

МОСКОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ

имени М.В. ЛОМОНОСОВА

На правах рукописи



Бортников Федор Михайлович

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

Специальность 1.5.18 — микология

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

кандидата биологических наук

Москва — 2024

Диссертация подготовлена на кафедре микологии и альгологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова

Научный руководитель:

Гмошинский Владимир Иванович
кандидат биологических наук

Официальные оппоненты:

Переведенцева Лидия Григорьевна
доктор биологических наук, профессор
ФГАОУ ВО Пермский государственный
национальный исследовательский
университет, биологический факультет,
кафедра ботаники и генетики растений,
профессор

Мучник Евгения Эдуардовна
доктор биологических наук, доцент
ФГБУН Институт лесоведения РАН,
лаборатория экологии широколиственных
лесов, ведущий научный сотрудник

Качалкин Алексей Владимирович
кандидат биологических наук
ФГБОУ ВО Московский государственный
университет имени М.В. Ломоносова,
факультет почвоведения, кафедра
биологии почв, ведущий научный
сотрудник

Защита диссертации состоится «19» апреля 2024 г. в 17 часов 30 минут на заседании диссертационного совета МГУ.015.6 Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова по адресу: 119234, г. Москва, ул. Ленинские горы, д. 1, стр. 12, биологический факультет, ауд. М-1.

E-mail: dissovet_00155@mail.ru

С диссертацией можно ознакомиться в отделе диссертаций научной библиотеки МГУ имени М.В. Ломоносова (Ломоносовский проспект, д. 27) и на портале: <https://dissovet.msu.ru/dissertation/2918>

Автореферат разослан «__» марта 2024 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,
кандидат биологических наук



Д.М. Гершкович

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы исследования. Изучение разнообразия всевозможных форм жизни — одно из старейших направлений в биологии, 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 (Dickie, 2010, Batista et al., 2022). Поэтому сбор репрезентативных гербарных коллекций и их тщательное 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, необходимых для анализа метагеномных данных — 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, поскольку весьма богатая в сравнении с другими почвенными протистами морфология макроскопических спороносных структур позволяет 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. И потому детальные исследования локальных биот в различных географических и природных зонах Земли остаются крайне востребованными.

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). При этом, наряду с хорошо исследованными регионами, 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 (Bortnikov et al., 2020).

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

Единственным исключением является Приморский край, для которого известно почти 200 видов миксомицетов. Большая их часть была выявлена в ходе исследований в Сихотэ-Алинском заповеднике, расположенном на севере края, в 2011–2014 годах (Novozhilov et al., 2017).

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 миксомицетах остаются крайне скудными (Бункина, Коваль, 1967, Бункина, 1978).

Цель и задачи исследования. Цель данной работы — выявить разнообразие 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 изученной территории.
3. Сравнить состав сообществ миксомицетов в исследованных типах растительности заповедника.
4. Изучить распределение миксомицетов по основным растительным субстратам: гнилой древесине, наземному опад 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: Mucromycetes).

Научная новизна. Впервые было проведено целенаправленное исследование биоты миксомицетов юго-западного Приморья, в результате которого было выявлено 172 вида, что составляет около 35% от числа всех видов, известных на территории России (Bortnikov et al., 2020). Большинство видов для района исследования отмечены впервые, 63 вида стали новыми для Приморского края и 29 – для России.

Описано 7 новых для науки видов: *Diderma velutinum* Bortnikov, *Licea mariae* Bortnikov, *L. synchronospora* Bortnikov, *Trichia acetocorticola* Bortnikov, *T. armillata* Bortnikov, *T. taeniifila* Bortnikov и *T. titanica* Bortnikov, Bortnikova & Novozhilov (Рисунок 2). Кроме того, в ходе сопутствующей ревизии гербарных коллекций, собранных за пределами исследуемой территории, было описано еще 6 новых таксонов: 5 видов и одна разновидность из рода *Trichia*.

Изучены особенности таксономической структуры миксомицетов в различных биоценозах заповедника и на различных субстратах. Особое внимание уделено кортикулоидному комплексу видов: исследованы сообщества миксомицетов на коре 34 различных пород деревьев, кустарников и лиан, большая часть из которых ранее не изучалась. 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, позволяющие расширить наше понимание особенностей биогеографии этих организмов и проследить связи с биотами других провинций Восточно-Азиатской 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 F) 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 новых таксонов.

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 (подкласс *Columellomycetidae*).
3. По видовому богатству и разнообразию миксомицетов вторичные дубняки юго-западного Приморья сильно уступают коренным чернопихово-широколиственным лесам из-за меньшего разнообразия доступных растительных 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.

Степень достоверности и апробация результатов. Достоверность полученных результатов обеспечивается выбором проверенных методик исследования, большим объемом материала, широким охватом изученных местообитаний и публикацией научных статей в отечественных и зарубежных рецензируемых журналах.

Результаты исследования 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).

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).

Публикация результатов исследования. По теме диссертации опубликовано 5 статей на английском языке в российских и зарубежных научных журналах, индексируемых в базе Scopus, а также тезисы выступлений на двух конференциях.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, девяти глав, выводов, списка использованной литературы и трех приложений. Общий объем составляет 258 страниц, включая приложения. Работа содержит 22 таблицы и 94 рисунка, состоящих из 382 отдельных иллюстраций. Список литературы содержит 182 источника, из них 131 на иностранных языках. Приложения содержат список опубликованных последовательностей ДНК, выделенных из образцов, собранных в ходе выполнения работы, иллюстрации 79 из 172 видов миксомицетов, включая фотографии, полученные методом сканирующей электронной микроскопии (СЭМ), а также список кортикулоидных миксомицетов, выявленных на разных видах растений.

Благодарности. Я выражаю особую признательность своему научному руководителю, Владимиру Ивановичу Гмошинскому, за обучение всем этапам работы, всесторонние консультации и ценные замечания. Я благодарю сотрудников кафедры микологии и альгологии МГУ, лаборатории систематики и географии грибов БИН РАН, национального парка «Земля леопарда» и заповедника «Кедровая Падь», моих друзей и близких за оказанную помощь и поддержку на протяжении всей работы.

СОДЕРЖАНИЕ ДИССЕРТАЦИИ

Глава 1. Общая характеристика миксомицетов

В главе кратко рассматривается жизненный цикл миксомицетов, особенности их трофических и расселительных стадий, роль в экосистеме. Кроме того, приводятся основные морфологические признаки, используемые для определения видовой принадлежности и построения системы миксомицетов. Наконец, описываются два классических метода выявления разнообразия, а также плюсы и минусы современного метода — ДНК-меташтрихкодирования, подчеркивающие сохраняющуюся актуальность применения классических методов.

