

ФЕНОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ МИКСОМИЦЕТОВ СОСНОВЫХ ЛЕСОВ ПРАВОБЕРЕЖНОЙ ЧАСТИ ВЕРХНЕГО ПРИОБЬЯ

А.В. Власенко¹, Ю.К. Новожилов²

¹Центральный сибирский ботанический сад СО РАН,
630090, Новосибирск, ул. Золотодолинская, 101, e-mail: Anastasiamix81@mail.ru

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН,
197376, Санкт-Петербург, ул. проф. Попова, 2, e-mail: Yurinovozhilov@gmail.com

Выявлены фенологические особенности биоты миксомицетов сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья. Анализ включал 908 образцов миксомицетов, принадлежащих к 115 видам. В районе исследования пик спороношения большинства видов приходится на начало лета и середину осени.

Ключевые слова: миксомицеты, фенология, сосновые леса, Верхнее Приобье.

PHENOLOGICAL FEATURES OF MYXOMYCETES IN THE PINE FORESTS ON THE RIGHT-BANK PART OF THE UPPER OB' RIVER

A.V. Vlasenko¹, Yu.K. Novozhilov²

¹Central Siberian Botanical Garden, SB RAS,
630090, Novosibirsk, Zolotodolinskaya str., 101, e-mail: Anastasiamix81@mail.ru

²Komarov Botanical Institute, RAS,
197376, St. Petersburg, Popova str., 2, e-mail: Yurinovozhilov@gmail.com

The phenological feature of the myxomycetes in the pine forests on the right-bank part of the upper Ob' River was revealed. The analysis included 908 samples of the myxomycetes belonging to 115 species. The maturing peak lot of the majority species has in the research area on the beginning of summer and on the middle of autumn.

Key words: myxomycetes, phenology, pine forests, upper Ob' River.

ВВЕДЕНИЕ

Плазмодиальные миксомицеты (*Myxomycetes* = *Eumycetozoa*), или слизевики – наземные грибообразные спорообразующие амебоидные протисты, насчитывающие около 900 видов, объединенных в 5 порядков: *Echinosteliales*, *Trichiales*, *Stemonitales*, *Physarales* и *Liceales* (Martin, Alexopoulos, 1969; Olive, 1975). Порядок *Ceratiomyxales* большинство современных исследователей относят к другой крупной группе слизевиков – классу *Protosteliomycetes* (Olive, 1975). Поскольку один из его видов – *Ceratiomyxa fruticulosa* (Müll.) T. Macbr., во многом сходен с плазмодиальными миксомицетами по своей биологии и экологии, а также традиционно рассматривается в сводках, посвященных миксомицетам, поэтому сведения о нем были включены в настоящую работу.

Миксомицеты очень многочисленны в природе. Они относятся к одному из важных звеньев пищевых цепей, оказывая влияние на состав и численность бактерий и дрожжей в почве, листовой подстилке и гнилой древесине (Фефелов, 2006; Madelin, 1984). Слизевики выявлены во всех основных биотомах Зем-

ли – от тундры до континентальных пустынь и высокогорий. В умеренных широтах спориферы миксомицетов развиваются с начала весны до конца осени. Интересно отметить, что некоторые виды массово спороносят в течение всего вегетационного периода, тогда как другие имеют строгую приуроченность к определенным сезонам года. В тропических регионах слизевики могут развиваться круглогодично, но обилие отдельных видов может также быть тесно связано с микроклиматическими условиями конкретного района. Как известно, основные факторы, оказывающие воздействие на сезонную динамику спороношения миксомицетов, – это температурный режим и влажность (Martin, Alexopoulos, 1969). Температурный режим часто является лимитирующим фактором развития многих видов слизевиков даже при наличии оптимальной влажности, что подтверждено рядом исследователей. Например, М. Блеквелл и Р. Гильбертсон отмечают, что *Physarum stramineipes* Lister во влажных камерах более быстро и активно развивался при 20 °С, чем при 30 °С (Blackwell, Gilbertson, 1984).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Ранее специальных фенологических исследований данной группы организмов в России не проводилось, поэтому имеются только отдельные сведения в работах по экологии и таксономии слизевиков (Барсукова, 2001; Новожилов, 2005). Сроки спороношения в природе – важная характеристика биологии миксомицетов, но для их определения требуются специальные исследования в одном и том же районе и в разное время вегетационного периода. Для этого на протяжении нескольких лет нами проводились наблюдения с конца апреля (конец таяния снега) по начало ноября (установление постоянного снежного покрова) в ряде мест

сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья. Всего проанализировано порядка 920 образцов, но для анализа отобрано 908 образцов миксомицетов, принадлежащих к 115 видам. В апреле и ноябре обнаружено только несколько свежих образцов миксомицетов, соответственно данные по этим месяцам не вошли в общий анализ, но приводятся в таблице. Проведен анализ фенологии миксомицетов различных таксонов, отмечены фенологические особенности субстратных комплексов и выявлены различия в фенологии миксомицетов различных субформаций сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья.

Распределение по месяцам числа образцов миксомицетов, собранных в поле

Вид	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
<i>Arcyodes incarnata</i> (Alb. et Schwein.) O.F. Cook	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Arcyria affinis</i> Rostaf.	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>A. cinerea</i> (Bull.) Pers.	0	0	11	2	4	3	1	0
<i>A. denudata</i> (L.) Wettst.	0	0	8	1	2	2	5	0
<i>A. ferruginea</i> Saut.	0	1	0	0	0	0	2	0
<i>A. helvetica</i> (Meyl.) H. Neubert, Nowotny et K. Baumann	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>A. incarnata</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers.	0	3	7	1	5	1	0	0
<i>A. insignis</i> Kalchbr. et Cooke	0	0	2	1	1	0	0	0
<i>A. major</i> (G. Lister) Ing	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>A. minuta</i> Buchet	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>A. obvelata</i> (Oeder) Onsberg	0	0	3	1	3	0	0	0
<i>A. occidentalis</i> (T. Macbr.) G. Lister	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>A. oerstedii</i> Rostaf.	0	0	2	0	0	2	0	0
<i>A. pomiformis</i> (Leers) Rostaf.	0	0	2	1	2	0	3	0
<i>A. stipitata</i> (Schwein.) Lister	0	6	1	0	2	6	7	0
<i>A. versicolor</i> W. Phillips	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Badhamia foliicola</i> Lister	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>B. macrocarpa</i> (Ces.) Rostaf.	0	0	0	0	0	0	3	0
* <i>B. melanospora</i> Speg.	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>B. utricularis</i> (Bull.) Berk.	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Ceratiomyxa fruticulosa</i> (O.F. Mull.) T. Macbr.	0	0	11	0	2	0	0	0
<i>Clastoderma debaryanum</i> A. Blytt	0	7	1	0	0	2	8	0
<i>Collaria arcyriionema</i> (Rostaf.) Nann.-Bremek. ex Lado	0	0	10	1	0	1	2	0
<i>C. lurida</i> (Lister) Nann.-Bremek.	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Comatricha elegans</i> (Racib.) G. Lister	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>C. laxa</i> Rostaf.	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>C. nigra</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) J. Schrot.	0	5	3	1	3	0	0	0
<i>Craterium aureum</i> (Schumach.) Rostaf.	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>C. leucocephalum</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Ditmar	0	0	0	0	3	4	0	0
<i>Cribraria argillacea</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers.	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>C. aurantiaca</i> Schrad.	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>C. cancellata</i> (Batsch) Nann.-Bremek.	0	0	6	0	4	0	0	0
<i>C. intricata</i> Schrad.	0	0	6	0	3	0	0	0
<i>C. languescens</i> Rex	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>C. microcarpa</i> (Schrad.) Pers.	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>C. minutissima</i> Schwein.	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>C. purpurea</i> Schrad.	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>C. rufa</i> (Roth) Rostaf.	0	0	1	0	1	0	0	0
<i>Didymium clavus</i> (Alb. et Schwein.) Rabenh.	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>D. comatum</i> (Lister) Nann.-Bremek.	0	0	0	0	0	8	0	0
<i>D. iridis</i> (Ditmar) Fr.	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>D. melanospermum</i> (Pers.) T. Macbr.	0	0	0	0	0	0	3	0
<i>D. minus</i> (Lister) Morgan	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>D. nigripes</i> (Link) Fr.	0	0	0	6	7	1	0	0
<i>D. squamulosum</i> (Alb. et Schwein.) Fr.	0	0	1	1	1	0	0	0
* <i>Diderma evelinae</i> (Meyl.) Kowalski	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>D. radiatum</i> (L.) Morgan	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Enerthenema papillatum</i> (Pers.) Rostaf.	0	0	0	0	1	0	1	0
<i>Fuligo leviderma</i> H. Neubert, Nowotny et K. Baumann	0	8	0	0	1	3	6	2
* <i>F. licentii</i> Buchet	0	0	0	0	0	0	1	0

