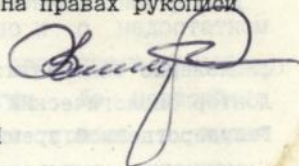


НАЦИОНАЛЬНАЯ АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНЫ  
ИНСТИТУТ БОТАНИКИ им. Н.Г.ХОЛОДНОГО

На правах рукописи



ИСИКОВ ВЛАДИМИР ПАВЛОВИЧ

**ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ МИКОБИОТЫ ДРЕВЕСНЫХ  
РАСТЕНИЙ КРЫМА**

03.00.24 - микология

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Киев - 1994

Диссертацией является рукопись

Работа выполнена в отделе защиты растений Государственного  
Никитского ботанического сада

Научный консультант:

доктор биологических наук

Митрофанов В.И.

Официальные оппоненты:

доктор биологических наук, профессор, Лауреат

Государственной премии Украины Бухало Ася Сергеевна

доктор биологических наук, профессор, Лауреат

Государственной премии Украины Харченко Светлана Николаевна

академик УААН, доктор биологических наук,

профессор

Пересыпкин Владимир Федорович

Ведущая организация:

Донецкий государственный университет

Защита состоится " 23 " *декабря* 1994 г. в " 10 " час. на  
заседании Специализированного ученого совета Д 016.52.01 по  
защите диссертаций на соискание ученой степени доктора биоло-  
гических наук в Институте ботаники им. Н.Г.Холодного НАН  
Украины по адресу: 252601, Киев, ГСП-1, ул. Терещенковская, 2

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке Института  
ботаники им. Н.Г.Холодного, г.Киев, ул. Большая Житомирская 28

Автореферат разослан

" 14 " *ноября* 1994 г.

Ученый секретарь Специализированного  
ученого совета

кандидат биологических наук

*И.Л.Навроцкая* - И.Л.Навроцкая

ЛНБ України ім.В.Стефаніка



00777263 (W)

ЛНБ ім. В. Стефаніка

## ВВЕДЕНИЕ

**Актуальность проблемы.** Более 80% болезней растений вызывается грибами. В последние годы они заметно активизировались и причиняют все более ощутимый ущерб. Это связано не только с общим техногенным загрязнением воздуха, почв, воды, распахкой земель, изменением экологии целых территорий, которые создают предпосылки к болезням, но и с недостатком информации о видовом составе патогенных организмов, вызывающих эти заболевания, их биологии, экологии. До настоящего времени нет единого мнения о роли и месте грибов в жизни растений. Что это, симбионты или самостоятельные организмы, необходимый компонент биогеоценоза или случайные группировки? Уже первый этап решения этого вопроса - изучение видового состава грибов - сопряжен с большими трудностями. Достаточно сказать, что за 150 лет микологических исследований в Крыму собрана информация о микобиоте лишь 25% интродуцентов. Нет даже научно обоснованных расчетов того, сколько же нужно иметь единиц информации о видовом составе грибов, чтобы решать те или иные практические задачи, например в защите растений. В научной литературе используется метод подсчета количества грибов Д.Л.Хоуксворта (1992), согласно которому соотношение растений и грибов на определенной территории должно составлять 1 : 6. Наши наблюдения показывают, что на одном аборигенном растении древесного типа должно быть не менее 100-120 видов грибов, на интродуцентах - до 30 видов.

Активная интродукция растений, проводимая без экологического прогноза ее последствий для аборигенной растительности, не всегда дает положительные результаты и часто приводит к непредсказуемым последствиям. Известно, что вместе с интродукцией растений происходит и интродукция грибов, среди которых имеются виды, специализированные по родам, семействам и даже порядкам растений. Вероятность перехода грибов с местных на интродуцированные растения и наоборот очень высокая, однако нет ясности, в каких случаях вирулентность грибов будет выше, из каких географических районов возможна интродукция опасных возбудителей болезней и т.п. Реальность же такова, что мы постоянно сталкиваемся с проблемой опусто-

шительных эпифитотий, которые периодически повторяются и сводят на нет многолетние усилия интродукторов. Существенный вклад в познание вопросов формирования микобиоты на интродуцированных древесных растениях внесли С.А.Гуцевич (1940-1972), В.А.Анпилогова (1965), Т.Д.Гаршина (1965), С.В.Горленко (1974), С.А.Симонян (1982) и другие, которые заложили методологические основы изучения грибов у культивируемых растений.

