

УДК 579.26 (579.8:582.241)

МИКРОБНЫЕ СООБЩЕСТВА НА ПЛОДОВЫХ ТЕЛАХ МИКСОМИЦЕТОВ В ЛЕСНОМ ФИТОЦЕНОЗЕ

Л.Р. Сизов¹, Н.Б. Захарова², Л.В. Лысак³, В.И. Гмошинский⁴

Впервые проведена комплексная оценка микробных сообществ, ассоциированных с плодовыми телами 13 видов миксомицетов в лесном фитоценозе. Бактериальные сообщества представлены таксонами, характерными для почвы. Общая численность бактерий сопоставима со значениями численности в верхнем горизонте дерново-подзолистой почвы и на разлагающемся валежнике, на котором созревали плодовые тела, однако уступает численности бактерий в лесной подстилке. Созревающие плодовые тела лигнофильных видов миксомицетов создают в подстилке и почве микролокусы с повышенной концентрацией грамотрицательных бактерий, что свидетельствует о профилировании бактериального консорциума в данной экологической нише.

Ключевые слова: актиномицеты, бактерии, микромицеты, микроорганизмы, миксомицеты, синэкология.

Миксомицеты – грибоподобные эукариотические организмы со сложным жизненным циклом, включающим трофические стадии (миксамебы), надклеточные структуры (плазмодий), а также расселительные стадии (плодовые тела). Миксомицеты широко распространены в лесах умеренного пояса. На территории России обнаружено более 390 видов (Новожилов, 2005). Некоторые виды миксомицетов легко культивируются в лабораторных условиях и могут пройти полный жизненный цикл за несколько дней, что делает их удобными модельными объектами.

Известно, что на вегетативных стадиях миксомицеты могут серьезно влиять на численность бактерий в природных субстратах (Feest, Madelin, 1988). Кроме того, трофические стадии миксомицетов способны поглощать простейших, споры и мицелий грибов, а также водоросли (Madelin, 1984).

В начале XX в. было показано, что внутри и на поверхности плодовых тел миксомицетов могут находиться бактерии (Ячевский, 1907). В дальнейшем исследования по этой теме практически не проводились, однако на примере представителей родственного миксомицетам класса диктиостелиевые (*Dictyostelium*

discoideum Raper) была показана способность к «запасанию бактерий» – бактерии захватываются слизевиком во внутреннее пространство плодового тела для использования их в пищу будущими миксамебами, которые будут выходить из спор (DiSalvo et al., 2015).

Исследование микроорганизмов, связанных с миксомицетами, может быть интересным как для раскрытия особенностей биоценологических связей между организмами, так и для изучения вклада миксомицетов в формирование микробных сообществ почвы и сопряженных субстратов в лесном биоценозе.

Цель работы – изучение микробных сообществ на плодовых телах миксомицетов. В задачи исследования входило определение общей численности бактерий, длины актиномицетного и грибного мицелиев, численности и состава сапротрофного бактериального комплекса, населяющего плодовые тела наиболее широко распространенных видов миксомицетов в зоне умеренного климата.

Материалы и методы

Образцы плодовых тел миксомицетов были отобраны в летне-осенний период 2015–2018 гг. на территориях Центрально-лесного государ-

¹ Сизов Лев Ростиславович – студент кафедры биологии почв факультета почвоведения Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова (Leo.Sizoff@yandex.ru), ² Захарова Надежда Борисовна – инженер-лаборант Арктического и Антарктического научно-исследовательского института (n.b.zakharova@yandex.ru), ³ Лысак Людмила Вячеславовна – профессор кафедры биологии почв факультета почвоведения Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, докт. биол. наук (lvlysak@mail.ru), ⁴ Гмошинский Владимир Иванович – ст. препод. кафедры микологии и альгологии биологического факультета Московского государственного университета имени М.В. Ломоносова, канд. биол. наук (rubisco@list.ru).