Вид	Апрель	Май	Июнь	Июль	Август	Сентябрь	Октябрь	Ноябрь
<i>F. luteonitens</i> L.G. Krieglst. et Nowotny	0	2	0	0	0	0	2	1
<i>F. muscorum</i> Alb. et Schwein.	0	2	0	0	0	0	0	0
<i>F. septica</i> (L.) F.H. Wigg.	0	1	0	0	2	2	1	0
<i>Hemitrichia abietina</i> (Wigand) G. Lister	0	0	0	0	0	2	0	0
<i>H. calyculata</i> (Speg.) M.L. Farr	0	13	4	2	1	3	5	0
<i>H. clavata</i> (Pers.) Rostaf.	0	14	5	0	1	2	5	0
* <i>H. imperialis</i> G. Lister	0	2	0	0	1	3	3	0
<i>H. serpula</i> (Scop.) Rostaf. ex Lister	0	10	2	0	3	0	5	0
<i>Lamproderma arcyrioides</i> (Sommerf.) Rostaf.	2	1	0	0	0	0	0	0
<i>L. columbinum</i> (Pers.) Rostaf.	0	0	0	0	0	0	1	1
<i>Leocarpus fragilis</i> (Dicks.) Rostaf.	0	0	2	2	6	0	2	0
<i>Lepidoderma trevelyanii</i> (Grev.) Poulain et Mar. Mey.	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Licea variabilis</i> Schrad.	0	0	0	0	1	0	0	0
* <i>Leptoderma iridescens</i> G. Lister	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Lycogala epidendrum</i> (L.) Fr.	0	19	13	1	2	12	11	0
<i>L. flavofuscum</i> (Ehrenb.) Rostaf.	0	0	0	0	0	0	1	0
<i>Metatrichia floriformis</i> (Schwein.) Nann.-Bremek.	0	7	0	0	1	0	4	0
<i>M. vesparia</i> (Batsch) Nann.-Bremek. ex G.W. Martin et Alexop.	0	44	11	1	7	7	9	2
<i>Mucilago crustacea</i> F.H. Wigg.	0	0	1	1	4	1	1	0
<i>Perichaena chrysosperma</i> (Curr.) Lister	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>P. corticalis</i> (Batsch) Rostaf.	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>Physarum album</i> (Bull.) Chevall.	0	1	2	1	2	3	1	0
<i>P. bethelii</i> T. Macbr. ex G. Lister	0	0	2	1	1	0	0	0
<i>P. bitectum</i> G. Lister	0	0	0	0	1	2	1	0
<i>P. bivalve</i> Pers.	0	0	0	2	0	0	0	0
<i>P. cinereum</i> (Batsch) Pers.	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>P. conglomeratum</i> (Fr.) Rostaf.	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>P. compressum</i> Alb. et Schwein.	0	0	0	0	1	1	1	0
<i>P. contextum</i> (Pers.) Pers.	0	0	0	1	2	0	0	0
<i>P. diderma</i> Rostaf.	0	0	0	0	1	0	1	0
* <i>P. dispersum</i> Nann.-Bremek. et Y. Yamam.	0	0	0	0	0	1	0	0
