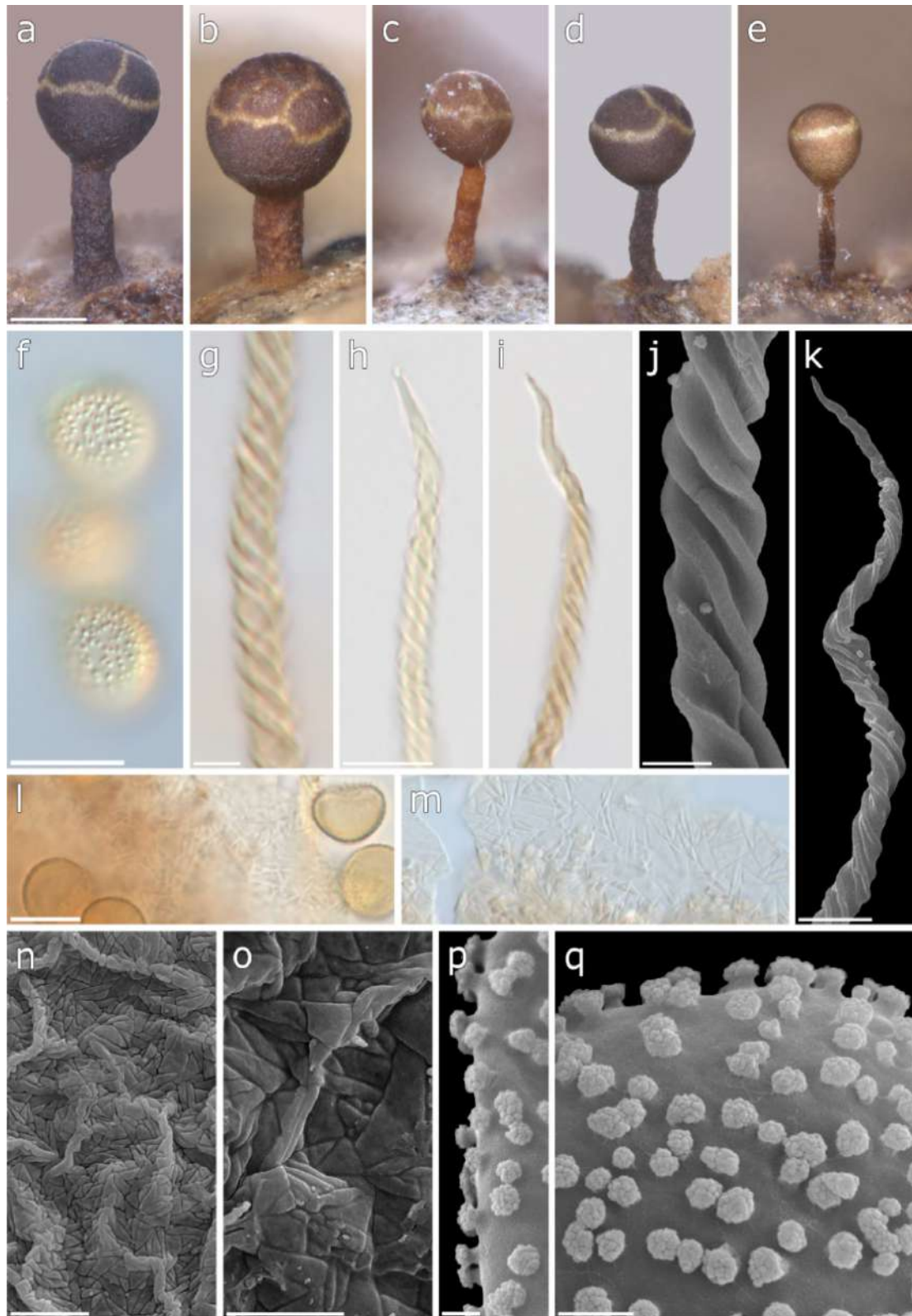


Рис. 11. *Trichia armillata* (Bortnikov et al., 2023, Fig. 18). Голотип (МҮХ 11050: d, h, l), паратипы (МҮХ 11027: a, o; МҮХ 21426: b, f; МҮХ 11173: c, i, m; LE F-348755: e, g, j, p; МҮХ 11083: k; LE 308159: n, q). a-e – спорокарпы, f – споры, h, i – окончания элатер, j, k – элатеры, l, m – внутренний перидий, n, o – внутренний перидий под СЭМ, p, q – орнаментация спор под СЭМ. Масштабные отрезки: a-e – 200 μm , f, h, i, l, m – 10 μm , k, n, o – 5 μm , g – 3 μm , j – 2 μm , p, q – 1 μm .

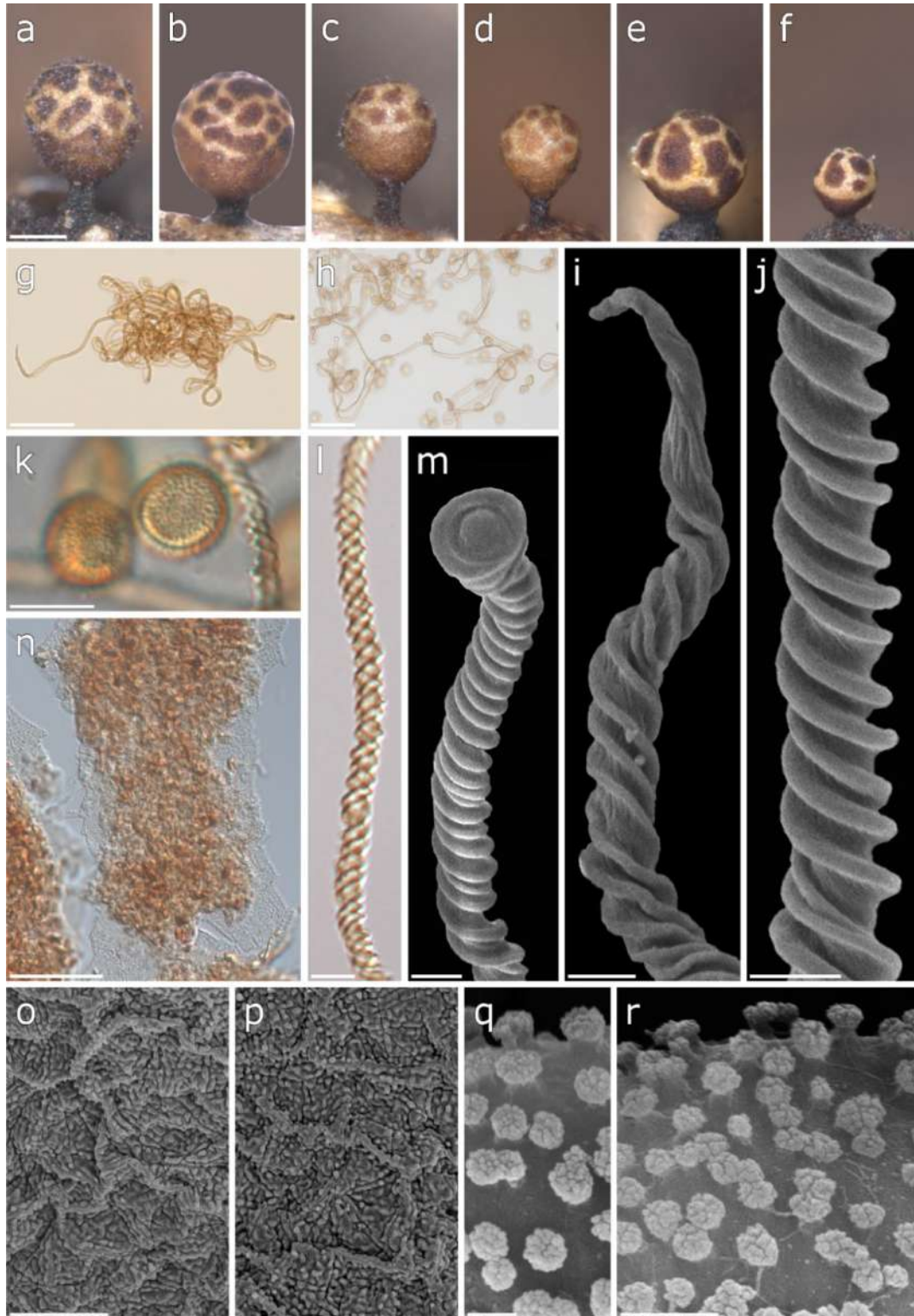


Рис. 12. *Trichia flavicomata* (Bortnikov et al., 2023, Fig. 13). (MYX 21430: a, b, c, d, h, j, k, m, r; LE F-348756 [образец из Вьетнама]: e, f, i, n, o, p, q; MYX 21427: g; MYX 21431: l). a-f – спорокарпы, g, h – элатеры, i, m – нормальное и aberrантное окончание элатеры, j – орнаментация элатеры, k, l, n – споры, элатеры и перидий в проходящем свете, o, p – внутренний перидий, q, r – орнаментация спор под СЭМ. Масштабные отрезки: a-f – 100 мкм, g, h – 50 мкм, n – 20 мкм, k – 10 мкм, l, o, p – 5 мкм, i, j, m – 2 мкм, r – 1 мкм, q – 0,5 мкм.

