

ПРИУРОЧЕННОСТЬ СФЕРОПСИДАЛЬНЫХ ГРИБОВ  
ЮГА СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА  
К РАСТИТЕЛЬНЫМ ГРУППИРОВКАМ

Е. С. НЕЛЕН

*Гродненский сельскохозяйственный институт*

При изучении растительного мира Дальнего Востока академик В. Л. Комаров занимался и грибами, описав при этом немало новых для науки. В своих микологических работах особое внимание он уделял вопросам биологии и распространения грибов, указывая на необходимость проведения флористических и систематических исследований на периферии нашей страны.

К одной из актуальных проблем микологии относятся работы по обобщению материала расширенных микологических исследований, выполненных в отдаленных и малоизученных регионах нашей страны, в число которых входит юг советского Дальнего Востока. Назрела острая необходимость всестороннего познания микофлоры, в том числе и слабоизученных дейтеромицетов, составляющих 53% от общего количества грибов, и особенно их ведущих представителей (71% от количества грибов этого отдела) — сферопсидальных микромицетов [Брежнев, 1961].

Особый интерес представляют сведения о видовом составе сферопсидальных грибов в своеобразных ландшафтах Приморья, Приамурья, Сахалина и Курильских островов, слагающихся из контрастных элементов флоры. Оригинальные растительные группировки их насыщены третичными реликтами, эндемичными и аборигенными видами. Южная половина советского Дальнего Востока, являющаяся одним из красивейших уголков нашей Родины, представляет заманчивую перспективу микологических исследований, особенно касающихся вопросов флорогенеза на Азиатском материке. В связи с этим заслуживает внимания мнение М. К. Зилинг [1936], которая предполагала, что ключ для решения ряда проблем микологии находится на тихоокеанском побережье и это оправдывает опубликование даже небольших списков грибов.

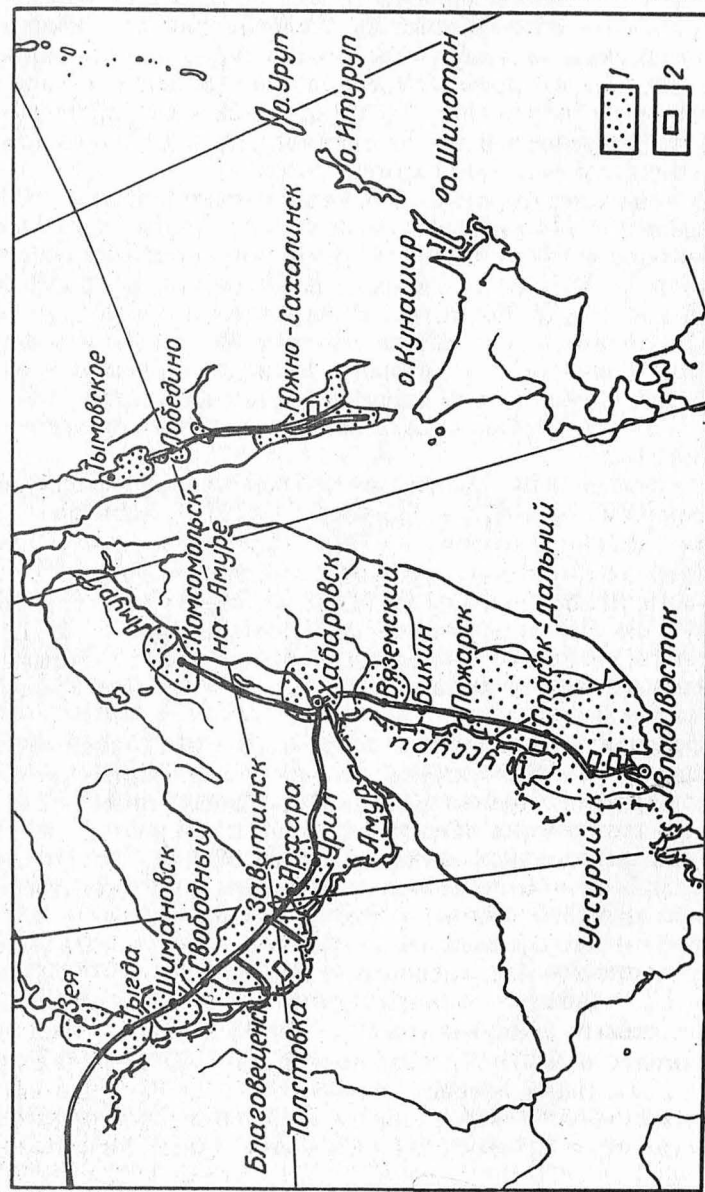
Знание видового состава микромицетов поможет понять пути проникновения и формирования грибных патогенов расте-

ний, что, в свою очередь, позволит теоретически обосновать интегрированные программы защиты растений, способствовать их разработке и совершенствованию, повысить их биологическую, хозяйственную и экономическую эффективность и ускорить рациональное освоение этого богатейшего края нашей Родины.

В основу статьи положен материал, собранный автором в течение 1951—1965 гг. во время экспедиционных поездок и на стационарах (см. рисунок). Кроме того, учтены все публикации по теме исследования. За весь период микоценологических исследований на юге советского Дальнего Востока автором собрано свыше 10 000 гербарных образцов. Из них более 2000 образцов оказались без спорношений и были выбракованы. Сферопсидальные грибы обнаружены на более 5000 образцах. Кроме личных сборов микологического и фитопатологического гербария, просмотрены сборы И. Н. Абрамова конца 20-х — начала 30-х гг., хранящиеся в лаборатории микологии им. А. А. Ячевского Всесоюзного института защиты растений. Были учтены только те образцы, для которых указаны дата и точное место сбора. В результате список сферопсидальных грибов был увеличен на 35 видов.

На первом этапе работы (1951—1955 гг.) микологические исследования проводились на стационарных участках в различных агроценозах: 1) окультуренных — на лугах и пашнях в долине р. Раздольная в районе сел Нежино—Тереховка и Михайловка—Покровка; 2) полукультурных — в зеленых насаждениях городов и промышленных поселков Приморья; 3) культурных — в посевах сельскохозяйственных культур в Надеждинском и Михайловском районах, на Приморской сельскохозяйственной опытной станции Уссурийского района, в коллекционных посевах Дальневосточной опытной станции Всесоюзного научно-исследовательского института растениеводства им. Н. И. Вавилова, на овощном госсортоучастке в с. Хвалынка Спасского района, в коллекциях масличных, технических, лекарственных и декоративных растений в дендрарии Ботанического сада ДВО АН СССР, в Надеждинском лесопитомнике, а также в цветниках горзеленхозов и приусадебных участках; 4) интенсивно-культурных — в парниках и теплицах Ботанического сада ДВО АН СССР, Владивостокского горзеленхоза, овощного совхоза на ст. Океанская и подсобных хозяйств санаториев, расположенных в окрестностях Владивостока. В межвегетационный период систематически обследовались хранилища картофеля, овощей и плодов различных хозяйств и торговых организаций, плоды и овощи, реализуемые через торговую сеть и частниками на колхозных рынках. Постоянно маршрутным методом обследовались все типы растительных группировок Ботанического сада ДВО АН СССР, а во время экспедиционных поездок осматривались производственные посевы хозяйств Приморского края. Работы, начатые в 1951 г. на стационарных участках, продолжались до 1965 г. включительно.

С 1955 г. начались планомерные микоценологические исследова-



Схематическая карта обследованной территории (1) и стационарных исследований (2) автора в 1951—1965 гг.

ния на территории юга советского Дальнего Востока — в Приморском (1955—1957 и 1962—1965 гг.) и Хабаровском (1958, 1959 и 1961 гг.) краях, в Сахалинской (1960) и Амурской (1958, 1959 и 1961 гг.) областях. Многие участки главным образом в агроценозах из года в год обследовались многократно в течение всего вегетационного периода (с мая по октябрь).

Методы микоценологических исследований аналогичны фитопатологическим, поэтому учеты микромицетов на питающих растениях, частота их встречаемости в растительных группировках, интенсивность поражения растений, обилие спороношения патогенов, вредоносность и другие параметры определялись по методикам, принятым в фитопатологии.

До наших исследований для юга советского Дальнего Востока было известно 144 вида сферопсидальных грибов, преимущественно с материка — 118 видов. В результате обработки собственных сборов и учета литературных данных список сферопсидальных грибов доведен до 992 видов, 12 вариаций и 2 форм, относящихся к 74 родам из 4 семейств. Из них 607 видов и 9 вариаций собраны и определены автором, 16 видов описаны в качестве новых для науки, 31 вид впервые указан для территории Советского Союза и 286 видов и 7 вариаций — для советского Дальнего Востока.

По убывающему количеству грибов их роды располагаются в следующем порядке<sup>1</sup>: *Phyllosticta* — 219(6), *Septoria* — 217(3), *Phoma* — 87(1), *Ascochyta* — 74(1), *Cytospora* — 60, *Diplodia* — 40, *Phomopsis* — 37, *Sphaeropsis* — 25, *Hendersonia* — 19, *Diplodina* — 16, *Rhabdospora* — 15(1), *Stagonospora* — 14(2), *Sphaeronegma* — 13, *Calamasporium* — 12, *Coniothyrium* — 11, *Leptothyrium* — 10, остальные 58 родов грибов включают каждый меньше 10 видов, из них 34 рода — по 1 виду, 6 — по 2, 7 — по 3, 9 — от 4 до 9 видов.