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». Первые сведения о миксомицетах Приморья обнаруживаются в статье «Fungi ussurienses», опубликованной Н. А. Наумовым (1888–1959) в Бюллетене микологического общества Франции в 1914 году (Naoumoff, 1914). В работе среди прочего приводится список из 5 видов миксомицетов.

В дальнейшем упоминания миксомицетов встречаются лишь спустя полвека в работах советских микологов А. А. Аблакатовой, И. А. Бункиной и Э. З. Коваль, которые не изучали миксомицеты целенаправленно, но несколько раз упоминали их в своих работах. Именно к этому периоду относятся единственные опубликованные данные о миксомицетах заповедника «Кедровая Падь», в количестве 19 видов (Бункина, Коваль, 1967).

Коллекция Н. А. Наумова, хранящаяся в гербарии ВИЗР (LEP), дошла до наших дней, что позволило нам провести её ревизию и переопределить 4 из 9 образцов. В ходе визита автора в гербарий ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН (ранее — Биолого-почвенный институт ДВО РАН) удалось обнаружить 34 гербарных образца миксомицетов, среди которых было несколько образцов А. А. Аблакатовой и И. А. Бункиной. Сборы Э. З. Коваль из заповедника «Кедровая Падь», к сожалению, являются, по-видимому, утраченными.

В последние 40 лет были также проведены исследования миксомицетов в Лазовском (Новожилов, Крусанова, 1989, Gmoshinskiy et al., 2020) и Сихотэ-Алинском (Novozhilov et al., 2017) заповедниках, результатами которых стали публикации списков из 90 и 158 видов, соответственно.

В юго-западном Приморье, однако, целенаправленного изучения миксомицетов ранее не осуществляли, несмотря на специфичность природных условий, заметно

отличающихся от таковых на севере края, и наши знания до начала данного исследования оставались более чем фрагментарными.

Глава 3. Характеристика района исследования

3.1. Местоположение и природные условия. Заповедник «Кедровая Падь» был основан в 1916 году и является одним из старейших не только на Дальнем Востоке, но и на всем постсоветском пространстве. Он располагается в Хасанском районе Приморского края в двух километрах от побережья Амурского залива и занимает площадь в 18044,8 га.

Вопрос геоботанического районирования изучаемой территории до настоящего времени остается дискуссионным. По А. Л. Тахтаджяну (1978) район исследования, как и всё Приморье, относится к Маньчжурской провинции Восточноазиатской флористической области Голарктического царства, по А. В. Галанину (2009, 2012) — к Корейско-Хасанской подобласти Восточноазиатской области, по Б. П. Колесникову (1955) — к южной подзоне зоны хвойно-широколиственных лесов.

3.2. Рельеф и гидрография. Исследуемая территория относится к системе средневысотных и низких Восточно-Маньчжурских гор, и располагается на их массивных невысоких отрогах. Рельеф заповедника формируют короткие горные хребты Сухореченский и Гаккелевский, которые отделяют бассейн реки Кедровой от бассейнов рек Нарвы и Барабашевки, протекающих близ границ заповедника. Средние высоты этих горных гряд — всего 300–400 м над уровнем моря.

3.3. Климатические условия. Расположение заповедника вблизи морского побережья во многом обуславливает особенности его климата. Здесь наиболее выражено влияние Тихоокеанского муссона, приносящего в летний период теплые и влажные воздушные массы из района Филиппинских островов. В зимнее же время преобладают холодные северные и северо-западные ветра, дующие из глубины материка, благодаря которым в верхней части склонов северной экспозиции сохраняются сообщества из холодостойких видов растений, более типичных для северного Приморья. Лето в заповеднике теплое и влажное, часты дожди и туманы, а относительная влажность не опускается ниже 70%. На вторую половину лета и начало осени приходится до 80–85% годовой нормы осадков, часто носящих ливневый характер. В среднем же за год выпадает 850–900 мм осадков с колебаниями в отдельные годы от 600 до 1400 мм.

3.4. Почвенный покров. В подразделе кратко рассматриваются типы почв заповедника, из которых эталонной группой являются бурые лесные почвы (буроземы). Они покрывают часть водоразделов и почти все склоны горных хребтов, занимая 70% площади заповедника.

3.5. Флора и растительность. В подразделе кратко рассматривается история исследования флоры и растительности юго-запада Приморья от описаний Н. М. Пржевальского (1870) до монографических сводок советских ученых (Н. Г. Васильева, Б. П. Колесникова, Н. А. Попова и др.) и наиболее современных списков флоры (Коркишко и др., 2020).

Далее в подразделе приводится классификация растительности заповедника и краткая характеристика некоторых типов растительности.

Одним из коренных и наиболее ценных типов растительных формаций заповедника являются чернопихтово-широколиственные леса (чернопихтарники), образованные теплолюбивым видом пихты — пихтой цельнолистной (*Abies holophylla*), основной ареал которой простирается на сопредельные районы Китая и Корейский полуостров. Центральная часть заповедника — одно из немногих мест в южном Приморье, где сообщества пихты наименее пострадали от пожаров и хозяйственной деятельности человека в прошлом. Во флористическом отношении чернопихтарники Приморья являются наиболее богатой лесной формацией Дальнего Востока (Васильев, Колесников, 1962).

Наиболее же распространенными (61,6% лесопокрытой площади) являются леса, образованные дубом монгольским (*Quercus mongolica*), которые, однако, по своей природе преимущественно имеют вторичное происхождение и образовались из чернопихтарников и частично кедровников в результате рубок и пожаров, имевших место в прошлом.

Несколько типов леса (чозенники, тополевики, ольшаники, ясеневники и др.) объединяются в группу долинных лесов. Они занимают небольшую площадь в долинах рек и крупных ручьев, однако отличаются специфическим составом дендрофлоры и микроклиматическими особенностями.

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, с 22 июля по 22 августа 2017 года и с 7 июля по 5 августа 2020 года.

4.1. Выбор пробных площадей. Сбор материала проводили на 77 временных пробных площадях (Рисунок 1). При выборе каждой площади в отдельности руководствовались тем, чтобы растительность на ней была единообразной, а при выборе площадей в целом — тем, чтобы охватить все важнейшие лесные типы растительности заповедника.