<i>P. didermoides</i> (Pers.) Rostaf.	0	0	0	0	0	0	2	0
<i>P. flavicomum</i> Berk.	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>P. globuliferum</i> (Bull.) Pers.	0	3	7	1	2	0	0	0
<i>P. leucopus</i> Link	0	4	3	0	1	0	1	0
<i>P. leucophaeum</i> Fr.	0	5	2	0	1	2	0	0
* <i>P. nigripodum</i> Nann.-Bremek. et Y. Yamam.	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. notabile</i> T. Macbr.	0	13	7	1	0	13	8	0
<i>P. psittacinum</i> Ditmar	0	0	0	0	6	0	0	0
<i>P. vernum</i> Sommerf.	0	0	8	2	0	0	0	0
<i>P. viride</i> (Bull.) Pers.	0	0	0	0	0	1	2	0
* <i>Reticularia jurana</i> Meyl.	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>R. lycoperdon</i> Bull.	0	1	0	0	0	0	1	0
<i>R. splendens</i> Morgan	0	1	0	0	0	5	7	0
<i>Stemonaria irregularis</i> (Rex) Nann.-Bremek., R. Sharma et Y. Yamam.	0	0	2	0	0	0	4	0
<i>Stemonitis axifera</i> (Bull.) T. Macbr.	0	0	13	5	4	1	1	0
<i>S. fusca</i> Roth	0	0	5	0	2	6	3	0
<i>S. herbatica</i> Peck	0	0	3	1	1	0	0	0
* <i>S. inconspicua</i> Nann.-Bremek.	0	0	0	0	1	0	0	0
<i>S. smithii</i> T. Macbr.	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>S. splendens</i> Rostaf.	0	0	1	0	0	1	0	0
<i>Stemonitopsis amoena</i> (Nann.-Bremek.) Nann.-Bremek.	0	0	1	0	0	0	0	0
<i>S. gracilis</i> (G. Lister) Nann.-Bremek.	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>S. typhina</i> (F.H. Wigg.) Nann.-Bremek.	0	1	8	4	3	2	0	0
<i>Symphytocarpus amaurochaetoides</i> Nann.-Bremek.	0	0	2	0	0	0	0	0
<i>S. flaccidus</i> (Lister) Ing et Nann.-Bremek.	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>Trichia botrytis</i> (J.F. Gmel.) Pers.	0	4	0	0	1	3	0	0
<i>T. decipiens</i> (Pers.) T. Macbr.	0	7	3	0	0	0	7	2
<i>T. favoginea</i> (Batsch) Pers.	0	14	1	1	1	1	3	0
<i>T. lutescens</i> (Lister) Lister	0	1	0	0	0	0	0	0
<i>T. persimilis</i> P. Karst.	0	5	1	0	3	0	2	0
<i>T. scabra</i> Rostaf.	0	29	3	1	4	2	9	0
<i>T. subfusca</i> Rex	0	0	0	1	0	0	0	0
<i>T. varia</i> (Pers. ex J.F. Gmel.) Pers.	0	7	0	0	1	4	15	2
<i>Tubulifera arachnoidea</i> Jacq.	0	1	3	0	0	1	1	0
Всего:	2	246	205	52	118	119	168	10

