

**АЛЕКСАНДРОВ**  
**Дмитрий Юрьевич**

**РАСПРОСТРАНЕНИЕ СПОР МИКРОСКОПИЧЕСКИХ ГРИБОВ НА  
ШЕРСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

03.00.16 – экология

03.00.24 – микология

***Автореферат***

на соискание ученой степени  
кандидата биологических наук

Москва - 2008

Работа выполнена в Институте проблем экологии и эволюции  
им. А.Н.Северцова РАН

НАУЧНЫЕ РУКОВОДИТЕЛИ:	доктор биологических наук <b>Н.А.Щипанов</b>
	доктор биологических наук, профессор <b>И.И.Сидорова</b>
ОФИЦИАЛЬНЫЕ ОПОНЕНТЫ:	доктор биологических наук <b>А.В.Тиунов</b>
	доктор биологических наук <b>О.Е.Марфенина</b>
ВЕДУЩЕЕ УЧРЕЖДЕНИЕ	Институт лесоведения РАН

Защита состоится **13 мая** 2008 года в **14.00** часов на заседании совета Д 002.213.01 по защите докторских и кандидатских диссертаций института проблем экологии и эволюции им. А.Н.Северцова РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский проспект, 33.

Факс: (495) 952-35-84, e-mail: admin@sevin.ru

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Отделения общей биологии РАН по адресу: 119071 Москва, Ленинский проспект, 33

Автореферат разослан 10 апреля 2008 г.

Ученый секретарь  
совета по защите докторских и  
кандидатских диссертаций  
кандидат биологических наук

Т.П. Крапивко

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Для понимания процессов функционирования и динамики экосистем необходимо изучение взаимодействий различных таксонов. Классифицируя биоценологические связи, Беклемишев (1951), выделил четыре главных типа: трофические, топические, форические и фабрические. Внимание исследователей, как правило, сосредоточено на изучении трофических и топических взаимодействий. Однако и другие типы связей имеют не меньшее значение для функционирования биогеоценозов. Так, роющая деятельность мелких млекопитающих в лесных сообществах приводит к созданию своеобразного яруса с целым рядом специфических черт – норовой сети (Быков, 2003). Тем не менее, обобщающие работы, в которых рассматривается значимость не трофических взаимодействий, появились относительно недавно. Джоунз с соавторами (Jones et al., 1994, 1997) ввели понятие «экосистемное конструирование» (ecosystem engineering): «...конструкторы экосистем это те организмы, которые, вызывая физические изменения среды, изменяют доступность ресурсов для других организмов». Одной из первых попыток оценить биоценологическую значимость экологического значения млекопитающих и их форических связей явилась работа Дикмана (Dickman, 1999). Дикман предполагает, что во многих случаях отложенная во времени деятельность распространяемых организмов может быть более значима, чем прямая экосистемная роль вида-распространителя. Этот феномен он называет «биотическим конструированием» (biotic engineering).

Для мелких млекопитающих характерна высокая численность, связь с определенной территорией и высокая подвижность (Stoddart, 1979, Hunski, 1995). Мелкие млекопитающие посещают все ярусы приземного слоя, они покрыты шерстью и в итоге, могли бы являться почти идеальными распространителями спор, доставляя их намного быстрее, чем при случайном распространении, в места благоприятные для их развития. Учитывая огромную роль, которую почвенные грибы играют в динамике лесных экосистем, процессах деструкции и круговорота биогенных веществ, в почвообразовании и др. (Christensen 1989; Работнов 1993),

можно ожидать, что их распространение мелкими млекопитающими будет значимо для всего биогеоценоза. Однако, несмотря на очевидную привлекательность мелких млекопитающих как фактора распространения микромицетов, до сих пор существовали лишь единичные работы, в которой было показано, что с шерсти выделяются сапротрофные виды (Hubalek et al., 1979).

Изучение распространения спор микромицетов мелкими млекопитающими может существенно расширить наши представления о роли этих животных в природных экосистемах и дать представление о значимой биоценотической связи.

**Цели и задачи исследования.** Целью нашей работы было изучение особенностей распространения микромицетов на шерсти мелких млекопитающих.

Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи:

1. оценить особенности мелких млекопитающих как распространителей микромицетов;
2. выявить виды микромицетов, распространяемых на шерсти мелких млекопитающих;
3. изучить особенности распространения спор микромицетов разными видами мелких млекопитающих;
4. исследовать пространственно-временную динамику состава спор микромицетов, выделяемых с шерсти мелких млекопитающих;
5. оценить влияние распространения микроорганизмов мелкими млекопитающими на динамику деструкции опада.

**Научная новизна работы.** Впервые изучены сравнительные характеристики видового состава микромицетов на шерсти мелких млекопитающих и в лесной подстилке. Изучена специфика состава спор микроскопических грибов, на шерсти разных видов мелких млекопитающих. Показана потенциальная возможность переноса спор микромицетов мелкими млекопитающими на значительные расстояния. Проанализированы способы прикрепления спор к шерсти и морфологические особенности микромицетов, способствующие попаданию спор на шерсть зверьков. Проанализированы экологические группы микромицетов, распространяемых на шерсти и показано, что такое распространение значимо ускоряет разложение опада.

**Практическое значение работы.** Разработана методика выделения микромицетов с шерсти мелких млекопитающих, позволившая выявить виды не обнаруживаемые в подстилке. Это позволяет более полно и в короткие сроки оценить разнообразие микромицетов исследуемых территорий. Выделенные редкие и практически значимые штаммы переданы во Всесоюзную Коллекцию Микроорганизмов при Институте Биохимии и Физиологии Микроорганизмов РАН (ИБФМ РАН) и в коллекцию Государственного Научного Центра Прикладной Микробиологии и Биотехнологии (ФГУН ГНЦ ПМБ). Показан перенос на шерсти мелких млекопитающих ряда фитопатогенных грибов. Полученные результаты используются в лекционных курсах по популяционной экологии.

**Апробация работы и публикации.** Результаты исследования представлены в виде устных и стендовых докладов на II Международном коллоквиуме по биологии Насекомоядных (International Colloquium on the Biology of the Soricidae II, Powdermill Biological Station of the Carnegie Museum of natural History, USA, 2002), VII Совещании Международного Комитета по цитогенетике *Sorex araneus* (ISACC) (С.-Петербург, 2005), Труды международной конференции «Грибы в природных и антропогенных экосистемах», посвященной 100-летию начала работы профессора А.С. Бондарцева (С.-Петербург, 2005), VI международной конференции «Проблемы лесной фитопатологии и микологии» (Петрозаводск, 2005), Международной конференции «Грибы и водоросли в биоценозах» (Москва, 2006), III Всероссийской научной конференции по биологии насекомоядных млекопитающих (Новосибирск, 2007), а так же на межлабораторных коллоквиумах и семинарах лаборатории популяционной экологии ИПЭЭ РАН.

По материалам диссертации опубликовано 10 работ, из них 3 статьи в изданиях поименованных в списке ВАК.

**Структура и объем работы.** Содержание работы изложено на 176 стр. печатного текста. Работа состоит из введения, 8 глав, заключения, выводов, списка цитируемой литературы, включающего 173 названия, в том числе 87 на иностранных языках и приложения. Диссертация иллюстрирована 24 рисунками, 22 таблицами и 72 фотографиями микромицетов.

## **Благодарности**

Я сердечно благодарю своих руководителей доктора биологических наук, Николая Александровича Щипанова, под непосредственным руководством которого была выполнена данная работа и доктора биологических наук профессора Ирину Ивановну Сидорову, за поддержку и консультации. Выражаю благодарность Калинину А.А., Демидовой Т.Б., Олейниченко В.Ю., Купцову А.В., и другим сотрудникам, и аспирантам лаборатории популяционной экологии, оказавших мне неоценимую помощь в сборе материала. Особую благодарность хочется выразить сотруднику кафедры микологии и альгологии, Московского Государственного Университета кандидату биологических наук Александровой Алине Витальевне, которая выделяла и определяла микромицеты. Без этой части выполнение работы было бы невозможно.

Работа поддержана грантами РФФИ 07-04-00781, 08-04-00553 и программой «Биоразнообразии и динамика генофондов, п. 3»

## **Содержание работы**

### **Глава 1. ОСОБЕННОСТИ ОРГАНИЗАЦИИ И ФУНКЦИОНИРОВАНИЯ ПРИЗЕМНОГО ЯРУСА В ЛЕСНЫХ БИОЦЕНОЗАХ. ВЗАИМОСВЯЗИ ГРИБОВ И ЖИВОТНЫХ (ОБЗОР ЛИТЕРАТУРЫ)**

В главе рассмотрено прямое влияние мелких млекопитающих на среду своего обитания, важность скорости деструкции опада и роль грибов в этих процессах, описаны способы распространения спор микромицетов. Рассматриваются связи грибов и животных, в том числе известные сведения о распространении спор грибов животными.

