

Ассоциации миксомицетов в лесных биоценозах (на примере заповедника «Нургуш»)

© 2023. А. А. Широких^{1,2}, д. б. н., в. н. с., профессор,
И. Г. Широких^{1,2}, д. б. н., г. н. с., профессор,
¹Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока
имени Н. В. Рудницкого,
610007, Россия, г. Киров, ул. Ленина, д. 166а,
²Вятский государственный университет,
610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,
e-mail: aleshirokikh@yandex.ru

Сообщества миксомицетов являются неотъемлемым компонентом лесных биоценозов. На примере двух участков заповедника «Нургуш» впервые проведено сравнительное изучение состава и биоразнообразия миксомицетных комплексов. Установлено, что видовое разнообразие миксомицетов выше на участке «Нургуш», а межвидовые ассоциации этих организмов более разнообразны на участке «Тулашор». Важным компонентом, входящим в состав сообществ миксомицетов, являются низшие и высшие грибы. Микромицеты выступают как паразиты, а высшие грибы – как организмы, помогающие миксомицетам осваивать новые субстраты, в частности, разлагающуюся древесину. Неотъемлемым компонентом сообществ являются бактерии, которые для миксомицетов представляют собой не только трофический ресурс, но и способствуют их адаптации к окружающей среде. Среди бактерий, доминирующих в составе миксомицетных сообществ, выявляются виды, синтезирующие индол-3-уксусную кислоту – фитогормон ауксиновой природы, в связи с чем спорофоры миксомицетов могут являться потенциальными источниками биотехнологически ценных штаммов прокариот.

Ключевые слова: миксомицеты, таксоны, субстратный комплекс, бактерии, микромицеты, высшие грибы.

Associations of myxomycetes in forest biocenoses (on the example of the Nurgush Nature Reserve)

© 2023. A. A. Shirokikh^{1,2} ORCID: 0000-0002-7808-0376
I. G. Shirokikh^{1,2} ORCID: 0000-0002-3319-2729

¹Federal Agrarian Scientific Center of the North-East named N. V. Rudnitsky,
166a, Lenina St., Kirov, Russia, 610007,
²Vyatka State University,
36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,
e-mail: aleshirokikh@yandex.ru

Myxomycete communities are an integral component of forest biocenoses. For the first time, a comparative study of the composition and biodiversity of myxomycete complexes was carried out on the example of two sites of the Nurgush Reserve. It was found that the species diversity of myxomycetes is higher at the Nurgush site, and the interspecific associations of these organisms are more diverse at the Tulashor site. An important component of the myxomycete communities are lower and higher fungi. Micromycetes act as parasites, and higher fungi act as organisms that help myxomycetes to master new substrates, in particular, decomposing wood. An important component of communities are bacteria, which are not only a trophic resource for myxomycetes, but also contribute to their adaptation to the environment. Among the bacteria dominating in the composition of myxomycete communities, species synthesizing indole-3-acetic acid (IAA) – a phytohormone of auxin nature – are identified, in connection with which the sporophores of myxomycetes can be potential sources of biotechnologically valuable strains.

Keywords: myxomycetes, taxa, substrate complex, bacteria, micromycetes, fungi.

Миксомицеты или миксогастриды – одна из наиболее древних групп амёбидных организмов, возникшая до появления наземных растений. Главной особенностью миксомицетов является своеобразный жизненный цикл, включающий стадии, характерные как для грибов, так и для животных, а также ряд специфических фаз развития. Двойственная природа данных организмов определяет интерес к изучению этой очень немногочисленной группы (чуть более 1000 видов) как зоологами, так и микологами. В связи с этим существует две классификации – зоологическая и ботаническая. В зоологической классификации типичных миксомицетов включают в подкласс *Muxogastria*, входящий в состав класса *Eumycetozoea* [1, 2]. В соответствии с ботанической классификацией, миксомицеты являются представителями класса *Muxomycetes*, состоящего из трёх подклассов: *Ceratiomuxomycetidae*, *Muxogastromycetidae* и *Stemonitomycetidae* [3]. Однако систематика миксомицетов в связи с накоплением новых данных и развитием методов молекулярной филогении в настоящее время находится в процессе пересмотра и уточнения. На основании большого массива данных о последовательностях фрагмента гена 18S рРНК была предложена новая филогенетическая система для миксомицетов и родственных им организмов [4]. Эта система состоит из двух классов – *Muxomycetes* и *Ceratiomuxomycetes*. Класс *Muxomycetes* подразделяется на два подкласса – *Lucisporomycetidae* (светлоспоровые) и *Columellomycetidae* (колюмелловые). И хотя предлагаемая система ещё является предметом серьёзных дискуссий, накопление новых данных, полученных методами молекулярной филогении, позволяет более подробно детализировать родственные связи на уровне родов и видов.

Миксомицеты являются важным структурным компонентом лесных экосистем. Они принимают активное участие в процессах круговорота веществ и широко распространены в различных природно-климатических зонах практически всех материков, кроме Антарктиды. Наибольшее видовое богатство миксомицетов отмечается в смешанных и широколиственных лесах умеренной зоны [5]. Среди всего многообразия миксомицетов выделяют виды-космополиты, встречающиеся во всех наземных экосистемах: *Arcyria cinerea* (Bull.) Pers., *A. denudate* (L.) Wettst., *Stemonitopsis typhina* (Wigg.) Nann.-Bremek., *Fuligo septica* (L.) Wigg., *Lycogala epidendrum* (L.)