* Отмечены виды, которые для территории России известны только из сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Проведенный анализ показал, что в районе исследования пик спороношения большинства видов приходится на конец весны–начало лета и середину осени (см. таблицу). На территории Западной Сибири, включая и территорию Верхнего Приобья, самым жарким месяцем в году является июль со средней температурой воздуха 18–21 °С, а в отдельные годы температурный максимум может достигать 38–40 °С (Агроклиматические ресурсы..., 1971а,б). Нами отмечено, что в июле резко снижается спороношение большинства видов миксомицетов. Это связано с тем, что несмотря на пик относительной влажности, в июле наблюдается повышение температуры до 30 °С и выше, что неблагоприятно сказывается на развитии плазмодиев многих видов.

На рис. 1 показана динамика спороношения представителей разных порядков миксомицетов в течение года. В июле резко снижается спороношение миксомицетов всех порядков. Пик спороношения у представителей порядка *Trichiales* в районе исследования приходится на май и октябрь. Вероятно, это связано с преобладанием гигрофилов и криофилов, обитающих в местах с повышенной влажностью и спороносящими при относительно низких температурах (до 15 °С). Представители порядка *Physarales* массово развиваются в июне и октябре. Фенология видов порядков *Stemonitales* и *Liceales* во многом схожа, наблюдается три пика спороношения – май–июнь, август и октябрь. Интересно отметить, что у видов порядка *Stemonitales* некоторое снижение массового спороношения приходится на сентябрь. У представителей порядков *Ceratiomyxales* и *Echinosteliales* массовое спороношение отмечено в мае и августе, при этом с середины сентября идет постепенный спад. Такая тенденция, вероятно, связана с предпочтением достаточного увлажнения в сочетании с нерезким колебанием среднесуточных температур.

Пики спороношения часто встречающихся видов миксомицетов сосновых лесов правобережной части

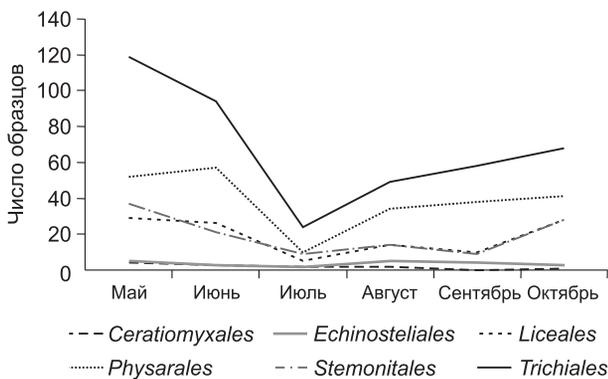


Рис. 1. Динамика спороношения представителей разных порядков миксомицетов в течение года.

Верхнего Приобья представлены на пиктограммах (рис. 2). Пик спороношения видов *Hemitrichia calyculata*, *H. clavata* (рис. 3, 2), *H. serpula* (см. рис. 3, 1), *Metatrichia vesparia* (см. рис. 3, 3) и *Trichia scabra* (см. рис. 3, 5) приходится на май, а у *Arcyria cinerea* и *Stemonitis axifera* – на июнь. У *Trichia varia* (см. рис. 3, 4) массовое спороношение наблюдается в октябре. У видов *Lycogala epidendrum* и *Physarum notabile* пики спороношения приходятся на июнь, май, сентябрь и октябрь.

Интересно отметить, что *Hemitrichia imperialis* (см. рис. 3, б) – новый вид для территории России, впервые найденный нами именно в сосновых лесах правобережной части Верхнего Приобья, чаще всего в районе исследования отмечается после первых заморозков. Возможно, у данного представителя понижение температуры воздуха вызывает переход трофической стадии к вегетативной.

Сравнение фенологических особенностей миксомицетов ксилобионтного и подстилочного субстратных комплексов показало, что с мая по июнь включительно наблюдается увеличение видового разнообразия, а в июле происходит резкий спад (рис. 4), что в целом отражает общие фенологические особенности миксомицетов в сосновых лесах Верхнего Приобья. Второй пик спороношения в ксилобионтном субстратном комплексе зафиксирован в августе и октябре, тогда как в подстилочном субстратном комплексе максимальное видовое разнообразие приходится на август–сентябрь, а в октябре происходит резкий спад.

