

УДК 582.24 (571.1)

А. В. Власенко

Субстратная специализация и распространение миксомицетов рода *Didymium* в сосновых лесах юго-востока Западно-Сибирской равнины

Изучено распространение грибообразных протистов рода *Didymium* в сосновых лесах Бийско-Чумышской возвышенности, а также в ленточных борах Приобского плато. Представлены данные о распределении видов рода *Didymium* среди субстратных комплексов в различных типах леса.

Проанализирована приуроченность миксомицетов к коре и разложившейся древесине различных древесных растений. Дана морфологическая характеристика отдельных редких видов слизевиков, выявленных в лесах юго-востока Западно-Сибирской равнины.

Ключевые слова: Азиатская Россия, грибообразные протисты, лесостепь, слизевики, субстратные группы, экология, *Amoebozoa*, *Didymium*.

В соответствии с постулатом «все виды есть везде, а среда отбирает» [5] последние 100 лет теория космополитного распространения протистов, и в частности грибообразных протистов, являлась одной из доминирующих в научной среде.

Высокие адаптивные возможности, а также небольшие размеры спор слизевиков действительно помогают их широкому распространению [9], что в свою очередь накладывает определенные ограничения на возможность географической изоляции и аллопатрического видообразования.

Несмотря на это, в последнее десятилетие получены уникальные данные, свидетельствующие о том, что далеко не все протисты являются космополитами [18].

Одним из важнейших факторов, ограничивающих космополитное расселение грибообразных свободноживущих протистов, служит их узкая специализация к определенным субстратам и микроместообитаниям. При этом возникают разноуровневые адаптации на физиологическом, биохимическом и морфологическом уровнях. Отсутствие подходящего субстрата или биотопа в природе может стать непреодолимым барьером для стенобионта, даже несмотря на его высокую способность к расселению [18].

Экологические и биогеографические исследования микроорганизмов на основе репрезентативной выборки могут успешно проводиться на группах, достаточно просто выявляющихся в лаборатории или/и в поле. Одной из подобных групп являются миксомицеты, или, как их еще иногда называют, слизевики (*Myxomycetes* = *Myxogastria*).

Миксомицеты — монофилетическая группа грибообразных свободноживущих протистов, насчитывающих 1000 видов [12].

Комбинация в жизненном цикле микроскопических миксамеб и зооспор, а также хорошо заметных в природе макроскопических плодовых тел (спорокарпов) — уникальная особенность этой группы. Таксономия миксомицетов основана преимущественно на морфологических характеристиках спорокарпов, сохраняющихся в виде гербарных образцов.

Формируя популяции микроскопических миксамеб в почве, слизевики являются важнейшей группой почвенных эукариот, влияющих на видовое разнообразие и обилие микроорганизмов в почве [23].

Миксомицеты способствуют равновесию грибного и бактериального компонентов, таким образом опосредованно участвуя в процессе разложения органического вещества [16].

© Власенко А. В., 2017

Данные о распространении некоторых видов миксомицетов указывают на соответствие характера их распространения модели умеренного эндемизма, предложенной Фойснером [8]. Большая часть этой информации получена на основе регистрации спорокарпов миксомицетов в природе или влажных камерах. Систематика миксомицетов базируется на морфологических признаках зрелых спорокарпов [17].

Размер спорокарпов у разных видов варьирует от 50 мкм (виды рода *Echinostelium* De Bary) до более 70 см (например, *Brefeldia maxima* (Fr.) Rostaf. и *Fuligo septica* (L.) F. H. Wigg.), размер спор — от 4 до 20 мкм в диаметре. Зрелые спорокарпы, собранные в природе или выявленные методом влажных камер, могут длительное время храниться в виде гербарных образцов.

Чаще всего отдельные виды слизевиков связаны с определенными видами субстратов, на которых их можно выявить в поле и/или при помощи культивирования в чашках Петри (влажных камерах). В лесах миксомицеты обитают в гнилой древесине, плодовых телах старых трутовиков, листовном и хвойном опаде, в почве. Слизевики эпифитного комплекса представляют особую экологическую группу видов, обитающих в складках коры высших сосудистых растений, некоторые из них являются облигатными эпифитами. В аридных регионах эти грибообразные протисты заселяют стебли многолетних полкустарничков, а также старые выветрившиеся копромы растительноядных животных и подстилку [1].