Fr., *Stemonitis fusca* Roth, *Trichia decipiens* (Pers.) Macbr. Вместе с тем, некоторые виды, особенно обитающие в тропиках и пустынях, имеют весьма ограниченные географические ареалы.

На распространение миксомицетов в экосистемах существенное влияние оказывают абиотические факторы: тип, кислотность субстрата и его способность удерживать воду, интенсивность и экспозиция освещения, для образцов коры – текстура поверхности, высота местообитания над землёй. Не менее важную роль играют и микроклиматические показатели – среднемесячные температуры, количество осадков в вегетационный период. Эти факторы неживой природы в той или иной степени способствуют формированию определённого видового состава комплекса миксомицетов в биоценозе.

С другой стороны, все организмы, входящие в состав экосистем, да и сами миксомицеты, выступают по отношению друг к другу как биотические факторы, существенно определяющие структуру комплекса миксомицетов в биоценозах. Некоторые миксомицеты могут тесно взаимодействовать друг с другом, образуя межвидовые сообщества, но характер межвидового взаимодействия в таких сообществах изучен слабо. Предполагают, что в них может происходить обмен генетической информацией между видами и это может служить одной из причин скрытого генетического разнообразия [6].

С другими представителями биотической составляющей экосистем – прокариотами и грибами (микро- и макромицетами), миксомицеты образуют различные биотические связи. Характер этих связей также недостаточно изучен и не вполне понятен. В основном они носят трофический, часто паразитический характер, но иногда это взаимодействие можно характеризовать как мутуализм.

Самые тесные ассоциации миксомицеты образуют с бактериями. Ещё в начале XX века было показано, что внутри и на поверхности спорофоров миксомицетов могут находиться бактерии [7]. В дальнейшем подтверждено, что на поверхности плодовых тел миксомицетов встречаются сообщества различных прокариот [8]. Для миксомицетов бактерии важны, прежде всего, в качестве трофического ресурса. На стадии плазмодия миксомицеты способны питаться бактериями широкого спектра видов и «запасать» их внутри плодовых тел, как трофический фонд для будущих поколений миксамёб [9, 10].

Более разнообразны в природных биоценозах взаимоотношения миксомицетов и грибов. Старые плодовые тела высших базидиальных грибов (особенно многолетние базидиомы трутовых грибов) могут являться субстратом для обитания миксомицетов. В то же время спорофоры миксомицетов сами служат хорошим субстратом, который различные грибы могут успешно колонизировать. Большинство микроскопических видов, развивающихся на спорофорах миксомицетов, представлены несовершенными грибами (Deuteromycetes), реже – аскомицетами. Некоторые из дейтеромицетов являются бесполоыми стадиями аскомицетов. В исследованиях, проведённых в лесах умеренного пояса (Аляска, Север Франции, Северо-Запад Индии, Новая Зеландия), на спорофорах различных миксомицетов были обнаружены представители 26 таксонов микроскопических грибов, среди которых 11 никогда ранее не описывались как ассоцианты миксомицетов [11]. Высокое видовое разнообразие микромицетов свидетельствует о привлекательности спорофоров как пищевого субстрата для грибов, взаимоотношения миксомицетов с микроскопическими грибами в этом случае можно рассматривать как трофические.

У грибов, колонизирующих спорофоры, наблюдается приуроченность к определённым видам миксомицетов. Например, на спорофорах представителей родов *Comatricha* и *Stemonitis* иногда можно наблюдать белый налёт, представляющий собой разрастание мицелия *Verticillium rexiianum* (Sacc.) Sacc., Syll. Fung. Спорофоры представителей порядка *Physarales* преимущественно колонизируются микромицетами *Gliocladium album* (Preuss) Petch и *Sesquicillium microsporum* (Jaap) Veenbaas Rijks & W. Gams in Gams, спорофоры порядка *Trichiales* – исключительно *Polycephalomyces tomentosus* (Schrad.: Fr.) [11].

Кроме трофических взаимоотношений миксомицеты могут образовывать с грибами синэкологические связи. Например, было отмечено, что миксомицеты не могут расселяться на неповреждённой древесине, но, если древесина уже частично подверглась деструкции высшими базидиальными или аскомицетными грибами, миксомицеты способны её колонизировать [12].

Многообразие возможных взаимодействий миксомицетов с другими компонентами биоты может определяться общей спецификой биогеоценоза. Целью нашей работы являлось изучение ассоциаций миксомицетов с неко-

торыми из биотических компонентов лесных биоценозов на территории Государственного природного заповедника «Нургуш». В частности, исследовали видовой состав бактерий и грибов, обитающих в сообществах миксомицетов, для выявления характера их ассоциативных связей.

Объекты и методы исследования

Государственный природный заповедник «Нургуш» расположен на территории Кировской области и состоит из двух участков: собственно участок «Нургуш» и участок «Тулашор». Участок «Нургуш» расположен в юго-восточной части Котельничского района в пойме реки Вятки и представляет собой сплошной массив коренных широколиственных лесов возрастом 7–10 тыс. лет. Участок «Тулашор» расположен на северо-западе Нагорского района на границе с республикой Коми и является самым южным из ныне сохранившихся массивов старовозрастных лесов в Европе, представлен спелыми и перестойными ельниками и смешанными лесами, находящимися на разных стадиях возрастной динамики (<https://nurgush.org/>).