Сферопсидальные грибы собраны на 618 видах питающих растений из 68 семейств. Так, на папоротникообразных выявлено 6 видов грибов, хвощеобразных — 1, голосеменных — 21, из них 20 видов отмечено на представителях сем. сосновых, на покрытосеменных однодольных выявлено всего 62 вида, в том числе на мятликовых — 36 и лилейных — 16 видов, а на покрытосеменных двудольных — 896 видов, в том числе на ивовых — 46 видов, березовых — 36, буковых 20 и ильмовых — 16, гвоздичных — 21, камнеломковых — 26, кленовых — 26, оливковых — 27, лютиковых — 35, бобовых — 85, розоватных — 121, колокольчиковых — 14, пасленовых и норичниковых — по 16 видов, губоцветных — 21, жимолостных — 41 и сложноцветных — 73 вида; на представителях остальных семейств обитает от 1 до 13 видов сферопсидальных грибов. Такое распределение объясняется положением семейств питающих растений в филогенетической системе и коли-

<sup>1</sup> В скобках указывается число разновидностей или форм.

чеством в них видов. Из 618 видов и 4 вариаций поражаемых сферопсидальными грибами растений отмечено 119 видов автохтонных, включая эндемы и реликты.

Таблица 1  
Распределение сферопсидальных грибов и питающих растений по группам жизненных форм растений (по Раункиеру)

Группа жизненных форм растений	Виды			
	растений-хозяев		грибов	
	кол-во	%	кол-во	%
Мега- и мезофанерофиты	84	13,4	262 (2)	25,07
Микрофанерофиты	44 (1)	7,15	115 (1)	10,92
Нанофанерофиты	64 (1)	10,4	139,2	13,2
Хамефиты	48	7,62	57 (1)	5,4
Гемикриптофиты	148 (2)	23,73	167 (4)	15,86
Геофиты	62	9,9	49	4,65
Гело- и гидрофиты	2	0,30	2	0,19
Терофиты	172	27,5	260 (4)	24,69
Всего	624 (4)	100	1053 (14)*	100

\* Из 992(14) видов сферопсидальных грибов 50 видов с разным типом паразитизма обитают на двух, реже на трех—четырёх жизненных формах питающих растений. Поэтому в сумме получаем 1053(14).

Результаты анализа собранного материала на приуроченность сферопсидальных грибов жизненным формам питающих растений приведены в табл. 1. Из 10 групп жизненных форм растений, выделенных Раункиером [цит. по: Серебряков, 1962], сферопсидальные грибы отмечены на представителях 8 групп. Если по количеству видов (вариаций) растений преобладают группы жизненных форм терофитов (27,5%) и гемикриптофитов (23,73%), то по количеству видов (вариаций, форм) грибов-фитотрофов — группы жизненных форм растений терофитов (24,69%) и мега- и мезофанерофитов (25,07%), а также, хотя и в меньшей степени, группы гемикриптофитов (15,86%) и нанофанерофитов (13,2%). Патогенные виды сферопсидальных грибов преобладают на представителях из группы терофитов, а на втором месте по количеству видов-патогенов стоит группа жизненных форм растений-хозяев гемикриптофитов. Подсчетами установлено, что среди дальневосточных популяций сферопсидальных грибов преобладают факультативные сапротрофы — полупаразиты, их 50%, а общее количество патогенов (облигатных паразитов, факультативных сапротрофов и паразитов) 798 видов, 9 вариаций и 2 формы, или 80,6%.

Общее количество новых для науки сферопсидальных грибов описано на 70 видах растений, из которых 55 видов являются представителями дикой флоры и 15 видов — культурной. При этом на видах растений-хозяев 1 рода или на 1 виде описано по

несколько видов грибов и, наоборот, 1 вид гриба одновременно собран на нескольких видах одного или разных родов и описан как новый вид для науки. Так, на видах актинидии описано 5 видов сферопсидальных грибов, видах леспедецы — 4, лимоннике китайском — 3 и бархате амурском — 2. Из 71 вида грибов, новых для науки, 7 видов описаны с нескольких видов питающих растений: *Phomopsis araliae* Koval — с акантопанакса сидячецветкового, *Phyllosticta actinidiae* Abl. et Koval и *Sphaeropsis actinidia* Abl. — актинидий острой и коломикта, *Macrophoma actinidia* Abl. — актинидий (острой, коломикта, многодомной), *Phyllosticta lespeuzeae* Togashi — леспедец двухцветной и копеечниковой, *Polystigmia ussuriensis* (Naum.) A. Proc. — сливы уссурийской и вишни железистой, *Septoria angelicae* Ziling — дудников амурского и уссурийского, *Stagonospora graminicola* Ishyama — с пшеницы мягкой и ежовника обыкновенного. Обращает внимание факт выявления новых видов сферопсидальных грибов преимущественно на аборигенных видах, обитающих в местах активной деятельности человека, например в местах интенсивной рубки лесов, на участках, подвергавшихся палам, и т. п., т. е. в нарушенных местообитаниях.

Общее количество сферопсидальных грибов новых и редких для СССР составляет 128 видов, 1 вариация и 1 форма из 27 родов; из них 3 вида микофилы, а остальные фитотрофы с разной степенью паразитизма. Это в основном грибы, принадлежащие сем. *Sphaerioidaceae*, исключение составляют лишь 4 вида из сем. *Leptostromataceae*. По количеству видов выделяются роды *Phyllosticta* (21—1), *Septoria* (18—1), *Phoma* (15), *Sphaeropsis* (11) и *Diplodia* (9).

Следует заметить, что 22 вида грибов отмечены каждый на 2 видах, а 2 вида — на 3 видах питающих растений, чаще принадлежащих к одному из родов, среди которых немало реликтовых и аборигенных видов. На 20 видах питающих растений зарегистрировано от 2 до 4 видов сферопсидальных грибов. Наибольшее количество видов грибов — по 4 — отмечено только на реликтовых растениях: маакии амурской, луносемяннике даурском и дубе монгольском. В целом, новые и редкие виды грибов для СССР собраны на 122 видах питающих растений из 93 родов, относящихся к 46 семействам. Третью часть видов растений-хозяев (43 вида) составляет реликтовые — 24 вида, аборигенные — 18 и эндемы — 1 вид. В их число входят: женьшень обыкновенный, аралия маньчжурская, акантопанакс сидячецветковый, элеутерококк колючий, бархат амурский, бархат сахалинский, маакия амурская, дуб монгольский, орех маньчжурский, береза Эрмана, листовница даурская, чозения толочнянколистная и др. Следует заметить, что целый ряд реликтовых и аборигенных видов растений обладает иммунитетом ко всем грибным болезням, в том числе к микозам. Сферопсидальные грибы на них обнаружены в размерах лишь достаточных для регистрации видов. Это характер-

но для маакии амурской, бархата сахалинского, яблони сахалинской, видов гортензии и многих др. Что касается таких реликтовых и аборигенных видов, как дуб монгольский, орех маньчжурский, луносемянник даурский, виды актинидий и другие, то отмеченные на них поражения сферопсидальными грибами, обладающими высокими паразитическими свойствами, вызывают тревогу, хотя они встречались в виде единичных очагов. Если же патогены встречались повсеместно, то они были приурочены к единичным растениям в ассоциациях в виде немногих пятен. Необходимы планомерные профилактические мероприятия по сохранению естественных экосистем и ценозов.

Слабое, среднее, а в отдельных очагах сильное поражение питающих растений сферопсидальными грибами, новыми для СССР, отмечалось в агроценозах интродуцированных из других регионов видов и представителей местной флоры при несоответствии местообитаний. В биогеоценозах в значительной степени были поражены грибами заносные растения, а в местах нарушения экосистем — и аборигенные растения, например в местах частых покровов скотом на лугах, и т. п. Из многолетних наблюдений следует вывод, что благоприятные условия для развития и размножения грибов на захваченных ими территориях отмечаются в нарушенных местообитаниях в биогеоценозах, а в агроценозах к тому же при несоблюдении агротехники.

По количеству видов сферопсидальных грибов на юге советского Дальнего Востока резко выделяется Уссурийский район, в растительных группировках которого обитают 745 (14) видов, или 75,4% от общего числа видов сферопсидальных грибов. В Зее-Буреинском и Сахалинском флористических районах распространено соответственно 329 (2), или 33,7%, и 273 (4) видов, или 27,5%, а на Южных Курильских островах — только 72 (2), или 7,35%. Такое распределение объясняется главным образом составом флоры сосудистых растений этих районов. По флористическим районам прослеживается аналогичное распределение родов грибов с незначительным отклонением в пределах некоторых из них, например, родов *Cytospora*, *Stagonospora* и *Diplodia*.

На юге советского Дальнего Востока насчитывается немногим более 2800 видов сосудистых растений [Ворошилов, 1966]. Количество видов сферопсидальных грибов здесь в 3 раза меньше числа видов растений-хозяев. Это говорит о большом разнообразии сферопсидальных грибов и значительной полноте их изученности. Примерное соотношение видов сферопсидальных грибов и растений-хозяев по флористическим районам следующее: Уссурийский — 11:1,5; Зее-Буреинский — 1:3; Сахалинский — 1:4 и Южно-Курильский — 1:13,5. Из этого соотношения видно, что в Южно-Курильском районе сферопсидальные грибы изучены еще недостаточно полно. Наиболее полно изучены сферопсидальные грибы в Уссурийском, в Зее-Буреинском флористических районах.