В настоящее время все многообразие субстратных групп принято разделять на четыре комплекса: эпифитный (кора живых древесных растений), ксилобионтный (гнилая древесина, мхи, трутовые грибы и лишайники, произрастающие на гнилой древесине), подстилочный (опад листовных и хвойных пород деревьев, опад многолетних и однолетних трав) и копробионтный (выветрившиеся копромы растительноядных животных) [2; 11].

Нами был изучен один из наиболее крупных родов миксомицетов — *Didymium* Schrad., включающий 89 видов [12].

Высокая частота встречаемости видов родов *Didymium* наряду с представителями родов *Perichaena*, *Physarum* и *Echinostelium* характерна для всех аридных регионов мира, что связано с жизненными стратегиями выживания миксомицетов в засушливых регионах [3; 21].

Виды рода *Didymium* встречаются в разных субстратных комплексах. Среди них много эврибионтных видов, но есть также и узкоспециализированные виды, приуроченные к определенным субстратам, например такие облигатные копробионты, как *D. annulisporum* H. W. Keller et Schokn., *D. nullifilum* (Kowalski) M. L. Farr, *D. rugulosporum* [7].

Нами проведены полевые исследования по сбору спорокарпов миксомицетов на гнилой древесине в различных районах Азиатской России: в борах правобережья Верхнего Приобья на территории Бийско-Чумышской возвышенности, где было выделено три типа леса: сосновый, березово-сосновый, осиново-березово-сосновый, а также в сухих сосновых лесах ленточных боров на территории Приобского плато.

Кроме сбора спорокарпов нами был произведен отбор субстратов для влажных камер. Этот метод является классическим для выявления скрытого разнообразия миксомицетов. Использование метода влажных камер для культивирования миксомицетов впервые было описано Гильбертом и Мартином [10].

С помощью этого метода можно проводить поиск миксомицетов в любое время года. Он основан на наличии в жизненных циклах слизевиков покоящихся стадий (микроцист, склероциев), из которых в лабораторных условиях в чашках Петри могут развиваться плазмодии, а затем спорокарпы [19].

Для опытов с влажными камерами были отобраны следующие субстраты: кора живых деревьев (береза, осина, сосна, ива, жимолость, боярышник, черемуха, рябина), опад хвой сосны, старые отпавшие шишки сосны, опад лиственных древесных растений, опад трав. Всего было поставлено 1234 влажные камеры, в 82% из них отмечены миксомицеты различных таксонов, в 75 влажных камерах выявлены представители рода *Didymium*.

В результате в районе исследования выявлено 14 видов слизевиков, принадлежащих к изучаемому роду, из них для ксилобионтного и кортикулоидного комплексов отмечено по 6 видов, для подстилочного — 10 видов.

Ниже приводится аннотированный список, где указана частота встречаемости в районе исследования, субстратный комплекс. Далее указан тип леса, в котором найден данный вид. Используемые сокращения для типов леса: сосновые (А), березово-сосновые (В), осиново-березово-сосновые леса (С) Бийско-Чумышской возвышенности, сухие сосновые леса (D) ленточных боров Приобского плато. Частота встречаемости была рассчитана по модифицированной методике Стефенсона [22], основанной на числе записей для каждого вида к общему числу записей: редко встречающийся вид (< 1,5%), обычно встречающийся вид (1,5—3%), часто встречающийся вид (> 3%). Распространение в России и в мире указано для редких видов. При изучении распространения были использованы как литературные источники, так и интернет-ресурсы [6; 13—15; 20].

1. *Didymium anellus* Morgan — редко встречающийся вид, субстратный комплекс подстилочный, А.

Широко распространенный как в России, так и в мире вид. Приурочен к засушливым местообитаниям, чаще всего выявляется методом влажных камер на нижних частях многолетних полукустарничков (например, на видах рода *Artemisia* L.) в степных и полупустынных сообществах. Неоднократно был найден нами в степях Алтайского края.

2. *D. annulispurum* H. W. Keller et Schokn. — редко встречающийся вид, субстратный комплекс подстилочный, А.

Вид редкий не только для района исследования, но и для мира в целом.

Данный вид тяготеет к засушливым микроместообитаниям, чаще всего выявляется в регионах с аридным климатом.

Распространение в мире: Аргентина, Германия, Дания, Казахстан, США, Турция.

3. *D. clavus* (Alb. et Schwein.) Rabenh. — редко встречающийся вид, субстратный комплекс ксилобионтный, С.

В районе исследования данный вид встречается редко, но в целом относится к часто встречающимся и широко распространенным. Нами многократно выявлялся в степях Алтайского края.