В связи с высоким разнообразием дендрофлоры и сложной классификацией растительности, в работе мы использовали упрощенное разделение на типы, основанное на составе древостоя первого яруса (см. Таблица 1), поскольку именно деревья продуцируют основные субстраты, подходящие для обитания миксомицетов.

4.2. Полевые сборы. Для сбора плодовых тел миксомицетов в полевых условиях использовали стандартный инструментарий и методику. Каждый образец монтировали в спичечный коробок и записывали в полевой дневник характеристику субстрата, на котором образец был найден.

4.3. Метод влажных камер. В полевых условиях в бумажные конверты собирали образцы различных субстратов: коры живых деревьев, кустарников и лиан (523 шт.), опада (141 шт.) и гнилой древесины (55 шт.), которые затем применяли для прорастивания миксомицетов из покоящихся стадий.

В лабораторных условиях субстраты раскладывали по чашкам Петри, заливали дистиллированной водой и экспонировали в течение минимум 90 дней, поддерживая необходимый уровень влажности. Для большинства образцов на второй день экспозиции измеряли уровень кислотности (рН).

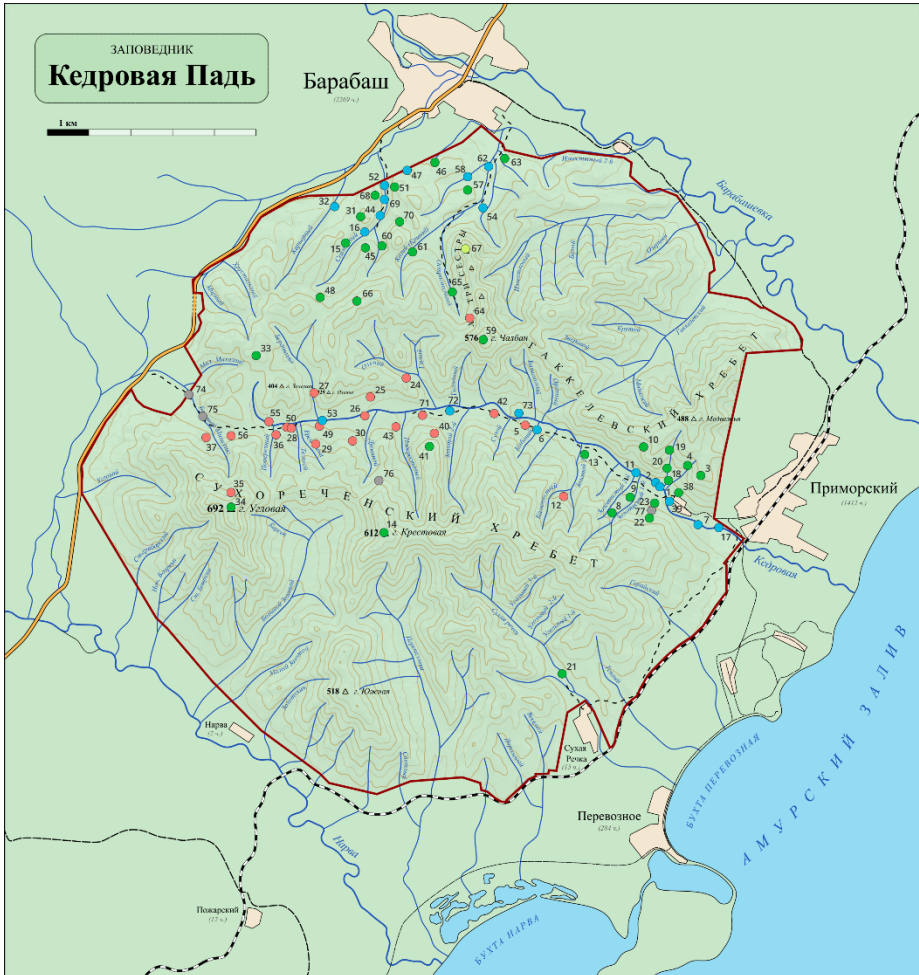


Рисунок 1 — Географическое положение исследованных пробных площадей на территории заповедника. Красным выделены точки, расположенные в хвойно-широколиственных лесах (типы растительности 1, 2), зеленым — в горных широколиственных лесах (3, 4, 5), голубым — в долинных широколиственных лесах (6, 7, 8), серым — точки, не отнесенные ни к одной из категорий. Салатовым выделена точка, обозначающая кустарниковое сообщество из можжевельника (9)

4.4. Картографическая обработка. При работе в поле для регистрации точного географического положения применяли GPS/GLONASS навигаторы Garmin Dakota 20 и Garmin GPSmap 64. Для обработки картографических данных и их визуализации использовали программы SASplanet и QGIS 3.28.3, а также пакет leaflet в R.

4.5. Определение видовой принадлежности. Макроскопические и микроскопические признаки изучали с помощью световых микроскопов, ультраструктурные особенности поверхности спор, капиллиция и перидия — с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ). При определении видовой

Таблица 1 — Принятое в работе распределение изученных пробных площадей по типам растительных сообществ

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.

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.

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 чозени, 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.

принадлежности образцов по комплексу морфологических признаков использовали новейший из доступных определителей, «Les Mухомycetes» (Poulain et al., 2011) и собственную базу данных, содержащую иллюстрации и переведенные на русский язык описания из литературы более чем 1000 видов миксомицетов.

4.6. Хранение и обработка данных. В подразделе описана структура базы данных в формате .xlsm (Microsoft Excel с поддержкой макросов), использовавшейся для хранения всей информации об образцах.

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

Для оценки разнообразия и доминирования в исследованных сообществах использовали индексы Шеннона и Симпсона, соответственно. Для попарного сравнения сходства видового состава использовали метрический коэффициент несходства Брея-Кёртиса. Кластеризацию проводили методом Варда с помощью пакета *pvclust*, позволяющего рассчитать бутстреп-поддержку ветвей. Для построения ординации методом неметрического многомерного шкалирования (NMDS), наложения на неё векторов и изолиний внешних предикторов, а также поиска оптимальной модели из биоклиматических переменных WorldClim2 использовали функции *metaMDS*, *envfit*, *ordisurf* и *bioenv* из пакета *vegan*. Для визуализации различных типов графиков использовали встроенные возможности Microsoft Excel, а также пакеты *ggplot2*, *UpSetR* и *metacoder* в R.