Ареал большинства сферопсидальных грибов не выходит за

пределы какого-либо флористического района. Так, только в Уссурийском флористическом районе обитает 467(7) видов, в Зейско-Буреинском — 120(1), Сахалинском — 90(2) и на Южных Курильских островах — 14(2) видов сферопсидальных грибов. Для всех районов выявлено 19 общих видов (3% от общего количества грибов); 2/3 видов сферопсидальных грибов приурочено к одному какому-либо флористическому району, а 1/3 видов отмечена в двух, реже трех районах. Мы расцениваем такое распределение как показатель относительной стабильности видового состава изучаемой группы грибов по флористическим районам, обусловленной сочетанием факторов, из которых ведущими являются субстрат и экологические условия, нередко препятствующие грибу «следовать» за питающим растением. Это четко прослеживается на грибах, поражающих такие аборигенные виды растений, как лимонник, бархат амурский, виды актинидии, виноград амурский и др.

О связях микромицетов, в том числе сферопсидальных грибов с растительными формациями и группировками на юге Советского Дальнего Востока, имеются сведения для Зейско-Буреинской равнины [Нелен, 1964, 1966], Климощинского стационара Ботанического института АН СССР в Свободненском районе Амурской области [Томилин, 1962, 1964] и заповедников — Уссурийского [Бункина, 1960, 1969] и «Кедровая Падь» [Коваль, 1962, 1963, 1972]. Но прежде чем излагать результаты многолетних исследований, необходимо уточнить месторасположение грибов в биогеоценозах. Автор разделяет взгляды академика В. Н. Сукачева [1957], выделившего микроорганизмы в «микробиоценоз», и Н. А. Черемисинова [1973], давшего обстоятельную аргументацию микоценозу. Принимаются во внимание и доводы К. Каламеза [1979] о разнонаправленности энергетического потока грибных группировок в авто- и гетеротрофных блоках экосистемы.

Совершенно очевидно, что грибы в биогеоценозах образуют специфические комплексы на уровне ценозов. По мере накопления знаний о их многоструктурном строении, сложном функционировании и разнообразных связях в рамках синузии эти гармоничные комплексы не уместить [Нелен, 1978, 1980]. Экологическая система биогеоценоза имеет довольно сложную структуру и назрела не только теоретическая потребность, но и практическая необходимость распознать ее. Знание и оперирование такими крупными категориями в морфологической структуре сообществ организмов, как биогеоценоз, биоценоз, агроценоз, фитоценоз, для микологов становится недостаточным. Известный геоботаник А. А. Корчагин [1976] подчеркивал, что сложность синузального строения фитоценозов, по В. Н. Сукачеву, сильно возрастает, когда учитываются и микроорганизмы.

При исследовании морфологического строения грибных ассоциаций обнаруживается также вертикальная и горизонтальная

ярусность [Симпозиум «Изучение грибов...», 1977]. Микоценозам свойственна также мозаичность [Корчагин, 1976].

Экологическое строение также присуще грибным сообществам с основной эколого-биологической единицей — синузией. О видах микромицетов, составляющих синузии грибных сообществ, имеются сведения в трудах В. И. Ульянищева [1952, 1959, 1960, 1962, 1967], Д. Н. Тетеревниковой-Бабаян [1952, 1954, 1962], Д. Н. Тетеревниковой-Бабаян и С. А. Симонян [1964, 1965], Б. А. Томилина [1962, 1964, 1974], С. А. Анналиева [1970] и др.

При изучении видов грибов, составляющих синузии, следует особо выделить аспективные виды микромицетов. Их необходимо рассматривать в качестве потенциальных агентов, которые могут приводить к сукцессиям в растительных сообществах. Это явление по частоте встречаемости особо опасно для окультуренных и полукультурных агроценозов. На важную роль грибов в этом отношении уже обращено внимание [Тетеревникова-Бабаян, Симонян, 1964; Осипян, 1965]. Сведения о латентных видах, составляющих синузии, станут достоянием науки о прогнозировании опасных болезней полезных растений.

Основной единицей функциональной структуры грибного сообщества, которое следует рассматривать на уровне ценоза, является консорция с консортивными связями, отражающими многообразные взаимоотношения между консортами ценозов ассоциаций одного или разных уровней. Мы относим фитоценозы к ассоциации первого уровня, а микоценозы — к ассоциации второго уровня. Консортивные связи сферопсидальных грибов в фитофильном микоценозе с компонентами консорции и эдификаторами первого (растением) и второго (грибом) порядка сложные, разнообразные, прямые и косвенные. При микотрофии они осуществляются через третий компонент.

Трофические, или пищевые, связи у сферопсидальных грибов с растением-хозяином прочные и разнообразные. Так, у 20 видов (1,9%) из родов *Ampelomyces*, *Darlucia*, *Polystigmina*, *Melasmia*, *Piggotia*, *Stagonospora* и у некоторых видов из родов *Phyllosticta*, *Septoria*, *Ascophyta* они биотрофные. Количество видов с биотрофными связями у изучаемой группы грибов нуждается в уточнении, вероятно, их больше. Остальные патогенные виды грибов — с некротрофными связями (80,6%), в отличие от грибов с сапротрофными связями (17,5%). Грибы с разными трофическими связями различаются по паразитической активности в консорции. Немногочисленные облигатные паразиты воздействуют на консорт умеренно: пораженные клетки и ткани отмирают лишь с началом спорообразования. Полупаразиты и полусапротрофы быстро убивают живую ткань и спорошение, которое начинается в центре некротического пятна, развивают только на мертвых тканях.

Трофические связи между главным детерминантом — авто-трофным растением-хозяином — и консортом — гетеротрофным сферопсидальным грибом — делятся на три типа: паразитические,

сапротрофные и условно симбиотические у микотрофов (0,6%).

По степени взаимного влияния консортов друг на друга различаются лишь парабитические взаимоотношения, при которых автотрофный и гетеротрофный компоненты консорции оказывают друг на друга противоположные действия, что проявляется в виде гибели пораженной ткани, органа или всего растительного организма.

По продолжительности паразитических взаимоотношений в консорции с консортами — сферопсидальными грибами — различаются однолетние кратковременные с эфемероидными растениями, сезонные — с травянистыми многолетними растениями, однолетние — с однолетними травянистыми растениями и многолетние — с деревьями и кустарниками у представителей родов *Cytospora*, *Phoma*, *Phomopsis*, *Sphaeropsis* и др.

По характеру взаимодействия с главным консортом различают прямые связи у патогенов и косвенные у сапротрофов; по проявлению — закономерные для данного сочетания фито- и микоценозов и незакономерные; по значению компонентов для консорции — необязательное, но в той или иной мере закономерно повторяющееся в пределах данного сообщества, и обязательное.

По топическим связям с растением-хозяином сферопсидальные грибы делятся на энтопаразиты и энто- и эктосапротрофы. В тканях растений гифы энтопаразитов и сапротрофов распространяются как межклеточно (интерцеллюлярно), так и внутриклеточно (интрацеллюлярно).

Сферопсидальные грибы отмечены как компоненты ведущих по значимости центрального растения консорций, а по роли консорций — в эдификаторных, доминантных и производных сообществах; по динамике и структуре — в сезонных, флуктуационных, сукцессионных, онтогенетических и эволюционных сменах.

По субстратам сферопсидальные грибы распределяются следующим образом: микофилы, паразитирующие на микромицетах, — 6 видов (0,6%), филофилы, развивающиеся на живых и сухих листьях древесных и кустарниковых пород, — 182 (4) вида (18,4%), лигнофилы, обитающие на живых и сухих ветвях и стволах деревянистых растений, — 332 вида (33%), гербофилы, развивающиеся на всех частях травянистых растений, — 472 (10) вида (48%).

Из приведенных выше сведений следует, что среди сферопсидальных грибов преобладают гербофилы, но патогенные виды, вызывающие опасные болезни растений, имеются среди всех групп.

Геоботаническое районирование юга советского Дальнего Востока приведено по Б. П. Колесникову [1961, 1969], более подробное геоботаническое районирование острова Сахалина — по А. И. Толмачеву [1955]. При определении естественных и окультуренных растительных формаций, ассоциаций и группировок, при определении геоботанических зон и подзон мы руковод-

ствовались также трудами Б. П. Колесникова [1955, 1969], Б. П. Колесникова и З. И. Гутниковой [1955], А. И. Толмачева [1955, 1956], Г. Э. Куренцовой [1962, 1965], Д. П. Воробьева [1956, 1960], Л. В. Моториной [1956], К. Д. Степановой [1956], В. В. Никольской [1962], Н. С. Шеметовой [1963], Н. Г. Васильева [1972] и др.

Южнотаежная подзона таежной зоны включает большую часть бассейна р. Зоя, значительную часть Буреинского хребта, верхний горный пояс Сихотэ-Алиня почти до истоков рек Уссури и Партизанская. К ней относится также южная часть о-ва Сахалин и Южные Курильские острова.

В южнотаежной подзоне зарегистрировано 344 вида, 2 вариации и 2 формы сферопсидальных грибов. Так, на континентальной части выявлено всего 129 (2) видов, а в океанской — 263 (3) вида сферопсидальных грибов. Общих для двух частей подзоны оказалось 14% грибов. В южнотаежной подзоне наблюдается равное количество видов грибов в естественных и окультуренных растительных группировках — по 210 видов, из них общих 76 видов.

В континентальной части по количеству видов сферопсидальных грибов выделяются древесно-кустарниковые заросли речных долин и берегов рек, злаково-разнотравные луга и березово-лиственные леса, а из агрофитоценозов — парковые насаждения и пашни.

В океанской части наиболее богата по видовому составу сферопсидальных грибов растительность Южно-Сахалинской низменности. В этом геоботаническом районе отмечено 189 видов, 1 вариация и 1 форма из 200 (3) видов грибов всей подзоны темнохвойных лесов с преобладанием пихты, к которой она относится. По богатству видов грибов выделяются смешанные леса на склонах сопек, луговая растительность, кустарниковые заросли вдоль рек, как и вообще кустарниковые заросли, а среди агрофитоценозов — особенно парковые насаждения и пашни.