ственного природного биосферного заповедника (Нелидовский р-н, Тверская обл.), учебно-опытного центра МГУ «Чашниково» (Московская обл.), Звенигородской биологической станции МГУ (Московская обл.), а также Ботанического сада МГУ на Ленинских горах и Битцевского леса (г. Москва). В процессе работы были изучены микробные сообщества плодовых тел 13 видов миксомицетов: *Badhamia affinis* Rostaf., *B. capsulifera* (Bull.) Berk., *B. macrocarpa* (Ces.) Rostaf., *Hemitrichia clavata* (Pers.) Rostaf., *H. serpula* (Scop.) Rostaf. ex Lister, *Lycogala epidendrum* (L.) Fr., *Fuligo leviderma* H. Neubert, Nowotny et K. Baumann, *F. septica* (L.) F.H. Wigg., *Stemonitis axifera* (Bull.) T. Macbr., *Physarum album* (Bull.) Chevall., *Trichia decipiens* (Pers.) T. Macbr., *T. varia* (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers., *Tubifera ferruginosa* (Batsch) J.F. Gmel. Видовую принадлежность миксомицетов мы определяли по особенностям морфологических характеристик спороношений (Poulain et al., 2011a, 2011b).

Проведено сравнение микробных сообществ плодовых тел *L. epidendrum*, широко распространенного вида миксомицетов на территории Москвы и Московской обл. (Varsukova et al., 2010), с микробными сообществами древесины (упавшего ствола березы), на которой развивались спорокарпы, и подстилки под древесиной. Образцы отбирали с одного фрагмента бревна четыре раза в период наблюдения с 13.09.17 по 25.10.17.

Определение общей численности бактерий, длины актиномицетного и грибного мицелиев в образцах плодовых тел миксомицетов, древесины и подстилки проводили с помощью метода прямой микроскопии, используя люминесцентный микроскоп «Zeiss AxioSkop-2 Plus». Присутствие актиномицетного мицелия оценивали отдельно от общего числа бактерий как индикатор наличия в структуре сообщества микроорганизмов интенсивной гидролитической деятельности со стороны прокариот. Как известно, мицелиальные формы жизни более эффективно, по сравнению с одноклеточными формами, разлагают труднодоступные субстраты. Для бактерий и грибов использовали объективы $\times 100$ и $\times 40$ соответственно.

Подготовка образца для определения численности бактерий, длины актиномицетного и грибного мицелиев методом прямой люминесцентной микроскопии предусматривала следующие этапы: пробу массой 1 г помещали в колбу со 100 мл стерильной воды, далее для десорбции клеток с поверхности собранных суб-

стратов эту пробу обрабатывали ультразвуком на приборе «УДНЗ-1» (2 мин; 22 кГц; 0,44 А).

Приготовление препаратов и их последующую окраску акридином оранжевым проводили по стандартной методике (Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991): на стекло наносили 10 мкл суспензии и распределяли по площади 2×2 см², затем стекло фиксировали над пламенем горелки и окрашивали акридином оранжевым (1:10000, 2 мин выдерживания в красителе). Из каждого образца готовили препараты в трех повторностях, а затем подсчитывали клетки бактерий в 30 полях зрения и длину актиномицетного мицелия в 50 полях зрения с помощью окулярной линейки. Для подсчета длины грибного мицелия использовали краситель калькофлуор белый по аналогичной методике (Методы почвенной микробиологии и биохимии, 1991). Все полученные значения общей численности бактерий, длины актиномицетного и грибного мицелия приведены в расчете на 1 г сырой биомассы образцов плодовых тел, древесины и подстилки.

Для определения численности и таксономического состава комплекса культивируемых сапротрофных бактерий (сапротрофный бактериальный комплекс, далее СБК) применяли классический метод посева на глюкозо-пептонно-дрожжевую среду с разведениями 1:1000, 1:10000 в 3–5-кратной повторности (Методы..., 1991). На 7–10-е сутки подсчитывали число колоний на чашках Петри, далее пересчитывали полученные значения в число колониеобразующих единиц (КОЕ) на 1 г субстрата как среднее из 3–5 повторностей. Идентификацию бактерий до рода проводили на основании изучения культуральных, микроморфологических и физиолого-биохимических признаков (среда Хью–Лейфсона, тест на присутствие каталазы) с помощью ключа для определения родов почвенных бактерий (Лысак и др., 2003) и по общепринятым определителям бактерий (Определитель бактерий Берджи, 1997). Таксономический состав СБК определяли на основании обилия отдельных родов бактерий, при этом были выделены следующие группы: доминанты (>30% от общего числа КОЕ), субдоминанты (20–30%), группа среднего обилия (10–20%) и минорные компоненты (<10%) (Лысак и др., 2003).