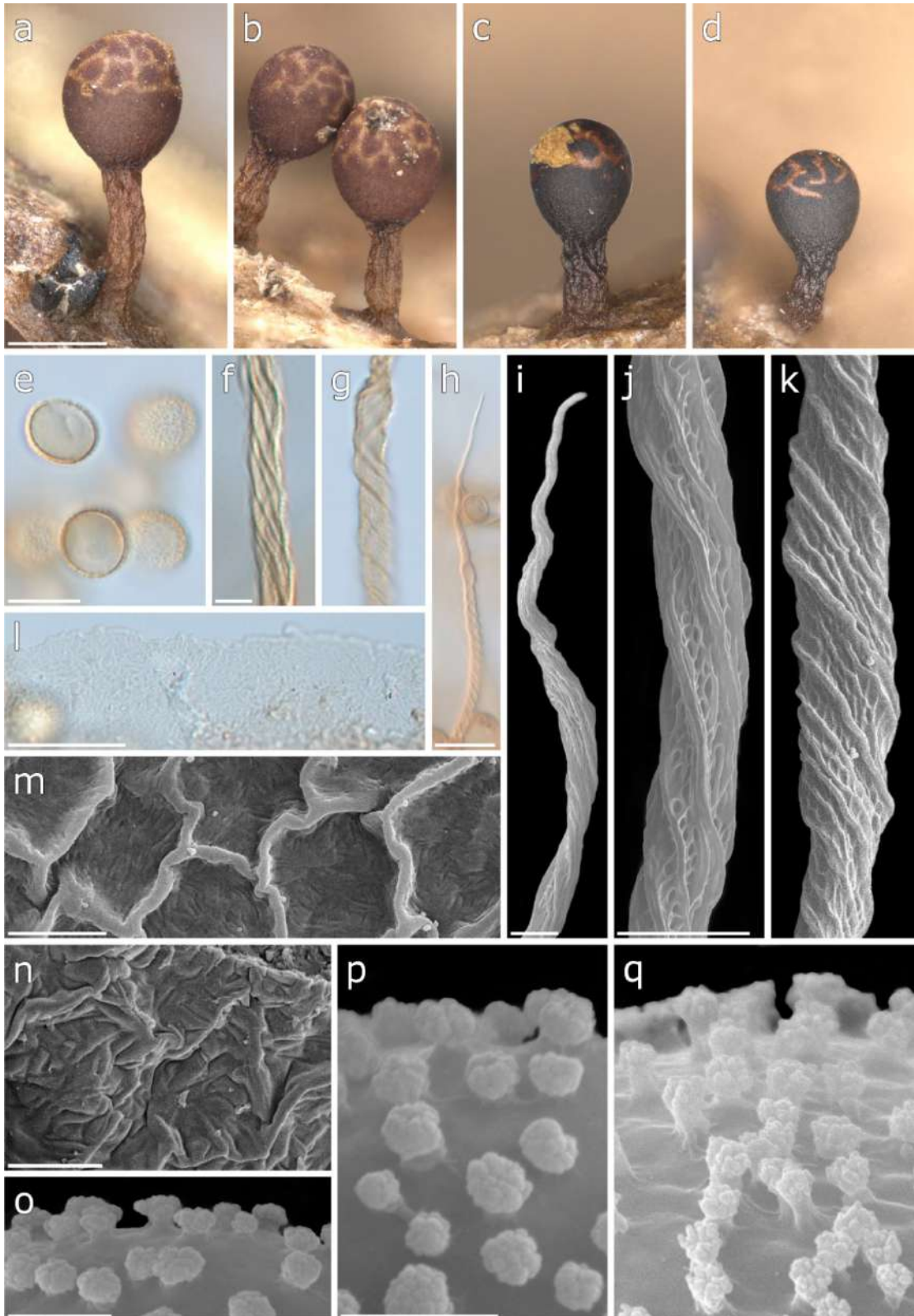


Рис. 13. *Trichia taeniifila* (Bortnikov et al., 2023, Fig. 5). Голотип (МУХ 12641: с, d, f, l, j, l, m, o, p), паратип (LE 297816: a, b, e, g, h, k, n, q). a-d – спорокарпы, e – споры, f, g – элатеры, h, i – окончания элатер, j, k – элатеры под СЭМ, l, m, n – внутренний перидий, o, p, q – орнаментация спор под СЭМ. Масштабные отрезки: a, b, c, d – 500 мкм, h, l – 20 мкм, e – 10 мкм, f, g, l, j, k, m, n – 5 мкм, o, p, q – 1 мкм.

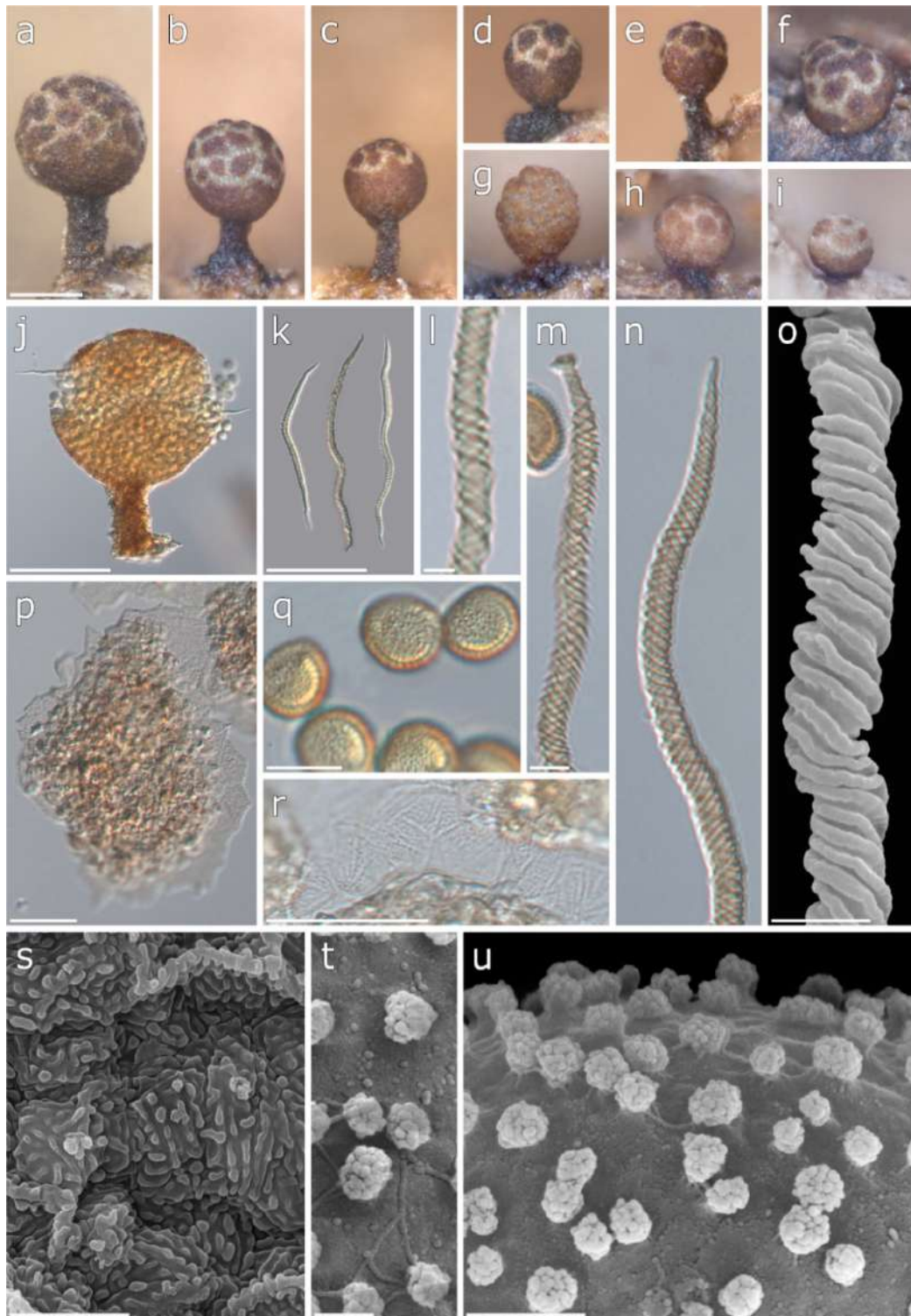


Рис. 14. *Trichia titanica* (Bortnikov et al., 2023, Fig. 15). Голотип (MYX 21439: с, d, e, j, k, m, n, o, p, q, s, t, u), паратипы (MYX 21475: a; MYX 21437: b; MYX 21458: f; MYX 10041: g, r; MYX 21444: h; MYX 21449: i; MYX 21447: l). a-i – спорокарпы (f – aberrantный подушковидный сидячий спорокарп), j – спорокарп в проходящем свете, k, l – элатеры, m, n – окончания элатер, o – элатера под СЭМ, p, r – бородавчатый перидий, q – споры, s – внутренний перидий, t, u – орнаментация спор. Масштабные отрезки: a-j – 100 мкм, k – 50 мкм, p, r – 20 мкм, q – 10 мкм, m, n – 5 мкм, l, o, s – 3 мкм, u – 1 мкм, t – 0,5 мкм.