Гербофильную синузидию растительных группировок лугов составляли аспективные виды, поражающие только заносные растения. Непостоянные аспекты создавали грибы преимущественно на таежных растениях и заносных кормовых травах. Неаспективные виды сферопсидальных грибов отмечены на аборигенных представителях дальневосточной флоры. Многие из этих видов грибов-патогенов являются возбудителями потенциально опасных болезней ценных кормовых, лекарственных, декоративных растений. Так, на лугах аспективная форма вида *Septoria graminum* Desm. f. *roaeannuae* Demid. отмечена на мятлике однолетнем, *Septoria demidovae* Lavrov, создающая непостоянные аспекты, — только на колосняке сибирском, тимофеевке луговой и мятлике дубравном, *Septoria oxyspora* Penz. et Sacc. var. *calamagrostis* Lob. — лишь на вейнике наземном и не встречена на господствующем виде — вейнике Лангсдорфа. Аспективный вид *Phyllosticta trifolii* Richam. отмечен на лугах лишь на заносном виде клевера —

клевере луговом, на остальных видах бобовых растений выявлены неаспективные сферопсидальные грибы. Также аспективные виды грибов собраны на сорных растениях: *Septoria cirsi* Niessl. — на бодяке розовом, *S. dimera* Sacc. — смолевках, *S. galleopsisidis* West. — пикульнике двунадрезанном.

В агрофитоценозах аспективные виды из рода *Ascomyces* отмечены на сельскохозяйственных культурах и цветочных растениях (томат, горох, латук посевной, шпинат огородный и другие сложноцветные). Филлофильные синузии составляли представители преимущественно из рода *Phyllosticta*, в то время как гербофильные синузии во всех растительных группировках — представители рода *Septoria*. Лигнофильные синузии в естественных и окультуренных растительных группировках составляли преимущественные виды грибов с полусапротрофными и сапротрофными связями из родов *Cytospora*, *Hendersonia*, *Stagonospora*, *Phomopsis*, *Phoma*, *Fusicoccum*, *Rhabdospora* и др. Виды указанных родов были обильны лишь в молодых посадках древесных и кустарниковых пород в населенных пунктах, где были нарушены элементарные правила посадки и ухода.

Обращает на себя внимание тот факт, что пикнидиальные грибы не обнаружены на бамбучнике курильском, хотя наши маршруты пролегли через бамбучники во многих местах горных склонов и в низменностях всех геоботанических районов Сахалина, а также на осоках.

Следует отметить, что сферопсидальные грибы из числа аспективных видов вызывают качественные и количественные изменения в фитоценозах и способствуют сукцессии. Так, в континентальной части аспективные виды из рода *Cytospora* (*C. leucostoma* Sacc, *C. microsperma* (Cda) Rabh., *C. persopnata* Fr.) ускоряют отмирание ряда видов древесных и кустарниковых пород семейства розоцветных. Аналогичная тенденция во всей подзоне отмечалась в растительных группировках с аспективными видами сферопсидальных грибов, составляющих лигнофильные и гербофильные синузии, что трудно было подметить у аспективных видов, составляющих филлофильную синузию.

В растительных формациях, ассоциациях и группировках южнотаежной подзоны гербофильные синузии отличались наибольшим количеством видов грибов, немного меньшим — лигнофильные и наименьшим числом видов грибов — филлофильные. В синузиях отмечены аспективные и неаспективные виды и виды, создающие непостоянные аспекты. Многолетние аспекты создавали только виды рода *Cytospora*. Так, в континентальной части отмечено 17 аспективных видов, среди которых особого внимания заслуживают представители родов *Cytospora*, *Melasmia* и *Septoria*, вызывающие опасные болезни растений. Так, цитоспороз представляет опасность для многих дикорастущих плодовых пород, произрастающих в речных долинах. В худшем состоянии были яблони, груши, боярышник, рябина и другие породы, произрастающие

вдоль берегов рек, где имело место очаговое усыхание ветвей деревьев. Септориозы являются причиной преждевременного отмирания зеленой массы кормовых растений (вика, чина, соя уссурийская) на злаково-разнотравных лугах, некоторых лекарственных (чистотел, ломонос) и декоративных (гипсофила, ветреница) растений в кустарниковых зарослях. Следует отметить, что при тщательном обследовании сферопсидальные грибы не обнаружены в густых елово-пихтовых лесах со слабо развитым ярусом трав и подлеска, папоротниковых ельниках, горных суходольных лугах со значительным участием в травостое вейника (по гарям на склонах сопок).

Хвойно-широколиственная зона характеризуется красочными и яркими группировками растений, насыщенными реликтовыми и эндемичными видами. К этой зоне относятся районы, прилегающие к долине Амура примерно на участках Кумара—Благовещенск и от устья р. Архара до пос. Софийск, весь бассейн р. Уссури и восточный макросклон хребта Сихотэ-Алинь до бухты Светлая на севере. В эту же зону входят южная часть п-ова Крильон на Сахалине и самые южные из Курильских островов, Зейско-Буреинская и Приханкайская равнины.

В пределах зоны хвойно-широколиственных лесов выделяют три подзоны: северную, среднюю и южную [Колесников, 1969].

Северная подзона занимает наибольшую площадь. На материке для нее характерно преобладание кедрово-широколиственных лесов, а в океанской части подзоны (юг Сахалина и Курильских островов) — только елово-широколиственных лесов с вечнозелеными кустарниками в подлеске.

В северной подзоне зарегистрировано 320 видов, 6 вариаций и 1 форма сферопсидальных грибов; на континентальной части выявлено значительно большее количество грибов — 246 видов, 4 вариации и 1 форма, чем на океанской — 135 видов и 4 вариации, из них общих 62 вида и 2 вариации. В естественных и окультуренных растительных ассоциациях отмечено почти одинаковое количество грибов.

Следует отметить, что сферопсидальные грибы выявлены преимущественно во вторичных растительных группировках, которым уступили местообитания леса под влиянием вековой деятельности человека. В их число входят агрофитоценозы: разнообразные заросли кустарников, луга и сельскохозяйственные угодья. При этом в окультуренных растительных группировках прослеживается тенденция к увеличению видового состава сферопсидальных грибов, особенно с паразитическими и полупаразитическими связями. И наоборот, в первичных растительных группировках: в ивняках, ольшанниках, осинниках, пихтарниках с примесью березы или лиственницы, кедрово-широколиственных лесах с елью и пихтой и других лесных ассоциациях — выявлено незначительное количество видов сферопсидальных грибов, преимущественно с сапротрофными и полусапротрофными связями, к тому же

неаспективных грибов из родов *Phoma*, *Dendrophoma*, *Phomopsis* и других, составляющих лигнофильную синузию.

На Южном Сахалине в елово-пихтовых широколиственных лесах с элементами южных видов и с вечнозелеными кустарниками в подлеске зарегистрирован ряд видов грибов, имеющих паразитические связи с реликтовыми видами широколиственных лесных пород. Это в основном неаспективные виды, составляющие лигнофильную и филофильную синузии и обычно зарегистрированные в окрестностях крупных населенных пунктов: *Phomopsis cladradistidis* Petr. — на маакии амурской, *Cytospora actinidiae* Syd. — актинидии коломикта, *Phyllosticta schisandra* Mitrosh. — лимоннике, *Ph. hydrangiae* Ell. et Ev. и *Septoria hydrangeae* Bizz. — гортензии метельчатой, *Ph. haunaldi* Roum. et Sacc. — остролисте морщинистом, *Ph. diervilla* Davis — диервилле Миддендорфа, *Ph. araliae* Sacc et Berl. и *Phomopsis araliae* Koval — аралии сердцелистной и элеутерококке колючем, *Phyllosticta araliae* — на диморфанте и др.

Большое количество видов грибов, в том числе с паразитическими связями, выявлено на разнотравно-осоко-злаковых лугах и в древесно-кустарниковых порослевых зарослях с высокотравьем, возникшим в результате деградации древесного полога различных лесов под влиянием пожаров и вырубок. В растительных группировках этих ассоциаций преобладали гербофилы, паразитирующие на видах суходольных растений из семейств колокольчиковых, сложноцветных, гвоздичных, горечавковых, зонтичных, бобовых и др. На господствующих видах злаково-разнотравных лугов — вейниках, лабазнике дланевидном, кровохлебке аптечной, василистнике, вике, дудниках и других питающих растениях — сферопсидальных грибов с паразитическими и полупаразитическими связями не отмечено.

В пониженных элементах рельефа на сырых кочкарниках в древесно-кустарниковых зарослях с высокотравьем гербофильную синузию составляли обычно представители из рода *Septoria*: *S. scabiosicola* Desm. — на скабиозе шерстистолистной, *S. gerberae* Syd. — лейбниции бестычиночной, *S. expansa* Niessl. — геранях, *S. gentianae* Thuem. — горечавках, *S. fragariae* Desm. — землянике восточной, *S. centranticola* Brun. — патринии скальной, *S. polemonii* Thuem. — на синюхе кистистой и др.

На открытых возвышениях, на юго-западных, южных и юго-восточных склонах сопок, в разреженных древостоях и зарослях кустарников гербофильную синузию преимущественно составляли виды рода *Phyllosticta*. Это аспекттивные гербофильные виды: *Ph. lychnidis* A. Bond., отмеченный на лихнесе сверкающем, *Ph. campanulae* Sacc. — на видах колокольчика и бубенчика, *Ph. trifolium* Barbarine — клевере ползучем, *Ph. trillii* Richon. — триллиуме камчатском и др., а из филофилов *Ph. lespedezae* Togashi — на леспедеце копеечной и *Ph. populina* Sacc. — на видах тополя.