Результаты первых миксологических исследований на территории участка «Нургуш» были представлены ранее [13]. В данной работе регистрацию сообществ миксомицетов в полевых условиях и сбор образцов спорофоров проводили в летне-осенний период 2014–2020 гг. маршрутным методом на территории обоих участков заповедника «Нургуш». Обследование территории заповедника осуществлялось по трём маршрутам, включающим 20 площадок наблюдений на участке «Нургуш» и по пяти маршрутам, включающим 27 площадок наблюдений на участке «Тулашор». На площадках обследовали поваленные и гниющие стволы деревьев, пни, валежник, мох, подстилку, проводили предварительную идентификацию обнаруженных миксомицетов и отбирали образцы спорофоров и субстратов для изучения в условиях лаборатории.

В лаборатории образцы различных собранных субстратов помещали во влажные камеры и инкубировали в течение 2-х месяцев. Это позволяло дополнительно регистрировать виды миксомицетов, которые не обнаруживались в полевых условиях. Видовую принадлежность определяли по морфологическим характеристикам спороношений [14–16].

Для выделения бактерий 5–6 спорофоров миксомицетов семейства *Trichiaceae* стерилизовали 75% этанолом в течение двух минут, затем промывали стерильной водой. Контроль стерилизации осуществляли посредством высева промывных вод на глюкозо-пептонный агар с дрожжевым экстрактом (ГПД). Для визуализации бактерий внутри стерильных спорофоров готовили препарат «раздавленная капля», окрашивали его акридиновым оранжевым (1 : 1000) и микроскопировали с помощью люминесцентного микроскопа «Leica DM 2500». Для выделения и идентификации бактерий поверхностно стерилизованные спорофоры разрушали пестиком в ступке с 1 мл стерильной воды и готовили серию десятикратных разведений. Полученную суспензию в разведениях 10^{-4} или 10^{-5} высевали по 0,1 мл на метанольный агар Канада и ГПД [17]. Чашки с посевами инкубировали при 25 °С в течение 7 сут. Бактерии из колоний доминирующих морфотипов отсеивали на кривой агар, соответствующий по составу средам выделения. Таксономическую принадлежность бактериальных изолятов устанавливали на основании анализа фрагментов гена 16S рРНК в НПО «Синтол» (г. Москва). Полученные последовательности нуклеотидов фрагмента гена 16S рРНК выравнивали с помощью программы множественного выравнивания AlignX Vector NTI 9.0. Принадлежность микроорганизма к тому или иному таксону устанавливали с помощью пакета программ BLAST. Достоверным свидетельством того, что фрагмент принадлежит определённому микроорганизму, считали совпадение его нуклеотидной последовательности 16S рРНК с последовательностью 16S рРНК, представленной в базе данных NCBI, более чем на 97%.

Плодовые тела миксомицетов, поражённые мицелием микроскопических грибов, изучали под микроскопом Leuca DM 2500 при увеличении 200 с целью идентификации грибов по микроморфологическим признакам.

Если же идентифицировать грибы при прямом микроскопировании не удавалось, то спорофоры миксомицетов высевали на солодовый агар и культивировали при температуре 22–25 °С до появления грибных колоний. Идентификацию грибов по культурально-морфологическим признакам производили с использованием ключей, опубликованных в работе [11].

Результаты и обсуждение

В результате маршрутных исследований, проведённых в период с 2014 по 2017 гг., на территории участка «Нургуш» было обнаружено 29 видов миксомицетов, относящихся к 5 порядкам и 7 семействам [18]. При обследовании участка «Тулашор» в 2018–2020 гг. общий список обнаруженных миксомицетов расширился до 34 видов. Из общего числа зарегистрированных видов 9 видов миксомицетов были обнаружены только при культивировании субстратов во влажных камерах.

Для анализа особенностей распространения миксомицетов в лесном биогеоценозе все субстраты, собранные на территории обследованных участков, объединили в три группы. В соответствии с характером субстратов выделили миксомицетные комплексы: ксилобионтный, подстилочный и эпифитный. Деление видов миксомицетов на субстратные комплексы носит условный характер, так как часто отдельные виды или разные стадии развития одного вида могут встречаться или проходить на разных субстратах.

Ксилобионтный субстратный комплекс является самым обильным по количеству видов на обоих участках заповедника (табл. 1).

Большое количество упавших стволов деревьев и гниющей древесины обеспечивают формирование высокого видового разнообразия миксомицетов-ксилобионтов. Значительное количество обнаруженных видов принадлежит семействам Arcyriaceae и Physaraceae, представители которых обычно приурочены

Таблица 1 / Table 1

Субстратные комплексы миксомицетов на двух участках заповедника «Нургуш» (виды/проценты)
Substrate complexes of myxomycetes on two sites of the Nurgush Nature Reserve (species/percentages)

Участки заповедника Areas of the reserve	Ксилобионтный комплекс Xylobiont complex	Эпифитный комплекс Epiphytic complex	Подстилочный комплекс Litter complex	Виды, составляющие ядро биоты Species of biota core
Нургуш Nurgush	21/61,8	2/5,8	11/32,4	12
Тулашор Tulashor	20/83,0	4/17	0/0	7

Таблица 2 / Table 2

Таксономическая структура биоты миксомицетов участков «Нургуш» и «Тулашор»
Taxonomic structure of the biota of the myxomycetes of the Nurgush and Tulashor site