### **Глава 2. МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ**

В основу работы положен материал, собранный в ходе мониторинга популяций мелких млекопитающих, на базе полевого стационара, на юго-западе Тверской области в 1995 – 2007 годах. Методика предполагает наблюдение на трансектах с помощью мечения и повторных отловов (Щипанов и др., 2000). Трансекты располагались во всех основных типах местообитаний, причем ряд

однотипных местообитаний был удален друг от друга (рис. 1). В качестве учетной единицы выбрана линия из 50 ловушек, длиной 350 м. Помимо этого, при анализе сообществ мелких млекопитающих использованы данные учетов в давилки и конуса.

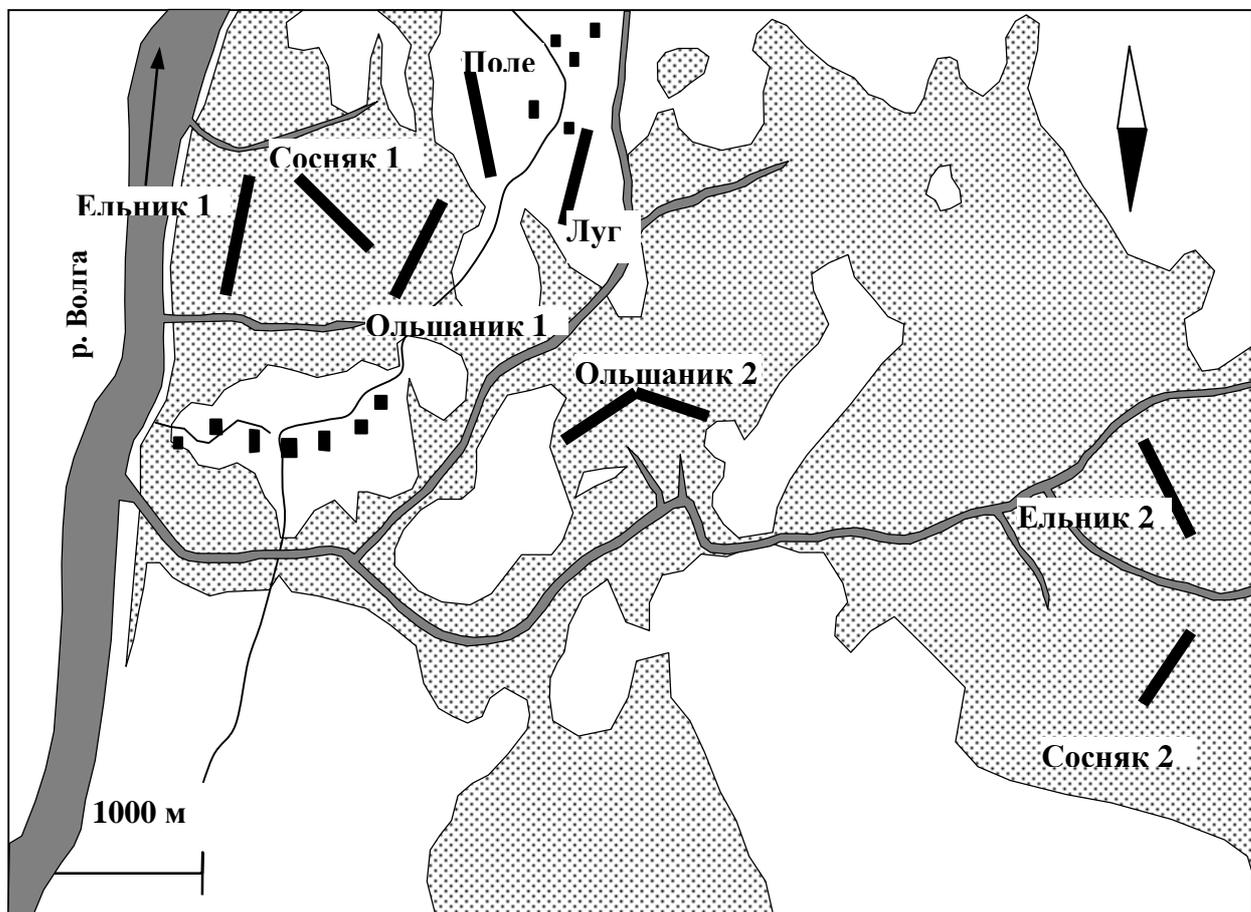


Рис. 1. Расположение учетных линий на месте проведения работ.

Пробы шерсти брали у зверьков пойманных в чистые ловушки, на местах проведения мониторинга. Зверька вытряхивали в полиэтиленовый пакет, протертыми спиртом ножницами срезали пробы шерсти со спины и брюха и образец помещали в стерильную микропробирку. Дальнейшую обработку проводили на кафедре микологии и альгологии МГУ методом посева на твердые среды. Использовали сусло-агар и среду Чапека. Проба шерсти, весом около 1 мг равномерно распределялась по поверхности среды. После подсчета выросших колоний, микромицеты выделяли в чистую культуру для дальнейшей идентификации.

Выделение микромицетов из подстилки было выполнено стандартным микологическим методом посева на твердые питательные среды из серийных разведений (Методы..., 1991; Кураков, 2001). Для изучения особенностей прикрепления диаспор образцы шерсти были исследованы с помощью сканирующего электронного микроскопа (СЭМ).

Всего получены данные по пространственному и биотопическому распределению 18 видов мелких млекопитающих, из которых 4774 особей пойманы в живоловки, 253 особи - в давилки и 1141 особь - в конуса. Собрано и обработано 603 образца шерсти, из которых выращено 18163 колонии, 204 образца подстилки – 17035 колоний, с помощью сканирующего электронного микроскопа получено и проанализировано 80 снимков 20-ти образцов шерсти.

Оценку разнообразия проводили с использованием индексов Шеннона: разнообразия (H) и выравненности (E). Сходство видового состава микромицетов оценивали используя качественный ( $C_S$ ) и количественный ( $C_N$ ) коэффициенты Серенсена. Степень доминирования видов в сообществе оценивали с помощью индекса Симпсона (Мэгарран, 1992). Различие в составе микромицетов в образцах оценивали с помощью метода многомерного шкалирования.

Поскольку, проведенные оценки численности микромицетов не являются абсолютными, а отражают относительное обилие видов, мы воспользовались сравнением рангов. Наиболее удобным для такого сравнения оказался ранговый коэффициент Спирмана ( $R_s$ ). Для статистического анализа использована программа «Statistica»

### **Глава 3. РАЗНООБРАЗИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ ИССЛЕДУЕМОЙ ТЕРРИТОРИИ**

Всего за время учетов на исследуемой территории было отмечено 18 видов: *Talpa europaea*, *Sorex araneus*, *Sorex caecutiens*, *Sorex minutus*, *Sorex isodon*, *Neomys fodiens*, *Crocidura suaveolens*, *Arvicola terrestris*, *Microtus agrestis*, *Microtus arvalis*, *Microtus oeconomus*, *Clethrionomys glareolus*, *Apodemus flavicollis*, *Apodemus uralensis*, *Apodemus agrarius*, *Micromys minutus*, *Sicista betulina*, *Mustela nivalis*, из которых крот (*T. europaea*) и ласка (*M. nivalis*) не вошли в анализ разнообразия, так как мы не использовали специфические для этих видов методы отлова.

Хорошо известно, что оценка разнообразия мелких млекопитающих зависит от способа взятия выборки: распределение видов по результатам учета давилками и конусами значительно различны (табл. 1). Вместе с тем, данные, полученные при мечении живоловками, дают удовлетворительное совпадение с данными давилочных и конусных учетов, однако имеют то преимущество, что позволяют наблюдать динамику сообщества с минимальным воздействием. Это явилось основанием для того, чтобы избрать методику мечения как основную при сборе материала для характеристики сообществ мелких млекопитающих.

Таблица 1. Ранговый коэффициент совпадения ( $R_s$ ) частот обнаружения мелких млекопитающих при отлове разными способами (\*  $p < 0.05$ ; \*\*  $p < 0.001$ ).