В агрофитоценозах наибольшее количество видов сферопсидальных грибов выявлено в парковых насаждениях. Как в парковых насаждениях, так в питомниках и плодово-ягодных насаждениях аспекты создавали виды рода *Cytospora*: *C. capitata* Sacc. et Schultz, *C. carphosperma* Fr., *C. microsperma* (Cda) Rabh., *C. personata* — в яблоневых садах, *C. leucostoma* [Fers.] Fr. — в посадках косточковых, *C. chrysosperma* (Fers.) Fr. — на саженцах тополя, *C. roseum* Grove. — на шиповнике и др. Из неаспективных видов следует обратить внимание на *Cytospora phellodendri* Gucevich, отмеченного на бархате амурском, *C. tumida* Lib. и *C. intermedia* Sacc. — дубе монгольском, *C. oxyacanthae* Rabh. — на видах боярышника, и др.

Следует подчеркнуть, что филофильные и гербофильные синузии почти во всех агрофитоценозах в основном составляли представители родов *Phyllosticta* и *Septoria*.

По количеству видов, частоте встречаемости, обилию и интенсивности поражения питающих растений преобладали виды рода *Phyllosticta*, включающие аспекттивные виды. Особо следует выделить филофильный вид *Polystigmina ussuriensis*, создающий яркий красочный аспект на сливах.

В парковых насаждениях филофильную синузию составляли *Phyllosticta phellodendri* Bunk. et Koval, поражающий бархат амурский, *Ph. pterocarya* Thuem. — орех маньчжурский, *Ph. quercus* Sacc. et Spig. — дуб монгольский, *Ph. syringae* West. — сирень амурскую, *Ph. rozarum* Pass. — шиповник даурский, *Ph. lantanae* Pass., *Ph. opuli* Sacc., *Ph. tineae* Sacc. — калину Саржента, *Ph. praetervisa* Bub. и *Ph. tiliae* Sacc. et Sreg. — липу амурскую и др.; в декоративных питомниках — *Ph. vulgaris* Desm. var. *philodelphi* Sacc., отмеченная на чубушнике тонколистом, *Ph. fraxinicola* Curg. — на видах ясеня, *Ph. alcides* Sacc. — на тополе пирамидальном и др.; в плодово-ягодных посадках *Ph. circumscissa* Sck. — на абрикосе маньчжурском, *Ph. grossulariae* Sacc. — на видах смородины, *Ph. ruborum* — на малине съедобной и др.

Из многочисленных видов рода *Phyllosticta*, составляющих гербофильную синузию, наиболее распространенными были: *Ph. althaeina* Sacc. на просвирнике мускатном, *Ph. antirrhini* Syd. львином зеве, *Ph. aquilegicola* Tehon et Daniels видах водосбора, *Ph. asteris* Bres. астре китайской, *Ph. begoniae* P. Brun. бегонии всегда цветущей, *Ph. chrysanthemi* Ell. et Dear. пиретруме розовом, *Ph. dianthi* West. садовых гвоздиках, *Ph. petuniae* Sped. петунии, *Ph. rubekiae* Ell. et Ev. рудбекии шершавой, *Ph. tagetis* Nelen бархатцах, *Ph. zinniae* Brun. циниях и др.; на пашнях следует выделить виды *Phyllosticta solani* Ell. et Mart. и *Phoma tuberosa* Melh., Rosend. et Schultz на картофеле. Многие из перечисленных гербофилов относились к аспекттивным видам, другие же создавали непостоянные аспекты.

Средняя подзона хвойно-широколиственных лесов расположена на материковой части Дальнего Востока на юг от линии г. Вяземский — среднее течение Большой Уссурки — р. Рудная.

Сборы материала проведены в Сихотэ-Алинском заповеднике, на Горнотаежной станции, в Вяземском районе Хабаровского края и других пунктах средней подзоны.

В средней подзоне зарегистрировано 168 видов сферопсидальных грибов, из них в естественных растительных группировках несколько меньше, чем в окультуренных, — 97 и 119 видов соответственно; 50% видов грибов, отмеченных в естественных группировках, распространены и в агрофитоценозах. Только в данной подзоне зарегистрировано 5 видов грибов, которые в других геоботанических районах не найдены.

Наибольшее число видов сферопсидальных грибов отмечено в древесно-кустарниковых зарослях по долинам рек, на разнотравно-кустарниковых суходольных группировках, в парковых и плодово-ягодных насаждениях. По количеству видов преобладают грибы, составляющие гербофильные синузии, несколько меньшее число сферопсидальных грибов составляют лигнофильные синузии и наименьшее — филлофильные. Почти все сферопсидальные грибы данной подзоны относятся к неаспективным. Интересен тот факт, что по мере приближения к южной подзоне хвойно-широколиственных лесов прослеживается тенденция увелечения количества и частоты встречаемости представителей рода *Septoria*.

Среди гербофилов аспекты создавали лишь 2 вида из рода *Septoria*: *S. dictamni* Fekl. на ясенце пушистоплоидном и *S. clematidis* Rob. et Desm. на ломоносе маньчжурском в разнотравно-кустарниковых суходольных группировках. Внимания заслуживают гербофилы древесно-кустарниковых зарослей в долинах рек, среди которых следует выделить виды: *Phyllosticta rapax* Nak. et Fak. на женьшене, *Ph. minussensis* Thuem. чине Комарова, *Ph. aizoi* Kkl. на видах очитка, *Septoria alliorum* Whet. луке мешочконосном, *S. centranthicola* Brun. патринии скальной, *S. veronicae* Desm. на веронике сибирской — и др., из филлофилов — виды *Phyllosticta schizandrae* Mitrosh. на лимоннике, *Septoria avellanae* Berk. et Br. лещине разнолистной, а из лигнофилов — *Phoma actinidae* Abl. et Koval на актинидии острой, и т. д. В горных кедровниках отмечены сферопсидальные грибы: гербофилы — 10 видов, лигнофилы — 2 вида (с сапротрофными связями), филлофилы — 2 вида. В горных пихтово-еловых лесах отмечена *Cytospora actinidae* на актинидии острой. В долинных кедровниках интерес представляют следующие виды грибов: *Phomopsis cladrastidis* Setr. и *Phyllosticta cladrastidis* Mitrosh. на маакии амурской, *Phyllosticta aceris* Sacc. и *Ph. acerine* Allesch. на кленах, *Ph. populina* Sacc. на тополях, *Ph.*

*colyralia* Sacc. на лещинах, *Septoria rosae* Desm. на шиповниках и *S. xylostei* Sacc. на жимолостях.

В парковых и плодово-ягодных насаждениях по числу видов и их распространенности на первом месте стоят представители рода *Cytospora*. Это обычные широко распространенные на юге Дальнего Востока полифаги, составляющие лигнофильную синузию и создающие непостоянные аспекты в посадках. Из других родов грибов следует отметить вид *Polystigmina ussuriensis* на сливах.

Необходимо заметить, что в данной подзоне ни одного вида сферопсидальных грибов не отмечено на хвойных породах.

Южная подзона хвойно-широколиственных лесов обогащена большим числом видов растений, не переходящих северной линии: верхнее течение р. Арсеньевка — устье р. Маргаритовка (на побережье Японского моря).

В растительных формациях, ассоциациях и группировках южной подзоны зарегистрировано 672 вида и 9 вариаций сферопсидальных грибов, составляющих 80,9% от общего их числа, выявленного в зоне хвойно-широколиственных лесов, и 67,5% от общего числа сферопсидальных грибов, известных для юга советского Дальнего Востока. В естественных растительных группировках выявлено 448 видов и 6 вариаций грибов, на растениях сельскохозяйственных угодий — 342 вида и 3 вариации, из них общих 118 видов сферопсидальных грибов. Только в южной подзоне отмечено 336 видов и 3 вариации, что составляет 50% от общего числа сферопсидальных грибов, известных для подзоны. Такое обилие грибов объясняется богатством флоры данной подзоны.

По количеству видов сферопсидальных грибов в растительных группировках горных лесов выделяются: чернопихтарники — 53 вида и 2 вариации, грабовые кедровники — 49 видов и 1 вариация из 67 видов и 2 вариаций, отмеченных в кедровниках, свежие дубняки — 85 видов. Всего в горных лесах выявлены 221 вид и 4 вариации. Наиболее многочисленны по числу видов роды *Phyllosticta* и *Septoria*, несколько меньше по количеству видов роды *Cytospora* и *Phoma*.

В растительных группировках горных лесов наибольшее количество видов грибов составляли лигнофильные синузии (около 100 видов), значительно меньше — гербофильные (более 70) и наименьшее число видов грибов — филлофильные синузии (немногим более 50). Лигнофильные синузии составляли неаспективные виды, преимущественно с сапротрофными связями. Наибольшее число видов грибов зарегистрировано на дубе монгольском — 16 видов, грабе сердцелистом — 4, маакии — 4, сирени амурской — 2, диморфанте и аралии маньчжурской — по 1 виду и т. д. На ведущих хвойных породах зарегистрировано: пихте цельнолистной — 5 видов, кедре корейском — 1 вид (*Cytospora pinii* Desm.). Хотя на лианах отмечено сравнительно

небольшое число видов: на актинидиях — 4, лимоннике — 2, но некоторые из видов, например *Phoma schizandrae* Abl. et Koval, следуют во все растительные группировки за растением-хозяином, а у видов *Phomopsis actinidiae* (P. Henn.) Died и *Sphaeropsis actinidiae* Abl. et Koval подмечена тенденция к широкому распространению, как и у нескольких видов грибов, обитающих на дубе монгольском. На кустарниковых породах: леспедеце двухцветковой, барбарисе амурском и лещине маньчжурской — выявлено по 2—3 вида. Некоторые виды, отмеченные на единичных экземплярах древесных и кустарниковых пород, развивались очень скудно. Это позволило их лишь зарегистрировать.