Результаты и обсуждение

Общая численность бактерий, длина актиномицетного и грибного мицелиев. Результаты определения общей численности бактерий,

длины актиномицетного и грибного мицелиев на плодовых телах миксомицетов семи видов (*Fuligo leviderma*, *Hemitrichia serpula*, *Lycogala epidendrum*, *Physarum album*, *Trichia decipiens*, *T. varia*, *Tubifera ferruginosa*), полученные с помощью прямого микроскопического метода учета, представлены в табл. 1. Максимальная численность бактерий была зафиксирована на плодовых телах *T. varia* и *H. serpula*, она составляла 10,3 млрд кл./г, минимальная – на *F. leviderma* (1,2 млрд кл./г). Полученные пока-

затели численности сравнимы с показателями численности (миллиарды клеток на 1 г воздушно-сухой почвы), которые обычно фиксируются в верхнем горизонте лесных почв (Соина и др., 2012; Лапыгина и др., 2017). Это свидетельствует о благоприятных для бактерий условиях на поверхности спорокарпов миксомицетов.

Длина актиномицетного и грибного мицелиев была определена для 3 видов миксомицетов (табл. 1). Длина актиномицетного мицелия варьировала незначительно и была несколько

Т а б л и ц а 1

Численность бактерий, длина актиномицетного и грибного мицелиев на плодовых телах разных видов миксомицетов

Вид миксомицетов	Численность бактерий (млрд кл./г)	Длина мицелия (м/г)	
		Грибы	Актиномицеты
<i>Lycogala epidendrum</i>	3±0,4	205±37	277±43
<i>Fuligo leviderma</i>	1,2±0,1	663,5±83	285,2±31
<i>Tubifera ferruginosa</i>	2,9±0,5	235,6±48	184,5±29
<i>Hemitrichia serpula</i>	10,3±2,1	н.о.*	н.о.
<i>Trichia decipiens</i>	8,3±1,2	н.о.	н.о.
<i>Trichia varia</i>	10,3±2,8	н.о.	н.о.
<i>Physarum album</i>	4,4±1,3	н.о.	н.о.

П р и м е ч а н и е. Приведены средние значения и доверительный интервал; *н.о. – не определяли.

Т а б л и ц а 2

Изменение численности бактерий (млрд кл./г), длина актиномицетного (м/г) и грибного (м/г) мицелиев на плодовых телах *Lycogala epidendrum*, древесине и в подстилке

Субстрат	Микроорганизмы	Время определения			
		1-е сутки	14-е сутки	29-е сутки	42-е сутки
Плодовые тела <i>Lycogala epidendrum</i>	бактерии	3±0,4	3,3±0,3	1,9±0,4	3,6±0,6
	актиномицетный мицелий	277±43	250±28	189±39	н.о.*
	грибной мицелий	205±37	50±23	40±17	100±32
Древесина	бактерии	5,3±0,6	2,6±0,4	0,8±0,3	2±0,3
	актиномицетный мицелий	100±13	131±24	70±21	51±21
	грибной мицелий	н.в.**	450±51	162±29	160±22
Подстилка	бактерии	7,4±0,9	2,1±0,1	0,7±0,3	14±2,5
	актиномицетный мицелий	88±34	168±37	н.в.	180±21
	грибной мицелий	125±37	380±62	117±45	н.в.

П р и м е ч а н и е. Приведены средние значения и доверительный интервал; *н.о. – не определяли; **н.в. – не выявлено.

выше на *Fuligo leviderma* (285,2 м/г) и *Lycogala epidendrum* (277 м/г), чем на *Tubifera ferruginosa* (184,5 м/г). Полученные показатели превышают содержание актиномицетного мицелия в верхнем горизонте дерново-подзолистых почв на 50–70 м/г (Полянская и др., 1995). Длина грибного мицелия была максимальной (663,5 м/г) на спорокарпах *F. leviderma*, что значительно выше, чем на *L. epidendrum* (205 м/г) и на *T. ferruginosa* (235,6 м/г). Следует отметить, что эти показатели сопоставимы с теми значениями, что фиксировались в верхнем горизонте дерново-подзолистых почв – около 500 м/г (Полянская и др., 1995).