		Давилки	Конуса	Давилки и конуса	
				Среднее	Нормированно на дистанцию
Живоловки	Особи	0,56**	0,70**	0,79**	0,80**
	Ловы на 100 л/с	0,54*	0,67**	0,77**	0,78**
Давилки			0,26	0,46	0,56*

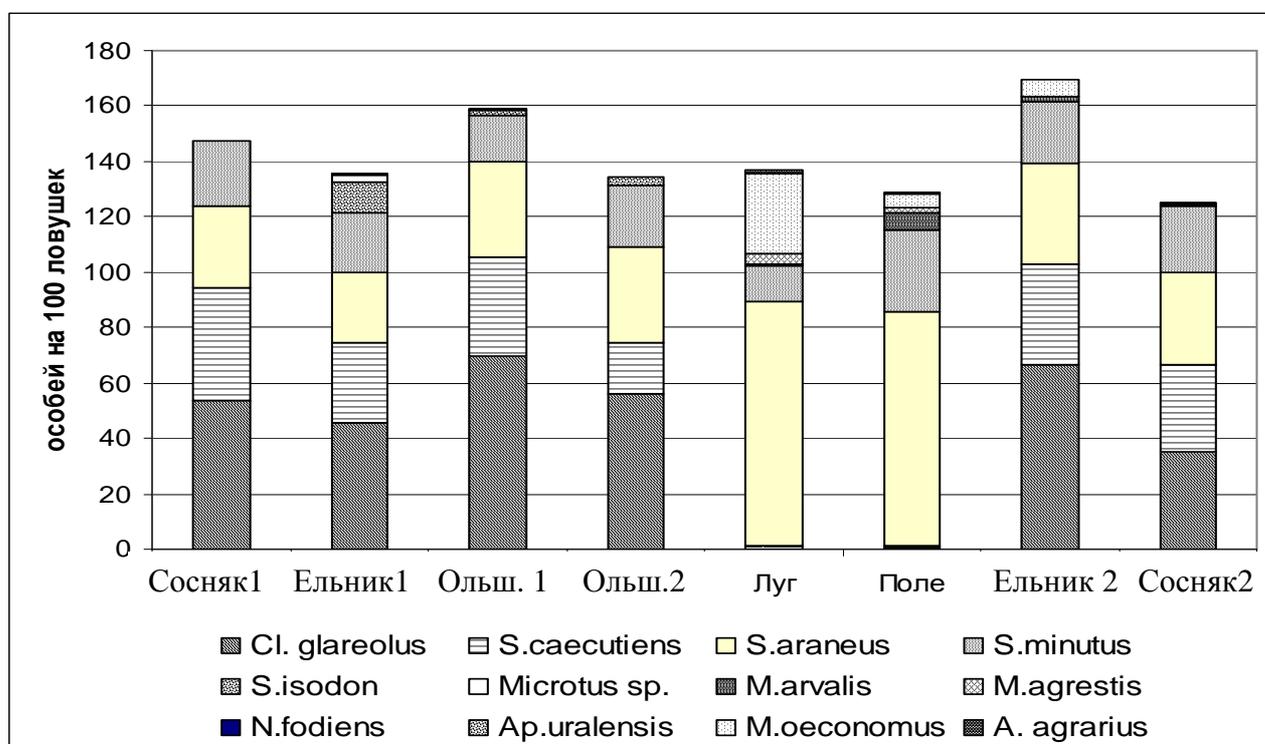


Рис. 2. Относительное обилие мелких млекопитающих (улов за две недели) в августе в разных местообитаниях. Средние многолетние значения за 1995-2006 г.

Суммарное обилие всех видов мелких млекопитающих в рассмотренных местообитаниях сходно (рис. 2). Таким образом, практически все пространство леса постоянно посещается зверьками. Распределение разных видов мелких млекопитающих в рассмотренных местообитаниях неравномерно: рыжая полевка (*Cl. glareolus*) и средняя бурозубка доминируют в лесу, причем рыжая полевка эвритопна в лесных биоценозах, а средняя бурозубка (*S. caecutiens*) концентрируется на сфагново - долгомошных участках леса. Обыкновенная (*S. araneus*) и малая (*S. minutus*) бурозубки равномерно представлены во всех местообитаниях, но последняя значительно уступает по численности. Доля в сообществе мелких млекопитающих в целом у обыкновенной и малой бурозубок равна 0.27 и 0.15 соответственно. По индексам и конфигурации разнообразия мелких млекопитающих однотипные местообитания сходны. Наибольшие отклонения обнаружены для местообитаний, на которых длительное время отсутствовал лес: зарастающее березняком поле и луг. Характерное для таких мест изменение населения мелких млекопитающих обнаружено и в ольховом лесу, выросшем на месте бывших сельхозугодий. Из рассмотренных видов рыжая полевка, обыкновенная, средняя и малая бурозубки составляли вместе более 90% обилия. На основании полученных данных было решено сконцентрировать внимание на этих четырех наиболее многочисленных видах.

#### **Глава 4. МИКРОМИЦЕТЫ ВЫДЕЛЯЕМЫЕ ИЗ ПОЧВЫ И С ШЕРСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ**

Всего в процессе исследования было выделено 205 видов микроскопических грибов. Из них в лесной подстилке обнаружены 118 видов, а на шерсти изучаемых зверьков – 167, из которых 80 видов (39% от общего числа видов) – общие для подстилки и шерсти, 87 видов (42%) микромицетов были обнаружены только на шерсти, и 38 видов (19%) отмечены только в подстилке (рис. 3).

Состав микромицетов в почве достоверно отличался от состава спор на шерсти, как в целом, так и для каждого из рассмотренных видов. Для почвы и шерсти в целом ранговый коэффициент Спирмана  $R_s=0,02$  ( $p<0,05$ ); для шерсти рыжей полевки  $R_s=0,10$ , для шерсти обыкновенной  $R_s=0,12$ , для шерсти средней и

малой бурозубок  $R_s=0,06$ , то есть практически отсутствует совпадение встречаемости обильных видов микромицетов.

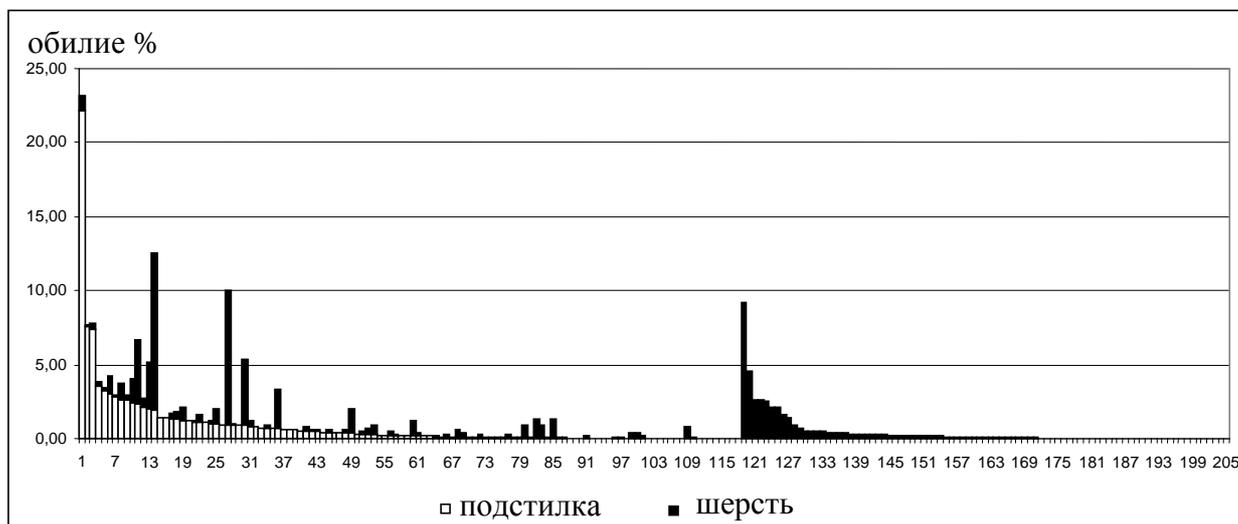


Рис. 3. Встречаемость различных видов микромицетов в лесной подстилке и на шерсти (цифры по оси абсцисс – номера видов в списке).

Практически все виды, отмеченные в подстилке с высокой частотой встречаемости, были выделены и с шерсти. На шерсти зверьков не отмечены в основном виды из группы редких и случайных, которые могли находиться в в покое, а не в активно развивающемся состоянии. Группу видов, обнаруженных на шерсти и не выявленных в собранных образцах подстилки, можно разделить на две части: виды, развивающиеся в местах связанных с жизнедеятельностью мелких млекопитающих (кератинофильные виды – *Arachniotus aurantiacus* (Kamyschko) von Arx, *Acremonium atrogriseum* (Panassenko) W. Gams, *Pithoascus schumacheri* (E.C. Hansen) Arx, *Muxotrichum setosum* (Eidam) Orr et Plunkett, *Petriella setifera* (A. Schmidt) Curzi; копрофильные виды – *Mucor plasmaticus* van Tieghem, *Penicillium coprophillum* (Berkeley et M.A.Curtis) Seifert et Samson) и виды, обитающие в местах посещаемых зверьками, но не стандартных для отбора образцов (норы, дупла и т.д.).