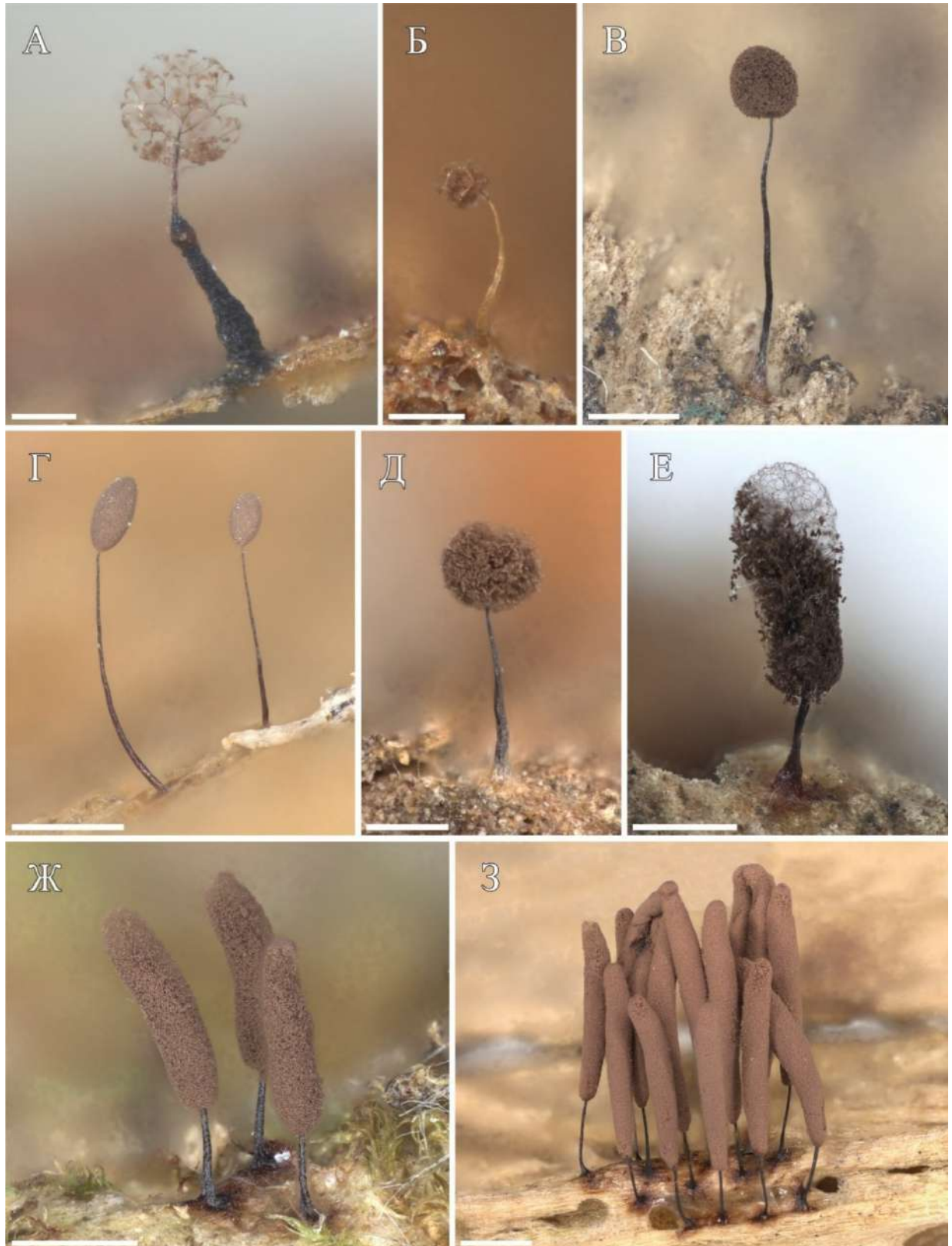


Рис. 15. А – *Clastoderma debaryanum* (ФБм1251), Б – *Clastoderma pachypus* (МУХ 11004), В – *Comatricha nigra* (МУХ 10250), Г – *Comatricha tenerrima* (МУХ 8064), Д – *Paradiacheopsis rigida* (ФБм1312), Е – *Stemonaria rufipes* (МУХ 10025), Ж – *Stemonitopsis gracilis* (МУХ 21880), З – *Stemonitopsis hyperopta* (МУХ 21998). Масштабные отрезки: А, Б – 100 мкм, В, Г, Е – 500 мкм, Д – 200 мкм, Ж, З – 1 мм.

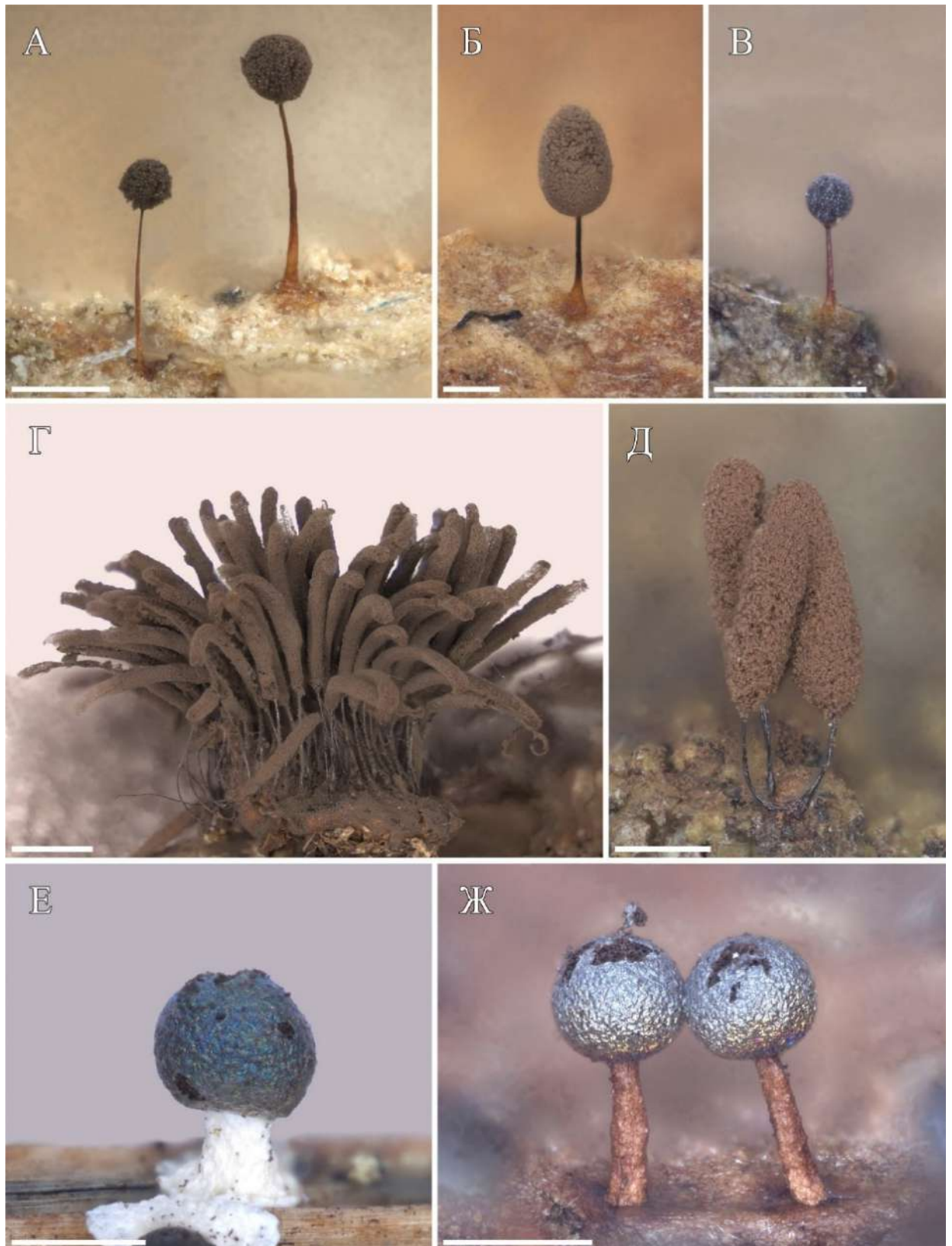


Рис. 16. А – *Macbrideola cornea* (ФБм1549), Б – *Macbrideola ovoidea* (МУХ 10252), В – *Macbrideola scintillans* var. *verrucosa* (МУХ 10116), Г – *Stemonitis fusca* var. *nigrescens* (МУХ 22011), Д – *Stemonitis mussooriensis* (МУХ 10320), Е – *Diachea* cf. *radiata* (МУХ 11335), Ж – *Diachea silvaepluvialis* (МУХ 11337). Масштабные отрезки: А, Б, В – 200 мкм, Г – 2 мм, Д, Е, Ж – 500 мкм.

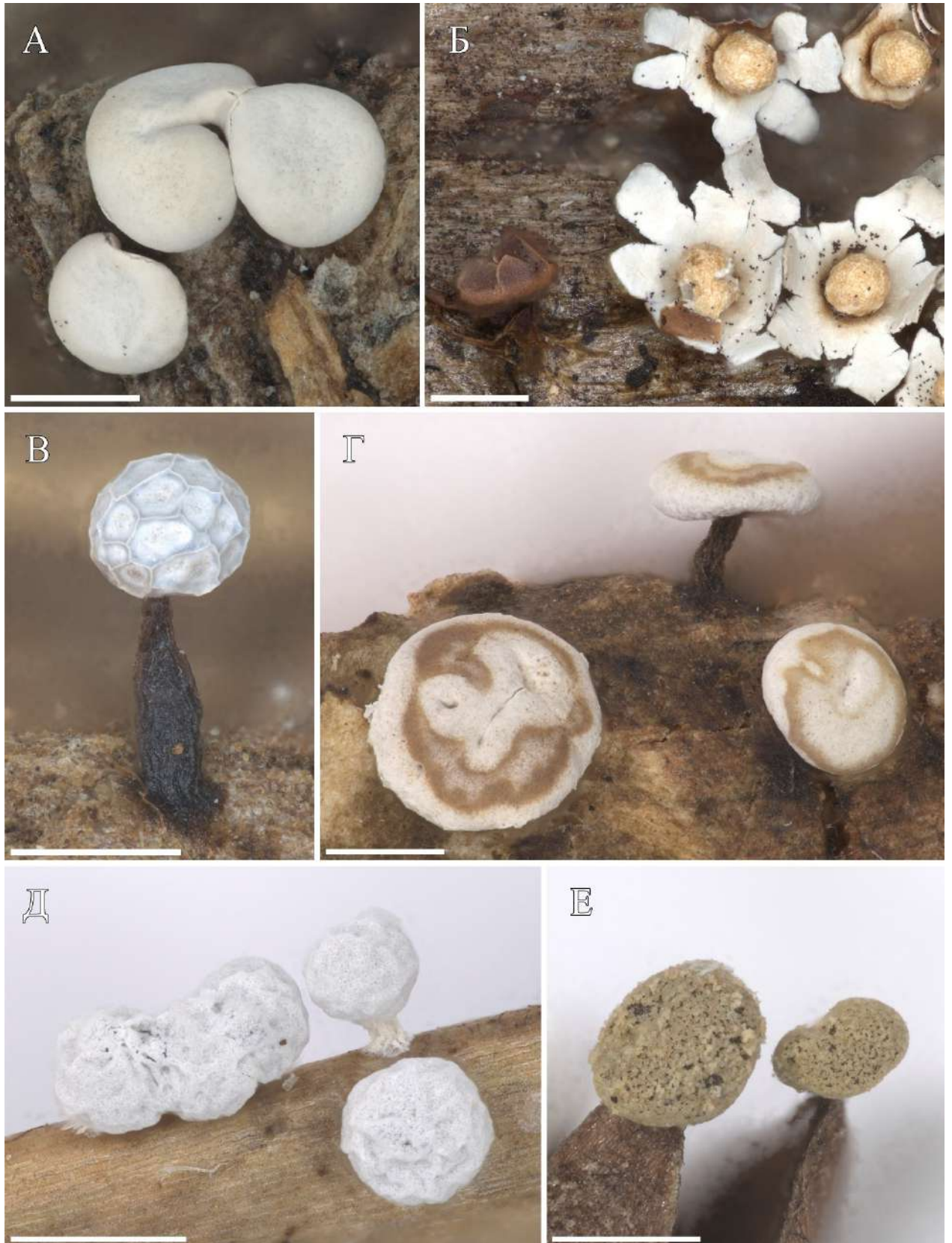


Рис. 17. А – *Diderma donkii* (MYX 10422), Б – *Diderma radiatum* (LE 327861), В – *Diderma rugosum* (MYX 11261), Г – *Diderma* sp. (MYX 10192), Д – *Didymium* cf. *muscorum* (ФБм1254), Е – *Didymium ochroideum* (ФБм1498). Масштабные отрезки: А-Е – 500 мкм.