Результаты сравнения микробных сообществ плодовых тел *L. epidendrum* с сообществами древесины и подстилки, с которыми тесно связаны миксомицеты при их развитии в лесном биоценозе, представлены в табл. 2.

По мере созревания плодовых тел (период наблюдения с 13.09.17 по 25.10.17) численность бактерий на плодовых телах возросла незначительно (с 3,0 до 3,6 млрд кл./г). При этом показатели численности бактерий в подстилке увеличились почти в два раза (с 7,4 до 14 млрд кл./г), что свидетельствует о высокой интенсивности ее разложения в изучаемый период. Численность бактерий, населяющих древесину (субстрат, на котором развиваются миксомицеты), уменьшилась с 5,3 до 2 млрд кл./г, что может быть связано с менее благоприятными условиями для размножения бактерий при разложении древесины.

Длина актиномицетного мицелия на протяжении всего периода наблюдений была выше на плодовых телах *L. epidendrum*, чем на древесине и в лесной подстилке в среднем в 2,4 раза. По мере созревания плодовых тел миксомицетов этот показатель уменьшился с 277 до 189 м/г. На древесине длина актиномицетного мицелия уменьшилась в 2 раза (с 100 до 51 м/г). В подстилке наряду с увеличением общей численности бактерий возросло и присутствие актиномицетного мицелия (с 88 до 180 м/г), что связано с активным участием актиномицетов в процессах разложения подстилки.

Длина грибного мицелия по мере созревания плодовых тел уменьшилась в два раза (с 205 до 100 м/г), та же закономерность была отмечена и в подстилке. Длина грибного мицелия на древесине варьировала от 160 до 450 м/г, причем максимум приходился на 14-е сутки наблюдений, что, вероятно, обусловлено различной экологической специализацией грибов и бактерий как деструкторов природных материалов. Дре-

весина как сложный и трудноразлагаемый субстрат более интенсивно используется грибами, чем бактериями, в том числе актиномицетами. Более доступный для усвоения субстрат (подстилка, состоящая в основном из листьев липы и березы) активнее разлагается бактериями, о чем свидетельствует увеличение их численности. Однако, в целом, на всех субстратах показатели длины грибного мицелия невысокие по сравнению со значениями в верхнем горизонте дерново-подзолистых почв (около 500 м/г) (Полянская и др., 1995).

Численность и таксономический состав сапротрофного бактериального комплекса. Численность и таксономический состав комплекса культивируемых сапротрофных бактерий был исследован с помощью классического метода посева на питательную среду. Были изучены плодовые тела 13 видов миксомицетов (*Badhamia affinis*, *B. capsulifera*, *B. macrocarpa*, *Hemitrichia clavata*, *H. serpula*, *Lycogala epidendrum*, *Fuligo leviderma*, *F. septica*, *Stemonitis axifera*, *Physarum album*, *Trichia decipiens*, *T. varia*, *Tubifera ferruginosa*). Полученные данные представлены в табл. 3.

Численность культивируемых сапротрофных бактерий варьировала в значительном диапазоне от 0,3 млн КОЕ/г (*Tubifera ferruginosa*) до 25,7 млн КОЕ/г (*Physarum album*). Полученные различия в численности бактерий могут быть связаны как со сроком отбора, так и с видовыми особенностями миксомицетов. В СБК большинства исследованных плодовых тел миксомицетов (11 видов) доминировали бактерии родов *Cytophaga*, *Pseudomonas*, *Cellulomonas*, *Mycococcus*, *Aquaspirillum*. Только на плодовых телах миксомицетов рода *Fuligo* (*F. leviderma* и *F. septica*) преобладали актиномицеты рода *Streptomyces*. Преобладание грамтрицательных бактерий в СБК также было замечено ранее в близкой экологической нише – на плодовых телах базидиомицетов видов *Armillaria mellea* и *Coprinus comatus*, на которых доминировали бактерии родов *Aeromonas*, *Vibrio* и *Pseudomonas* (Загрядская и др., 2015).