Вторая группа включает очень много интересных видов, крайне редко выделяемых обычными методами это, например, микофильные виды (*Cladobotryum varium* Nees: Fries, *Sporotrichum fungorum* de Hoog et G.A. de Vries),

анаморфные грибы, участвующие в разложении древесины (*Bactrodesmium betulicola* M.B. Ellis, *Chromelosporium fulvum* (Link) Lloyd, Hennebert et Korf, *Cladosporium macrocarpum* Preuss, *Rhinocladiella atrovirens* Nannfeldt, *Septonema pseudobinum* Holubová-Jechová), а также стерильные мицелии нескольких типов с пряжками, возможно принадлежащие дереворазрушающим базидиомицетам, и *Spiniger meineckellus* (A.J. Olson) Stalpers, который является анаморфой опасного паразита хвойных деревьев – корневой губки *Heterobasidion annosum* (Fr.) Bref.. Таким образом, мелкие млекопитающие, перемещаясь между больными и здоровыми деревьями, могут вносить существенный вклад в распространение дереворазрушающих и патогенных грибов в лесу.

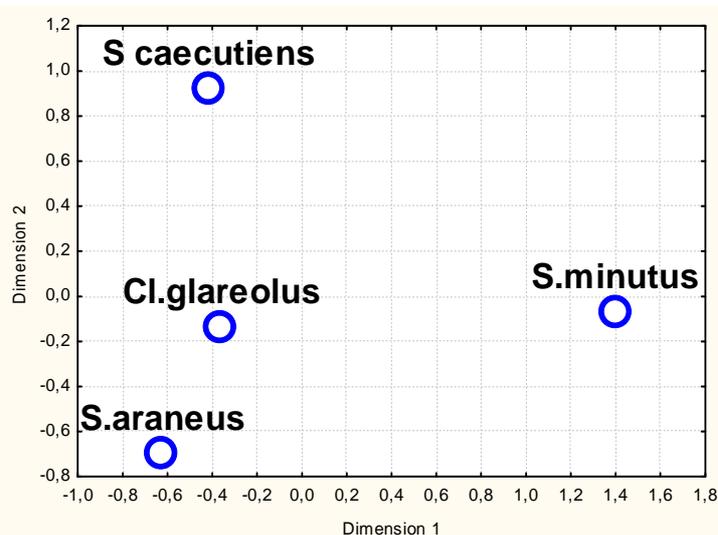


Рис. 4. Различия в видовом составе микромицетов на шерсти различных видов мелких млекопитающих.

По составу распространяемых на шерсти спор все виды мелких млекопитающих различались между собой (рис. 4). Наиболее велики различия между буроzubками, а различия каждого из видов буроzubок с рыжей полевкой меньше. Уровень различий, выраженный показателем  $1-R_s$  у рыжей полевки составил 0.37 с обыкновенной, 0.32 со средней и 0.38 с малой буроzubками. Этот же

показатель с обыкновенной и средней составлял 0,41, а с малой буроzubкой 0,43. У средней и малой буроzubок  $1-R_s=0.43$ .

Это хорошо согласуется с представлениями о распределении активности зверьков в изученном пространстве. Рыжая полевка создает и поддерживает норовую сеть (Быков, 2005), которой пользуются все обитающие в лесу виды. Однако, особенности кормодобывания землероек различны: обыкновенная буроzubка охотится в подстилке, где добывает средних по размеру беспозвоночных и земляных червей в верхнем слое почвы; средняя буроzubка питается меньшими по размеру жертвами, находя их в толще мохового покрова: во время охоты она сканирует толщу мха; малая – перемещается по поверхности и ловит мелких

членистоногих (Chirchfield, 1990). В результате, все землеройки в дополнение к спорам микромицетов, растущих в общем с рыжей полевкой пространстве, набирают споры микромицетов из тех мест, где они охотятся.

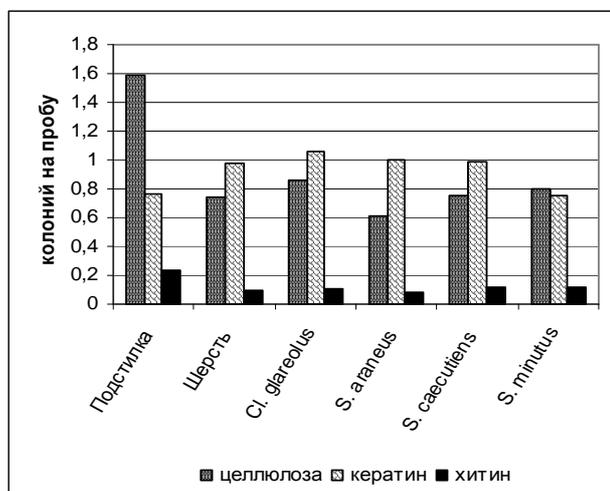


Рис. 5. Трофические группы микромицетов, выделенных из полстилки и с шерсти.

Виды мелких млекопитающих различны не только по разнообразию спор распространяемых ими микромицетов, но, что более важно, по их качественному составу (рис. 5).

На шерсти как в целом, так и для всех рассмотренных видов, обнаружено достоверно меньшее по сравнению с почвой количество микромицетов, способных разлагать целлюлозу и достоверно большее

количество грибов, способных

разлагать кератин ( $\chi^2=386.2$ ,  $p<0.001$ ). По пропорциям микромицетов с разными предпочтениями к субстратам различались достоверно ( $p<0.05$ ): рыжая полевка и обыкновенная ( $\chi^2=6.0$ ) и малая ( $\chi^2=6.6$ ) бурозубки. Высоко достоверно ( $p<0.005$ ) различаются малая и обыкновенная бурозубки ( $\chi^2=10.5$ ), а также средняя и малая бурозубки ( $\chi^2=8.0$ ).

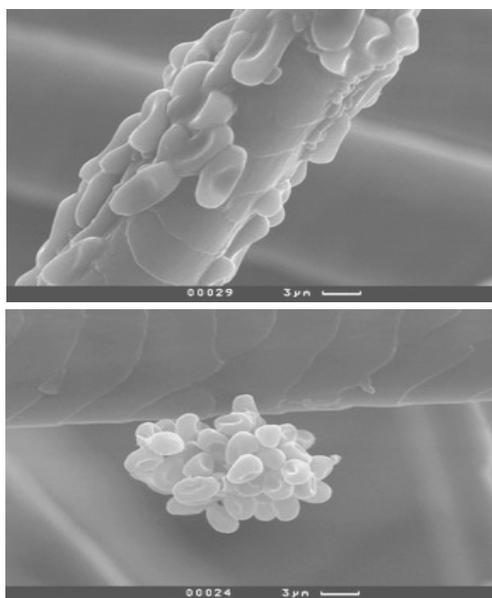


Рис 6. прикрепление спор микромицетов на шерсть

## Глава 5. СПЕЦИФИКА И АДАПТАЦИИ МИКРОМИЦЕТОВ РАСПРОСТРАНЯЕМЫХ НА ШЕРСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ

Споры микромицетов удерживаются на шерсти приклеиваясь к поверхности волоса или зацепившись за нее (рис. 6). При сравнении встречаемости

микроспор с разными типами спор на шерсти и в подстилке выявлено, что на шерсти достоверно преобладают клейкие споры. Сухие и гладкие споры достоверно чаще встречаются в почве. Сухие и шероховатые споры в почве и на шерсти по представленности не различаются (табл. 2).

Таблица 2. Количество колоний (n) и доля микроспор с разными типами строения спор (достоверное преобладание показано жирным шрифтом).

Строение спор	Субстрат				$\chi^2$	p
	почва		шерсть			
	n	доля	n	доля		
Клейкие гладкие	816	0,44	<b>1503</b>	0,53	33,05	0.001
Клейкие шероховатые	167	0,09	<b>553</b>	0,19	92,14	0.001
Сухие гладкие	<b>811</b>	0,44	715	0,25	183,36	0.001
Сухие шероховатые	67	0,04	83	0,03	1,65	0.199
Всего	1861	1,00	2854	1,00		

Попадание спор на шерсть может быть более или менее успешным в зависимости от строения конидиеносцев. На шерсти достоверно преобладают споры микроспор с микронематным и коремидальным типами (рис. 7).