4. *D. comatum* (Lister) Nann.-Bremek. — часто встречающийся вид, субстратный комплекс кортикулоидный, подстилочный, В, С.

Спорокарпы — плазмодиокарпы или спорангии, сидячие на широком основании, подушковидные, округлые, вытянутые, извилистые, неправильной формы, 0,2—0,5 мм шириной, 0,5 мм высотой, до 10 мм длиной. Перидий сильно обызвествлен, кристаллы извести образуют твердую, гладкую скорлуповидную корку. Внутренний слой перидия хрупкий, прозрачный, гиалиновый. Капиллиций состоит из тонких, ветвящихся, слабо анастомозирующих светло-коричневых нитей. Нити в местах прикрепления к перидию более широкие, чем на периферии. Цвет споровой массы темно-коричневый, в проходящем свете споры фиолетово-коричневые, 10—13 мкм диам., более светлые на одной стороне, орнаментированы бородавками, иногда собранными в комплексы в виде рядов

и линий. Близкий вид — *D. difforme* (Pers.) Gray, от которого отличается более мелкими спорами и строением нитей капиллиция.

Восемь образцов были получены при культивировании во влажных камерах листовного опада березы, ивы, крушины, черемухи, собранного в блюдцевидных микропонижениях в березово-сосновом лесу, а семь образцов собрано непосредственно в природе в днищах балок. И в первом и во втором случаях микропонижения рельефа и днища балок имели более высокое увлажнение, чем близлежащие плакорные участки. В степных сообществах Алтайского края и Новосибирской области данный вид нами до сих пор не обнаружен. Таким образом, можно сделать вывод, что основным лимитирующим фактором при распространении данного вида является степень увлажнения субстрата. Для многих уже хорошо изученных регионов России отсутствуют сведения о распространении данного вида, что скорее всего свидетельствует о том, что были плохо обследованы специфические микроместообитания, в которых мог быть обнаружен данный вид.

Распространение в России: Урал, Западная Сибирь.

Является редким для мира в целом.

Распространение в мире: Япония, Африка, Франция, Германия, Коста-Рика, Доминиканская республика, Чили.

5. *D. difforme* (Pers.) Gray — обычно встречающийся вид, субстратный комплекс кортикулоидный, подстилочный, D.

Выявлен нами при культивировании во влажных камерах следующих субстратов: листовный опад березы, кора живой яблони, собранных в сухих сосновых лесах ленточных боров. *D. difforme* широко распространен как в России, так и в мире в целом.

6. *D. dubium* Rostaf. — часто встречающийся вид, субстратный комплекс кортикулоидный, подстилочный, B, C.

В районе исследования выявлен нами при культивировании во влажных камерах листовного опада березы, боярышника, черемухи и коры жимолости, боярышника.

Данный вид широко распространен как в России, так и в мире в целом.

7. *D. iridis* (Ditmar) Fr. — обычно встречающийся вид, субстратный комплекс ксилобионтный, подстилочный, B, C.

В районе исследования выявлен нами на гнилой древесине сосны и при культивировании во влажных камерах опавшей хвои сосны.

Данный вид часто встречается как в России, так и в мире в целом, широко распространен в районах как с аридным, так и с гумидным климатом.

8. *Didymium melanospermum* (Pers.) T. Macbr. — обычно встречающийся вид, субстратный комплекс ксилобионтный, C.

Все образцы данного вида были выявлены нами на днищах балок и оврагов на гнилой древесине хвойных и лиственных пород деревьев.

В целом данный вид является космополитом и широко распространен как в России, так и в мире в целом. Обитает преимущественно на гнилой древесине. *D. melanospermum* иногда ошибочно принимают за *Didymium nigripes*. От последнего он отличается общим габитусом спорокарпов и орнаментацией спор. Спорокарпы *D. melanospermum* крупнее, ножка короче и толще, чем у *D. nigripes*.

9. *D. minus* (Lister) Morgan — обычно встречающийся вид, субстратный комплекс ксилобионтный, C.

Выявлен нами на гнилой древесине сосны. Данный вид является космополитом, широко распространен как в России, так и в мире в целом.

10. *D. nigripes* (Link) Fr. — часто встречающийся вид, субстратный комплекс кортикулоидный, ксилобионтный, подстилочный, A, B, C.

Данный вид является космополитом и эврибионтным, в России и в мире встречается в различных растительных сообществах.

11. *D. ochroideum* G. Lister — обычно встречающийся вид, субстратный комплекс подстилочный, В, С.