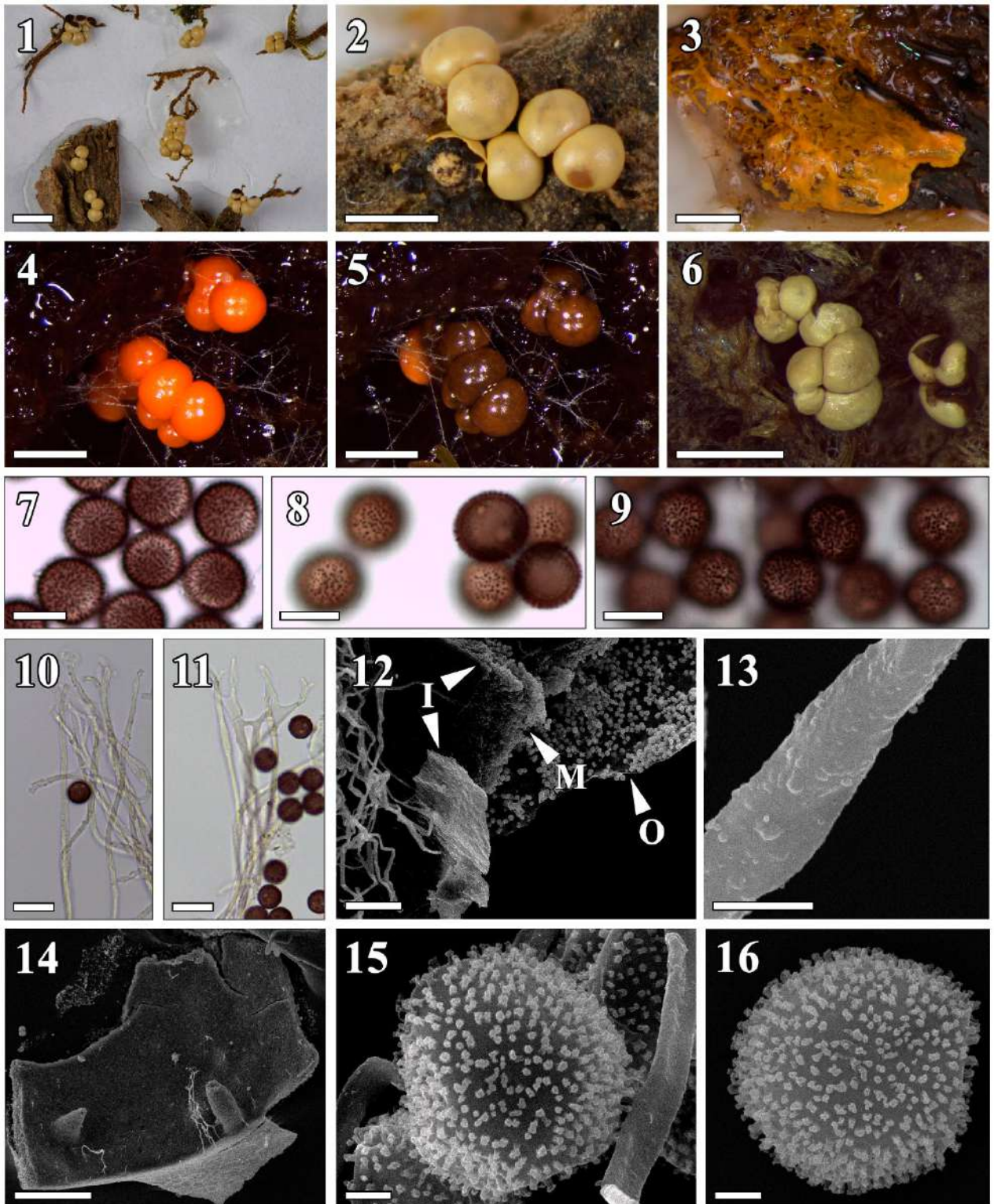


Рис. 18. *Diderma velutinum* (Bortnikov et al., 2018, Figs. 1-16). Голотип (LE 318752), паратип (LE 318753). 1, 2 – спорокарпы, 3 – плазмодий, 4-6 – разные стадии созревания спорокарпов, 7-9 – споры в проходящем свете, 10, 11 – капиллиций, 12 – перидий под СЭМ; стрелками указаны три слоя перидия: внутренний (I), средний (M) и внешний (O), 13 – капиллиций под СЭМ, 14 – внутренняя поверхность перидия, 15-16 – споры под СЭМ. Масштабные отрезки: 1, 3 – 2 мм, 2, 4, 5, 6 – 1 мм, 7, 8, 9 – 10 мкм, 10, 11, 12 – 20 мкм, 13, 15, 16 – 2 мкм, 14 – 100 мкм.

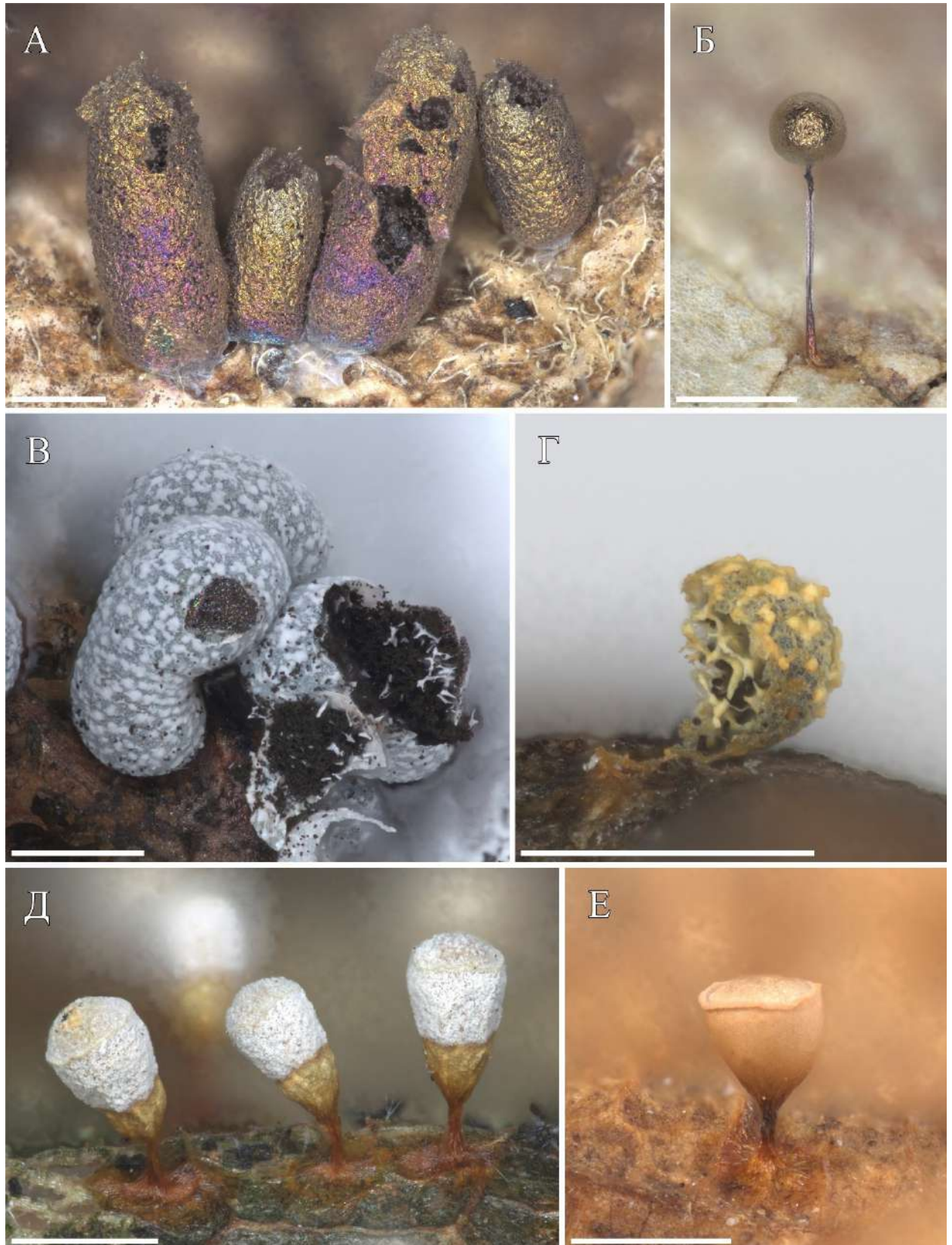


Рис. 19. А – *Paradiachea cylindrica* (LE 328189 = МУХ 11357), Б – *Collaria arcyronema* (МУХ 10216), В – *Badhamia macrocarpos* (МУХ 21931), Г – *Badhamia nitens* (ФБм886), Д – *Craterium leucosephalum* (МУХ 12684), Е – *Craterium* cf. *microcarpum* (МУХ 10095). Масштабные отрезки: А-Е – 500 мкм.