Показатели / Indicators	Участки / Plots	
	«Нургуш» / Nurgush	«Тулашор» / Tulashor
Число порядков / Number of orders	5	5
Число семейств / Number of families	7	7
Число родов / Number of genera	19	18
Число видов / Number of species	34	24
Среднее число видов в семействе Average number of species in a family	4,8	4,0
Среднее число родов в семействе Average number of genera in a family	3,1	3,0
Среднее число видов в роде Average number of species in the genus	1,9	1,4

к гнилой древесине лиственных и хвойных пород деревьев. Количество видов миксомицетов ксилобионтного комплекса было практически одинаково на обоих участках, однако доля ксилобионтов в общем количестве выявленных видов выше на участке «Тулашор». Лесной биоценоз участка «Нургуш» представлен в основном широколиственными деревьями (дуб, липа, осина, берёза) и имеет хорошо сформированную листовую подстилку, обладающую собственным комплексом миксомицетов, практически отсутствующим в «Тулашоре». На участке «Тулашор» на месте подстилки развит почвенный ярус, представленный печёночными и листостебельными мхами, обитатели которого формируют эпифитный комплекс.

В эпифитном комплексе участка «Нургуш» было зарегистрировано два вида миксомицетов – *Mucilago crustacea* и *Leocarpus fragilis*, тогда как на участке «Тулашор» в эпифитном комплексе наряду с названными отмечены ещё *Fuligo septica* и *Physarum album*. Большинство видов миксомицетов, обнаруженных в эпифитном и подстилочном комплексах, часто встречаются и на других субстратах. В подстилочном комплексе участка «Нургуш» отмечены представители порядков Physarales и Trichiales, широко распространённые и на других субстратах.

Ядро биоты миксомицетов на участке «Нургуш» составляют 12 видов, а на участке «Тулашор» в 1,5 раз меньше – 7 видов, но доля ксилобионтных видов в общем количестве зарегистрированных миксомицетов выше. По другим параметрам структура биоты миксомицетов на обоих участках имеет высокое сходство (табл. 2).

На обоих участках заповедника были обнаружены многовидовые сообщества миксомицетов, состоящие в основном из представи-

телей порядка Trichiales (рис. а, б; см. цветную вкладку VI). Эти сообщества встречались на полусгнивших стволах осины, берёзы, липы, как правило, с нижней стороны стволов или на торцевой части брёвен. На территории «Нургуш» примерно 30% от всех обнаруженных миксомицетов входили в состав межвидовых сообществ, которые включали, как правило, два, реже – три вида. Ядром сообщества являлась *Metatrachia vesparia*, а видами спутниками – *Trichia favoginea*, *T. scabra*, реже *T. decipiens*. По краю колоний миксомицетов располагались микроскопические плодовые тела базидиального гриба *Henningsomyces candidus* (Pers.) Kuntze. Поскольку спорофоры миксомицетов не были поражены мицелием гриба и выглядели совершенно не повреждёнными, то можно полагать, что их взаимоотношения не являются паразитическими.

Из аскомицетов в межвидовых сообществах миксомицетов часто обнаруживался сапротрофный гриб *Scutellinia scutellata* (L.) Lambotte. Красные апотеции *S. scutellata* постоянно встречаются на гниющей древесине – типичном местообитании миксомицетов (рис. в; см. цветную вкладку VI). В ярко окрашенных апотециях этого гриба обнаружены, по данным молекулярной филогении, бактерии порядков Sphingobacteriales, Burkholderiales, Rhizobiales, некоторые виды бактерий из этих порядков являются симбионтами *S. scutellata* [19]. В спорофорах трихий также были обнаружены бактерии, принадлежащие порядкам Sphingobacteriales и Burkholderiales. Возможно, данный аскомицет является источником бактерий, полезных для миксомицетов.

На отдельных спорофорах миксомицетов, отнесённых к порядку Trichiales, обнаруживались спороношения *Polycephalomyces tomentosus* (Schrad.: Fr.), который является

А. А. Широких, И. Г. Широких
 «Ассоциации миксомицетов в лесных биоценозах
 (на примере заповедника «Нургуш»)». С. 150.



Рис. Миксобиота заповедника «Нургуш»: а и б – многовидовые сообщества трихий; в – аскомицетный гриб *Scutellinia scutellate*; г – поражение спорофора *Hemitrichia serpula* мицелием паразитического гриба *Polycephalomyces tomentosus*; д – штабеля полусгнивших брёвен на участке «Тулашор»;

Fig. Мухобиота of the Nurgush Reserve: a and б – multi-species communities of *Trichia*; в – ascomycete *Scutellinia scutellate*; г – defeat of the sporophore *Hemitrichia serpula* by mycelium of the parasitic fungus *Polycephalomyces tomentosus*; д – stacks of half-rotted logs at the Tulashor site; e – ascomycete fungus *Catinella olivacea* in the myxomycete community *Metatrichia vesparia*

специфическим паразитом представителей этого порядка [11]. Гифы гриба *P. tomentosus* проникают в споровую массу миксомицетов, где они вторгаются в протопласты отдельных спор и, в конечном итоге, делают их нежизнеспособными (рис. г; см. цветную вкладку VI). Грибковые поражения спорофоров трихий в 97% образцов были представлены *P. tomentosus*.