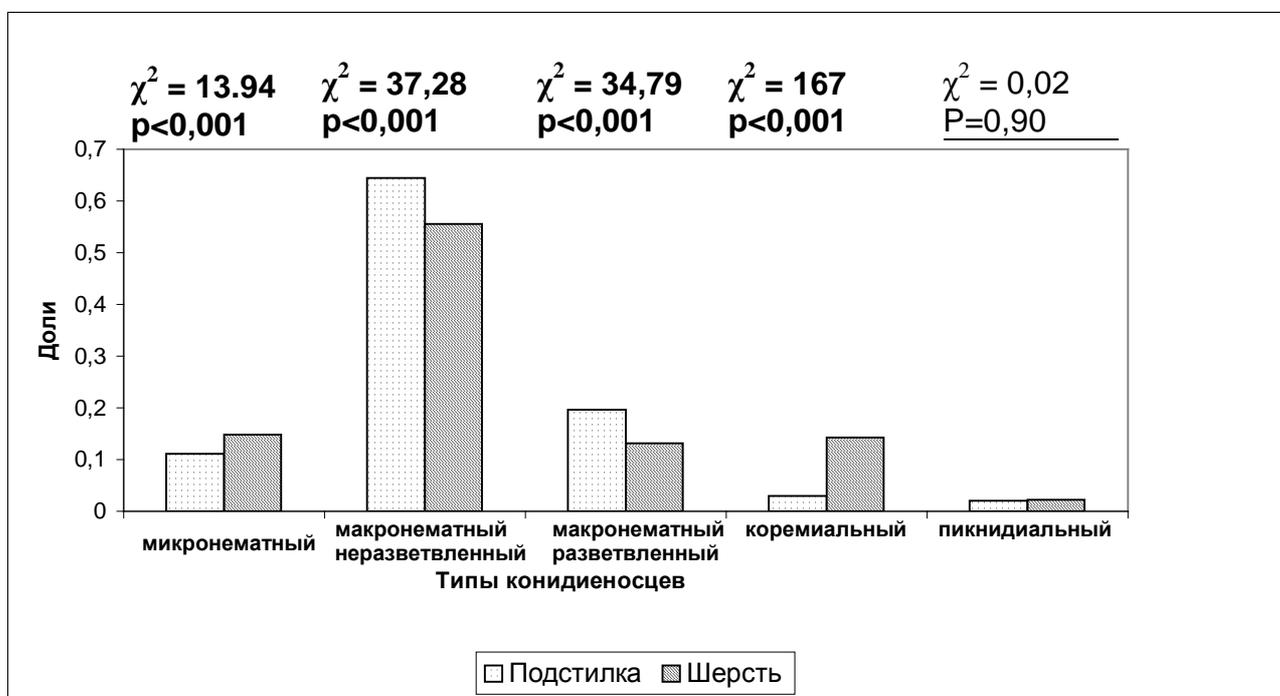


Рис. 7. Представленность (доли от обилия) микроспор с различным строением конидиеносцев, выделенные из подстилки и с шерсти.

Все это позволяет говорить о наличии адаптаций, облегчающих попадание спор на шерсть и приклеивание к шерсти мелких млекопитающих.

## Глава 6. МИКРОМИЦЕТЫ НА ШЕРСТИ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ. ПРОСТРАНСТВЕННО-ВРЕМЕННАЯ СПЕЦИФИКА

Распространение (форезия) спор предполагает перенос их с одного места на другое, то есть время пребывания спор на шерсти должно быть ограничено. В случае с микромицетами это может проявляться как смена состава спор с течением времени. Изучение сезонной динамики позволило выявить достоверное ( $p < 0,05$ ) обновление состава спор на шерсти изученных видов в течение месяца. При этом в одно время разные виды мелких млекопитающих различались по составу микромицетов между собой меньше, чем один и тот же вид в разное время (рис. 8).

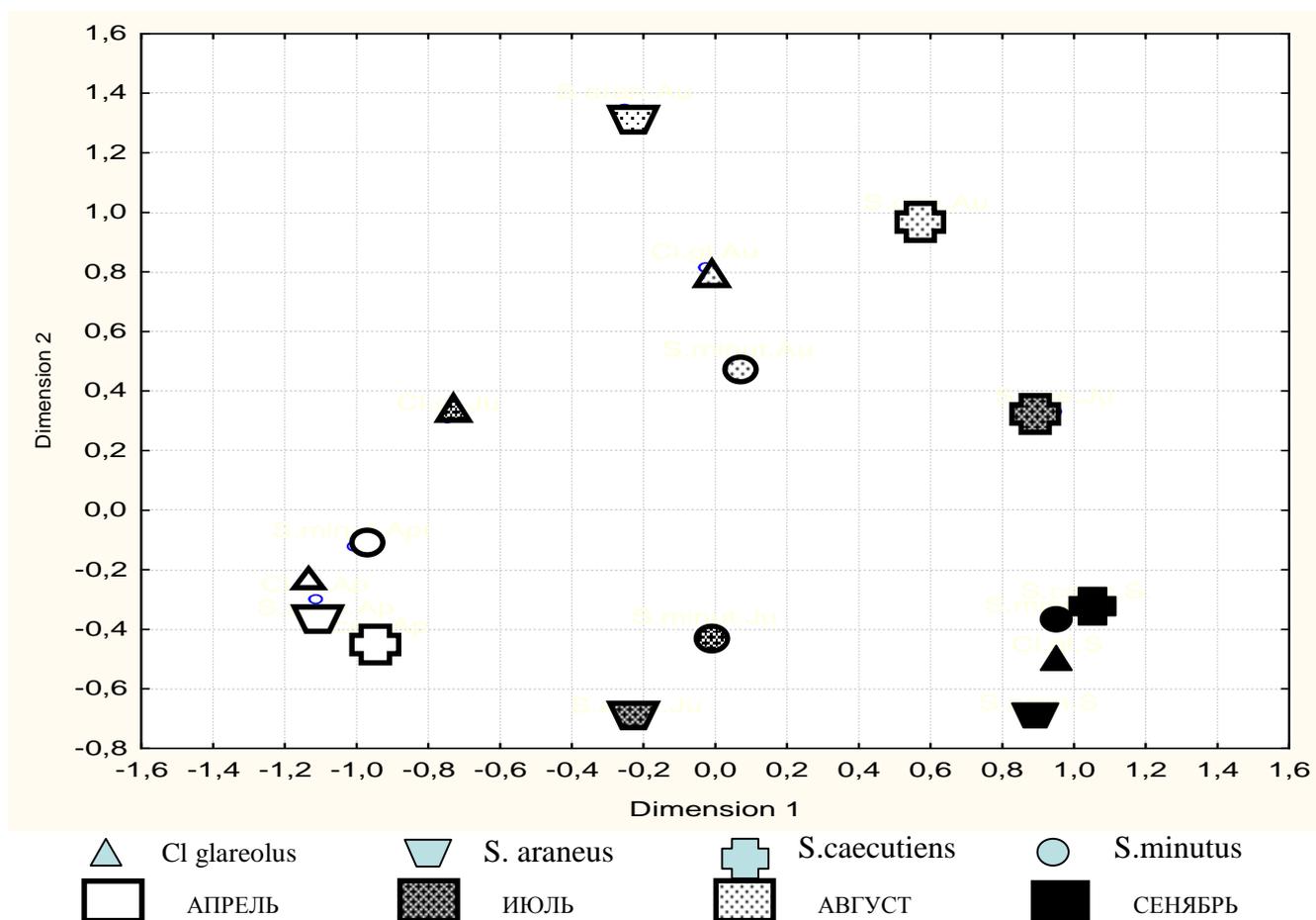


Рис. 8. Сезонное распределение микромицетов на шерсти различных мелких млекопитающих.

С учетом того, что у землероек в течение всего лета линька отсутствует, значимое изменение состава спор может свидетельствовать о том, что зверьки не только собирают их на шерсть, но и теряют в процессе перемещений, то есть переносят споры с одного участка на другой.

Значение различных видов мелких млекопитающих в распространении микромицетов можно оценить с учетом загрязненности шерсти спорами и относительного обилия вида. Загрязненность спорами для рыжей полевки составила в среднем 17,3 колоний/образец, для обыкновенной бурозубки 13,7 колоний/образец, для средней бурозубки 12,7 колоний/образец, и для малой бурозубки 18,9 колоний/образец. Соответственно мы можем оценить значимость видов в различных местообитаниях с учетом их относительного обилия и суммарной поверхности тела (табл. 3).

Таблица 3. Возможный вклад (в долях) различных видов мелких млекопитающих в распространение спор микромицетов с учетом обилия видов и загрязненности шерсти в изученных местообитаниях в долях.