Грибы являются не только возбудителями болезней. По ним можно установить таксономическую принадлежность растений, исторический ареал вида, определить степень родства, установить возраст поражаемых побегов, время их гибели, степень адаптивности интродуцентов к местным условиям, выделить иммунные виды и многое другое. Само наличие грибов на растениях не является показателем их неустойчивости, скорее наоборот: вопрос в том, какие виды грибов и на каких органах растений выявлены. Поэтому так важны сведения об органотропной специализации грибов или об их экологических нишах. В микологической литературе на этот счет имеется очень мало информации, вопрос находится в стадии становления. Мы считаем, что это одно из важнейших направлений практической микологии, которое позволит решать вопросы, связанные, например, с биологической защитой растений, объяснить причины частых неудач этого метода.

Обширная литература по перечисленным вопросам нуждалась в обобщении, проверке некоторых положений и гипотез, теоретическом осмыслении всего накопленного фактического материала. Решение вопросов, касающихся экологии грибов и определения их места и роли в жизни растений, с которыми приходится постоянно сталкиваться фитопатоологам и микологам, представляется нам весьма актуальным.

**Цель и задачи работы.** Изучить видовой состав микобиоты древесных аборигенных и интродуцированных растений Крыма, выявить их экологические особенности и установить основные закономерности развития грибов.

Для достижения этой цели необходимо решить следующие задачи:

1. Установить видовой состав, провести систематический анализ и составить конспект микобиоты Крыма.

2. Провести анализ микобиоты по ботанико-географическим зонам Крыма.

3. Изучить специфику распределения грибов на аборигенных и интродуцированных растениях.

4. Выявить индикаторные виды грибов по важнейшим экологическим нишам.

5. Изучить сезонное развитие грибов и определить влияние на этот процесс абиотических факторов.

6. Составить прогноз развития грибов на растениях различных типов жизненных форм.

7. Выявить закономерности, связанные с формированием микобиоты на древесных растениях Крыма.

**Научная новизна.** Проведено детальное микологическое обследование древесных растений на всей территории Крыма. На 518 видах растений, принадлежащих к 178 родам и 77 семействам, выявлено 1360 видов грибов. Впервые для Крыма приводится 681 вид грибов или 50,1% от общего количества обнаруженных видов, в том числе сумчатых 197 (61,8%), базидиальных 89 (52,4%), дейтеромицетов 395 (45,3%). Отмечено новых для Украины 284 вида грибов. Для 195 видов древесных растений в Крыму впервые изучена микобиота, для 225 видов она существенно дополнена. Один вид гриба на аборигенном растении описан как новый для науки.

Нами разработана оригинальная методика систематизации микологического материала по основным экологическим нишам, она учитывает пространственное и временное распределение грибов на растениях. Предложена форма для составления микологической модели, в которой фиксируется микологическое состояние растения на любом отрезке его жизни. Информационная емкость такой модели практически не ограничена. Составлено 1400 таких моделей, что позволило нам выявить основные закономерности формирования микобиоты.

Проведено изучение грибов в 23 экотопах Крыма с контрастными экологическими параметрами.

Детально изучена органотропная специализация фитопатогенных грибов на растениях различных типов жизненных форм.

Определена микобиота репродуктивных органов, листьев, хвой. Микобиота побегов рассматривается по их основным структурным единицам: силлептическим побегам, ветвлениям четвертого, третьего, второго, первого порядков, порослевым побегам, стволам, корням. Это дало возможность научно обоснованно доказать, что грибы занимают строго определенные экологические ниши.

Подробно изучены сукцессии грибов на вегетативных побегах 50 видов древесных пород. Исследования проводились в периоды покоя и активной вегетации растений. Вскрыт механизм последовательного появления грибов в экологических нишах, определена скорость формирования микобиоты, установлен период сохранения инфекции в побегах, найден абиотический показатель, с помощью которого можно осуществлять контроль за возникновением инфекционного фона после внезапной гибели растений, например после пожаров.

На основании изучения микобиоты в различных зонах ареала, в частности, древесных интродуцентов, вместо понятия "географическое распределение грибов" предлагаем пользоваться более точным и конкретным определением "географический викаризм у грибов". Нами установлены викарные виды грибов для всех исследуемых растений, их в микобиоте Крыма насчитывается 65%. Составлена гипотетическая схема формирования грибов за пределами ареалов растений-хозяев.

Проведены фенологические исследования важнейших фитопатогенных грибов. В частности, изучена сезонная и суточная динамика споруляции семи важнейших трутовых грибов, паразитирующих на живых растениях, выявлены основные закономерности их развития в зависимости от экологических факторов.