Более детально было изучено изменение численности СБК на плодовых телах *L. epidendrum*. Изменение численности СБК мы наблюдали и в сопряженных с плодовыми телами субстратах – древесине и подстилке (табл. 4). В период наблюдений происходил рост численности культивируемых сапротрофных бактерий на плодовых телах *L. epidendrum* (с 0,8 до 9,4 млн КОЕ/г) и на древесине (с 0,3 до 5 млн КОЕ/г), а

Т а б л и ц а 3

Численность и таксономический состав СБК плодовых тел разных видов миксомицетов

Вид миксомицета	Численность СБК, млн КОЕ/г	Доминанты	Субдоминанты	Группа среднего обилия	Минорные компоненты
<i>Badhamia affinis</i>	3,7±1,4	<i>Cytophaga</i>	<i>Мухомокоцсус</i>	–	<i>Артохобактер</i>
<i>Badhamia capsulifera</i>	8,0±1,2	<i>Cytophaga, Bacillus</i>	–	–	<i>Pseudomonas</i>
<i>Badhamia macrocarpa</i>	3,4±0,5	<i>Cytophaga, Cellulomonas</i>	<i>Артохобактер</i>	<i>Pseudomonas</i>	–
<i>Fuligo leviderma</i>	5,3±0,3	<i>Streptomyces</i>	<i>Pseudomonas</i>		<i>Мухомокоцсус</i>
<i>Fuligo septica</i>	24,4±3,3	<i>Streptomyces</i>	–	<i>Cytophaga</i>	<i>Мухомокоцсус, Акуаспириллум</i>
<i>Hemitrichia clavata</i>	2,5±0,7	<i>Мухомокоцсус</i>	–	–	<i>Pseudomonas</i>
<i>Hemitrichia serpula</i>	19,2±2,8	<i>Мухомокоцсус, Cytophaga</i>	–	<i>Pseudomonas</i>	–
<i>Lycogala epidendrum</i>	0,8±0,3	–	<i>Cytophaga</i>	<i>Pseudomonas, Polyangium</i>	<i>Мухомокоцсус, Cytophaga, Caulobacter, Flexibacter, Rhodococcus, Xanthomonas</i>
<i>Physarum album</i>	25,7±4,6	<i>Cellulomonas,</i>	–	–	<i>Beijerinckia</i>
<i>Stemonitis axifera</i>	1,6±0,2	<i>Мухомокоцсус, Акуаспириллум</i>	–	–	<i>Pseudomonas</i>
<i>Trichia decipiens</i>	13,1±1,5	<i>Мухомокоцсус</i>	<i>Pseudomonas</i>	–	–
<i>Trichia varia</i>	2,4±0,9	<i>Мухомокоцсус, Акуаспириллум</i>	<i>Cytophaga</i>	–	–
<i>Tubifera ferruginosa</i>	0,3±0,1	<i>Pseudomonas</i>	<i>Мухомокоцсус, Артохобактер</i>		

П р и м е ч а н и е. Приведены средние значения и доверительный интервал.

Т а б л и ц а 4

Изменение численности СБК плодовых тел *L. epidendrum*, древесины и подстилки

Объект	Численность СБК, млн КОЕ/г			
	1-е сутки	14-е сутки	29-е сутки	42-е сутки
Плодовые тела <i>L. epidendrum</i>	0,8±0,3	5,3±0,6	4,3±0,8	9,4±0,9
Древесина	0,3±0,2	2,2±0,1	3,2±0,2	5±0,8
Подстилка	6,8±0,7	6,6±0,7	5,7±1,0	2,9±0,4

П р и м е ч а н и е. Приведены средние значения и доверительный интервал.

в подстилке наблюдалось уменьшение (с 6,8 до 2,9 млн КОЕ/г). Данные результаты можно объяснить тем, что листья представляют собой более доступный для разложения субстрат и на момент начала отбора образцов (13 сентября) СБК

подстилки находился на более поздних стадиях микробной сукцессии, чем сообщества древесины и плодовых тел миксомицетов. Вероятно, по этой причине на начальных сроках отбора образцов численность клеток была выше в под-

стилке, однако далее она уменьшалась в связи с естественным отмиранием или переходом бактерий в покоящееся состояние. Следует отметить, что на всех трех субстратах в СБК преобладали грамотрицательные бактерии родов *Cytophaga*, *Xanthomonas*, *Pseudomonas*.