Глава 5. Исследованные субстраты

В главе кратко охарактеризованы типы субстратов, на которых были обнаружены и собраны спороношения миксомицетов: гнилая древесина, опад, кора живых деревьев, в единичных случаях — поверхность живых трав и даже голая песчаная почва.

Далее в главе даны характеристики 34 видов деревьев, кустарников и лиан, кора которых была отобрана для обработки методом влажных камер. Для каждого вида приводится иллюстрация поверхности коры, краткое описание её цвета и структуры, места сбора образцов, а также положение и значение самого растения в природных сообществах заповедника и Приморья в целом.

Глава 6. Аннотированный список видов миксомицетов заповедника «Кедровая Падь»

Данная глава обобщает все сведения о видовом разнообразии миксомицетов, выявленном в ходе диссертационного исследования. Всего было обнаружено 172 вида миксомицетов, из которых большинство (95%) были новыми для заповедника, 63 вида — новыми для Приморского края, и 29 — для России. Кроме того, 7 видов (*Diderma velutinum*, *Licea mariae*, *L. synchrysozona*, *Trichia acetocorticola*, *T. armillata*, *T. taeniifila* и *T. titanica*) были описаны как новые для науки (Рисунок 2).

Для каждого вида в аннотированном списке приводится название и суммарное число находок в полевых условиях и во влажных камерах на разных субстратах. Группы

частот встречаемости приведены отдельно для каждого метода исследования в соответствии с общепринятой A-C-O-R шкалой С. Стефенсона (Stephenson et al., 1993). Также для каждого вида указаны известные местонахождения в заповеднике «Кедровая Падь» и данные о распространении в России (по Bortnikov et al. (2020) и Bortnikov, Matveev, (2020–2024)). Указываются ссылки на иллюстрации (Приложение 1) и опубликованные последовательности маркерных генов (Приложение 2). Для некоторых видов приводятся морфологическое описание и/или дополнительное примечание.

Пример записи в аннотированном списке видов:

^{ПК}*Cribraria confusa* Nann.-Bremek. & Y. Yamam., Proc. Kon. Ned. Akad. Wetensch., C. 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 [прим.: номера локалитетов].

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

Запись означает, что вид *C. confusa* был отмечен впервые для Приморского края (^{ПК}) и был выявлен только методом влажных камер (**mc**). Всего было сделано 22 находки (категория **O** — occasional, изредка встречающийся вид), все — на коре живых деревьев (b).

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 были получены методом влажных камер при инкубации 719 образцов различных субстратов. Таким образом, общий объем проанализированной коллекции составил 3701 образец. Всего было выявлено 172 вида миксомицетов из 36 родов, 13 семейств и 9 порядков (Таблица 2), что составляет 36% от числа видов, известных в России на данный момент по опубликованным данным (Bortnikov et al., 2020).

При анализе таксономической структуры биоты заповедника была взята система, предложенная Д. В. Леонтьевым с соавторами (Leontyev et al., 2019) с некоторыми изменениями и дополнениями. В частности, в силу традиции мы рассматривали род *Ceratiomyxa* в составе миксомицетов (Mухомycetes), хотя сейчас его включают в состав класса Protosteliomycetes или выделяют в отдельный класс Ceratiomyxomycetes.

В биоте заповедника представлены все известные сейчас порядки миксомицетов кроме пор. Meridermatales, центральный род которого (*Meriderma*) 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

Cribariales (14 / 8,1%), а порядки Reticulariales, Clastodermatales, Ceratiomyxales и Echinosteliales суммарно насчитывают лишь 12 представителей (7%).

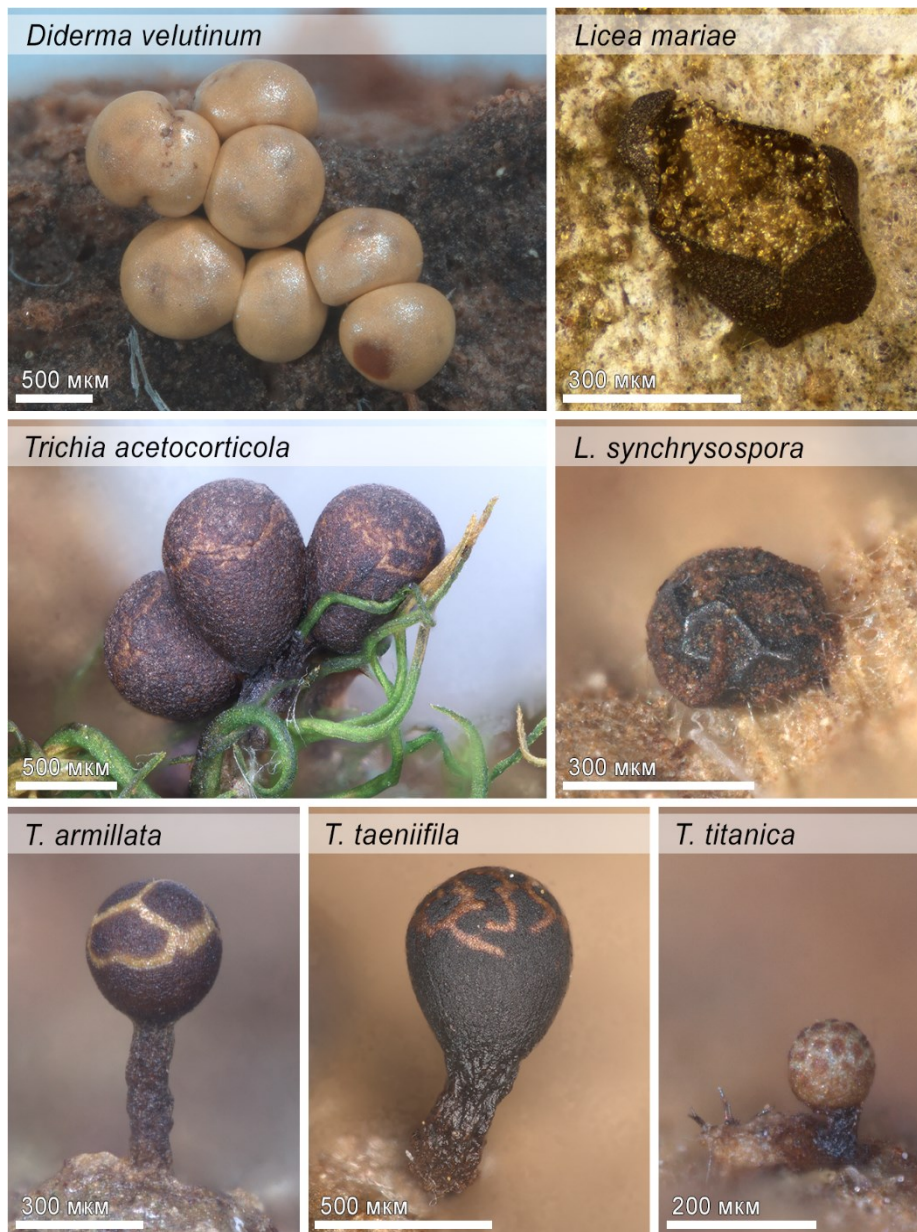


Рисунок 2 — Виды, описанные из заповедника «Кедровая Падь» как новые для науки

Таблица 2 — Таксономическая структура биоты миксомицетов исследованных сообществ заповедника «Кедровая Падь». В скобках указано число видов каждого таксона