Межвидовые сообщества на территории участка «Тулашор» встречались чаще, чем на участке «Нургуш». Примерно 50% обнаруженных колоний миксомицетов были представлены ассоциациями, состоящими из 3 или 4 видов. Обилие многокомпонентных сообществ миксомицетов можно объяснить тем, что на участке «Тулашор» ранее проводились лесозаготовки, поэтому повсюду встречаются штабеля полусгнивших стволов малоценных пород деревьев – берёзы и осины (рис. д; см. цветную вкладку VI). Эти содержащие большое количество влаги стволы, поросшие мхом и лишайниками, представляют хорошую экологическую нишу для миксомицетов. В результате высокой концентрации подходящих субстратов и соответствующих экологических условий в штабелях полусгнивших древесных стволов отмечено обильное развитие и видовое разнообразие этих организмов.

Как и на участке «Нургуш», основу межвидовых сообществ миксомицетов в «Тулашоре» составляла *M. vesparia*. Разрастания плодовых тел этого миксомицета обычно располагались на торцевой поверхности полусгнивших брёвен, спорофоры сопутствующих видов – *T. scabra*, *T. favoginea*, *T. varia*, были вкраплены в биомассу *M. vesparia*. Спорофоры трихий находились на разных стадиях зрелости, некоторые были ещё белыми, другие уже приобрели жёлтую окраску. Конкуренционных взаимоотношений между миксомицетами разных видов в этих сообществах не наблюдалось.

Поверхность древесины, на которой располагались сообщества миксомицетов порядка Trichiales, была покрыта мицелием микроскопических грибов, видимым невооружённым глазом. При его прямом микроскопировании выявлены представители рода *Verticillium*. В литературе имеются сведения, что грибы *Verticillium* паразитируют на многих видах миксомицетов [11], однако в многовидовых сообществах трихий мы не обнаружили спорофоров, поражённых этими грибами.

Кроме миксомицетов, в сообществах трихий располагались плодовые тела (апотеции)

и высших грибов аскомицетов. Так, были обнаружены плодовые тела *Catinella olivacea* (Batsch) Boud, *Lasiobelonium loniceriae* (Alb. & Schwein.) Raitv. и *S. scutellata*. Наиболее часто, по сравнению с другими аскомицетами, в многовидовых сообществах трихий встречался дискомицетный гриб *C. olivacea* (рис. е; см. цветную вкладку VI), который обычно плодоносит в полостях гниющих брёвен [20]. Поэтому местообитания этого гриба укрыты от воздушных потоков, на которые другие виды дискомицетов обычно «полагаются» при распространении спор, вследствие чего этот вид использует альтернативную стратегию расселения. В лабораторных опытах с чистой культурой *C. olivacea* было показано, что эпителий при созревании оставался студенистым и захватывал в слизистую массу аскоспоры [21]. Авторы интерпретировали этот феномен как адаптацию к распространению аскоспор членистоногими.

Плодовые тела миксомицетов служат трофическим ресурсом для многих видов членистоногих – коллембол и жёсткокрылых. Коллемболы разных таксонов часто обнаруживаются на спорофорах в колониях миксомицетов [22, 23]. Вероятно, миксомицеты для них являются не только трофическим ресурсом, но и своеобразным укрытием. На плодовых телах миксомицетов часто встречаются жуки [24, 25]. Как правило, это представители тех же самых семейств жёсткокрылых, которые встречаются и на настоящих грибах [26]. Чаще всего это виды из семейств Scaphidiidae, Staphilinidae, Clambidae и некоторые другие [27]. Очевидно, многие виды из этих семейств являются облигатными миксомицетофагами. Споры миксомицетов, прошедшие через пищеварительный тракт жуков и там не переварившиеся, прорастают в результате кислотного воздействия активнее, чем интактные.

Так как все стадии жизненного цикла миксомицетов проходят в местообитаниях, где бактерии встречаются в изобилии, то не удивительно, что на поверхности их плодовых тел обнаруживается довольно широкий видовой спектр бактерий, а их численность сопоставима с численностью в верхнем горизонте почвы [8].

Внутри поверхностно стерилизованных спорофоров обнаружены в основном представители классов: Sphingobacteria, Alphaproteobacteria и Gammaproteobacteria и четырёх порядков (табл. 3). Все выявленные виды, кроме *Arthrobacter humicola*, являлись граммотрицательными неспорообразующими

Таблица 3 / Table 3

Бактерии, изолированные из стерильных спорофоров некоторых миксомицетов
Bacteria isolated from sterile sporophores of some мухомыцетов

№ No.	Виды миксомицетов Мухомыцетов species	Класс Class	Порядок Order	Семейство Family	Виды бактерий Bacteria species
1	<i>Hemitrichia serpula</i>	Actynomycetes	Micrococcales	Micrococcaceae	<i>Arthrobacter humicola</i>
2	<i>Trichia decipiens</i>	Sphingobacteriaia	Sphingobacteriales	Sphingobacteriaceae	<i>Pedobacter agri</i>
3	<i>Metatrichia vesparia</i>				<i>Sphingobacterium kitahiroshimense</i>
4	<i>T. decipiens</i>				Alphaproteobacteria
5	<i>Lycogala epidendrum</i>	<i>M. bullatum</i>			
6	<i>L. epidendrum</i>	<i>M. bullatum</i>			
7	<i>L. epidendrum</i>	<i>M. radiotolerans</i>			
8	<i>M. vesparia</i>	Gammaaproteobacteria	Enterobacteriales	Yersiniaceae	<i>Ewingella americana</i>