Ранее в мире считался достаточно редким видом, в России известен не был. В 2010 г. был впервые отмечен нами на территории России в сосновых лесах Алтайского края [1]. Далее при изучении биоразнообразия и экологии миксомицетов степных сообществ юго-востока Западно-Сибирской равнины неоднократно нами выявлялся в сообществах каменистых степей, настоящих дерновинно-злаковых степей, при этом следует отметить, что в степных сообществах в Курьинском районе на территории Алтайского края (предгорья, Фас Алтая) *D. ochroideum* входит в ядро биоты и имеет не только высокую частоту встречаемости, но и высокое обилие.

Распространение в мире: Австралия, Индия, Новая Гвинея, Таиланд, Африка, Франция, Пуэрто-Рико, Эквадор, Перу, Гавай, Мексика, США.

12. *D. perforatum* Yamash. — редко встречающийся вид, субстратный комплекс подстилочный, А.

Спорокарпы — крупные, извилистые, перфорированные плазмодиокарпы, до 20 мм диам. Перидий серый, пленчатый, блестящий, покрыт известью, образующей неплотную шероховатую корочку. Колонки нет. Капиллиций состоит из часто анастомозирующих нитей, образующих сеть с небольшими ячейками разного размера, в проходящем свете коричневых. Цвет споровой массы темно-коричневый. При изучении в проходящем свете цвет спор фиолетово-коричневый, 10—11 мкм диам., крупношиповатые.

В районе исследования выявлен нами при культивировании во влажных камерах опавшей хвои сосны, собранной на плакорных участках сосновых лесов.

Данный вид является редким не только для района исследования, но и для мира в целом. Впервые в России был найден нами в 2010 г.

Распространение в мире: Австралия, Мексика, Пакистан, США, Тайвань, Япония.

13. *D. quitense* (Pat.) Torrend — редко встречающийся вид, субстратный комплекс кортикулоидный, D.

В районе исследования выявлен методом влажных камер при культивировании коры живой березы, собранной в сухих сосновых лесах ленточных боров [4].

Данный вид является редким не только для района исследования, но и для мира в целом.

Распространение в мире: Демократическая республика Конго, Гамбия, США, Мексика, Индия, Израиль, Турция, Марокко, Португалия, Испания, Франция, Монголия, Республика Чили, Япония.

14. *D. squamulosum* (Alb. et Schwein.) Fr. — часто встречающийся вид, субстратный комплекс кортикулоидный, ксилобионтный, подстилочный, А, В, С, D.

Данный вид является эврибионтным, повсеместно встречается во всех растительных сообществах. Кроме того, данный вид легко вводится в чистую культуру методом “spore-to-spore” и является перспективным модельным видом для различных цитологических исследований.

По итогам исследований отмечено, что значение индекса Шеннона падает в ряду: осиново-березово-сосновые леса, березово-сосновые леса, сосновые леса, сухие сосновые леса ленточных боров, а значение индекса Симпсона, напротив, возрастает (рис. 1). Это можно объяснить тем, что в осиново-березово-сосновых и березово-сосновых лесах больше доступных субстратов за счет большого числа субстратообразующих древесных

растений. Кроме того, осиново-березово-сосновые леса в районе исследования в основном приурочены к балкам и другим понижениям рельефа, где влажность значительно выше, чем на близлежащих плакорных участках. В районе исследования наименьшее число видов рода *Didymium*, но с большой долей видов-доминантов было отмечено в сухих сосновых лесах ленточных боров.