	Порядки	Семейства	Роды
Lucisporomycetidae (светлоспорные)	Ceratiomuxales (2)	Ceratiomuxaceae (2)	<i>Ceratiomyxa</i> (2)
	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>Dianemataceae</i> (1)
			<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 (темноспорные)	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>Willkommlinge</i> (1)			

Светлоспоровые миксомицеты (подкласс *Lucisporomycetidae*), являясь менее разнообразными в изученной биоте, чем темнospоровые (подкласс *Columellomycetidae*) (76 видов против 94), являются при этом гораздо более обильными: число их находок почти в два раза больше (2260 против 1142). Самыми обильными порядком и семейством являются *Trichiales* и *Trichiaceae* (39% и 37% всех находок). Они включают представителей родов *Arcyria* и *Hemitrichia*, наиболее многочисленных на изученной территории (на них суммарно приходится 27% всех собранных образцов).

Полнота исследования биоты в данной работе составила 77%. При этом для массива данных, полученных методом влажных камер, оценка была существенно выше, чем для данных, собранных в поле (82% и 72%, соответственно).

Из 172 выявленных видов 97 были обнаружены в полевых условиях, 115 были выявлены методом влажных камер, и из них лишь 40 (23%) — обоими методами, что в очередной раз подтверждает необходимость их совместного использования для наиболее полного выявления видового разнообразия миксомицетов.

Ядро биоты миксомицетов (виды, встречаемость которых была более 1,5%, то есть 57 находок и более) юго-западного Приморья составляют 19 видов: *Arcyria cinerea*, *Hemitrichia calyculata*, *Ceratiomyxa fruticulosa*, *Cribraria violacea*, *Stemonitis axifera*, *Cribraria cancellata*, *Hemitrichia serpula*, *Cribraria microcarpa*, *Licea operculata*, *Calomyxa metallica*, *Stemonitopsis hyperopta*, *Arcyria denudata*, *Cribraria tenella*, *Lycogala exiguum s.l.*, *Stemonitopsis typhina*, *Macbrideola scintillans*, *Physarum viride*, *Perichaena corticalis* и *Ophiotheca chrysoasperma*, причем из них 5 видов обнаружены только в полевых условиях, 4 вида — только методом влажных камер, и 10 видов — с помощью обеих методик.

7.1. Сравнение видового состава миксомицетов в различных растительных сообществах заповедника. В целях упрощения анализа, все изученные пробные площади были отнесены к 9 типам растительности на основании состава древостоя первого яруса (см. Таблица 1).

Наибольшее видовое богатство (109 видов) и разнообразие ($H = 3,94$) миксомицетов были отмечены в коренных хвойно-широколиственных лесах с доминированием хвойных пород деревьев (*Abies holophylla* и *Pinus koraiensis*, изредка — *A. nephrolepis*) (Таблица 3). При этом леса с преобладанием дуба монгольского (*Quercus mongolica*), из которых происходило наибольшее число находок (709 шт., 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 flavicomis*) не были найдены нигде в заповеднике, кроме этого места.

Выраженной приуроченности каких-либо видов миксомицетов к определенному типу фитоценоза выявлено не было: из 47 видов, обнаруженных только в одном из типов сообществ, 37 видов (79%) были представлены единичными находками (singleton), а остальные 10 видов, найденные от 2 до 5 раз, преимущественно были собраны лишь на одной пробной площади.

Лишь 4 вида миксомицетов (*Arcyria cinerea*, *Cribraria violacea*, *Ophiotheca chrysosperma* и *Perichaena corticalis*) были обнаружены во всех типах растительных сообществ. Однако необходимо учесть, что сообщества №7 и №9 были представлены всего двумя и одной пробной площадью, на которых выло собрано всего 83 образца 37 видов и 24 образца 9 видов, соответственно. При исключении их из сравнения оказывается, что по меньшей мере 31 вид миксомицетов из 170 (18%) распространен 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*.

Таблица 3 — Показатели разнообразия миксомицетов в разных изученных типах растительных сообществ: число находок (N) [1], видов (S) [2], уникальных видов [3], индекс специфичности [4], индекс разнообразия Шеннона (H) [5], индекс доминирования Симпсона (D) [6]

Тип растительности		[1] N	[2] S	[3]	[4]	[5] H	[6] 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	0	0%	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