Таблица 4 / Table 4

Количество бактериальных изолятов из спорофоров, способных к синтезу ИУК в количествах выше 15 мкг/мл / The number of bacterial isolates from sporophores capable of synthesizing IUC in amounts over 15 µg/mL

№ No.	Миксомицет Мухомыцете	Общее количество изолятов бактерий Total number of bacterial isolates	Доля бактерий, продуцирующих ИУК, % The proportion of bacteria producing IAA, %	Уровень синтеза ИУК, мкг/мл IAA synthesis level, mµ/mL
1	<i>H. serpula</i>	12	51	20,5
2	<i>L. epidendrum</i>	12	52	23,4
3	<i>T. decipiens</i>	16	0,1	33,4
4	<i>M. vesparia</i>	10	0,1	15,1

бактериями. Не обнаружено какой-либо видовой приуроченности между миксомицетами и видами бактерий. Однако, в образцах этилов *L. epidendrum*, в основном, обнаруживались розовоокрашенные факультативные метилотрофные бактерии с доминированием вида *Methylobacterium bullatum*.

Известно, что плазмодии миксомицетов, культивируемые в лабораторных условиях, тесно связанные с одним видом бактерий, получили название моноксенные плазмодии [12]. Эти ассоциации бактерий и миксомицетов оказались невидоспецифичны. Бактерии можно было легко выделить в чистую культуру. Дальнейшие исследования, проведенные с моноксенными плазмодиями, показали, что такие ассоциации способны фиксировать молекулярный азот, продуцировать внеклеточные ферменты и разлагать определённые виды древесины и подстилки, а также толерантны к высоким концентрациям различ-

ных химических загрязнителей. При этом бактериальный компонент таких ассоциаций не проявлял ни одного из этих свойств в чистой культуре. Таким образом, ассоциация придавала организмам определённые свойства, не проявляющиеся у партнёров по отдельности. При последующем развитии плазмодия в спорофоры бактериальный компонент, обеспечивающий миксомицетам необходимые для адаптации свойства, передавался последующим поколениям.

При изучении свойств бактериальных изолятов из спорофоров миксомицетов, собранных в условиях средней полосы России, мы предположили, что среди них могут также оказаться штаммы с ценными свойствами, например, обладающие способностью синтезировать индол-3-уксусную кислоту (ИУК), способствующую росту растений.

Для выделения и изучения бактерий, способных к синтезу ИУК, были выбраны спо-

роношения миксомицетов, наиболее широко распространённых в лесных экосистемах. Как видно из таблицы 4, более половины изолятов из спорофоров *H. serpula* и *L. epidendrum* способны к синтезу ИУК, при этом максимальный уровень синтеза составил 23,4 мкг/мл культуральной жидкости. В спорофорах трихий доля бактерий, способных к синтезу ИУК, была значительно меньше – около 0,1%, однако у некоторых штаммов накопление ИУК в культуральной жидкости достигало 33,4 мкг/мл. Таким образом, спорофоры миксомицетов можно рассматривать как перспективный источник в поиске бактерий с фиторегуляторными свойствами для использования в агротехнологиях.

Заключение

На двух участках заповедника «Нургуш» впервые проведено сравнительное изучение биоразнообразия миксомицетных комплексов. Показано, что уровень биоразнообразия миксомицетов на участке «Нургуш» выше, по сравнению с участком «Тулашор». Многовидовые сообщества миксомицетов и других представителей биоты, входящих в их состав, более разнообразны на участке «Тулашор». Ассоциативные связи грибов и бактерий, входящих в состав многовидовых сообществ миксомицетов, не всегда носят трофический характер. Если миксомицеты чаще выступают как паразиты миксомицетов, разрушая их споронии, то высшие грибы способствуют заселению миксомицетами древесных субстратов, подвергая их начальному разложению и делая древесину более доступной для колонизации миксомицетами. Кроме того, членистоногие, используя плодовые тела миксомицетов в качестве источника питания и мест укрытия, способствуют распространению их спор, а также спор высших грибов. Бактерии, входящие в состав межвидовых ассоциаций, для миксомицетов представляют собой не только пищевой ресурс, но и обеспечивают их адаптацию к условиям местообитания, активизируя синтез биологически активных веществ, например, ИУК – соединения класса ауксинов. В связи с этим спорофоры миксомицетов являются потенциальным источником для поиска новых штаммов бактерий с биотехнологически ценными свойствами.

Литература

1. Olive L.S. The Mycetozoans. N.Y.: Acad. Press, 1975. 360 p.

2. Новожилов Ю.К., Гудков А.В. Mycetozoa // Протисты / Под ред. С.А. Карпова. СПб.: Наука, 2000. С. 417–450.

3. Lado C., Eliasson U. Taxonomy and systematics: current knowledge and approaches on the taxonomic treatment of Myxomycetes // Myxomycetes: Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology. London: Academic Press, 2017. P. 205–251.

4. Leontyev D.V., Schnittler M., Stephenson S.L., Novozhilov Y.K., Shchepin O.N. Towards a phylogenetic classification of the Myxomycetes // Phytotaxa. 2019. V. 399. No. 3. P. 209–238.

5. Stephenson S.L., Schnittler M., Novozhilov Y.K. Myxomycete diversity and distribution from the fossil record to the present // Biodivers. Conserv. 2008. V. 17. No. 2. P. 285–301.