Заключение

Впервые проведена комплексная оценка микробных сообществ на плодовых телах 13 видов миксомицетов в лесном фитоценозе. Общая численность бактерий была сопоставима со значениями, получаемыми из верхних горизонтов дерново-подзолистой почвы и гниющего валежника, на котором созревали плодовые тела, однако уступала в разы численности бактерий в лесной подстилке. Высокое содержание актиномицетного мицелия и существенное содержание грибного мицелия свидетельствует об интенсивных гидролитических процессах на поверхности плодовых тел миксомицетов. Полученные данные об увеличении показателей общей численности бактерий и численности СБК по мере созревания плодовых тел *L. epidendrum*

позволяют предположить, что миксомицеты на генеративной стадии (плодовые тела) служат для микроорганизмов питательным субстратом. Созревающие плодовые тела лигнофильных видов миксомицетов создают в подстилке и почве микролокусы с повышенной концентрацией грамотрицательных бактерий, что свидетельствует о профилировании бактериального консорциума в данной экологической нише.

Авторы статьи благодарны анонимному рецензенту за обсуждение полученных результатов и правку в тексте работы. Исследование выполнено в рамках проекта «Биоразнообразие и ценоотические связи почвенных микроорганизмов в наземных экосистемах» Номер ЦИТИС: 115122210099-9. Работа В.И. Гмошинского по идентификации миксомицетов была поддержана грантом МГУ имени М.В. Ломоносова для поддержки ведущих научных школ МГУ «Депозитарий живых систем Московского университета» в рамках Программы развития МГУ. Сбор спораношений в полевых условиях был выполнен в рамках госзадания (АААА-А16-116021660).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[REFERENCES]

- Загрядская Ю.А., Лысак Л.В., Чернов И.Ю. Вклад плодовых тел базидиомицетов в формирование бактериальных сообществ почв лесного биоценоза. Почвоведение, 2015. Вып. 6. С. 715–722 [Zagryadskaya Yu.A., Lysak L.V., Chernov I.Yu. Vklad plodovykh tel bazidiomitsetov v formirovaniye bakterial'nykh soobshchestv pochv lesnogo biotsenoza. Pochvovedenie, 2015. Vyp. 6. S. 715–722].
- Лапыгина Е.В., Лысак Л.В., Кудинова А.Г. Структура микробных сообществ красных ферралитных почв национального парка Варадеро (провинция Матансас, остров Куба) // Известия Российской академии наук, Серия биологическая. 2017. Вып. 3. С. 244–249 [Lapygina E.V., Lysak L.V., Kudinova A.G. Structure of microbial communities in red ferralitic soils of Varadero National Park (Matanzas, Cuba) // Izvestiya Rossiiskoi akademii nauk, Seriya biologicheskaya. 2017. Vyp. 3. S. 244–249].
- Лысак Л.В., Добровольская Т.Г., Скворцова И.Н. Методы оценки бактериального разнообразия и идентификации почвенных бактерий. М., 2003. 120 с. [Lysak L.V., Dobrovolskaya T.G., Skvortsova I.N. Metody otsenki bakterial'nogo raznoobraziya i identifikatsii pochvennykh bakterii. M., 2003. 120 s.].
- Методы почвенной микробиологии и биохимии / Под ред. Д.Г. Звягинцева. М., 1991. 304 с. [Metody pochvennoi mikrobiologii i biokhimii / Pod red. D.G. Zvyagintseva. M., 1991. 304 s.].
- Новожилов Ю.К. Миксомицеты (класс Мухомусетес) России: Таксономический состав, экология и география. Дис. ... докт. биол. наук. СПб., 2005. 377 с. [Novozhilov Yu.K. Miksomitsety (klass Muxomycetes) Rossii: Taksonomicheskii sostav, ekologiya i geografiya. Dis. ... dokt. biol. nauk. SPb., 2005. 377 s.].
- Определитель бактерий Берджи. Пер. с англ. / Под ред. Дж. Хоулта, Н. Крига, П. Снита, Дж. Стейли, С. Уильямса. М., 1997. 700 с. [Opredelitel' bakterii Berdzhii. Per. s angl. / Pod red. Dzh. Khoulta, N. Kriga, P. Snita, Dzh. Steili, S. Uil'yamsa. M., 1997. 700 s.].
- Полянская Л.М., Гейдебрехт В.В., Степанов А.Л., Звягинцев Д.Г. Распределение численности и биомассы микроорганизмов по профилям зональных типов почв // Почвоведение. 1995. № 3. С. 322–328 [Polyanskaya L.M., Geidebrekht V.V., Stepanov A.L., Zvyagintsev D.G. Raspredelenie chislennosti i biomassy mikroorganizmov po profilyam zonal'nykh tipov pochv // Pochvovedenie. 1995. № 3. S. 322–328].
- Соина В.С., Лысак Л.В., Конова И.А., Лапыгина Е.В., Звягинцев Д.Г. Электронно-микроскопическое исследование наноформ бактерий в почвах и подпочвенных отложениях // Почвоведение, 2012. № 11. С. 120–130 [Soina V.S., Lysak L.V., Konova I.A., Lapygina E.V., Zvyagintsev D.G. Study of ultramicrobacteria (Nanofoms) in soils and subsoil deposits by electron microscopy // Pochvovedenie, 2012. Vyp. 11. S. 120–130].
- Ячевский А.А. Микологическая флора Европейской и Азиатской России. Слизевика. М., 1907. 410 с. [Yachevskii A.A. Mikologicheskaya flora Evropeiskoi i Aziatskoi Rossii. Slizeviki. M., 1907. 410 s.].