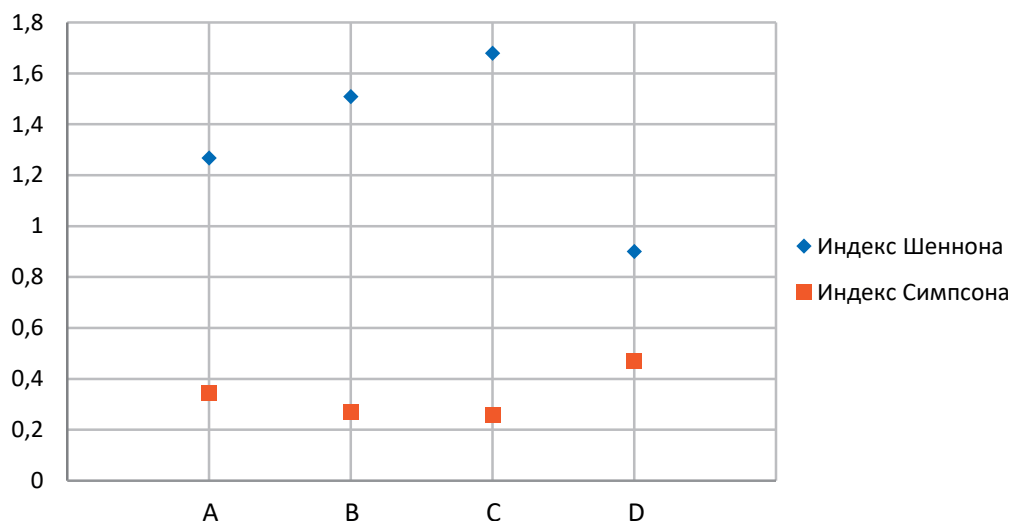


Рис. 1. Индекс альфа-разнообразия Шеннона и индекс доминирования Симпсона в различных типах леса. Бийско-Чумышская возвышенность: А — сосновые леса, В — березово-сосновые леса, С — осиново-березово-сосновые леса. Приобское плато: D — сухие сосновые леса

Отдельно было проанализировано распределение слизевиков изучаемого рода на гнилой древесине и коре (рис. 2).

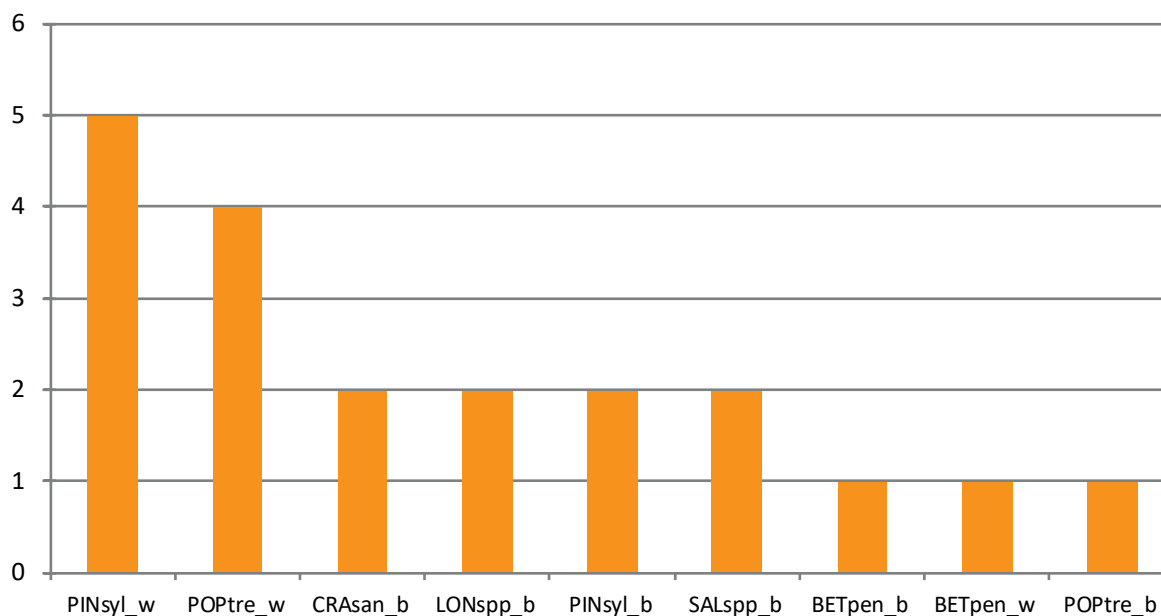


Рис. 2. Разнообразие миксомицетов рода *Didymium* по числу видов на различных субстратах. Акронимы: BETpen — *Betula pendula*, CRASan — *Crataegus sanguinea*, LONspp. — виды рода *Lonicera*, PINsyl — *Pinus sylvestris*, POPtre — *Populus tremula*, SALspp. — виды рода *Salix*, b — кора живого дерева (bark), w — древесина (wood)

В ксилобионтном комплексе наибольшее число видов было отмечено на гнилой древесине сосны, что прежде всего связано с широким распространением и доступностью данного субстрата в районе исследования. Второе место по числу отмеченных видов на ней занимает гнилая древесина осины, что, на наш взгляд, связано с тем, что осины в районе исследования преимущественно произрастают на склонах и в днищах балок, где значительно выше процент увлажнения в отличие от плакора. Изучаемые местообитания находятся в двух природных зонах — в лесостепи и степи, где в целом увлажнение значительно меньше, чем в таежной зоне. Виды рода *Didymium*, для которых лимитирующим фактором является влажность, на изученной территории могут обитать именно в таких переувлажненных местообитаниях.