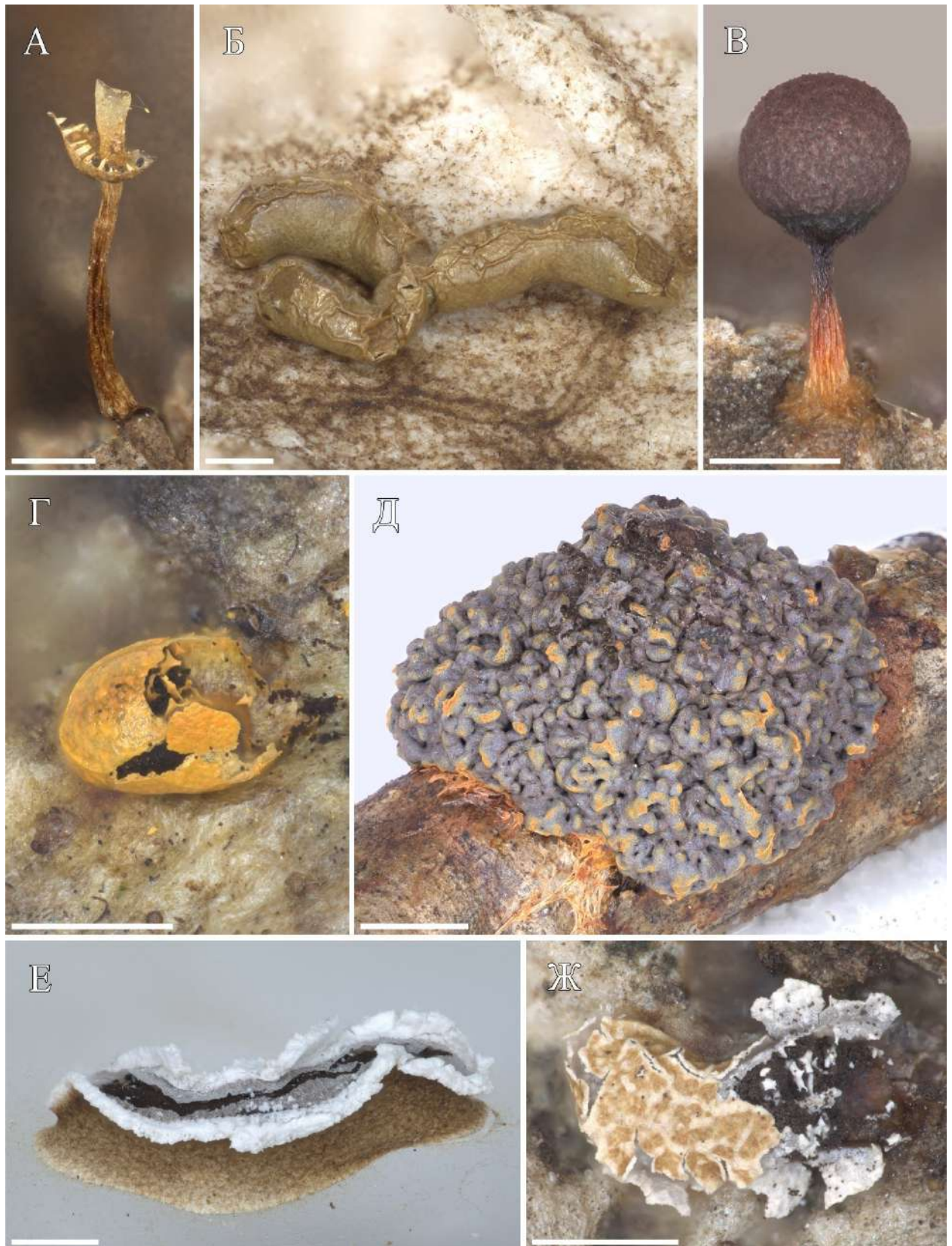


Рис. 20. А – *Physarella oblonga* (МҮХ 21981), Б – *Physarum aeneum* (МҮХ 10319), В – *Physarum atroviolaceum* (МҮХ 11139), Г – *Physarum auriscalpium* (МҮХ 10215), Д – *Physarum gyrosum* (МҮХ 9860), Е – *Physarum bivalve* (МҮХ 8219), Ж – *Physarum bogoriense* (МҮХ 10117). Масштабные отрезки: А, Б, В, Г, Е, Ж – 500 мкм, Д – 2 мм.

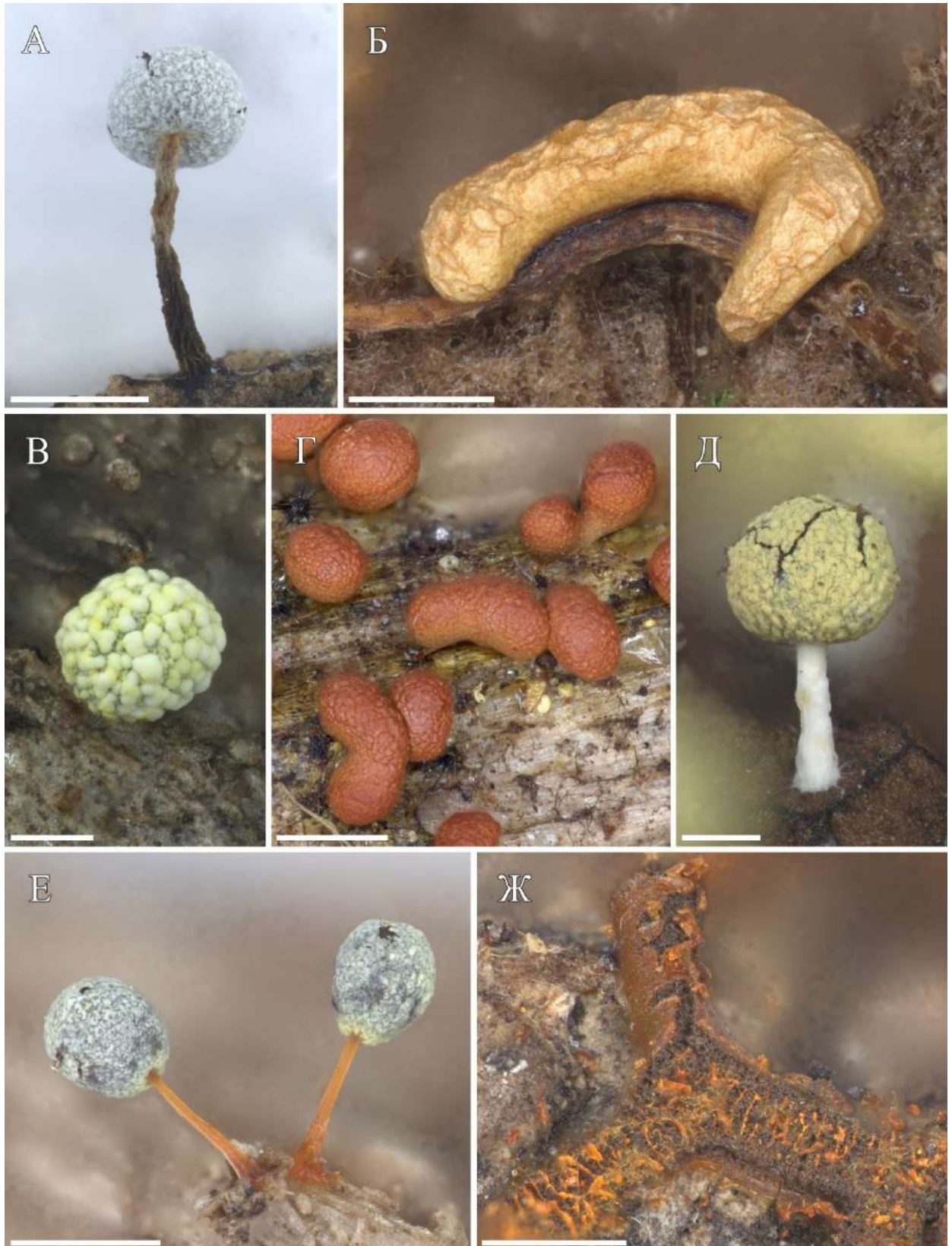


Рис. 21. А – *Physarum gravidum* (МҮХ 22271), Б – *Physarum hongkongense* (МҮХ 10029), В – *Physarum lakhanpalii* (ФБм1258), Г – *Physarum lateritium* (МҮХ 7972), Д – *Physarum melleum* f. *luteum* (LE 328139), Е – *Physarum penetrale* (МҮХ 8004), Ж – *Willkommangea reticulata* (МҮХ 9858). Масштабные отрезки: А, Б, Г, Е, Ж – 500 мкм, В, Д – 200 мкм.