Изучены особенности формирования микобиоты на растениях в различных типах насаждений. Выявлены основные количественные параметры развития грибов в естественных ценозах.

Впервые в Крыму детально изучена ксилотрофная микобиота древесных растений Крыма и проведено распределение грибов по выделенным экологическим нишам.

**Практическая ценность работы.** Результаты исследований и установленные закономерности могут быть использованы для

составления прогностических микологических моделей растений, необходимых для практического использования в защите растений. В теоретическом плане эта работа позволит глубже изучить некоторые методические вопросы путей формирования микобиоты и экологических последствиях интродукции. Грибы могут быть использованы в качестве индикаторов адаптивных способностей растений, с их помощью можно найти иммунные растения и объяснить природу этого явления. Знание закономерностей формирования микобиоты дает возможность создавать биологически устойчивые насаждения с экологически чистой технологией их содержания, разрабатывать специальные защитные мероприятия с учетом биологии и экологии возбудителей болезней. Результаты исследований могут быть использованы в лекционных курсах по микологии и фитопатологии.

**Основные положения диссертации, которые выносятся на защиту:**

1. Флористико-систематическая и экологическая характеристика микобиоты древесных растений в различных ботанико-географических зонах Крыма.

2. Закономерности распределения и развития грибов по основным экологическим нишам на древесных растениях.

3. Сукцессионные изменения комплексов грибов в различных экологических нишах на древесных растениях и явление викаризма грибов на интродуцированных растениях.

**Реализация результатов работы.** Результаты исследований вошли в методические рекомендации и указания: "Болезни защитных насаждений Крыма и меры борьбы с ними" (Исиков, Шевченко, Литвин, 1988), "Методические рекомендации по определению экономического ущерба от болезней в парках и городских насаждениях" (Исиков, Шевченко, 1989), "Методические рекомендации по диагностике и мерам борьбы с трутовыми грибами в парках и городских насаждениях" (1989), "Методические рекомендации по защите парковых насаждений от болезней" (Исиков, Шевченко, 1989), "Методические рекомендации по уходу за парками на Южном берегу Крыма" (Захаренко, Галушко, Казимирова, Исиков, 1991). Результаты исследований используются в программе комплексного мониторинга за оценкой и состоянием лесов Горного Крыма, осуществляемой Крымским государственным

заповедником, Ялтинским горно-лесным заповедником, Карадагским государственным заповедником. Основные положения диссертационной работы включены в лекционный курс по теме "Лесная фитопатология" Украинским аграрным университетом УААН.

**Апробация работы.** Материалы диссертации обсуждались на Всесоюзном совещании по защите леса (Брянск, 1979), на научно-технических конференциях во Львовском лесотехническом институте (1982, 1985, 1986), на совещании по проблемам охраны генофонда и управления экосистемами в заповедниках лесной зоны (Москва, 1986), на конференции по защите зеленых насаждений от вредных и патогенных организмов (Донецк, 1987), на совещании по защите растений в ботанических садах (Рига, 1989), на совещании по совершенствованию ведения хозяйства в лесах Украины и Молдавии (Киев, 1990), на Всесоюзной конференции по экологическим проблемам охраны живой природы (Москва, 1990), на заседаниях отдела защиты растений Государственного Никитского ботанического сада, отдела микологии Института ботаники им. Н. Г. Холодного АН Украины.

**Публикация результатов исследований.** По материалам диссертации опубликовано более 50 статей в различных изданиях, 5 методических рекомендаций, одно авторское свидетельство на изобретение.

**Структура и объем работы.** Диссертационная работа состоит из введения, 9 глав, выводов, списка литературы, одного приложения и изложена на 444 страницах, иллюстрирована 58 таблицами и 27 рисунками. Приложение содержит конспект микобиоты древесных растений, произрастающих в Крыму, с указанием растений-хозяев и распространения их по ботанико-географическим зонам и изложено на 102 страницах.

Основой для написания диссертации послужили исследования диссертанта, проведенные в Крыму и в южных районах страны на протяжении 1973 - 1993 гг.