Итак, несмотря на то что миксомицеты в целом считаются мезофильными организмами, результаты проведенного нами анализа географического распространения и субстратной приуроченности видов рода *Didymium* дают основание считать некоторые из них гигрофилами (например, *D. comatum*), тогда как другие — ксеротолерантными видами (например, *D. ochroideum*).

Неоднородные и разнообразные условия района исследования как по степени увлажнения, так и по микрорельефу позволяют найти микростообитания представителям различных экологических групп миксомицетов. Это объясняет присутствие в изученном регионе одновременно таежных и степных видов слизевиков.

Работа выполнена в рамках проекта VI.52.1.5 «Биологическое разнообразие криптогамных организмов (водоросли, грибы, лишайники) и сосудистых растений в геопространстве биотических и абиотических факторов, оценка их роли в водных и наземных экосистемах Северной Азии», государственное задание № 0312-2016-0005.

Список использованной литературы

1. Власенко А. В., Новожилов Ю. К. Миксомицеты сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья // Микология и фитопатология. 2011. № 45 (6). С. 465—477.
2. Власенко А. В., Новожилов Ю. К. Субстратные комплексы миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья // Микология и фитопатология. 2012. № 46 (2). С. 122—130.
3. Власенко А. В., Новожилов Ю. К., Власенко В. А. Миксомицеты степных сообществ равнинной территории Алтайского края // Вестник Новосибирского государственного университета. Серия: биология, клиническая медицина. 2013. № 11 (4). С. 5—12.
4. Власенко А. В., Новожилов Ю. К., Власенко В. А., Щепин О. Н., Морозова Ю. А., Никитина А. М. Видовое разнообразие и субстратная приуроченность миксомицетов (Мухомycetes) ленточных боров Алтайского края // Вестник Новосибирского государственного университета. Серия: биология, клиническая медицина. 2013. № 11 (1). С. 99—104.
5. Beijerinck M. W. De infusies en de ontdekking der bacteriën. Jaarboek van de Koninklijke Akademie voor Wetenschappen. Amsterdam, the Netherlands : Müller, 1913. (Reprinted in Verzamelde geschriften van M. W. Beijerinck, vijfde deel. Delft, 1921. P. 119—140.)
6. Discover life [Electronic resource]. URL: <http://www.discoverlife.org>.
7. Eliasson U. Coprophilous Myxomycetes: Recent advances and future research directions // Fungal Diversity. 2012. Vol. 59, N. 1. P. 85—90.
8. Foissner W. Biogeography and dispersal of micro-organisms: a review emphasizing Protists // Acta Protozoologica. 2006. Vol. 45. P. 111—136.
9. Foissner W. Protist diversity and distribution: some basic considerations // Biodiversity and Conservation. 2008. Vol. 17. P. 235—242.
10. Gilbert H. C., Martin G. W. Myxomycetes found on the bark of living trees // University Iowa Studies Natural History. 1933. Vol. 15, N 3. P. 3—8.
11. Ing B. Corticolous Myxomycetes from Switzerland // Mycologia Helvetica. 1997. Vol. 9, N. 1. P. 3—19.
12. Lado C. (2005—2017). An on line nomenclatural information system of Eumycetozoa. Real Jardín Botánico, CSIC. Madrid, Spain. URL: <http://www.nomen.eumycetozoa.com> (date when consulted).