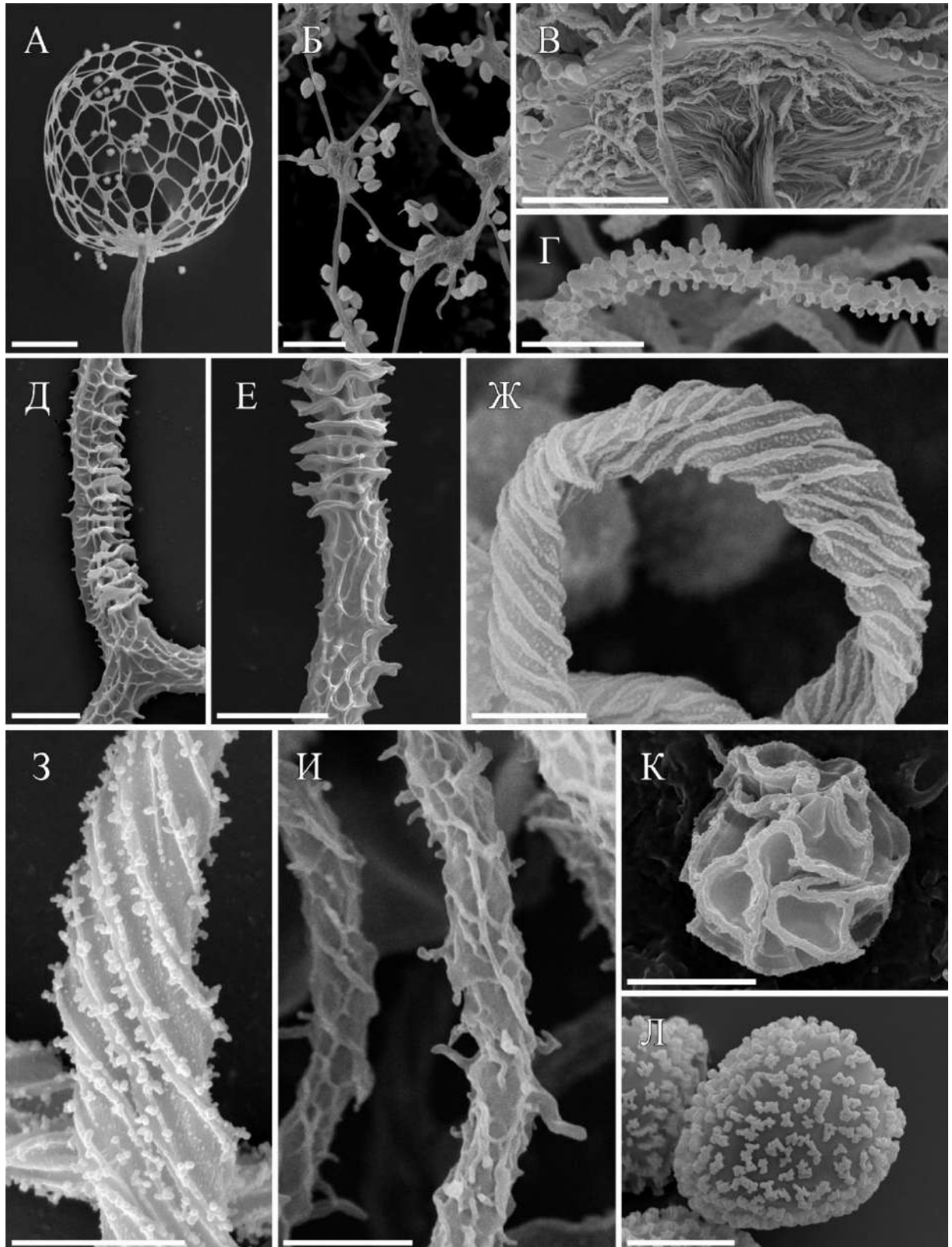


Рис. 22. А – *Cribraria confusa* (МУХ 10179), Б – *Cribraria tenella* (ФБп1222), В, Г – *Arcyria marginoundulata* (МУХ 10291), Д, Е – *Arcyria virescens* (МУХ 12688), Ж – *Hemitrichia abietina* (МУХ 10066), З – *Hemitrichia clavata* (МУХ 21966), И – *Hemitrichia pardina* (МУХ 10279), К – *Hemitrichia serpula* (МУХ 10880), Л – *Trichia crateriformis* (МУХ 12638). Масштабные отрезки: А, В – 50 мкм, Б – 20 мкм, Г, Д, Е – 10 мкм, Ж-Л – 5 мкм.

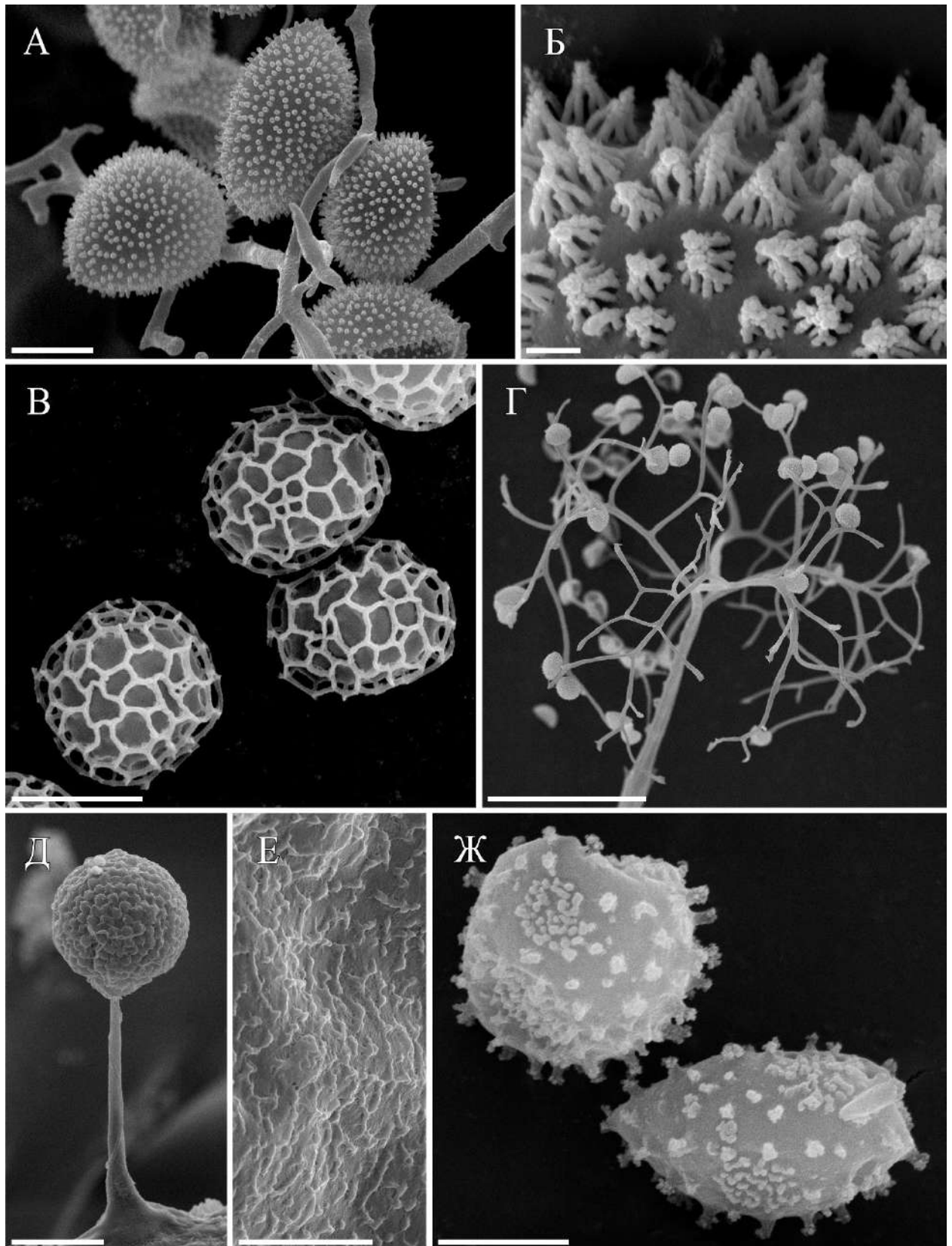


Рис. 23. А – *Comatricha laxa* (МУХ 11124), Б – *Paradiacheopsis cribrata* (ФБм 1640), В – *Stemonaria gracilis* (МУХ 10257), Г – *Macbrideola cornea* (МУХ 10153), Д, Е – *Macbrideola scintillans* var. *verrucosa* (МУХ 8205), Ж – *Diachea silvaepluvialis* (МУХ 11337). Масштабные отрезки: А, В, Е, Ж – 5 мкм, Б – 1 мкм, Г, Д – 50 мкм.

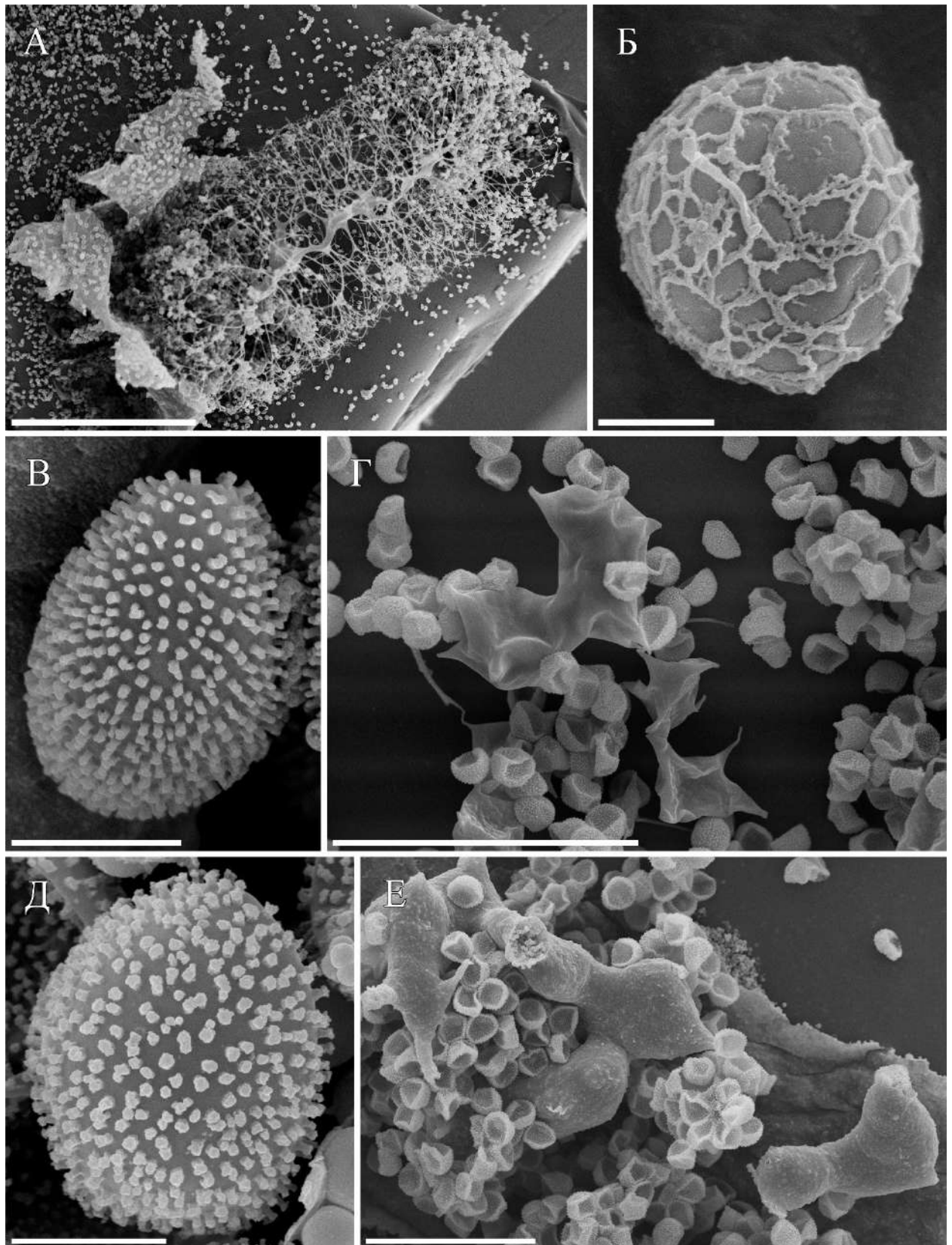


Рис. 24. А, Б – *Paradiachea cylindrica* (LE 328189 = МУХ 11357), В – *Badhamia macrocarpos* (МУХ 21931), Г – *Physarum aeneum* (МУХ 10319), Д – *Physarum bitectum* (МУХ 8208), Е – *Physarum bogoriense* (МУХ 10117). Масштабные отрезки: А – 500 мкм, Б, В, Д – 5 мкм, Г, Е – 50 мкм.