При анализе фенологических особенностей миксомицетов в различных субформациях сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья отмечено, что в осиново-березово-сосновых лесах оптимальные условия для миксомицетов наблюдаются в течение всего вегетационного периода с мая по октябрь, за исключением июля (рис. 5). В березово-сосновых лесах в районе исследования выявлены два пика спороношения миксомицетов – июнь и август. Следует подчеркнуть, что в сухих сосновых лесах установлен только один пик спороношения в июне, с последующим постепенным спадом видового разнообразия в июле и почти полным прекращением развития миксомицетов в сентябре и октябре. Подобная тенденция связана с тем, что в балках, где произрастают осиново-березово-сосновые леса, создаются особые микроклиматические условия с почти постоянной влажностью и незначительными колебаниями температуры воздуха, что благоприятно сказывается на развитии миксомицетов. В сухих сосновых лесах, напротив, хвойная подстилка и валежные стволы (типичные местообитания миксомицетов ксилобионтного и подстилочного субстратных комплексов) почти

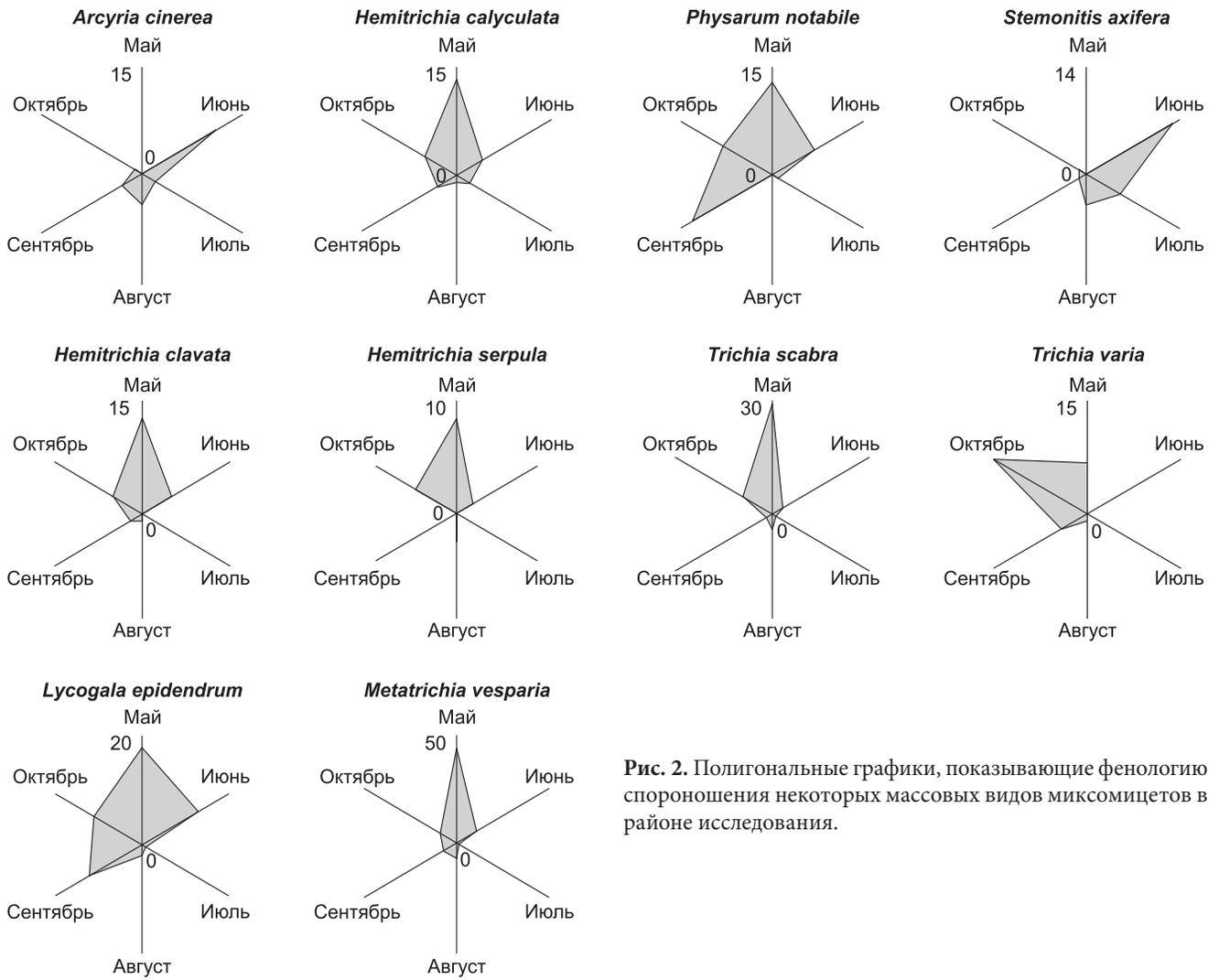


Рис. 2. Полигональные графики, показывающие фенологию спороношения некоторых массовых видов миксомицетов в районе исследования.

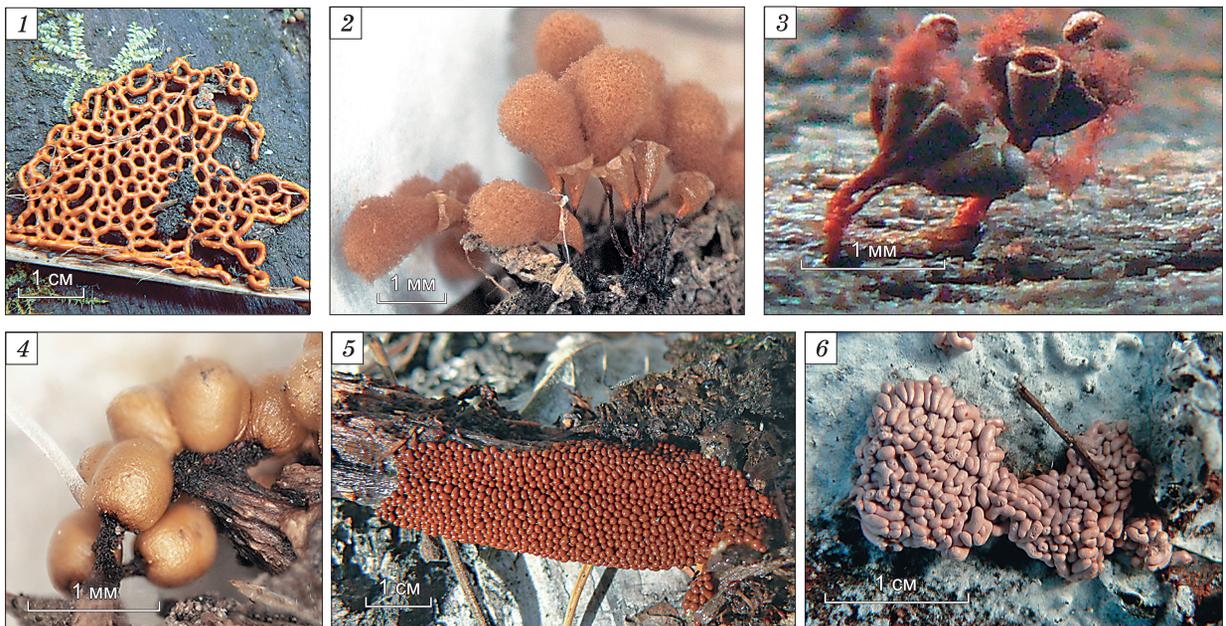


Рис. 3. Спороншение некоторых видов миксомицетов:
 1 – *Hemitrichia serpula*; 2 – *Hemitrichia clavata*; 3 – *Metatrachia vesparia*; 4 – *Trichia varia*; 5 – *Trichia scabra*; 6 – *Hemitrichia imperialis*.