13. Lado C., Wrigley de Basanta D., Estrada-Torres A., García-Carvajal E. Myxomycete diversity of the Patagonian Steppe and bordering areas in Argentina // *Anales del Jardín Botánico de Madrid*. 2014. Vol. 71, N. 1. P. 1—35. DOI: 10.3989/ajbm.2394.
14. Lado C., Wrigley de Basanta D., Estrada-Torres A., Steven L. Stephenson. The biodiversity of myxomycetes in central Chile // *Fungal diversity*. 2012. Vol. 59, N. 1. P. 3—32. DOI: 10.1007/s13225-012-0159-8.
15. Liu C.-H., Chang J.-H. Myxomycetes of Taiwan XXIII. The Genera *Diachea* and *Didymium* // *Taiwania*. 2011. Vol. 56, N. 4. P. 287—294.
16. Madelin M. F. Myxomycetes, microorganisms and animals: a model of diversity in animal-microbial interactions // *Invertebrate-Microbial Interactions* / J. M. Anderson, A. D. M. Rayner, D. W. H. Walton, eds. Cambridge : Cambridge University Press, 1984. P. 1—33.
17. Martin G. W., Alexopoulos C. J. *The Myxomycetes*. Iowa City : The University of Iowa Press, 1969. 561 p.
18. Martiny H. J. B., Bohannan B. J. M., Brown J. H., Colwell R. K., Fuhrman J. A., Green J. L., Horner-Devine M. C., Kane M., Krumins J. A., Kuske C. R. et al. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map // *Nature Reviews, Microbiology*. 2006. Vol. 4. P. 102—112.
19. Novozhilov Y. K., Rollins A., Schnittler M. Ecology and distribution of Myxomycetes // *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography and ecology* / S. L. Stephenson & C. A. Rojas, eds. London : Academic Press, 2017. P. 253—297.
20. Ranade V. D., Korade S. T., Jagtap A. V., Ranadive K. R. Checklist of Myxomycetes from India // *Mycosphere*. 2012. Vol. 3, N. 3. P. 358—390. DOI 10.5943/mycosphere/3/3/9.
21. Schnittler M. Ecology of Myxomycetes of a Winter-Cold Desert in Western Kazakhstan // *Mycologia*. 2001. Vol. 93, N. 4. P. 653—669.
22. Stephenson S. L. Distribution and ecology of Myxomycetes in temperate forests. I. Patterns of occurrence in the upland forests of southwestern Virginia // *Canadian Journal Botany*. 1988. Vol. 66. P. 2187—2207.
23. Stephenson S. L., Feest A. Ecology of Soil Eumycetozoans // *Acta Protozoologica*. 2012. Vol. 51. P. 201—208.

Поступила в редакцию 20.10.2017

Власенко Анастасия Владимировна, кандидат биологических наук, научный сотрудник
Центральный сибирский ботанический сад Сибирского отделения Российской академии наук
Российская Федерация, 630090, г. Новосибирск, ул. Золотогорная, 101
E-mail: anastasiyamix81@mail.ru

UDC 582.24 (571.1)

A. V. Vlasenko

Substrate specialization and distribution of the myxomycetes of the genus *Didymium* in southeast pine forests of West Siberian Plain

The article represents the study of mycetoid protists of genus *Didymium* spread in the pine forests of the Biysk-Chumysh Upland and in the ribbon forests of the Priobsky plateau. The paper presents the data on the distribution of the genus *Didymium* myxomycetes among the substrate complexes in various types of forest. The association of the myxomycetes with the bark and decomposed wood of various woody plants was analyzed. The morphological characteristics of some rare species of slime-molds, revealed in the southeast forests of the West Siberian Plain, are given.

Key words: Asian Russia, mycetoid protists, forest-steppe, slime mold, substrate groups, ecology, *Amoebzoa*, *Didymium*.

Vlasenko Anastasiya Vladimirovna, Candidate of Biological Sciences, Researcher
Central Siberian Botanical Garden of the Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences
Russian Federation, 630090, Novosibirsk, ul. Zolotodolinskaya, 101
E-mail: anastasiyamix81@mail.ru