- Barsukova T.N., Prokhorov V.P., Gmshinskiy V.I., Chizhov A.O.* Myxomycetes in Forest Parks of Moscow, Moscow Region, and Some Areas of the Kaluga Region // *Moscow University Biological Sciences Bulletin*. 2010. Vol. 65. N 3. P. 116–118.
- 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. Vol. 112. N 36. P. 5029–5037.
- Feest A., Madelin M.F.* Seasonal population changes of myxomycetes and associated organisms in four woodland soils // *FEMS Microbiol. Lett.* 1988. Vol. 53. Iss. 3–4. P. 133–140.
- Madelin M. F.* Myxomycete data of ecological significance // *Trans. Br. Mycol. Soc.* 1984. Vol. 83. N 1. P. 1–19.
- Poulain M., Meyer M., Bozonnet J.* Les Myxomycètes. T. 1. Guide de détermination. Fédération mycologique et botanique Dauphiné-Savoie. 2011a. Sévrier, France, 568 pp.
- Poulain M., Meyer M., Bozonnet J.* Les Myxomycètes. T. 2. Planches. Fédération mycologique et botanique Dauphiné-Savoie. 2011b. Sévrier, France, 544 pp.

Поступила в редакцию / Received 20.12.2019
Принята к публикации / Accepted 24.10.2020

MICROBIAL COMMUNITIES ON FRUIT BODIES OF MYXOMYCETES IN FOREST PHYTOCENOSIS

L.R. Sizov¹, N.B. Zaharova², L.V. Lysak³, V.I. Gmshinskiy⁴

For the first time, a comprehensive assessment of the microbial communities associated with the fruiting bodies of 13 species of myxomycetes in the forest phytocenosis was carried out. Bacterial communities are represented by soil taxa. The total number of bacteria is comparable with the numbers in the upper horizon of sod-podzolic soil and on decaying deadwood but the number of bacteria on the litter was higher. Ripening fruiting bodies of lignophilic species of myxomycetes create microlocuses in the litter and soil with an increased concentration of gram-negative bacteria, that indicates the profiling of the bacterial consortium in this ecological niche.

Key words: actinomycetes, bacteria, micromycetes, microorganisms, myxomycetes, synecology.

Acknowledgments. The authors thank the anonymous reviewer for providing very thoughtful and helpful comments on earlier versions of this paper. Research was conducted in the context of project «Biodiversity and coenotic connections of soil microorganisms in terrestrial ecosystems» No.: 115122210099-9. Work Gmshinskiy V.I. was supported by Moscow State University Grant for Leading Scientific Schools “Depository of the Living Systems” in frame of the MSU Development Program. The material was collected and identified as part of the State assignment of MSU, part 2 (topic number AAAA-A16-116021660).

¹ Sizov Lev Rostislavovich, Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University (Leo.Sizoff@yandex.ru), ² Zaharova Nadezhda Borisovna, Arctic and Antarctic Research Institute (n.b.zaharova@yandex.ru), ³ Lysak Lyudmila Vyacheslavovna, Faculty of Soil Science, Lomonosov Moscow State University (lvlysak@mail.ru), ⁴ Gmshinskiy Vladimir Ivanovich, Faculty of Biology, Lomonosov Moscow State University (rubisco@list.ru).