Виды	Сосняк	Ельник	Ольшаник	Луг	Поле
<i>Cl. glareolus</i>	0,61	0,62	0,68	0,00	0,01
<i>S.caecutiens</i>	0,14	0,12	0,10	0,01	0,01
<i>S.araneus</i>	0,15	0,16	0,15	0,89	0,76
<i>S.minutus</i>	0,10	0,11	0,06	0,11	0,22
ВСЕГО	1,00	1,00	1,00	1,00	1,00

Можно ожидать, что распространение спор мелкими млекопитающими скажется на составе микромицетов различных участков леса. Действительно, при сравнении удаленных однотипных местообитаний оказалось, что различия в структуре состава микромицетов, как выделяемых с шерсти, так и встреченных в подстилке, могут превышать различия между разнотипными, но соседствующими местообитаниями. Таким образом, существует положительная корреляция между дистанцией, на которой взяты выборки (независимо от биотопа, в котором их брали) и различием в составе микромицетов. Наиболее подвижным, среди рассмотренных видов мелких млекопитающих, является обыкновенная, а наиболее связанным с определенными местообитаниями средняя бурозубка. При рассмотрении корреляции состава спор с увеличением дистанции между

выборками заметно, что угол наклона линии регрессии у обыкновенной бурозубки больше (рис. 9).

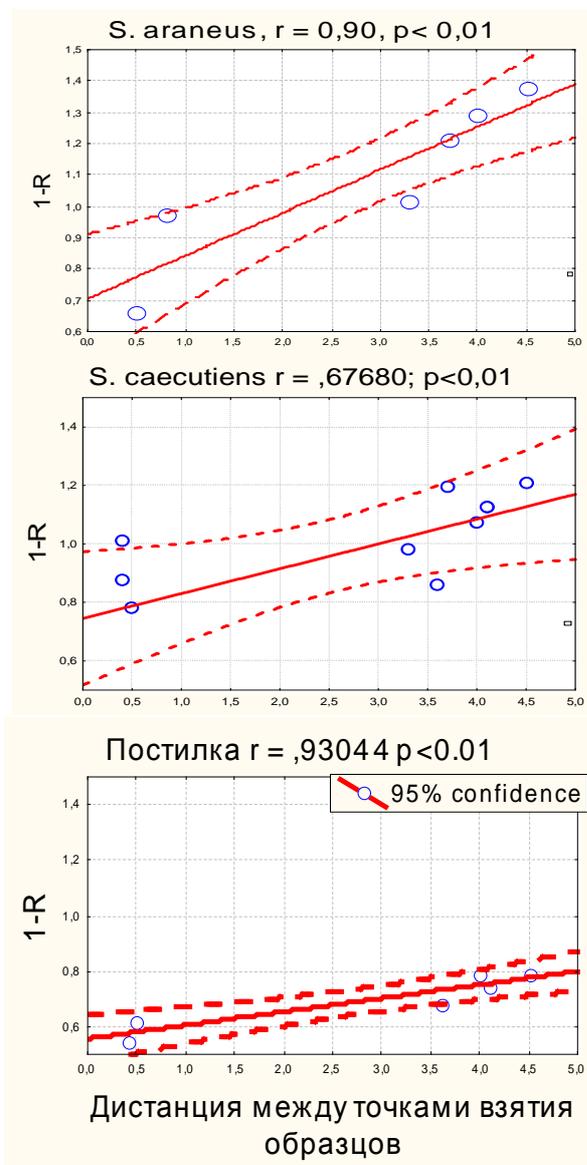


Рис. 9. Корреляция уровня различий состава микромицетов на шерсти и в подстилке с увеличением дистанции между выборками.

Общий наклон линии регрессии в данном случае определяется различием в составе микромицетов однотипных местообитаний (ельников), и мы полагаем, что чем меньшее различие в состав вносит форезия, тем меньше будет угол наклона.

Действительно, минимален этот угол для почвенных выборок, взятых из удаленных местообитаний (см. рис. 9). Таким образом, наши результаты показывают, что локальные сообщества микромицетов формируются с участием заноса видов. Это позволяет предполагать существование, наряду с топической, и форическую составляющую, и ожидать, что локальные сообщества микромицетов формируется, в том числе, и за счет заноса спор из других местообитаний на мелких млекопитающих.

## Глава 7. СМЕНА КОМПЛЕКСА ПОЧВЕННЫХ МИКРОМИЦЕТОВ В ХОДЕ ВОССТАНОВИТЕЛЬНОЙ СУКЦЕССИИ ПРИ ЗАРАСТАНИИ ЗАБРОШЕННЫХ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ УГОДИЙ

Реальным подтверждением возможности распространения микромицетов мелкими млекопитающими может являться занос спор обильных видов в места, где

условия для их развития пессимальны. При сравнении выборок подстилки в ряду луг, зарастающее поле, ельник, было обнаружено, что в ельнике и на лугу существуют различные сообщества микромицетов. Зарастающее поле занимает промежуточное положение. Здесь обнаружено 45 видов, встречаются виды характерные для леса, виды, встречающиеся на лугу и 21 вид не отмеченный более нигде. В поле и в лесу количество видов заметно меньше и составляет соответственно 32 и 36 видов; уникальных видов – 14 и 11 соответственно. Во всех трех местообитаниях было обнаружено 11 общих видов. Сходные различия были выявлены и на шерсти обыкновенных бурозубок. Вместе с тем, доминирующие в почве определенных местообитаний микромицеты были обнаружены только на шерсти в прилегающих местообитаниях (табл. 4).

Таблица 4. Пример распространения микромицетов на шерсти обыкновенной бурозубки.

Вид микромицета	Местообитания					
	Ельник		Зарастающее поле		Луг	
	Почва	Шерсть	Почва	Шерсть	Почва	Шерсть
<i>Penicillium simplicissimum</i>	+	+		+		
<i>Arthriniium phaeospermum</i>		+	+	+		+

## **Глава 8. ВЛИЯНИЕ МЕЛКИХ МЛЕКОПИТАЮЩИХ НА СКОРОСТЬ РАЗЛОЖЕНИЯ ОПАДА**

Распространение микромицетов мелкими млекопитающими может иметь биоценотическое значение в том случае, если распространяемые виды влияют на круговорот вещества и энергии в рассматриваемом сообществе. В нашем случае такое влияние может проявляться в ускорении разложения подстилки. Для выяснения этого вопроса мы провели эксперименты по разложению подстилки и целлюлозы.

Разложение подстилки изучали в полевом эксперименте. Вдоль линии живоловок в ельнике 1, у каждой десятой ловушки были вкопаны пары перфорированных пластиковых ведер. Размер перфораций был достаточен для свободного проникновения влаги и почвенной мезофауны. В ведра был помещен собранный осенью с тента и высушенный лиственной опад смешанного леса,

навеской 100 г. Ведра были плотно закрыты перфорированными крышками. В одно ведро в каждой паре в течение двухнедельной учетной сессии были по пять раз выпущены пойманные в пределах своего участка обитания представители

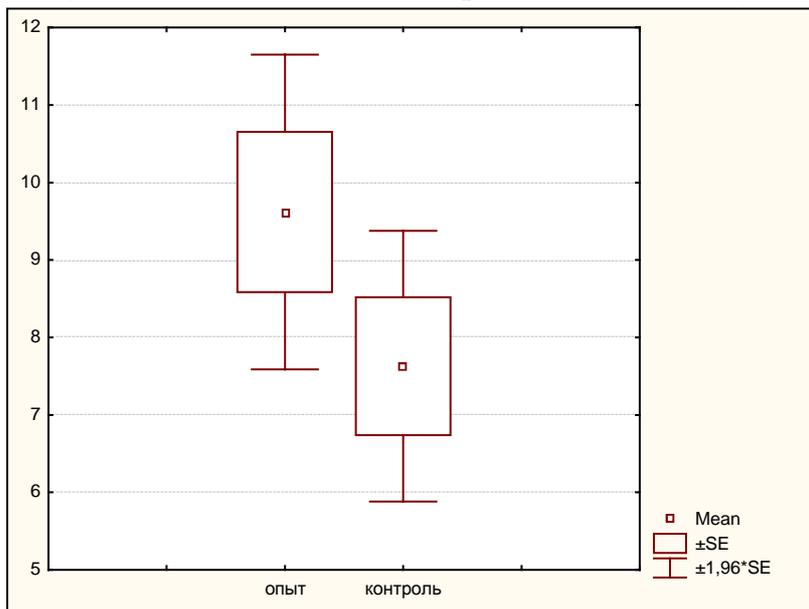


Рис. 10. увеличение потери веса опада в присутствии мелкими млекопитающими.