Рис. 4. Динамика спороношения представителей разных субстратных комплексов.

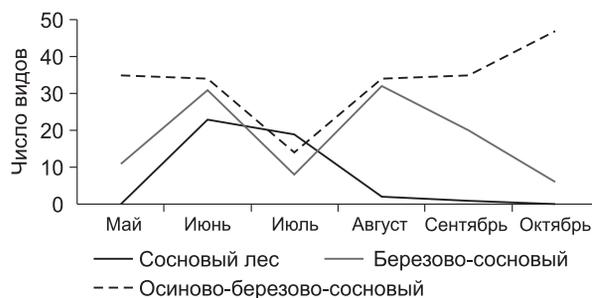


Рис. 5. Динамика спороношения миксомицетов в различных субформациях сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья.

не могут задерживать влагу и подвергаются резким перепадам температуры, что неблагоприятно сказывается на развитии слизевиков. В сухих сосновых ле-

сах наиболее часто представлены виды, жизненный цикл которых приурочен к периодам дождей – *Leocarpus fragilis*, *Mucilago crustacea* и др.

ВЫВОДЫ

Большинство выявленных видов массово развиваются во влажные периоды: с весны–начала лета и конца лета–начала осени, когда наблюдаются оптимальные условия температуры и влажности. К видам с ранней споруляцией можно отнести *Lamproderma arcyrioides*, образующую спорангии ранней весной на границе с тающим снегом. К позднеосенним видам в районе исследования относятся следующие: *Fuligo leviderma*, *F. luteonitens*, *Lamproderma columbinum*, *Metatrichia vesparia*, *Trichia decipiens*, *T. varia* (см. таблицу). Свежие плодовые тела всех вышеперечисленных видов мы неоднократно находили в балках сосновых лесов правобережной части Верхнего Приобья поздней осенью после неоднократного выпадения и таяния снега. В ноябре под крупными пова-

ленными стволами осин рядом со спорофорами был обнаружен плазмодий. Таким образом, некоторые виды миксомицетов способны продолжать свое развитие в достаточно холодный период года под корой мертвой древесины, где сохраняются достаточная влажность и положительная температура.

В целом миксомицеты относятся к мезофильным организмам. Оптимальными для них являются среда с умеренным увлажнением субстрата и климат с чередованием сухих и дождливых теплых периодов среди лета. Обилие разнообразных субстратов и биотопов, а также относительно благоприятные термические и гидрологические условия в летний период создают подходящую среду обитания для многих видов в сосновых лесах правобережной части Верхнего Приобья.

ЛИТЕРАТУРА

- Агроклиматические ресурсы Алтайского края (без Горно-Алтайской автономной области). Л., 1971а. 153 с.
- Агроклиматические ресурсы Новосибирской области. Л., 1971б. 155 с.
- Барсукова Т.Н. Эколого-биологические особенности миксомицетов Звенигородской биологической станции // Тр. Звенигородской биологической станции. М., 2001. Т. 3. С. 90–91.
- Новожилов Ю.К. Миксомицеты (класс *Myxomycetes*) России: таксономический состав, экология, география: Дис. ... д-ра биол. наук. СПб., 2005. 377 с.
- Фефелов К.А. Миксомицеты (класс *Myxomycetes*) Урала: таксономический состав, экология, география: Дис. ... канд. биол. наук. СПб., 2006. 219 с.
- Blackwell M.M., Gilbertson R.L. Distribution and sporulation phenology of *Myxomycetes* in the Sonoran desert of Arizona // *Microb. Ecol.* 1984. V. 10. P. 369–377.
- Madelin M.F. *Myxomycetes*, microorganisms and animals: a model of diversity in animal-microbial interactions // *Invertebrate-Microbial Interactions*. Cambridge, 1984. P. 1–33.
- Martin G.W., Alexopoulos C.J. *The Myxomycetes*. Iowa, 1969. 561 p.
- Olive L.S. *The Mycetozoans*. N.Y., 1975. 293 p.