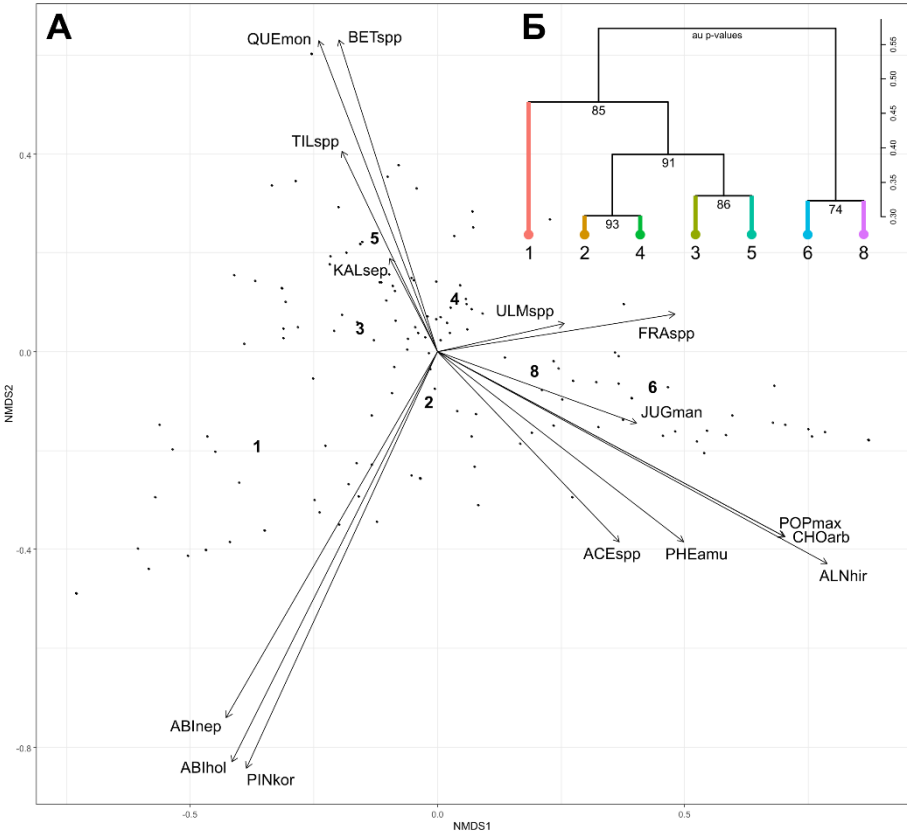


Рисунок 3 — Ординация, построенная методом неметрического многомерного шкалирования (А) и дендрограмма (Б), которые показывают сходство сообществ миксомицетов в разных фитоценозах. Векторами нанесено участие разных древесных пород в составе древостоя: **ABHol** — *Abies holophylla*, **ABInep** — *A. nephrolepis*, **ACEspp** — *Acer* spp., **ALNhir** — *Alnus hirsuta*, **BETspp** — *Betula* spp., **CHOarb** — *Chosenia arbutifolia*, **FRAspp** — *Fraxinus* spp., **JUGman** — *Juglans mandshurica*, **KALsep** — *Kalopanax septemlobus*, **PHEamu** — *Phellodendron amurense*, **PINkor** — *Pinus koraiensis*, **POPmax** — *Populus maximoviczii*, **QUEmon** — *Quercus mongolica*, **TILspp** — *Tilia* spp., **ULMspp** — *Ulmus* spp. Точками показаны центры разных видов миксомицетов

При сравнении обобщенных данных по каждому типу растительности (за исключением типов №7 и №9, представленных малым числом находок) было показано, что наибольшее сходство наблюдается 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)

(коэффициент Брея-Кертиса, $BCd = 0,30$), а наименьшее сходство — между сообществами горных хвойно-широколиственных лесов (тип №1) и долинных широколиственных лесов с преобладанием чозении, тополя и ольхи (тип №6) ($BCd = 0,53$). 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), что хорошо согласуется с составом древостоя в этих фитоценозах. Внутри кластера горных лесов 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 типа №2 (Рисунок 3).

Основываясь на этих данных, мы считаем, что состав сообщества миксомицетов в значительной мере определяется набором субстратов, доступных в том или ином фитоценозе: гнилой древесины и опада разных типов, коры с малым или большим спектром структуры и кислотности. Таким образом, наличие 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.

7.2. Сравнительный анализ таксономической структуры миксомицетов юго-западного Приморья с другими регионами. Для выяснения положения выявленной биоты были отобраны литературные данные о разнообразии миксомицетов в 39 хорошо изученных регионах России и мира. На основе наборов данных, включающих также информацию об обилии каждого из видов, были построены ординации (методом неметрического многомерного шкалирования) и дендрограммы сходства видового состава в разных регионах (отдельно для территорий, хорошо изученных: а. обоими методами, б. только методом полевых сборов и в. только методом влажных камер). В большинстве вариантов анализа биота «Кедровой Пади» (КР) на ординации занимала положение, промежуточное между сообществами бореальной зоны и тропиков, тяготея к последним, а при кластеризации методом Варда попадала в состав «тропической» клады. В первом варианте анализа (Рисунок 4) наибольшее сходство биоты миксомицетов юго-западного Приморья было показано 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 в Китае (XP) и плато Колорадо в США (CP) ($BC_d = 0,88; 0,89; 0,91$) при максимальном разбросе значений индекса Брея-Кертиса в общей матрице от 0,40 до 0,95.

При помощи процедуры `BioEnv` из пакета `vegan` в R было показано, что матрица расстояний между сравниваемыми регионами, рассчитанная на основе обилий видов миксомицетов, на 68% коррелирует с матрицей, рассчитанной на основе значений всего лишь двух биоклиматических переменных: среднесуточной амплитуды и количества осадков в наиболее теплый квартал года.