Виды сферопсидальных грибов, составляющие филлофильную синузию, в большинстве своем обладают прочными паразитическими связями с питающим растением. Следует отметить, что из ведущих родов грибов преобладают представители рода *Phyllosticta* — 34 вида и 1 вариация, род *Septoria* представлен всего 8 видами. Все виды грибов-филлофилов неаспективные, но некоторые из них следуют за питающим растением во все растительные группировки. В их число входят *Phyllosticta carpineae* Sacc. на грабе сердцелистом, *Ph. tumoricola* Pk и *Ph. quergae* Thuem. дубе монгольском, *Ph. tiliae* Sacc. et Spieg. липе амурской, *Ph. piquandinis* Sacc. et Spieg. кленах, *Ph. schizandrae* Davis лимоннике и *Ph. dierwillae* A. Proc. ex Meln. вейгеле. Из 2 видов рода *Ascochyta* *As. procenckoi* Meln. отмечен во многих группировках, где произрастает лимонник китайский. Непостоянные аспекты создавали лишь виды из рода *Melasmia*: *M. salicina* Lev., *M. loniceriae* Jacz., *M. acerina* Lev., *M. punctata* Sacc. et Roum.

Виды грибов-гербофилов также в большинстве своем относились к группе неаспективных, обладающих прочными паразитическими связями, но в этом случае, в отличие от грибов-филлофилов, преобладали представители рода *Septoria* — 38 видов. Это обычные виды, поражающие борцы, валерьяны, вербены, герани, дудники, кислицы, кодонопсисы, плектрантусы, синюхи, чины, фиалки, ландыш, латук, платикодон и др. Род *Phyllosticta* представлен 14 видами, отмеченными на атрактилодесе овальном, василистнике тычиночном, дуднике амурском, зверобое большом, зопнике Максимовича, копытене Зибольда, купене низкой, ластовне заостреннолистном, лигустикуме пурпуроволепестном, очитках, хлоранте японском, ясенце пушистоплодном и др. Из рода *Phoma* выявлено 6 видов: *Ph. rapacis* Nak. et Fak. на женьшене, *Ph. dictamni* Fekl. на ясенце и др.; из родов *Ascochyta* — 3, *Stagonospora* — 2 вида и 1 вариация и т. д.

В растительных формациях, ассоциациях и группировках долинных лесов зарегистрировано 317 видов и 2 вариации из 47 родов грибов. Из 18 растительных группировок, в которых собраны микромицеты, в том числе сферопсидальные грибы, можно выделить

следующие: луговая растительность — 18 видов грибов (из них 13 видов из рода *Septoria*), чозенники — 50, кустарниковые группировки — 77 (2) и ясеневники влажные — 127 (из них 109 видов выявлено в ясеневниках разнокустарниковых). В ясеневниках влажных наибольшее количество грибов — 67 видов — в подавляющем большинстве с сапротрофными связями составляло лигнофильную синузию, в их число входят неаспективные, редко встречающиеся виды грибов из родов *Microdiplodia*, *Muxofusicocum*, *Micropera*, *Leptothyrium*, *Leptestroma*, *Sphaerographium*, *Sphaeronema*, *Rabenhorstia*, *Sirodiplospora*, *Selegraphoma*, *Dothiorella*, *Diplodina*, *Hendersonia*, *Diplodia*, *Phoma*, *Cystospora*, *Cytophoma*, и др., обитающие на сухих веточках лесных пород (бархате амурском, дубе монгольском, орехе маньчжурском, липе маньчжурской, маакии амурской, пихте цельнолистной, ясенях маньчжурской и цельнолистном и др.), на кустарниках (барбарисе амурском, лещине, шиповниках) и лианах (видах актинидии, лимоннике и лунносемяннике даурском). Остальные сферопсидальные грибы, выявленные в ясеневниках, почти в равном количестве составляли филлофильную и гербофильную синузии. Это неаспективные грибы с разной степенью паразитических связей до сапротрофных, например *Phyllosticta phellodendri* Bunk. et Koval на бархате амурском, *Ph. fraxincola* Curr. и *Ph. fraxini* Ell. et Mart. на видах ясеня, *Ph. acanthopanacis* Syd. акантопанаксе сидячецветковом, *Septoria leatendreana* Sacc. и *Ascochyta juglandis* Boltsh. орехе маньчжурском, *Septoria viburni* West. калине Саржента, *Ascochyta procenckoi* лимоннике, *A. jenissensis* Sacc. лунносемяннике даурском, *A. tenerrima* Sacc. et Roum. — на жимолостях и др. В порядке исключения аспекты создавал гербофил *Septoria oxalidis* Lind. на кислице обыкновенной, а непостоянные аспекты — *S. eranthi* Koval на весеннике звездчатом и *S. asaricola* Allesch. на копытене Зибольда.

В растительных группировках сельскохозяйственных угодий выявлено 357 видов и 4 вариации. По обилию сферопсидальных грибов серьезного внимания заслуживают лесные питомники, где выявлено 54 вида и 1 вариация, плодово-ягодные насаждения — 63, цветники — 80 (1) и парковые насаждения — 144 (1). В агрофитоценозах богатством видов выделяются 5 родов из 35 — *Ascochyta* (28), *Cystospora* (36), *Phoma* (41—1), *Septoria* (51) и *Phyllosticta* (72—2), — составляющие почти 67% от общего числа видов грибов, выявленных в растительных сообществах сельскохозяйственных угодий. Что касается количества видов сферопсидальных грибов, составляющих синузии, то наибольшее число их (165 видов и 2 вариации) составляют гербофильную синузию, значительно меньшее (107) — лигнофильную, еще меньшее число видов (70—1) — филлофильную. Микрофилов среди сферопсидальных грибов всего 2 вида. Среди гербофилов преобладают виды, имеющие высокие паразитические связи с сельско-

хозяйственными, лекарственными и сорными растениями. Это виды родов *Ascochyta*, *Septoria* и *Phyllosticta*. Аспекты создавали виды в основном из рода *Septoria*: *S. callistephi* Glover на садовой астре китайской, *S. chrysanthemi* Allesch. хризантемах индийских, *S. dianthi* Desm. гвоздике садовой «шабо», *S. gladioli* Pass. гладиолусах гибридных, *S. leucanthemi* Sacc. et Spieg. хризантемах крупноцветковых, *S. levistici* West. любистоке аптечном, *S. lychnidis* Desm. лихнисе сверкающем, *S. phlogis* Sacc. et Spieg. флоксах, *S. valerianae* Sacc. et Fantr. валерьяне аптечной, *S. lycopersici* Spieg. томатах, *S. helianthi* Ell. et Kell. подсолнечнике однолетнем, *S. cirsii* Niessl. бодяке полевом, *S. astericola* Ell. et Ev. на дикорастущих видах и культурных сортах астр, *S. calyptegiae* West. на видах повоя и т. д.

Из других родов грибов следует отметить виды, создававшие аспекты в коллекциях Ботанического сада Дальневосточного отделения АН СССР. Это *Phyllosticta aizoi* Ckl. на видах очитков, *Ph. lupini* Siem. люпине многолетнем, *Ph. saussureae* Aksel сосорое японской и *Ph. violae* Desm. на видах фиалок, *Ascochyta aquelegiae* (Roum. et Paz.) Sacc. видах водосбора, *Phyllosticta rhei* Ell. et Ev. ревеня и *Ascochyta septentrionalis* Fokin борце корейском, *Phoma herbarum* West. var. *dathurae* Poteb. дурмане обыкновенном, а на пашнях *Ascochyta helianthi* Abram. на подсолнечнике однолетнем, и др. Среди видов, создавших непостоянные аспекты, преобладали представители рода *Phyllosticta*: *Ph. cucurbitacearum* Sacc. на эхиноцистисе шиповатом, *Ph. amaranthi* Ell. et Kell. целозии, *Ph. antirrhini* Syd. львином зеве, *Ph. chenopodii* Sacc. мари белой, *Ph. dahliaecola* Brun. георгинах, *Ph. geraniicola* Siem. пеларгонии, *Ph. libertiana* Sacc. et Marchal на видах фиалок, *Ph. lupinicola* Rogers люпине многолетнем, *Ph. lychnidis* A. Bond. лихнисе сверкающем, *Ph. physaleos* Sacc. физалисе и т. д. Остальные гербофилы хотя и относятся к неаспективным, но включают возбудителей потенциально опасных болезней растений.

Среди грибов, составляющих лигнофильные синузии, по количеству видов выделяются роды *Sphaeropsis*, *Phomopsis*, *Phoma* и *Diplodia*, но наиболее богат по видовому составу род *Cytospora*. Обращает на себя внимание тот факт, что среди лигнофилов не отмечены виды, создающие непостоянные аспекты. Это объясняется сочетанием комплекса оптимальных условий в южной подзоне хвойно-широколиственных лесов для произрастания древесных и кустарниковых пород, стабилизирующих их иммунологическую систему, которая обуславливает устойчивость и выносливость к грибам со слабыми паразитическими свойствами.

Среди грибов, составляющих филлофильные синузии, преобладают виды с прочными паразитическими связями. Это представители родов *Ascochyta*, *Septoria*, но по частоте встречаемости и количеству видов преимущество за родом *Phyllosticta*,

представителей которого в 4 раза больше, чем видов рода *Ascochyta*, и в 2,5 раза больше, чем видов рода *Septoria*. Среди филлофилов отмечено всего несколько аспективных видов и видов, создающих непостоянные аспекты. Это *Phyllosticta westendorphii* Thuem. на барбарисе амурском, *Septoria ribis* Desm. смородине черной, *S. grossulariae* (Lib.) West. крыжовнике, *S. ampelina* Berk. et Curt. винограде амурском, *Polystigmina ussuriensis* на сливе, и некоторые др.