**Приложение 2. Список опубликованных последовательностей маркерных генов,
полученных из образцов, собранных в заповеднике «Кедровая Падь».**

Таксон	Гербарный номер	Маркерный ген (номер в GenBank)			
		nrSSU	EF1a	COI	mtSSU
<i>Arcyria cinerea</i>	MYX 12698	OQ914463	OQ884646		
<i>Diachea silvaepluvialis</i>	MYX 11337	OP621212	OP616415	OP616532	
<i>Diachea silvaepluvialis</i>	MYX 11337*	OR769380	OR759923		OR769458
<i>Diderma effusum</i>	MYX 11342	MZ604985	MZ605414		
<i>Diderma effusum</i>	MYX 7994	MZ604987	MZ605416	OP616543	
<i>Diderma effusum</i>	MYX 8214	MZ604988	MZ605417		
<i>Diderma rugosum</i>	MYX 22268	OQ312110	OQ320541		
<i>Diderma sp.</i> (как "hemisphaericum")	MYX 10163	MZ604994	MZ605423	OP616553	
<i>Diderma sp.</i> (как "hemisphaericum")	MYX 10192	MZ604995	MZ605424	OP616554	
<i>Diderma velutinum</i>	LE 318752	MH714785	MH717084	MH717086	
<i>Diderma velutinum</i>	LE 318753	MH714786	MH717085	MH717087	
<i>Fuligo leviderma</i>	MYX 9862	OR116843	OR128556		
<i>Hemitrichia pardina</i>	MYX 10178	OQ914469	OQ884651		
<i>Hemitrichia pardina</i>	MYX 10279	OQ914470	OQ884652		
<i>Paradiachea cylindrica</i>	MYX 11357	OR769382	OR759927		OR769460
<i>Paradiacheopsis cf. fimbriata</i>	MYX 11125	OR769592	OR759931		
<i>Paradiacheopsis cf. fimbriata</i>	MYX 12630	OR769593	OR759932		
<i>Paradiacheopsis rigida</i>	MYX 10230	OR769595	OR759934		
<i>Physarum viride var. incanum</i>	MYX 12666	OR116850	OR128563		
<i>Stemonaria gracilis</i>	MYX 10257	OR769598	OR759937		OR769478
<i>Trichia acetocorticola</i>	MYX 10073	OQ914486	OQ884668		OQ914538
<i>Trichia acetocorticola</i>	MYX 8283	OQ914487	OQ884669		
<i>Trichia armillata</i>	MYX 11027	OQ914500	OQ884679		
<i>Trichia armillata</i>	MYX 11050	OQ914501	OQ884680		OQ914541
<i>Trichia armillata</i>	MYX 11059	OQ914502	OQ884681		
<i>Trichia flavicomata</i>	MYX 21430	OQ914512	OQ884690		
<i>Trichia taeniifila</i>	MYX 12641	OQ914530	OQ884706		OQ914555
<i>Trichia titanica</i>	MYX 10037	OQ914531	OQ884708		
<i>Trichia titanica</i>	MYX 10041	OQ914532	OQ884709		
<i>Trichia titanica</i>	MYX 10045	OQ914533	OQ884710		
<i>Trichia titanica</i>	MYX 21439	OQ914534	OQ884711		OQ914556
<i>Willkommllangea reticulata</i>	MYX 9858	MT704260			

* Более протяженные последовательности, полученные из того же образца методом скимминга генома.

Приложение 3. Списки видов кортикулоидных миксомицетов, выявленных на разных породах деревьев, кустарников и лиан.

Ниже приводится список видов миксомицетов, выявленных на каждом типе коры, и отдельно указываются виды, выявленные на коре только одного вида растения. Для каждого уникального вида верхним индексом указано число находок.

Abies holophylla Maxim. — Пихта цельнолистная, пихта черная.

60 ВК; pH: 4,5–5,9. Медиана = 5,3 (n = 60).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *A. insignis*, *A. pomiformis*, *Badhamia nitens*, *Calomyxa metallica*, *Ceratiomyxa fruticulosa*, *Clastoderma debaryanum*, *C. pachypus*, *Collaria arcyrionema*, *Comatricha elegans*, *C. laxa*, *C. nigra*, *C. tenerrima*, *Cribraria confusa*, *C. violacea*, *Diderma chondrioderma*, *D. effusum*, *D. saundersii*, *Echinostelium minutum*, *Hemitrichia serpula*, *Licea castanea*, *L. kleistobolus*, *L. mariae*, *L. operculata*, *L. pusilla*, *L. pygmaea*, *Macbrideola cornea*, *Paradiacheopsis cribrata*, *P. fimbriata*, *P. rigida*, *Physarum aeneum*, *P. cinereum*, *P. flavicomum*, *Stemonaria irregularis*, *Stemonitis marjana*, *S. mussooriensis*, *Stemonitopsis aequalis*, *S. gracilis*, *Trichia armillata*, *T. crateriformis*.

Уникальные виды:

Arcyria insignis^[1], *A. pomiformis*^[17], *Badhamia nitens*^[1], *Ceratiomyxa fruticulosa*^[2], *Clastoderma pachypus*^[5], *Paradiacheopsis fimbriata*^[5], *Stemonaria irregularis*^[1], *Stemonitis marjana*^[1], *Stemonitopsis aequalis*^[4], *S. gracilis*^[2].

Abies nephrolepis (Trautv.) Maxim. — Пихта белокорая.

10 ВК; pH: 4,6–5,1. Медиана = 4,9 (n = 10).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Colloderma oculatum*, *Echinostelium minutum*, *Licea operculata*, *Licea parasitica*, *Paradiacheopsis rigida*, *Physarum oblatum*.

Acer mandshuricum Maxim. — Клён маньчжурский.

5 ВК; pH: 5,5–6,9. Медиана = 6,0 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Diderma sp., *Licea parasitica*, *L. rugosa*, *Physarum lakhanpalii*, *P. melleum*, *Physarum notabile*.

Уникальный вид:

Physarum melleum^[1].

Acer mono Maxim. — Клён мелколистный.

5 ВК; pH: 6,4–6,8. Медиана = 6,8 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Cribraria violacea*, *Diderma* sp., *Ophiotheca chrysosperma*, *Perichaena depressa*, *Physarum lakhanpalii*, *P. notabile* s.l..

Acer tegmentosum — Клён зеленокорый.

5 ВК; pH: 5,1–5,4. Медиана = 5,3 (n = 5).

Обнаруженный вид:

Perichaena corticalis.

Acer ukurunduense Trautv. & Mey. — Клён желтый.

5 ВК; pH: 5,3–6,2. Медиана = 5,5 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Comatricha elegans, *Diderma chondrioderma*, *D. donkii*, *Echinostelium minutum*, *Hemitrichia minor*, *Licea operculata*, *Paradiacheopsis rigida*.

Actinidia arguta (Siebold & Zucc.) Planch. ex Miq. — Актинидия острая.

20 ВК; pH: 5,3–7,0. Медиана = 6,4 (n = 20).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Didymium clavus*, *Echinostelium minutum*, *Hemitrichia abietina*, *H. serpula*, *Ophiotheca chrysosperma*, *Paradiacheopsis rigida*, *Perichaena corticalis*, *P. depressa*, *P. quadrata*, *Physarum lakhanpalii*, *Stemonitopsis amoena*.

Уникальный вид:

Didymium clavus [2].

Alnus hirsuta (Spach) Fisch. ex Rupr. — Ольха волосистая, ольха пушистая.

10 ВК; pH: 5,2–5,3. Медиана = 5,2 (n = 10).

Обнаруженные виды:

Clastoderma debaryanum, *Diderma effusum*, *D. saundersii*, *Licea operculata*, *Physarum album*, *P. flavicomum*, *Stemonitopsis amoena*.

Aralia elata (Miq.) Seem. — Аралия высокая, Аралия маньчжурская.

5 ВК; pH: 4,5–5,2. Медиана = 4,5 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Clastoderma debaryanum, *Echinostelium minutum*.

Betula davurica Pall. — Берёза даурская, берёза черная.

5 ВК; pH: 4,1–4,7. Медиана = 4,3 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Trichia crateriformis*.

Betula lanata (Regel) V. Vassil. — Берёза шерстистая.

5 ВК; pH: 5,1–5,4. Медиана = 5,3 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Calomyxa metallica*, *Colloderma oculatum*, *Comatricha elegans*, *Hemitrichia minor*, *Licea biforis*, *L. parasitica*, *L. pusilla*, *Paradiacheopsis rigida*.

Betula platyphylla Sukacz. — Берёза плосколистная, береза маньчжурская.

5 ВК; рН: 5,1–5,6. Медиана = 5,5 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Hemitrichia minor*, *Licea parasitica*, *Physarum oblatum*.

Betula schmidtii Regel — Берёза Шмидта, береза железная.

10 ВК; рН: 4,1–5,2. Медиана = 4,6 (n = 10).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Calomyxa metallica*, *Echinostelium minutum*, *Hemitrichia minor*, *Licea operculata*, *Paradiacheopsis sp.*, *Trichia acetocorticola*.

Carpinus cordata Blume — Граб сердцелистный.

5 ВК; рН: 6,2–6,6. Медиана = 6,4 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Ophiotheca chrysosperma, *Physarum lakhanpalii*.

Cerasus sargentii (Rehd.) Pojark. — Вишня Саржента, вишня сахалинская.

5 ВК; рН: 4,7–5,2. Медиана = 4,8 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Colloderma oculatum*, *Diderma saundersii*, *Echinostelium minutum*, *Physarum oblatum*.

Chosenia arbutifolia (Pall.) A. Skvorts. — Чозения толокнянколистная.

55 ВК; рН: 6,1–8,1. Медиана = 6,8 (n = 55).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Calomyxa metallica*, *Comatricha elegans*, *C. tenerrima*, *Cribraria violacea*, *Diderma sp.*, *Hemitrichia pardina*, *H. serpula*, *Licea atricapilla*, *L. belmontiana*, *L. biforis*, *L. castanea*, *L. kleistobolus*, *L. pedicellata*, *L. pseudoconica*, *L. rugosa*, *L. synchryospora*, *Macbrideola cornea*, *M. scintillans*, *Ophiotheca chrysosperma*, *Paradiacheopsis rigida*, *Perichaena corticalis*, *P. liceoides*, *P. quadrata*, *Physarum compressum*, *P. notabile*, *Trichia titanica*.