## Глава 1. РАЙОНЫ, ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИИ

По разнообразию растительных группировок и экологических

условий Крым занимает одно из первых мест на Украине. Здесь выделяется пять ботанико-географических районов: Полынная Степь, Крымская Степь, Крымская Лесостепь, Горный Крым и Южный берег Крыма. Среднегодовое количество осадков колеблется в различных зонах от 250 до 1036 мм, среднегодовая температура от 4 до 13,9 градусов. Искусственные лесные насаждения в степных районах занимают более 30 тыс. га, естественные леса сосредоточены в горной части полуострова на площади 308,7 тыс. га. В Крыму выделено 155 типов леса, которые распределяются по 23 экотопам (Посохов, 1965). Доминируют дубовые леса - 64,4%, буковые - 16,7%, сосновые - 6,1%, грабовые - 5,8%. Естественно в Крыму произрастает 50 видов деревьев и 94 вида кустарников (Голубев, 1984). Значительную площадь занимают интродуценты. За 180 лет существования Никитского ботанического сада в парки и лесные культуры введено более 500 видов древесных и кустарниковых растений, которые в настоящее время являются основными ландшафтообразующими породами в Южном Крыму.

Нами изучена микобиота 518 видов древесных растений из 178 родов, объединенных в 77 семейств. Листопадные древесные породы здесь являются самыми многочисленными (34,7%), кустарников 31,3%, хвойных 14%. Больше всего здесь видов семейств Rosaceae - 100, Oleaceae, Pinaceae, Cupressaceae - по 30, Fabaceae - 27, Fagaceae - 20. Преобладают интродуценты из Китая и Кореи (24,1%), Северной Америки (15,4%), Средиземноморья (13,5%). Доля участия местных растений составляет 14,5%.

Каждое растение представляет собой экологическую нишу для микроорганизмов, коэволюционно с ними связанных, в частности, для грибов. Вопрос об экологических нишах является одним из наименее разработанных в научной литературе. В настоящее время наибольшее распространение получила концепция многомерной экологической ниши, предложенная Дж. Хатчинсоном (Hutchinson, 1965). С понятием экологической ниши связан один из основных законов биологии - закон конкурентного исключения, согласно которому в одной экологической нише не могут сосуществовать два или более близких видов. Один из них в скором времени вытесняет менее удачливых конкурентов. Вследствие этого виды, занимающие одну или близкие ниши, должны быть

отделены один от другого в пространстве или во времени. Так в природе возникают виды патогенов, обитающих на корнях, стволах, побегах, развивающиеся в разные месяцы, различающиеся по отношению к абиотическим факторам и т.п. Комбинации биотических и абиотических факторов создают неограниченный набор ниш.

Приняв эту концепцию, мы для древесных растений выделили шесть групп экологических ниш, в которых встречаются грибы. Они сгруппированы по принципу пространственного и временного распределения: по типам жизненных форм - 10 экологических ниш, по географическому происхождению растений - 11, по классам возраста - не менее 10, по категории состояния (степени усыхания) - 5, по экотопам - 23, по органам растений - 17. Дальнейшие исследования подтвердили целесообразность выделенных нами экологических ниш для грибов.

Нами разработана оригинальная методика систематизации микологического материала, которая ставит своей целью создание микологических моделей растений. Информационная емкость предлагаемой модели (М) практически не ограничена, она может быть выражена следующей формулой:

$$M = A \times \text{Э} \times C \times H,$$

где А - возраст растения (по классам); Э - количество занимаемых растением экотопов; С - состояние растения (от 1 до 5 баллов); Н - количество экологических ниш по органам растения (не менее 17). Для аборигенных растений (например *Fagus orientalis*) предельная информационная емкость составляет 14875 единиц, для интродуцентов из Китая - 4875. Предлагаются вспомогательные таблицы для контроля за информацией.

## Глава 2. СОВРЕМЕННОЕ СОСТОЯНИЕ МИКОЛОГИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

Рассматривается история микологических и фитопатологических исследований в Крыму. Первые работы были начаты в 1842 г. (Leville). Длительное время направленность исследований носила прикладной характер, изучались болезни культивируемых растений (Траншель, 1868; Варлих, 1896; Мокржецкий, 1895-1913 и др.). Систематические микологические исследования древесных интродуцентов начинаются с 1949 г. (Лившиц, Петрушова, 1949; Обчаренко, 1969; Воронин, 1972; Евмененко, 1979; Митрофанова, 1974 и др.). Большой вклад в изучение микобиоты древесных

растений Крыма внесли Л.И.Васильева (1949-1966), С.А.Гуцевич (1940-1972), Т.А.Мережко (1980), Л.В.Смык (1980), В.П.Гелюта (1984-1989), Т.В.Андрианова (1987) и др. История микологических исследований древесных растений этого региона насчитывает 150 лет, за это время собрана информация только о 25% растений, произрастающих в Крыму, накоплен огромный фактический материал по экологии и биологии грибов, который нуждается в систематизации и обобщении.