Лесостепная зона — наименьшая по площади, включающая Приханкайскую и Зейско-Буреинскую равнины, которые испытали сильное воздействие человека.

Кроме сельскохозяйственных угодий нами тщательно обследовались влажные луга: иво-луга, разнотравно-вейниковые, вейниковые, осоково-вейниковые, суходольные (остепненные) разнотравные; на Приханкайской равнине — разнотравно-арундинелловые, разнотравно-арундинелло-тонконоговые степные луга и образованные специфичным восточноазиатским злаком арундинеллой. Сборы материала проводились в суходольных злаково-разнотравных группировках, низких порослевых древесно-кустарниковых зарослях.

В лесостепной зоне зарегистрировано 330 видов и 3 вариации сферосидальных грибов, из них в растительных группировках Зейско-Буреинской равнины отмечено 270 видов и 1 вариация, а в Приханкайской — 134 вида и 2 вариации; для этих двух равнин 74 вида сферосидальных грибов (22,2%) являются общими. Только в лесостепной зоне отмечено 60 видов сферосидальных грибов, из них 54 вида обнаружено в растительных группировках Зейско-Буреинской равнины и лишь 6 видов — в Приханкайской равнине. Из числа видов грибов, отмеченных только в этой зоне, общих для двух равнин не выявлено.

Численное превосходство видов сферосидальных грибов в формациях, ассоциациях и растительных группировках Зейско-Буреинской равнины объясняется главным образом пониженной конкурентной способностью грибов из других систематических групп, отличающихся повышенной потребностью во влаге, тепле, свете, например пероноспорных, многих гифальных, меланкониевых и др.

Большое количество видов грибов в суходольных злаково-разнотравных группировках — 34 вида и 2 вариации, а особенно в разнотравно-кустарниковых суходольных группировках — 88 (1) — указывает на оптимальные экологические условия для сферосидальных грибов в этих растительных сообществах. В агрофитоценозах обилием видов сферосидальных грибов, к тому же с паразитическими связями, выделяются парковые насаждения — 70 видов — и пашни — 117 видов. Тот факт, что в окультуренных растительных группировках отмечено значительно больше сферосидальных видов, чем в естественных, под-

тверждает несомненное влияние деятельности человека на распространение и интенсивность развития фитопатогенных грибов. Полученные данные доказывают, что влияние деятельности человека превышает влияние природных условий [Booth, 1974].

Непостоянные аспекты создавали 28 видов грибов и 1 вариацию, из них 2 вида отмечены только в данной зоне: *Phyllosticta lythri* Kovacz на дербеннике иволистном, произрастающем на «молодых» залежах, и *Septoria inulae* Sacc. et Spreg., следующим за девясилом японским на пашни, «средневозрастные» залежи, разнотравные и кустарниково-разнотравные луга и кустарниково-разнотравные заросли. Среди 13 видов грибов, отмеченных и за пределами зоны, следующих за растениями-хозяевами во все геоботанические зоны, подзоны и районы юга советского Дальнего Востока, *Septoria adenophorae* Thuem. на бубенчиках и платикодоне сидячелистном, *S. mougeotii* Sacc. et Roum. ястребинке зонтичной, *S. violae* West. фиалках, *S. gei* Rob. и *Phyllosticta gei* Bres гравилате аллепском, *Phyllosticta lychnidis* A. Bond лихнисе сверкающем, *Ascochyta clematidina* Truem. var. *thalictri* J. J. Davis на ломоносе маньчжурском составляли гербофильные синузии разнотравно-кустарниковых суходольных группировок. Сюда же относятся возбудители септориоза груши и смородины в плодовых насаждениях, аскехитоза бобовых и подсолнечника, септориоза (смолевка, дурнишника) и филлостиктоза (щетинников) сорных растений на пашнях и др.

Из видов, создающих непостоянные аспекты только в пределах лесостепной зоны, следует выделить *Septoria viciae* West. на виках, *Phyllosticta sojecola* Massal. сое амурской, *Ph. minus-sensis* Thue. чине низкой, *Ph. asteris* Bres. астре татарской и другие виды в суходольных разнотравных группировках; на пашнях — *Septoria zeicola* Stout. на кукурузе, *Phyllosticta helianthi* Ell. et Ev. подсолнечнике, а на сорных растениях — *S. dimera* Sacc. на смолевках, *S. polygonicola* (Lasch.) Sacc. и *Phyllosticta wogonovii* Wogon. горце перечном, *Ph. delphini* Lob. живокости Маака, *Ph. nebulosa* Sacc. дреме твердой, *Septoria inulae* Sacc. et Spreg. девясиле японском и др., на сорных местах — *Phyllosticta solani* на дурмане обыкновенном, *S. cannabis* (Lasch.) Sacc. конопле; вдоль ручьев — *Ascochyta alismatis* Trail на частухе восточной и др.

Всего выявлено 45 видов аспективных грибов, в том числе из рода *Septoria* — 22 вида, *Phyllosticta* — 19 и *Ascochyta* — 4 вида. Почти половина видов рода *Septoria*, следуя за растениями-хозяевами по растительным группировкам на юг советского Дальнего Востока, повсюду создавали сезонные аспекты; это *S. callistephi* на каллистепфусе китайском и астрах садовых, *S. clematidis* Rob. et Desm. ломоносе маньчжурском, *S. helianthi* Ell. et Kell. подсолнечнике, и др. Остальные виды этого рода создавали аспекты только в пределах лесостепной зоны. Все виды рода *Phyllosticta*, за редким исключением, создавали аспекты в растительных груп-

пировках Зейско-Буреинской равнины; это *Phyllosticta althaeicola* Pass., *Ph. altheina* Sacc., *Ph. asteris* Ph. *cannabis* (Kirch.) Spreg., *Ph. cucurbitacearum*, *Ph. sajaecola* Massal., *Ph. helianthi* Ell. et Ev. и др.

Практическое значение представляют виды грибов, угрожающие сукцессиями в фитоценозах. В естественных растительных группировках опасность представляют виды: *Septoria glycines* Hemmi, сильно поражающий сою уссурийскую, *S. viciae* West. — вику, *S. elypticola* Died. — колосняки — и другие виды грибов, обитающие в кустарниково-разнотравных зарослях и на суходольных (остепненных) разнотравных лугах.

Для микробиологического метода борьбы с сорняками на пашнях заслуживают внимания виды: *Septoria ajugae* Ranaj на живучке многоцветковой, *S. arabidis* Sacc. резухе повислой, *S. cirsi* бодяке розовом, *S. galeopsidis* пикульнике двунадрезанном, *S. dictamni* Fekl. ясенце пушистоплодном, *S. mulgedii* Thuem. молокане сибирском, *Phyllosticta commelinicola* Toung. комелине обыкновенной, *Ph. nebulosa* Sacc. дреме твердой и *Ph. punctiformis* (Desm.) Allesch. дреме белой.

Нельзя не упомянуть о биомикротрофах из рода *Ampelomyces*: *A. bremiphagus* Naum. и *A. humuli* Fautr., зарегистрированных на представителях сем. *Peronosporaceae* и *Erysiphaceae* в растительных группировках Приханкайской равнины.

Из неаспективных видов грибов серьезного внимания заслуживают *Phyllosticta brassicae* (Curr.) West. на резухе повислой, *Septoria tritici* Rob. et Desm. пшенице мягкой, *Phoma lycopersici* Ckl. томатах, *Ph. tuberosi* картофеля, *Ascochyta capsici* Bond.-Mont. перце однолетнем, *A. cucumis* Fautr. et Roum. тыквах, и др.

Количественное распределение сферопсидальных грибов по родам и по агроценозам на юге советского Дальнего Востока приведено в табл. 2.

В заключение следует указать на то, что количественный состав сферопсидальных грибов зависит от видового состава питающих растений, состояния растения и комплекса факторов, в том числе абиотических — температуры, влажности и инсоляции. Частота встречаемости и интенсивность поражения растений, кроме того, определяются временем проникновения грибов на территорию региона, степенью антропогенного воздействия на естественную растительность и др.

В естественных экосистемах аспективные виды сферопсидальных грибов отмечены преимущественно на адвентивных видах растений, а в агроценозах и местах интенсивной хозяйственной деятельности — также на аборигенных растениях. Среди ведущих родов грибов с прочными паразитическими связями представители рода *Septoria* создают аспекты преимущественно в южной подзоне хвойно-широколиственных лесов, в остальных геоботанических зонах преобладают аспекттивные виды рода *Phyllosticta* как сравнительно более засухоустойчивые и холодостойкие.