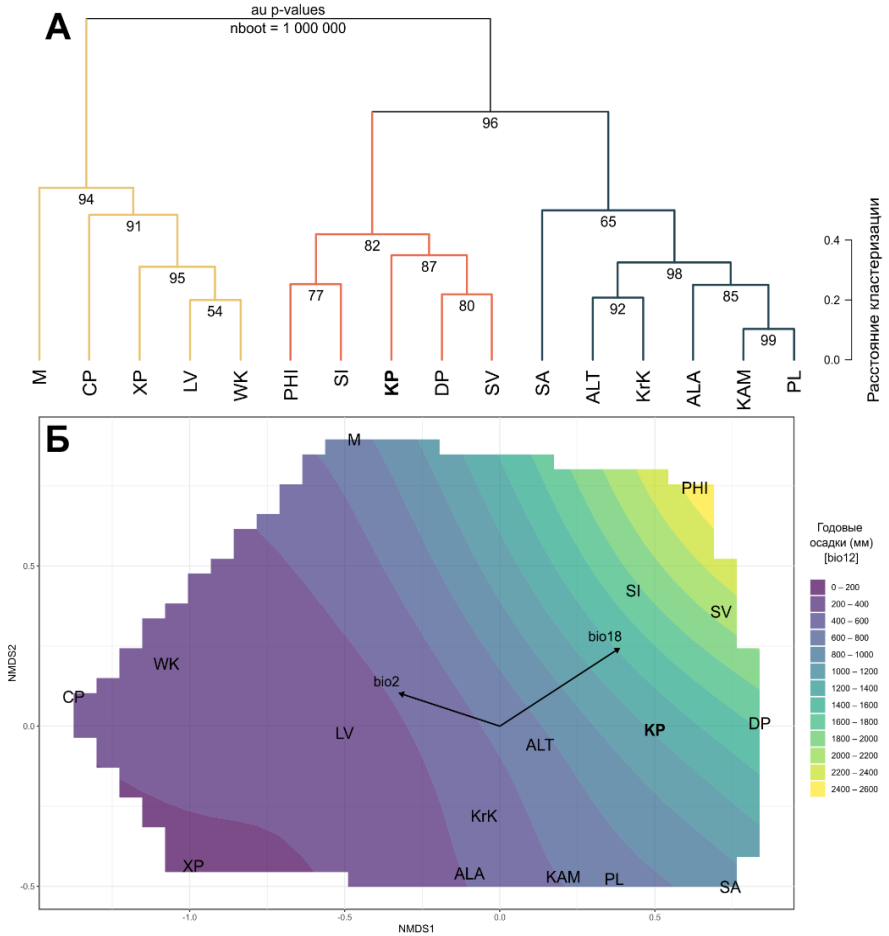


Рисунок 4 — Дендрограмма (А) и ординация, построенная методом неметрического многомерного шкалирования (Б), которые показывают сходство сообществ миксомицетов, выявленных в разных регионах мира. Векторами нанесены биоклиматические параметры, которые наиболее точно (согласно процедуре BioEnv) объясняют результаты ординации: bio2 (среднесуточная амплитуда) и bio18 (количество осадков в наиболее теплый квартал).

Аббревиатуры регионов: **АЛ** — Аляска, **АЛТ** — Алтай, сосновые леса верхнего Приобья, **СР** — плато Колорадо, США, **ДР** — плато Далат, Вьетнам, **КАМ** — Камчатка, **КР** — Кедровая Падь, **КрК** — Красноярский край, заповедник «Столбы», **ЛВ** — Прикаспий, **М** — аридные районы Мексики, **ФН** — Филиппины, **ПЛ** — Полистово-Ловатская болотная система, **СА** — Сихотэ-Алинский заповедник, **С** — Сейшельские острова, **СВ** — южный Вьетнам, **ВК** — западный Казахстан, **ХР** — провинция Синьцзян (Xinjiang), бассейн р. Тарим и Восточный Тянь-Шань

Глава 8. Субстратные комплексы миксомицетов заповедника «Кедровая Падь»

В ходе работы был собран или зарегистрирован 3701 образец спороношений миксомицетов. Большая часть находок (58%) была сделана на гнилых древесных остатках и на коре живых деревьев (38%). На наземном опаде было обнаружено всего 132 образца (4%). Единичными образцами были представлены миксомицеты, сформировавшие плодовые тела на поверхности мертвых афиллофороидных грибов или непосредственно на почве.

Наибольшим видовым богатством (104 вида) и разнообразием ($H = 3,79$) характеризуется, однако, кортикулоидный, а не ксилобионтный комплекс видов (Таблица 4). Мы связываем это с высочайшим разнообразием доступных субстратов, обусловленным богатой дендрофлорой на изучаемой территории.

Таблица 4 — Показатели разнообразия миксомицетов в трех основных субстратных комплексах

Субстратный комплекс	[1] N	[2] S	[3]	[4]	[5] H
Ксилобионтный	2164	92	49	53,3%	3,34
Кортикулоидный	1400	104	56	53,8%	3,79
Подстилочный	134	36	14	39,0%	3,18

[1] — число образцов (N), [2] — число видов (S), [3] — число уникальных видов, [4] — доля уникальных видов (индекс специфичности), [5] — индекс разнообразия Шеннона (H).

8.1. Кортикулоидные миксомицеты из влажных камер. Кортикулоидные миксомицеты являются удобными для исследования их субстратной приуроченности, поскольку можно определить не только обобщенный тип субстрата и его кислотность, но и конкретный вид растения, с которого собрана кора, что позволяет эффективнее экстраполировать полученные результаты.

В ходе работы было проанализировано 523 образца коры 34 видов деревьев, кустарников и лиан из 18 семейств. На большинстве образцов (88,7%) во влажных камерах были получены спороношения миксомицетов или хотя бы их плазмодии.

8.1.1. Виды миксомицетов, выявленных на разных типах коры. Для всех образцов коры был известен вид растения, для 97% — измерена кислотность (pH). Всего во влажных камерах было получено 100 видов кортикулоидных миксомицетов, 38 из которых были обнаружены лишь на каком-то одном растении. Наибольшее число уникальных видов было выявлено на коре *Abies holophylla* (10 видов), *Pinus koraiensis* и *Quercus mongolica* (по 6 видов).

Наибольшим разнообразием характеризуются сообщества миксомицетов на коре *Populus maximowiczii* ($H = 2,7$), *Pinus koraiensis* (2,8), *Abies holophylla* (2,8), *Chosenia arbutifolia* (2,9) и *Quercus mongolica* (3,0) (Таблица 5), при этом заметной зависимости уровня разнообразия от кислотности субстрата у хорошо исследованных пород деревьев не наблюдается.

Таблица 5 — Значения индекса разнообразия Шеннона (H) и индекса доминирования Симпсона (D) для сообществ на коре разных видов растений. pH — медианное значение кислотности субстрата, n — количество влажных камер, S — число выявленных видов

Вид растения	pH (медиана)	n	S	H	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

8.1.2. Кислотность субстрата как фактор, влияющий на видовое богатство и таксономическую структуру кортикулоидных миксомицетов. Диапазон кислотности среди всех обработанных субстратов составил чуть более четырех единиц: от 3,96 у *Pinus koraiensis* до 8,08 у *Chosenia arbutifolia*.

На изученной территории наибольшим видовым богатством миксомицетов характеризуются субстраты с pH от 5 до 7, а при снижении или повышении кислотности оно ощутимо снижается. В порядке Physarales наибольшее видовое богатство (12–14 видов) было отмечено в диапазоне pH от 5,0 до 7,5, в порядке Stemonitidales — в диапазоне от 5,0 до 5,5 (15 видов), в порядке Trichiales — в диапазоне от 5,5 до 7,0 (12–14 видов), в порядке Liceales — в диапазоне от 6,5 до 7,0 (10 видов); остальные порядки были малочисленны на всех субстратах.

При повышении кислотности субстратов доля представителей порядка Stemonitidales постепенно возрастает, а представителей Physarales, напротив, снижается. Для представителей порядков Trichiales и Liceales выраженных закономерностей не обнаружено.

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, а также виды-генералисты с широкой экологической нишей и виды-оппортунисты, обычно обитающие на других субстратах.