6. Новожилов Ю.К. Проблема скрытого разнообразия миксомицетов (Myxomycetes = Myxogastria): таксономический и экологический аспекты // Концепции вида у грибов: новый взгляд на старые проблемы: Материалы VIII всероссийской микологической школы-конференции с международным участием. М.: Звенигородская биостанция МГУ им. С.Н. Сكاдовского, 2017. С. 47–54.

7. Ячевский А.А. Микологическая флора Европейской и Азиатской России. Слизевики. М.: Типо-литография В. Рихтера, 1907. 410 с.

8. Сизов Л.Р., Захарова Н.Б., Лысак Л.В., Гмошинский В.И. Микробные сообщества на плодовых телах миксомицетов в лесном фитоценозе // Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический. 2020. Т. 125. № 5. С. 29–35.

9. Cohen A.L. Nutrition of the myxomycetes. II. Relations between plasmodia, bacteria, and substrate in two-membered culture // Botanical Gazette. 1941. V. 103. No. 2. P. 205–224.

10. DiSalvo S., Haselkorn T.S., Bashir U., Jimenez D., Brock D.A., Queller D.C., Strassmann J.E. *Burkholderia* bacteria infectious induce the proto-farming symbiosis of *Dictyostelium* amoebae and food bacteria // PNAS. 2015. V. 112. No. 36. P. 5029–5037.

11. Rogerson C.T., Stephenson S.L. Myxomyceticolous fungi // Mycologia. 1993. V. 85. No. 3. P. 456–469.

12. Kalyanasundram I. A positive ecological role for tropical myxomycetes in association with bacteria // Systematics and Geography of Plants. 2004. V. 74. No. 2. P. 239–242.

13. Широких А.А. Миксомицеты заповедной территории «Нургуш» // Теоретическая и прикладная экология. 2013. № 2. С. 136–142.

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

15. Гмошинский В.И., Дунаев Е.А., Киреева Н.И. Определитель миксомицетов Московского региона. Учебно-методическое пособие. М.: Культурно-просветительский центр «Архэ», 2021. 388 с.

16. DISCOVER LIFE [Электронный ресурс] <https://www.discoverlife.org/> (Дата обращения: 25.03.2023).

17. Практикум по микробиологии / Под ред. А.И. Нетрусова. М.: Издательский центр «Академия», 2005. 608 с.

18. Широких А.А. Миксомицеты заповедника «Нургуш». Киров: Издательство «Старая Вятка», 2018. 95 с.

19. Giordano R., Nardi J.B., Bee C.M., Miller L.A., Raja H. Bacterial symbionts that inhabit apothecia of the cup fungus *Scutellinia scutellata* // *Nova Hedwigia*. 2013. V. 97. No. 1–2. P. 1–18.

20. Durand E.J. The genus *Catinella* // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 1922. No. 49. P. 15–21.

21. Greif M.D., Gibas C.F.C., Tsuneda A., Currah R.S. Ascoma development and phylogeny of an apothecioid dothideomycete, *Catinella olivacea* // *American Journal of Botany*. 2007. V. 94. No. 11. P. 1890–1899.

22. Ванявина Л.В. Группировки эпигейных коллембол (Collembola) (Московская область). 1. Структура и динамика в луговых и лесных биотопах // *Зоологический журнал*. 2012. Т. 91. № 10. С. 1171–1171.

23. Богатырёва В.Ю., Потапов А.М. Neanuridae (Collembola) как полифаги высокого трофического уровня // *Проблемы почвенной зоологии*. М.: Товарищество КМК, 2018. С. 37–37а.

24. Newton A.F., Stephenson S.L. A beetle/slime mold assemblage from Northern India (Coleoptera; Myxomycetes) // *Oriental Insects*. 1990. V. 24. No. 1. P. 197–218.

25. Stephenson S.L., Wheeler Q.D., McHugh J.V., Fraissinet P.R. New North American associations of Coleoptera with Myxomycetes // *J. of Nat. Hist.* 1994. V. 28. No. 4. P. 924–936.

26. Котеленец Н.Н., Барсукова Т.Н. Миксомицеты и миксомицетофильные жуки в Окском государственном биосферном заповеднике // *Микология и фитопатология*. 2003. Т. 37. № 1. С. 50–53.

27. Перковский Е.Э., Кривомаз Т.И. Особенности миксомицетофагии жуков-лейодид подродов *Cyphocele* и *Neocele* рода *Agathidium* (Coleoptera, Leioididae) // *Vestnik zoologii*. 2000. V. 34. No. 1–2. P. 103–108.

References

1. Olive L.S. The Mycetozoans. N.Y.: Acad. Press, 1975. 360 p.

2. Novozhilov Y.K., Gudkov A.V. Mycetozoa // *Protists* / Ed. S.A. Karpov. Sankt-Peterburg: Nauka, 2000. P. 417–450 (in Russian).

3. Lado C., Eliasson U. Taxonomy and systematics: current knowledge and approaches on the taxonomic treatment of Myxomycetes // *Myxomycetes. Biology, Systematics, Biogeography, and Ecology*. London: Academic Press, 2017. P. 205–251. doi: 10.1016/b978-0-12-805089-7.00007-x

4. Leontyev D.V., Schnittler M., Stephenson S.L., Novozhilov Y.K., Shchepin O.N. Towards a phylogenetic

classification of the Myxomycetes // *Phytotaxa*. 2019. V. 399. No. 3. P. 209–238. doi: 10.11646/phytotaxa.399.3.5

5. Stephenson S.L., Schnittler M., Novozhilov Y.K. Myxomycete diversity and distribution from the fossil record to the present // *Biodivers. Conserv.* 2008. V. 17. No. 2. P. 285–301. doi: 10.1007/s10531-007-9252-9

6. Novozhilov Y.K. The problem of the latent diversity of myxomycetes (Myxomycetes = Myxogastria): taxonomic and ecological aspects // *Species concepts in fungi: a new look at old problems: Proceedings of the VIII All-Russian Mycological School-Conference with international participation*. Moskva: Zvenigorodskaya biostantsiya MGU im. S.N. Skadovskogo, 2017. P. 47–54 (in Russian).