После окончания учета ведра были перемещены во влажное помещение и экспонированы в течение месяца в интервале температур 10-15<sup>0</sup>С. Убыль подстилки оценивали при попарном сравнении изменения веса воздушно-сухих образцов в интактных и контаминированных мелкими млекопитающими ведрах до и после эксперимента. Средняя потеря веса в интактных ведрах составила 8.2±3.8 г,

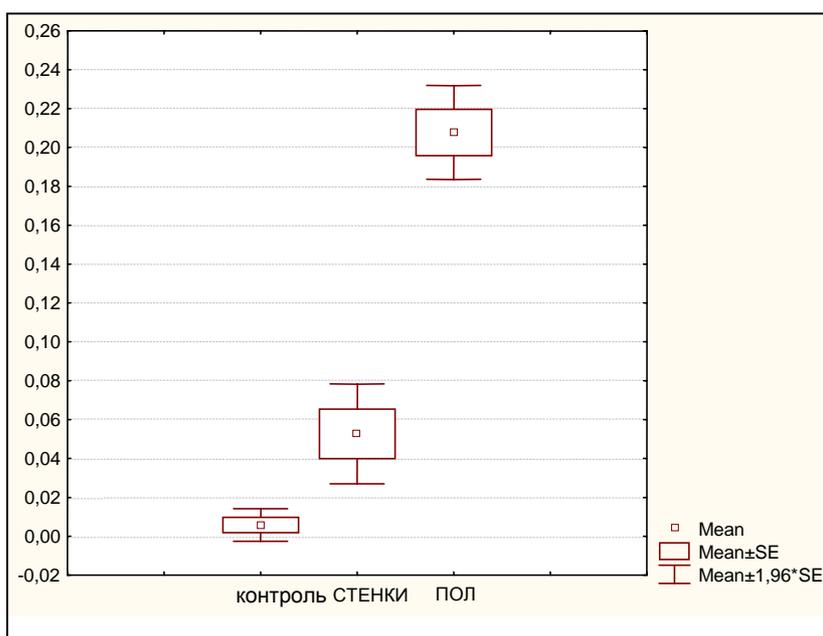


Рис. 11. Потеря веса образца бумаги в долях.

*Cl. glareous*, *S. araneus*, *S. caecutiens* и *S. minutus*. Время экспозиции после выпуска 30-45 минут. Второе ведро из каждой пары оставалось интактным. Наблюдения проводили в 2003 и 2005 гг, на фоне средней численности мелких млекопитающих. Всего было выставлено 38 ведер (19 опыт и 19 контроль).

в контаминированных 10.2±4.5. Различия в скорости разложения подстилки были оценены при попарном сравнении выборок по t критерию Стьюдента. (рис 10)

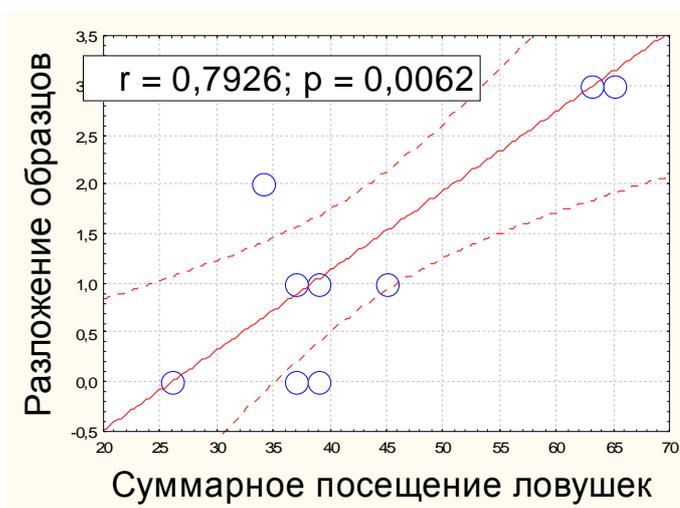
Показано достоверное (p<0.03) увеличение скорости разложения опада в

присутствии мелких млекопитающих:  $t=2.40$ ,  $df= 18$ .

Наблюдаемое увеличение скорости разложения в присутствии мелких млекопитающих могло являться результатом комплекса воздействий: перемешивания субстрата и внесения с мочой и калом дополнительной органики, стимулирующей рост микроорганизмов. Для более корректной проверки значимости распространения спор в 2005 г. был проведен эксперимент с разложением целлюлозы. В качестве тестового образца использовали туалетную бумагу из одного рулона. После учетной сессии, во время которой ловушки 878 раз посетили рыжие полевки, обыкновенные, малые и средние бурозубки, кусочками бумаги были протерты стенки и пол ловушек. Образцы были объединены в выборку для каждого последовательных 10 номеров. Контроль был получен при экспонировании образцов в чистых ловушках в течение суток. Образцы были высушены и дальнейшее исследование проводили в лаборатории. Увлажненные образцы помещали в чашки Петри и экспонировали в течение 30 дней. Оказалось, что разложение достоверно быстрее произошло после контаминации образцов (рис. 11).

Наиболее велика скорость разложения образцов при загрязнении с пола ловушек, где присутствуют кал и моча зверьков. Однако и бумага, которой протерли стенки ловушек, где кал и моча отсутствовали, также разлагалась достоверно быстрее. В этом случае увеличение скорости разложения могло определяться лишь внесением спор микромицетов.

Можно предположить, что вероятность контаминации стенок



жизнеспособными спорами пропорциональна посещаемости ловушки мелкими млекопитающими. Оказалось, что со всеми видами зверьков выявляется слабая положительная, но недостоверная корреляция числа посещений и разложения

тестовых образцов: у обыкновенной бурозубки  $r=0.5$ , у средней и малой бурозубок  $r=0.32$  и  $r=0.30$  соответственно, у рыжей полевки  $r=0.37$ . Однако, если рассматривать корреляцию с общим числом посещений (рис. 12) всеми видами она оказывается высокой и достоверной. Полученный результат подтверждает количественную зависимость вероятности распространения микромицетов на шерсти от численности и активности мелких млекопитающих.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Мелкие млекопитающие наиболее обильная и подвижная группа животных в приземном ярусе лесных биогеоценозов. Можно ожидать, что благодаря их роли массового распространителя спор и механического и химического воздействия на лесную подстилку, скорость разложения лесного опада может существенно увеличиваться. Такое предположение было высказано Х. Дикманом (Dickman, 1999) на основании его данных о том, что разложение листового опада на островах, где присутствовали домовые мыши, происходило значительно быстрее, чем на островах где домовые мыши отсутствовали. Предположительно увеличение скорости разложения было связано, в том числе и с заносом спор микроорганизмов. Однако до настоящего времени это оставалось лишь предположением. Наши эксперименты показывают, что такое предположение достаточно обоснованно.

Форезия микромицетов мелкими млекопитающими вкупе с другими особенностями этих животных может оказаться важным аспектом функционирования экосистем. Грибы известны как один из мощных факторов, поддерживающих круговорот веществ в экосистеме, определяющих особенности и самостоятельность растительных сообществ (Дьяков, 2003). С другой стороны показано, что мелкие млекопитающие создают специфический лесной ярус – норовую сеть (Быков, 2005). По влажности, температурному режиму, наличию субстрата и дополнительных питательных веществ (в частности азота и микроэлементов, попадающих сюда вместе с выделениями зверьков) условия в этом ярусе благоприятны для развития микромицетов.

Форезия микромицетов связана с рядом особенностей их строения. С наибольшей вероятностью на шерсть попадают клейкие споры. Попаданию спор на

мелких млекопитающих способствуют и особенности строения конидиеносцев. Наиболее вероятен форезис спор микромицетов с коремимальным строением конидиогенного аппарата. Вместе с тем, не обязательно, что виды, формирующие коремии, специализированы к распространению именно на шерсти мелких млекопитающих. Известно, что коремии являются специфическим приспособлением, облегчающим приклеивание спор к покровам различных насекомых. Наши данные показывают, что формирование крупных, сложно устроенных, вынесенные за пределы колонии конидиеносцев способствует распространению спор и мелкими млекопитающими.