Уникальный вид:

Licea belmontiana ^[4].

Fraxinus mandshurica Rupr. — Ясень маньчжурский.

15 ВК; рН: 6,3–7,0. Медиана = 6,6 (n = 15).

Обнаруженные виды:

Cribraria violacea, *Licea atricapilla*, *L. castanea*, *L. parasitica*, *L. rugosa*, *L. synchronospora*, *Macbrideola cornea*, *M. scintillans*, *Ophiotheca chrysosperma*, *Perichaena quadrata*, *Physarum lakhanpalii*, *P. notabile*.

Juglans mandshurica Maxim. — Орех маньчжурский.

30 ВК; pH: 5,9–6,8. Медиана = 6,4 (n = 30)

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Calomyxa metallica*, *Cribraria violacea*, *Diderma chondrioderma*, *D. sp.*, *Hemitrichia abietina*, *Licea atricapilla*, *L. biforis*, *L. pseudoconica*, *L. rugosa*, *L. synchronospora*, *Macbrideola cornea*, *M. scintillans*, *Ophiotheca chrysosperma*, *Paradiacheopsis cribrata*, *P. rigida*, *Perichaena corticalis*, *P. quadrata*, *Physarum lakhanpalii*, *P. notabile*, *Trichia titanica*.

Juniperus davurica Pall. — Можжевельник даурский.

5 ВК; pH: 6,1–6,5. Медиана = 6,2 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Diderma rugosum, *Diderma sp.*, *Perichaena corticalis*, *Physarum lakhanpalii*, *Trichia flavicomata*.

Уникальный вид:

Trichia flavicomata ^[2].

Kalopanax septemlobus (Thunb.) Koidz. — Калопанакс семилопастный, диморфант.

20 ВК; pH: 6,2–7,1. Медиана = 6,7 (n = 20).

Обнаруженные виды:

Calomyxa metallica, *Cribraria violacea*, *Didymium minus*, *Licea rugosa*, *L. synchronospora*, *Macbrideola cornea*, *M. scintillans*, *Ophiotheca chrysosperma*, *Perichaena corticalis*, *P. quadrata*, *Physarum decipiens*, *P. hongkongense*, *P. lakhanpalii*, *Stemonaria minuta*, *S. rufipes*, *Trichia titanica*.

Уникальные виды:

Physarum decipiens ^[2], *P. hongkongense* ^[1], *Stemonaria minuta* ^[1].

Ligustrina amurensis Rupr. — Трескун амурский, сирень амурская.

5 ВК; pH: 5,2–5,5. Медиана = 5,5 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Diderma chondrioderma, *Licea craterioides*, *Paradiacheopsis cribrata*.

Уникальный вид:

Licea craterioides ^[1].

Lonicera maackii (Rupr.) Herd. — Жимолость Маака.

5 ВК; pH: 6,4–6,9. Медиана = 6,8 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Cribraria violacea*, *Perichaena corticalis*, *P. depressa*, *Physarum lakhanpalii*.

Maackia amurensis Rupr. & Maxim. — Маакия амурская.

10 ВК; pH: 5,7–6,5. Медиана = 5,8 (n = 10).

Обнаруженные виды:

Arcyria versicolor, *Clastoderma debaryanum*, *Diderma chondrioderma*, *Licea operculata*, *Physarum album*, *Physarum flavicomum*.

Уникальный вид:

Arcyria versicolor ^[1].

Malus mandshurica (Maxim.) Kom. — Яблоня маньчжурская.

5 ВК; pH: 6,2–6,7. Медиана = 6,5 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Cribraria violacea, *Ophiotheca chrysosperma*.

Phellodendron amurense Rupr. — Бархат амурский.

30 ВК; pH: 5,6–6,5. Медиана = 5,9 (n = 25).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Calomyxa metallica*, *Cribraria confusa*, *Diderma chondrioderma*, *D. effusum*, *D. saundersii*, *D. velutinum*, *Hemitrichia minor*, *Licea operculata*, *L. parasitica*, *Macbrideola scintillans*, *Paradiacheopsis cribrata*, *P. rigida*, *P. solitaria*, *Trichia crateriformis*.

Уникальный вид:

Diderma velutinum ^[1].

Pinus koraiensis Siebold & Zucc. — Сосна корейская, кедр корейский.

30 ВК; pH: 4,0–4,6. Медиана = 4,2 (n = 25).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Clastoderma debaryanum*, *Comatricha anomala*, *C. elegans*, *C. ellae*, *C. laxa*, *C. nigra*, *Cribraria confusa*, *C. microcarpa*, *C. minutissima*, *Echinostelium minutum*, *Hemitrichia minor*, *H. pardina*, *Licea kleistobolus*, *L. operculata*, *L. parasitica*, *L. pusilla*, *L. pygmaea*, *Lycogala sp.*, *Paradiacheopsis rigida*, *P. solitaria*, *Physarum atroviolaceum*, *P. oblatum*, *Stemonitopsis hyperopta*, *Trichia acetocorticola*, *T. crateriformis*.

Уникальные виды:

Comatricha anomala ^[1], *Cribraria microcarpa* ^[5], *Cribraria minutissima* ^[10], *Lycogala sp.* ^[2], *Physarum atroviolaceum* ^[7], *Stemonitopsis hyperopta* ^[1].

Populus maximowiczii A. Henry — Тополь Максимовича.

21 ВК; pH: 6,3–7,6. Медиана = 6,9 (n = 21).

Обнаруженные виды:

Comatricha tenerrima, *Cribraria violacea*, *Didymium minus*, *Hemitrichia abietina*, *Licea denudescens*, *L. pseudoconica*, *L. rugosa*, *L. synchronospora*, *Macbrideola cornea*, *M. scintillans*, *Ophiotheca*

chryso sperma, *Paradiacheopsis rigida*, *Perichaena corticalis*, *P. liceoides*, *P. quadrata*, *Physarum compressum*, *P. gravidum*, *P. notabile*, *Stemonitopsis amoena*, *Trichia crateriformis*, *T. titanica*.

Уникальные виды:

Licea denudescens ^[1], *Physarum gravidum* ^[1].

Quercus mongolica Fisch. ex Ledeb. — Дуб монгольский.

85 ВК; рН: 4,9–6,9. Медиана = 6,3 (n = 80).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Calomyxa metallica*, *Collaria arcyrionema*, *Comatricha elegans*, *C. ellae*, *Cribraria violacea*, *Diderma chondrioderma*, *D. donkii*, *D. effusum*, *D. rugosum*, *D. saundersii*, *Didymium difforme*, *Echinostelium minutum*, *Hemitrichia minor*, *H. pardina*, *H. serpula*, *Lamproderma scintillans*, *Licea mariae*, *L. operculata*, *L. parasitica*, *L. pedicellata*, *L. pygmaea*, *L. rugosa*, *Macbrideola scintillans*, *Oligonema favogineum*, *Ophiotheca chryso sperma*, *Paradiacheopsis rigida*, *Perichaena corticalis*, *P. quadrata*, *Physarum bitectum*, *P. lakhanpalii*, *P. notabile*, *P. oblatum*, *Stemonaria rufipes*, *Stemonitis axifera*, *S. mussooriensis*, *Stemonitopsis amoena*, *S. subcaespitosa*, *Trichia armillata*, *T. titanica*.

Уникальные виды:

Didymium difforme ^[1], *Lamproderma scintillans* ^[2], *Oligonema favogineum* ^[1], *Physarum bitectum* ^[1], *Stemonitis axifera* ^[1], *Stemonitopsis subcaespitosa* ^[2].

Taxus cuspidata Siebold & Zucc. ex Endl. — Тис остроконечный.

5 ВК; рН: 4,9–5,5. Медиана = 5,2 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Calomyxa metallica*, *Diderma effusum*, *Echinostelium minutum*, *Hemitrichia minor*, *Licea operculata*.

Tilia amurensis Rupr. — Липа амурская.

15 ВК; рН: 5,6–7,0. Медиана = 6,3 (n = 15).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *A. denudata*, *Collaria arcyrionema*, *Cribraria violacea*, *Didymium minus*, *Hemitrichia minor*, *Licea biforis*, *L. operculata*, *L. poculiformis*, *Macbrideola scintillans*, *Ophiotheca chryso sperma*, *Perichaena corticalis*, *Physarum auriscalpium*, *P. bogoriense*, *P. compressum*, *Trichia titanica*.

Уникальные виды:

Arcyria denudata ^[2], *Licea poculiformis* ^[1], *Physarum auriscalpium* ^[1], *P. bogoriense* ^[1].

Tilia mandshurica Rupr. — Липа маньчжурская, липа крупнолистная.

10 ВК; рН: 5,6–6,6. Медиана = 6,4 (n = 10).

Обнаруженные виды:

Arcyria cinerea, *Calomyxa metallica*, *Cribraria violacea*, *Diderma chondrioderma*, *Macbrideola scintillans*, *Ophiotheca chrysosperma*, *Physarum aeneum*, *P. lakhanpalii*, *P. notabile*, *Stemonaria rufipes*.

Ulmus japonica (Rehd.) Sarg. — Ильм японский.

5 ВК; pH: 6,9–7,7. Медиана = 7,3 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Cribraria violacea, *Licea rugosa*, *Ophiotheca chrysosperma*, *Perichaena corticalis*, *Physarum cinereum*, *P. compressum*, *Trichia titanica*.

Ulmus laciniata (Trautv.) Maug. — Ильм разрезной, ильм горный.

5 ВК; pH: 6,4–7,0. Медиана = 6,7 (n = 5).

Обнаруженные виды:

Diderma sp., *Hemitrichia pardina*, *Perichaena corticalis*, *Physarum notabile*.

Vitis amurensis Rupr. — Виноград амурский.

7 ВК; pH: 5,6–6,4. Медиана = 6,3 (n = 7).

Обнаруженные виды:

Cribraria violacea, *Hemitrichia serpula*, *Licea biforis*, *Ophiotheca chrysosperma*, *Perichaena depressa*.