7. Yachevskiy A.A. Mycological flora of European and Asian Russia. Slime molds. Moskva: Tipo-litografiya V. Rikhtera, 1907. 410 p. (in Russian).

8. Sizov L.R., Zakharova N.B., Lysak L.V., Gmoshinsky V.I. Microbial communities on fruit bodies of myxomycetes in forest phytocenosis // *Bulletin of Moscow Society of Naturalists. Biological series*. 2020. V. 125. No. 5. P. 29–35 (in Russian).

9. Cohen A.L. Nutrition of the myxomycetes. II. Relations between plasmodia, bacteria, and substrate in two-membered culture // *Botanical Gazette*. 1941. V. 103. No. 2. P. 205–224.

10. DiSalvo S., Haselkorn T.S., Bashir U., Jimenez D., Brock D.A., Queller D.C., Strassmann J.E. *Burkholderia* bacteria infectiously induce the proto-farming symbiosis of *Dictyostelium* amoebae and food bacteria // *PNAS*. 2015. V. 112. No. 36. P. 5029–5037. doi: 10.1073/pnas.1511878112

11. Rogerson C.T., Stephenson S.L. Myxomyceticoles fungi // *Mycologia*. 1993. V. 85. No. 3. P. 456–469. doi: 10.1080/00275514.1993.12026296

12. Kalyanasundram I. A positive ecological role for tropical myxomycetes in association with bacteria // *Systematics and Geography of Plants*. 2004. V. 74. No. 2. P. 239–242. doi: 10.2307/3668492

13. Shirokikh A.A. Myxomycetes of the protected area “Nurgush” // *Theoretical and Applied Ecology*. 2013. No. 2. P. 136–142 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2013-2-136-142

14. Novozhilov Y.K. Key to mushrooms of Russia. Slime mold department. No. 1. Class Myxomycetes. Sankt-Peterburg: Nauka, 1993. 288 p. (in Russian).

15. Gmoshinsky V.I., Dunaev E.A., Kireeva N.I. Key to myxomycetes of the Moscow Region. Moskva: Cultural and educational center “Arkhe”, 2021. 388 p. (in Russian).

16. DISCOVER LIFE [Internet resource] <https://www.discoverlife.org/> (Accessed: 25.03.2023).

17. Workshop on microbiology / Ed. A.I. Netrusov. Moskva: Publishing Center “Academy”, 2005. 608 p. (in Russian).

18. Shirokikh A.A. Myxomycetes of the Nurgush Reserve. Kirov: Staraya Vyatka, 2018. 95 p. (in Russian).

19. Giordano R., Nardi J.B., Bee C.M., Miller L.A., Raja H. Bacterial symbionts that inhabit apothecia of the cup fungus *Scutellinia scutellata* // *Nova Hedwigia*. 2013. V. 97. No. 1-2. P. 1–18. doi: 10.1127/0029-5035/2013/0102
20. Durand E.J. The genus *Catinella* // *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 1922. No. 49. P. 15–21.
21. Greif M.D., Gibas C.F.C., Tsuneda A., Currah R.S. Ascoma development and phylogeny of an apothecioid dothideomycete, *Catinella olivacea* // *American Journal of Botany*. 2007. V. 94. No. 11. P. 1890–1899. doi: 10.3732/ajb.94.11.1890
22. Vanyavina L.V. Groups of epigeal springtails (Collembola) (Moscow region). 1. Structure and dynamics in meadow and forest biotopes // *Zoological Journal*. 2012. V. 91. No. 10. P. 1171–1171 (in Russian).
23. Bogatyreva V.Y., Potapov A.M. Neanuridae (Collembola) as polyphages of a high trophic level // *Problems of Soil Zoology*. Moskva: Tovarishchestvo KMK, 2018. P. 37–37a (in Russian).
24. Newton A.F., Stephenson S.L. A beetle/slime mold assemblage from Northern India (Coleoptera; Myxomycetes) // *Oriental Insects*. 1990. V. 24. No. 1. P. 197–218. doi: 10.1080/00305316.1990.11835535
25. Stephenson S.L., Wheeler Q.D., McHugh J.V., Fraissinet P.R. New North American associations of Coleoptera with Myxomycetes // *J. of Nat. Hist.* 1994. V. 28. No. 4. P. 921–936. doi: 10.1080/00222939400770491
26. Kotelenets N.N., Barsukova T.N. Myxomycetes and myxomycetophilous beetles in the Oksky State Biosphere Reserve // *Mykology and Phytopathology*. 2003. V. 37. No. 1. P. 50–53.
27. Perkovsky E.E., Krivomaz T.I. Peculiarities of mixomycetophagy in leiodid beetles of the subgenera *Cyphocele* and *Neocytele* of the genus *Agathidium* (Coleoptera, Leiodidae) // *Vestnik zoologii*. 2000. V. 34. No. 1–2. P. 103–108 (in Russian).