В микоценологии существуют три основные точки зрения на место грибов в биогеоценозе. Грибы принимают за автономные целостные образования-микоценозы, которые в биоценозе занимают место наравне с фитоценозом. Грибы образуют автономные сапротитные или паразитные сообщества только в тех случаях, когда они не вступают в конкуренцию с другими растениями. Грибы являются структурными элементами фитоценоза (Гарибова, 1975; Бурова, 1976; Дудка, Смицкая, Смык, Мережко, 1976; Каламеэс, 1977; Томилин, 1977 и др.). Трофическая взаимозависимость грибов и растений очень часто принимает форму симбиоза. По данным И.А.Селиванова (1977), около 80% растений симбиотрофны с грибами. В литературе на этот счет имеется достаточно подтверждений, а сама идея послужила для утверждения одной из теорий эволюции растительного мира - теории симбиогенеза. Экспериментально доказано наличие латентной инфекции в тканях живых растений (Гвритишвили, 1982; Двойченкова, 1960; Ширнина, 1983; Kern, 1957; Tarr, 1972; Waller, 1981). В природе не встречаются растения, на которых не развивались бы грибы, это касается не только сельскохозяйственных культур, но и дикорастущих растений (Гуцевич, 1963; Черемисинов, 1956; Томилин, 1964; Симонян, 1974).

Изучение микобиоты древесных растений в искусственных и естественных ценозах как в Крыму, так и за его пределами носило и носит преимущественно флористический характер. Лишь по основным лесообразующим породам в некоторых регионах проведены исследования, учитывающие экологию грибов-паразитов (Горленко, 1974; Гусейнов, 1989; Чураков, 1988; Шевченко, 1974 и др.). Флористические исследования, проводимые традиционными методами без учета общих закономерностей развития грибов, малоэффективны и рассчитаны на длительный срок. На наш взгляд,

общие закономерности развития грибов можно изучить лишь используя материалы по микобиоте максимально большого и разнообразного числа интродуцентов при обязательном изучении грибов в естественном ценозе как эталоне.

Основные взгляды ученых на природу грибов и их значение в жизни растений сводятся к двум принципиальным положениям: грибы как группа организмов, коэволюционно связанных в симбиотические союзы с питающими растениями и грибы как самостоятельная группа организмов. Оба эти положения верны, первое касается фитопатогенных грибов, второе - сапротрофов. Эти принципы распределения грибов на две группы положены в основу нашей работы.

### Глава 3. ВИДОВОЙ СОСТАВ ГРИБОВ КРЫМА И ЕГО АНАЛИЗ

Всего на 518 видах древесных растений, произрастающих в Крыму, выявлено 1360 видов грибов, относящихся к трем подотделам царства *Mycota*. Доминируют грибы подотдела *Deuteromycotina* (64%), их в три раза больше, чем грибов *Ascomycotina* (23,5%) и в пять - *Basidiomycotina* (12,5%). Выявленные грибы относятся к 281 роду, по числу родов первое место принадлежит подотделу *Ascomycotina* (116 или 41,3%). Общее количество семейств, куда входят эти грибы, 67, они принадлежат к 28 порядкам (табл.1).

Среднее число видов в семействах сумчатых грибов составляет 10, базидиальных - 7, дейтеромицетов - 109. Ведущих семейств в подотделе *Ascomycotina*, у которых число видов превышает средние значения, насчитывается 12: *Erysiphaceae* - 29 видов, *Pseudosphaeriaceae* - 34, *Cucurbitariaceae* - 42, *Nectriaceae* - 10, *Sphaeriaceae* - 18, *Amphisphaeriaceae* - 19, *Diatrypaceae* - 33, *Xylariaceae* - 10, *Valsaceae* - 18, *Diaporthaceae* - 21, *Melanconidaceae* - 12, *Phacidiaaceae* - 10. В подотделе *Basidiomycotina* таких семейств восемь: *Melampsoraceae* - 11 видов, *Rusciniaceae* - 20, *Telephoraceae* - 10, *Corticaceae* - 14, *Hydniaceae* - 11, *Stereaceae* - 7, *Polyporaceae* - 46, *Hymenochaetaceae* - 20. В подотделе *Deuteromycotina* такое семейство лишь одно - *Sphaeropsidaceae* - 723 вида. В целом по всем группам грибов среднее число видов, приходящихся на одно