Мы выявили различие состава микроскопических грибов, выделяемых из почвы и с шерсти мелких млекопитающих. Чем может быть вызвано такое различие? Из почвенных образцов выделяются все споры, в том числе и те, которые находятся в состоянии покоя. Мелкие млекопитающие, перемещаясь в ходах и толще подстилки, активно собирают споры с активно развивающихся в данное время колоний. Наш подход позволяет исследовать процессы, проходящие в активном сообществе микроскопических грибов, такие как смена трофических групп в течение года, сезонность активности определенных видов и групп. Кроме того, с шерсти легче выделяется ряд редких видов микроскопических грибов. Таким образом, исследования состава микромицетов со шкурок мелких млекопитающих дает возможность более точно выявлять разнообразие микромицетов соответствующего региона, в частности, виды, редко выявляемые стандартными методами. Споры, попавшие на шерсть, держатся ограниченное время. Значимое обновление состава обнаруживается уже через месяц. Уже в апреле, когда снежный покров еще сохраняется, на шерсти обнаруживаются споры микромицетов. Это позволяет предполагать, что в норовой сети, условия для роста колоний существуют круглогодично. Таким образом, период активного функционирования микромицетов в экосистеме может быть значительно расширен благодаря специфической деятельности мелких млекопитающих. Кроме того, отмечены закономерные, сезонные изменения состава микроскопических грибов.

Если предположить, что зверьки перемещаются в одном и том же пространстве, то они имеют одинаковую вероятность контаминировать шерсть спорами одних и тех же видов микромицетов в сходной пропорции. Можно

ожидать высокую корреляцию между составом микромицетов, выделенных с шерсти разных видов. В случае отличий в составе часто встречаемых и наиболее обильных видов микромицетов мы можем предполагать различия и в использовании млекопитающими микроместообитаний. Наш анализ показал различия в составе диаспор переносимых на шерсти разных видов мелких млекопитающих, обитающих в одном местообитании. Таким образом, можно заключить, что, не смотря на то, что изученные виды обитают на одной территории, они посещают различные части пространства. Это предположение хорошо согласуется с известными различиями в поведении изучаемых видов.

Функциональное значение распространения спор микромицетов, таким образом, в значительной степени связано с подвижностью мелких млекопитающих. Если следовать предположению, что перемещения внутри популяционного пространства более вероятны, чем перемещения особей между соседними популяциями (Щипанов, 2003), можно ожидать, что различия в видовом составе микромицетов в подстилке будут определяться не только спецификой самого местообитания но и структурой его окружения. Нами рассмотрены два типа условно-коренных лесов верхневолжского региона: сосняки и ельники, удаленные один от другого на расстояние нескольких километров. И по структуре местообитаний, и по структуре сообществ мелких млекопитающих, населяющих эти местообитания, леса не различаются. Тем не менее, обнаружены различия в видовом составе микромицетов, которые увеличиваются с дистанцией между выборками. Корреляция уровня различий разнообразия микромицетов и дистанции между взятыми выборками обнаружена и для шерсти. Это позволяет предполагать, что такие различия возникают за счет заноса спор из прилегающих местообитаний на шерсти мелких млекопитающих.

Значимость процессов распространения микромицетов может быть продемонстрирована при изучении грибных сообществ в ходе демулационных сукцессий. Среди рассмотренных видов два являются эвритопными, это обыкновенная и малая бурозубки. Оба эти вида встречены во всех местообитаниях, где проводили наблюдение. При этом численность обыкновенной бурозубки наиболее высока и позволяет относительно легко получить достаточно объемную выборку, пригодную для статистического анализа. При анализе распространяемых

на шерсти обыкновенной бурозубки диаспор было выявлено, что доминирующий вид микромицетов почвы ельника переносится в луговые сообщества. Вместе с тем, поскольку условия среды не позволяют этому виду микромицетов успешно развиваться, он не выделяется из почвенных образцов. На наш взгляд, полученные данные свидетельствуют о том, что в местообитания, которые представляют ранние сукцессионные стадии, существует постоянный принос диаспор микромицетов из коренных типов сообщества.

В заключение хотелось бы обратить внимание на некоторые перспективы дальнейших исследований. Интересны географические особенности переноса диаспор микромицетов, детальное исследование особенностей использования пространства и микроместообитаний видами сообщества мелких млекопитающих, годовую динамику активно растущих микромицетов, влияние переноса спор на динамику растительных сообществ.

## **ВЫВОДЫ**

1. Наибольшую численность на исследуемой территории имеют 4 вида мелких млекопитающих - это рыжая полевка, обыкновенная, средняя и малая бурозубки, их численность составляет более 90 % от общей численности, что определяет их ведущую роль в распространении спор.

2. Рыжая полевка, обыкновенная и средняя бурозубка имеют наибольшее значение для распространения спор в лесных местообитаниях, а обыкновенная и малая бурозубки – между различными местообитаниями.

3. Состав спор микромицетов на шерсти и в подстилке различается: из 205 выделенных видов микромицетов, 39 % – были общими для подстилки и шерсти, и 42 % – видов выделены исключительно с шерсти.

4. На шерсти млекопитающих (по сравнению с подстилкой) преобладают споры микромицетов, имеющих клейкую оболочку и микромицетов, формирующих поднятые над субстратом коремии.

5. Различия в составе и обилии спор на шерсти отражают различия в использовании микроместообитаний разными видами мелких млекопитающих.

6. Состав спор, выделенных с шерсти, меняется в течение сезона в зависимости от видового состава активно развивающихся в данный момент микроскопических грибов. Значимое обновление состава спор на шерсти происходит за месяц.

7. Состав микромицетов в данном местообитании определяется топической (особенностями биотопа) и форической (переносом спор) составляющими. Значимый вклад в флору вносят мелкие млекопитающие.

8. Мелкие млекопитающие способствуют разложению лесной подстилки, в том числе и за счет распространения спор.

## СПИСОК РАБОТ ОПУБЛИКОВАННЫХ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. *Щипанов А.Н., Александров Д.Ю., Александрова А.В.* 2003. Мелкие млекопитающие – распространители спор микромицетов // **Доклады академии наук. Т. 390, № 1. С. 136-141.**

2. *Александрова А.В., Александров Д.Ю., Щипанов Н.А.* 2005. Распространение спор микромицетов в лесных сообществах мелкими млекопитающими // Грибы в природных и антропогенных экосистемах. Труды международной конференции, посвященной 100-летию начала работы профессора А.С. Бондарцева. С.-Петербург. Т.1. С. 27-32.

3. *Aleksandrov D.Yu., Aleksandrova A.V., Shchipanov N.A.* 2005. Micromycetes on the fur of common shrews *Sorex araneus* L. as a natural marker for population studies // Evolution in the *Sorex araneus* group: cytogenetic and molecular aspects. Seventh Meeting of the International *Sorex araneus* Cytogenetics Committee (ISACC), St.-Petersburg, Russia, P. 37.

4. *Александрова А.В., Щипанов Н.А., Александров Д.Ю.* 2005. Роль мелких млекопитающих в распространении спор почвенных микромицетов в лесных экосистемах. // Проблемы лесной фитопатологии и микологии. Материалы шестой международной конференции. Москва – Петрозаводск С. 14-19.

5. *Shchipanov N.A., Kalinin A.A., Demidova T.B., Oleinichenko V.Y., Aleksandrov D.Y., Kouptzov A.V.* 2005. Population ecology of red-toothed shrews, *Sorex araneus*, *S. caecutiens*, *S. minutus* and *S. isodon* in central Russia // Special publication of the international society of shrew biologists №1, P. 199 –214.
6. *Щипанов Н.А., Александров Д.Ю., Александрова А.В.* 2006. Распространение спор микроскопических грибов мелкими млекопитающими // **Зоологический журнал. 2006. Т. 85, № 1. С. 101–113.**
7. *Александров Д.Ю., Александрова А.В., Щипанов Н.А.* 2006. Выделение микромицетов с шерсти мелких млекопитающих как метод изучения биоразнообразия микромицетов в лесной подстилке и почве // Материалы международной конференции грибы и водоросли в биоценозах М.: Макспресс. С. 10- 12.
8. *Александров Д.Ю., Александрова А.В., Щипанов Н.А.* 2007. Биоценотическая роль землероек-бурозубок // Биология насекомоядных млекопитающих. Материалы III Всероссийской научной конференции по биологии насекомоядных млекопитающих. Новосибирск: Издательство «ЦЭРИС». С. 8-10.
9. *Щипанов Н.А., Купцов А.В., Демидова Т.Б., Калинин А.А., Александров Д.Ю., Павлова С.В.* 2008. Нерезидентность и расселение у обыкновенных бурозубок (*Sorex araneus*, Insectivora) // **Зоологический журнал. Т. 87, № 3. С. 341-343**
10. *Bystrakova N.V., Shchipanov N.A., Bulatova N.S., Sheftel B.I., Nadjajova R.S., Pavlova S.V., Demidova T.B., Aleksandrov D.Yu., Kalinin A.A., Kouptsov A.V., Volkova A.T., Oleinichenko V.Yu., Searle J.B.* 2007. New data on the geographic distribution of chromosome races of *Sorex araneus* (Soricidae, Eulipotyphla) in European Russia // Russian Journal of Theriology V.6, № 1. P 105 –109.