Количественное распределение сферосидальных грибов по родам и агроценозам

Род	Всего	Окультуренные луга	Полукультурные		Культурные								
			залежи	лесопосадки	посевы								
					производственные	опытные, коллекцион., индивидуал.	цветники	питомники	сады	парки			
1. Sphaeronema	4	1					1						
2. Phyllosticta	144(2)	29	10	3	20	22	33	21(1)				22(1)	
3. Phoma	52(1)	3	2	1	7	8(1)	2	6		4		23	
4. Macrophoma	4									2		3	
5. Dendrophoma	2											1	
6. Phomopsis	14	1		1	1	1		2		1		8	
7. Aposphaeria	2							1				2	
8. Cytospora	47			5				12		9		33	
9. Cytophoma	3			1								3	
10. Cytosporina	2									1		1	
11. Ascochyta	60(1)	6(1)	1	1	15	19	11	3		3		2	
12. Diplodina	9				2		3					4	
13. Septoria	128(1)	55(1)	14	2	22	19	16	9		5		10	
14. Stagonospora	9	2		1	1	5							
15. Rhabdospora	6	1		1						2		3	
16. Coniothyrium	7							3		1		4	
17. Sphaeropsis	12			3		1		2		1		9	
18. Diplodia	27	1			1			9		2		16	
19. Microdiplo-dia	4				2							2	
20. Hendersonia	8	1						1		1		5	
21. Calamasporium	9						3	2		4			
22. Dothichiza	2		1	1								1	
23. Melasma	2											2	
24. Leptothyrium	3							2		1			
25—40. Прочие	15	3		2	1	3		2		5		2	
Всего	575(5)	103(2)	27	22	73	78(1)	65	76(1)		51		162(1)	
Видов растений	396(1)	113(1)	32	19	58	69	52	69		24		74	

В растительных группировках из южнотаежной подзоны хвойно-широколиственных лесов имеют место сукцессии в древостое речных долин под воздействием сферосидальных грибов, а также подмечены тенденции к развитию сукцессий на лугах разных типов.

Ряд сферосидальных грибов с прочными паразитическими связями с питающими растениями, например из родов *Phyllosticta* и *Septoria*, перспективен для микробиометода в борьбе с ядовитыми и сорными растениями.

Опасными очагами инфекции является рудеральные группировки растений и очаги с обильным спороношением сапрофитов в местах нарушения экосистем, в последних сапрофиты следует рассматривать как потенциальные патогены.

#### ЛИТЕРАТУРА

- Аналиев С. А. Распределение грибов по растительным поясам и сезонность их развития на юго-западном Копендаге // Микология и фитопатология. 1970. Т. 4, вып. 6. С. 500—504.
- Брежнев И. Е. Материалы по экологии паразитных грибов из рода *Phyllosticta* Pers. учлесхоза «Лес на Ворскле» // Вестн. ЛГУ. Биология. 1961. Вып. 1, № 3. С. 5—23.
- Бункина И. А. Грибные болезни дикорастущих растений и плантации женьшеня в Супутинском заповеднике // Сообщ. ДВФ СО АН СССР. Владивосток, 1960. Вып. 12. С. 85—88.
- Бункина И. А. Грибы-микромитеты Супутинского заповедника // Уч. зап. / Дальневост. ун-т. Сер. поч.-ботан. 1969. Т. 25. С. 199—213.
- Васильев Н. Г. Растительность заповедника «Кедровая Падь» // Флора и растительность заповедника «Кедровая Падь». Владивосток, 1972. С. 17—42.
- Воробьев Д. П. Материалы к флоре Курильских островов // Тр. ДВФ СО АН СССР. Сер. ботан. М.; Л., 1956. Т. 3 (5). С. 3—79.
- Воробьев Д. П. Новые данные о флоре Южных Курильских островов — Кунашир и Итуруп // Материалы по природным ресурсам Камчатки и Курильских островов. Магадан, 1960. С. 79—86.
- Ворошилов В. Н. Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 477 с.
- Зилинг М. К. Грибы Дальневосточного края. // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Сер. 2. Споры растения. 1936. Вып. 3. С. 683—695.
- Коваль Э. З. Микофлора заповедника «Кедровая Падь» // Комаровские чтения. Владивосток, 1962. Вып. 10. С. 37—58.
- Коваль Э. З. К изучению флоры грибов заповедника «Кедровая Падь» (Приморский край) // Ботан. журн. 1963. Т. 48, № 11. С. 1701—1705.
- Коваль Э. З. Микофлора заповедника «Кедровая Падь» // Флора и растительность заповедника «Кедровая падь». Владивосток, 1972. С. 105—144.
- Колесников Б. П. Очерк растительности Дальнего Востока. Хабаровск, 1955. 104 с.
- Колесников Б. П. Растительность // Дальний Восток. Физико-географическая характеристика. М., 1961. С. 183—298.
- Колесников Б. П. Растительность // Природные условия и естественные ресурсы СССР. Южная часть Дальнего Востока. М., 1969. С. 206—250.
- Колесников Б. П., Гутникова З. И. Растительность залежей Приханкайской равнины // Сообщ. ДВФ СО АН СССР. Владивосток, 1955. Вып. 7. С. 22—38.
- Корчагин А. А. Строение растительных сообществ // Полевая геоботаника. Т. 5. Л., 1976. 320 с.
- Куренцова Г. Э. Растительность Приханкайской равнины и окружающих предгорий. М.; Л., 1962. 138 с.
- Куренцова Г. Э. Растительный покров Приуссурийской части бассейна Среднего Амура. Владивосток: Дальневост. кн. изд-во, 1965. 72 с.
- Моторина Л. В. О растительности Тымской низменности Сахалина // Геогр. сб. 1956. Вып. 8. Растительный покров Сахалина. С. 49—63.
- Нелен Е. С. Грибы-микромитеты юга Амурской области и закономерности их распространения // Комаровские чтения, Владивосток, 1964. Вып. 13. С. 13—31.
- Нелен Е. С. Грибы-микромитеты растительных формаций и группировок Зейско-Буреинской равнины // Ботан. журн. 1966. Т. 11 № 1. С. 128—131.
- Нелен Е. С. Экобиоморфы и тропические связи энтомофильных грибов в культурных агроценозах // Микология и фитопатология. 1978. Т. 12, вып. 4. С. 362—363.

Нелен Е. С. Консортивные связи энтомофторовых грибов в агроценозах // Микология и фитопатология. 1980. Т. 14, вып. 5. С. 390—394.

Никольская В. В. Дальний Восток: Очерк природы южной половины Дальнего Востока. М., 1962. 216 с.

Осипян Л. Л. Некоторые наблюдения над воздействием микроскопических грибов на сукцессионные явления фитоценоза // Проблемы изучения грибов и лишайников. Тарту, 1965. С. 59—63.

Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. М.: Высш. шк., 1962. 378 с.

Симпозиум «Изучение грибов в биогеоценозах», Москва, 24—28 мая 1977: Тез. докл. Л.: Наука, 1977. 140 с.

Степанова К. Д. Луговая растительность южной части Сахалина и закономерности ее распределения // Географ. сб. 1956. Вып. 8. Растительный покров Сахалина. С. 64—75.

Сукачев В. Н. Общие принципы и программа изучения типов леса // Сукачев В. Н., Зонн С. В., Мотовилов Г. П. Методические указания к изучению типов леса. М., 1957. С. 9—63.

Тетеревникова-Бабаян Д. Н. Ржавчинные паразиты культурных и дикорастущих растений Армянской ССР. Ереван, 1952. 183 с.

Тетеревникова-Бабаян Д. Н. Болезни полевых и луговых кормовых злаков в Армянской ССР. Ереван, 1954. 92 с.

Тетеревникова-Бабаян Д. Н. Обзор грибов из рода *Septoria* Fr., паразитирующих на культурных и дикорастущих растениях Армянской ССР. Ереван, 1962. 158 с.

Тетеревникова-Бабаян Д. Н., Симонян С. А. К вопросу о значении микроскопических грибов в составе фитоценоза // Изв. АН АрмССР. 1964. Вып. 17, № 8. С. 23—32.

Тетеревникова-Бабаян Д. Н., Симонян С. А. О микромицетах в составе фитоценозов // Проблема изучения грибов и лишайников. Тарту, 1965. С. 82—86.

Толмачев А. И. Геоботаническое районирование острова Сахалина. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 50 с.

Толмачев А. И. Широтные пределы распространения растений на Сахалине // Геогр. сб. 1956. Вып. 8. Растительный покров Сахалина. С. 5—14.

Томилин Б. А. Грибы некоторых типичных фитоценозов Амурской равнины // Ботан. журн. 1962. Т. 47, № 8. С. 1116—1125.

Томилин Б. А. Факторы внешней среды, влияющие на распределение грибов в растительных сообществах // Ботан. журн. 1964. Т. 49, № 2. С. 230—239.

Томилин Б. А. Адаптация грибов, к условиям существования в Арктике и микофлора тундр // Микология и фитопатология. 1974. Т. 8, вып. 6. С. 456—471.

Ульянищев В. И. Микофлора Азербайджана. Т. 1. Головные грибы. Баку, 1952. 333 с.

Ульянищев В. И. Микофлора Азербайджана. Т. 2. Ржавчинные грибы. Баку, 1959. 443 с.

Ульянищев В. И. Микофлора Азербайджана. Т. 3. Кн. 1. Ржавчинные грибы. Баку, 1960. 252 с.

Ульянищев В. И. Микофлора Азербайджана. Т. 3. Кн. 2. Ржавчинные грибы. Баку, 1962. 276 с.

Ульянищев В. И. Микофлора Азербайджана. Т. 4. Пероноспорные грибы. Баку, 1967. 352 с.

Черемисинов Н. А. Микоценоз — компонент лесного биогеоценоза // Микология и фитопатология. 1973. Т. 7, вып. 1. С. 34—39.

Шеметова Н. С. Растительность бассейна реки Сицы (Восточные склоны Среднего Сихотэ-Алиня) // Тр. Сихотэ-Алинского гос. заповедника. Владивосток, 1963. Вып. 3. с. 19—57.

Booth C. The changing flora of microfungi with emphasis on the plant pathogenic species // *Cang. Flora and Fauna Brit. L.; N. Y.*, 1974. P. 87—95.

Kalamees K. [Каламезс К.] The role of fungal groupings in the structure of ecosystems. // Изв. АН ЭССР. Биология. 1979. Т. 28, № 3. С. 206—213.