References

1. Vlasenko A. V., Novozhilov Yu. K. Miksomitsety sosnovykh lesov pravoberezhnoi chasti Verkhnego Priob'ya [Mixomycetes of pine forests on the right bank of the Upper Ob region]. *Mikologiya i fitopatologiya*, 2011, no. 45 (6), pp. 465—477. (In Russian)
2. Vlasenko A. V., Novozhilov Yu. K. Substratnye komplekсы miksomitsetov sosnovykh lesov pravoberezhnoi chasti Verkhnego Priob'ya [Substrate complexes of Myxomycetes of pine forests of the right-bank part of the Upper Ob region]. *Mikologiya i fitopatologiya*, 2012, no. 46 (2), pp. 122—130. (In Russian)
3. Vlasenko A. V., Novozhilov Yu. K., Vlasenko V. A. Miksomitsety stepnykh soobshchestv ravninnoi territorii Altaiskogo kraia [Myxomycetes of the steppe communities of the plains in Altai Territory]. *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: biologiya, klinicheskaya meditsina*, 2013, no. 11 (4), pp. 5—12. (In Russian)
4. Vlasenko A. V., Novozhilov Yu. K., Vlasenko V. A., Shchepin O. N., Morozova Yu. A., Nikitina A. M. Vidovoe raznoobrazie i substratnaya priurochennost' miksomitsetov (Myxomycetes) lentochnykh borov Altaiskogo kraia [Species diversity and substrate specialization of Myxomycetes (Myxomycetes) of ribbon forests in Altai Territory]. *Vestnik Novosibirskogo gosudarstvennogo universiteta. Seriya: biologiya, klinicheskaya meditsina*, 2013, no. 11 (1), pp. 99—104. (In Russian)
5. Beijerinck M. W. *De infusies en de ontdekking der bacteriën. Jaarboek van de Koninklijke Akademie voor Wetenschappen*. Amsterdam, the Netherlands, Müller, 1913. (Reprinted in *Verzamelde geschriften van M. W. Beijerinck*, vijfde deel. Delft, 1921, pp. 119—140.)
6. *Discover life*. Available at: <http://www.discoverlife.org>
7. Eliasson U. Coprophilous Myxomycetes: Recent advances and future research directions. *Fungal Diversity*, 2012, vol. 59, no. 1, pp. 85—90.
8. Foissner W. Biogeography and dispersal of micro-organisms: a review emphasizing Protists. *Acta Protozoologica*, 2006, vol. 45, pp. 111—136.
9. Foissner W. Protist diversity and distribution: some basic considerations. *Biodiversity and Conservation*, 2008, vol. 17, pp. 235—242.
10. Gilbert H. C., Martin G. W. Myxomycetes found on the bark of living trees. *University Iowa Studies Natural History*, 1933, vol. 15, no. 3, pp. 3—8.
11. Ing B. Corticolous Myxomycetes from Switzerland. *Mycologia Helvetica*, 1997, vol. 9, no. 1, pp. 3—19.
12. Lado C. (2005—2017). *An on line nomenclatural information system of Eumycetozoa. Real Jardín Botánico, CSIC*. Madrid, Spain. Available at: <http://www.nomen.eumycetozoa.com> (date when consulted).
13. Lado C., Wrigley de Basanta D., Estrada-Torres A., García-Carvajal E. Myxomycete diversity of the Patagonian Steppe and bordering areas in Argentina. *Anales del Jardín Botánico de Madrid*, 2014, vol. 71, no. 1, pp. 1—35. DOI: 10.3989/ajbm.2394.
14. Lado C., Wrigley de Basanta D., Estrada-Torres A., Steven L. Stephenson. The biodiversity of myxomycetes in central Chile. *Fungal diversity*, 2012, vol. 59, no. 1, pp. 3—32. DOI: 10.1007/s13225-012-0159-8.
15. Liu C.-H., Chang J.-H. Myxomycetes of Taiwan XXIII. The Genera Diachea and Didymium. *Taiwania*, 2011, vol. 56, no. 4, pp. 287—294.
16. Madelin M. F. Myxomycetes, microorganisms and animals: a model of diversity in animal-microbial interactions. *Invertebrate-Microbial Interactions*, ed. by J. M. Anderson, A. D. M. Rayner, D. W. H. Walton. Cambridge, Cambridge University Press, 1984, pp. 1—33.
17. Martin G. W., Alexopoulos C. J. *The Myxomycetes*. The University of Iowa Press, Iowa City, 1969. 561 p.
18. Martiny H. J. B., Bohannan B. J. M., Brown J. H., Colwell R. K., Fuhrman J. A., Green J. L., Horner-Devine M. C., Kane M., Krumins J. A., Kuske C. R. et al. Microbial biogeography: putting microorganisms on the map. *Nature Reviews, Microbiology*, 2006, vol. 4, pp. 102—112.
19. Novozhilov Y. K., Rollins A., Schnittler M. Ecology and distribution of Myxomycetes. *Myxomycetes: biology, systematics, biogeography and ecology*, ed. by S. L. Stephenson & C. A. Rojas. London, Academic Press, 2017, pp. 253—297.
20. Ranade V. D., Korade S. T., Jagtap A. V., Ranadive K. R. Checklist of Myxomycetes from India. *Mycosphere*, 2012, vol. 3, no. 3, pp. 358—390. DOI 10.5943/mycosphere/3/3/9.
21. Schnittler M. Ecology of Myxomycetes of a Winter-Cold Desert in Western Kazakhstan. *Mycologia*, 2001, vol. 93, no. 4, pp. 653—669.
22. Stephenson S. L. Distribution and ecology of Myxomycetes in temperate forests. I. Patterns of occurrence in the upland forests of southwestern Virginia. *Canadian Journal Botany*, 1988, vol. 66, pp. 2187—2207.
23. Stephenson S. L., Feest A. Ecology of Soil Eumycetozoans. *Acta Protozoologica*, 2012, vol. 51, pp. 201—208.