При анализе субстратных предпочтений кортикулоидных видов из «Кедровой Пади» за оптимальный для обитания диапазон, обозначенный как ΔpH , было принято удвоенное среднеквадратическое отклонение pH. Было показано, что большинство кортикулоидных видов имеет весьма узкий оптимальный диапазон кислотности, причем при ужесточении выборки таксонов (от не менее чем 2 находок до не менее чем 10 находок), отсекающем случайные наблюдения, доля узко специализированных видов ($\Delta pH < 0,5$ единиц) неизменно падала, но доля специализированных видов ($\Delta pH = 0,5–1,0$), напротив, возрастала, а их сумма сохранялась на уровне 68–72% от общего числа видов. Доля же видов, стабильно встречающихся в диапазоне pH более двух единиц (при максимальном диапазоне исследованных субстратов чуть более четырех единиц), являлась низкой и не превышала 8%.

Если же рассматривать субстратные предпочтения специализированных видов с оптимальным диапазоном pH не более единицы, то видно, что наибольшее их число (35–38%) обитает на субстратах с pH = 6,5–7,0, а в диапазоне кислотности от 6,0 до 7,0 доля таких видов достигает 55–62%. Это означает, что для наиболее полного выявления разнообразия кортикулоидных миксомицетов следует уделять особое внимание поиску и тщательному изучению видов растений с низкой кислотностью коры.

8.2. Ксилобионтные и подстилочные миксомицеты из влажных камер. В подразделе кратко (ввиду немногочисленности данных) охарактеризована продуктивность метода влажных камер для изучения этих субстратных комплексов, а также показатели кислотности, отмеченные для гнилой древесины и опада.

Глава 9. Динамика формирования спорофоров миксомицетов во влажных камерах

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 спорофоров 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 спорофоры во влажных камерах в период с 21-го по 60-й день, однако некоторые виды (например, *Licea synchrysospora*) переходят к спороношению по прошествии трех месяцев и более (Рисунок 6). Опираясь на наши наблюдения, мы рекомендуем соблюдать длительность эксперимента не менее 90 суток, а последнюю проверку дополнительно производить уже после полного высыхания субстрата.

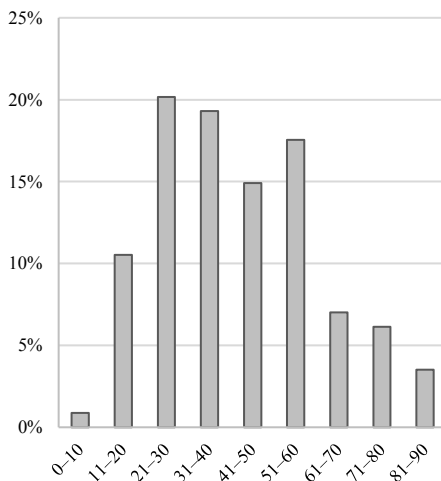


Рисунок 6 — Соотношение относительного числа видов миксомицетов с разными оптимальными сроками спороношения во влажных камерах (в сутках от начала эксперимента)

Заключение

При подготовке данного исследования собраны, обобщены и опубликованы все имеющиеся в литературе данные о разнообразии и распространении миксомицетов в России, в частности на Дальнем Востоке. Подготовленная электронная база данных поддерживается и активно используется отечественными исследователями при планировании и проведении флористических работ и анализе их результатов. Кроме того, изучены и ревизованы некоторые исторические коллекции миксомицетов, собранные в Приморском крае в начале и середине XX века.

В течение трех полевых сезонов впервые подробно обследована территория заповедника «Кедровая Падь», для которой ранее имелись очень скудные сведения о миксомицетах. Применены традиционные методы полевых сборов и влажных камер, повышенное внимание уделено выявлению видов миксомицетов, обитающих на коре живых одревесневающих растений. Для большинства изученных пород деревьев, кустарников и лиан данные о кислотности их коры и составе сообществ миксомицетов

получены впервые. Проведенный анализ свидетельствует о том, что среди кортикулоидных видов миксомицетов большинство адаптированы лишь к небольшому диапазону кислотности, и, кроме того, при снижении кислотности субстрата число специализированных видов возрастает. Эти данные могут быть использованы в дальнейших исследованиях при отборе субстратов для наиболее полного выявления разнообразия миксомицетов.

Показан высокий уровень разнообразия миксомицетов в юго-западном Приморье, обнаружено множество редких видов, ранее не отмеченных в России, 7 видов из родов *Diderma*, *Licea* и *Trichia* описаны как новые для науки. Подробная таксономическая ревизия всех 172 обнаруженных видов — одно из направлений дальнейшей работы.

В результате сравнительного анализа видового состава выявленной биоты заповедника «Кедровая Падь» и других хорошо изученных регионов России и мира показано, что по своему составу биота близка к тропической и значительно отличается от сообществ Сибири и Европейской части России. В связи с этим южное Приморье имеет высокий потенциал для поиска и обнаружения тропических видов миксомицетов, не распространенных или крайне редких на остальной территории России.

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. synchryospora*, *Trichia acetocorticola*, *T. armillata*, *T. taeniiflora* 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 (*C. 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 $\text{pH} > 6$. При этом кислотность, по-видимому, оказывает большее влияние на возможность их распространения, чем вид растения.

- 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 РАБОТ, ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

Статьи в рецензируемых изданиях, индексируемых в базах данных

WoS, Scopus, RSCI

- Bortnikov F. M.**, Shchepin O. N., Gmoshinskiy V. I., Prikhodko I. S., Novozhilov Yu. K. *Diderma velutinum*, a new species of *Diderma* (Mухомycetes) 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.
- Bortnikov F. M.**, Matveev A. V., Gmoshinskiy V. I., Novozhilov Yu. K., Zemlyanskaya I. V., Vlasenko A. V., Schnittler M., Shchepin O. N., Fedorova N. A. Mухомycetes 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.
- Bortnikov F. M.**, Gmoshinskiy V. I., Novozhilov Yu. K. Species of *Licea* Schrad. (Mухомycetes) 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.
- Bortnikov F. M.**, Bortnikova N. A., Gmoshinskiy V. I., Prikhodko I. S., Novozhilov Yu. K. Additions to *Trichia botrytis* complex (Mухомycetes): 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.
- Novozhilov Yu. K., Prikhodko I. S., **Bortnikov F. M.**, Shchepin O. N., Luptakova A. D., Dobriakova K. D., Thi Ha Giang Pham. *Diachea racemosa* (Mухомycetes = Mухogastrea): 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

- 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.
- Бортников Ф. М.** Результаты изучения видового разнообразия миксомицетов (Mухомycetes) 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.