Таблица 1

Систематический состав грибов на древесных растениях в Крыму

Таксоны	Количество			
	семейств	родов	Видов	
			абсолют.	в %
<b>ASCOMYCOTINA</b>				
Hemiascomycetes				
Taphrinales	1	1	6	0,44
Plectomycetes				
Plectascales	1	1	1	0,09
Loculoascomycetes				
Erysiphales	1	9	29	2,13
Pseudosphaeriales	5	17	83	6,10
Hysteriales	1	2	3	0,22
Microthyriales	1	1	1	0,09
Pyrenomycetes				
Hypocreales	2	6	11	0,81
Coronophorales	1	2	4	0,29
Sphaeriales	6	28	80	5,88
Xylariales	1	5	10	0,74
Diaporthales	4	14	55	4,04
Discomycetes				
Pezizales	2	3	3	0,22
Helotiales	7	27	33	2,43
Всего	33	116	319	23,50
<b>BASIDIOMYCOTINA</b>				
Heterobasidiomycetes				
Auriculariales	1	1	1	0,09
Tremellales	1	2	4	0,29
Teliomycetes				
Uredinales	2	11	31	2,28
Ustilaginales	1	1	1	0,09
Holobasidiomycetes				
Tricholomatales	2	7	8	0,59
Agaricales	3	3	3	0,23
Gasteromycetes				
Sclerodermales	1	1	1	0,09
Nidulariales	1	1	1	0,09
Hymenomycetes				
Exobasidiales	1	1	2	0,15
Aphylophorales	12	66	117	8,60
Всего	25	94	170	12,50
<b>DEUTEROMYCOTINA</b>				
Huhycomycetes				
Moniliales	3	25	65	4,74
Coelomycetes				
Melanconiales	1	18	72	5,29
Sphaeropsidales	4	43	733	53,88
Всего	8	86	870	64,00
MYCELIA STERILIA	1	1	1	0,09
<b>Итого</b>	<b>67</b>	<b>297</b>	<b>1360</b>	<b>100,0</b>

семейство, составляет 20. Ведущими в этом случае будут, соответственно, семейства Erysiphaceae, Pseudosphaeriaceae, Cucurbitariaceae, Diatrypaseae, Diaporthaceae; Pucciniaceae, Polypogonaceae, Нуменочаецеае; Dematiaceae, Tuberculariaceae, Melanconiaceae, Sphaeropsidaceae. Все перечисленные семейства грибов входят, в основном, в три важнейших подкласса: Pyrenomycetes (50%), Нуменомусетес (70%), Coelomycetes (92%).

Доминантных родов в группе Ascomycotina выделено семь: *Microsphaera* - 10 видов, *Leptosphaeria* - 10, *Otthia* - 26, *Cucurbitaria* - 16, *Diatrypella* - 13, *Valsa* - 11, *Diaporthe* - 14; в группе Basidiomycotina три: *Phellinus* - 13, *Peniophora* - 7, *Gymnosporangium* - 6; в группе Deuteromycotina пять: *Phyllosticta* - 123, *Phoma* - 112, *Phomopsis* - 61, *Diplodia* - 117, *Samarosporium* - 89. Для этих грибов выявлены новые питающие растения, численностью от 20 для рода *Phyllosticta*, до 180 у *Cytospora*. В роде *Cytospora* описан новый для науки вид *C.euxina* sp.nov; обнаруженный на аборигенном реликтовом растении *Arbutus andrachne*. Для 195 видов растений в Крыму впервые изучена микобиота, для 225 видов она существенно дополнена. Впервые доказана генетическая связь анаморфы с телеоморфой у 56 видов грибов из 12 родов, преимущественно из подкласса Coelomycetes, а также наличие промежуточного спороношения у некоторых видов, находящихся в экстремальных условиях. Анализ микобиоты Крыма показывает богатое разнообразие биотрофных и ксилотрофных грибов, доминирование видов, вызывающих раковые и некротические заболевания растений и слабую в микологическом отношении изученность этого региона. Мы считаем, что Крым, благодаря своему географическому положению, является одним из центров видообразования, и здесь возможны находки новых видов грибов на растениях, находящихся на границе своего ареала.

#### Глава 4. ОРГАНОТРОПНАЯ СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ ГРИБОВ У ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Выявленные нами грибы занимают свои, строго определенные экологические ниши на растениях. Органотропная специализация характерна не только для фитопатогенных грибов, но и для сапротрофов.

На репродуктивных органах древесных растений отмечено 23 вида грибов, из них 4 на цветках, остальные на плодах. Грибы принадлежат к трем подотделам: Deuteromycotina - 15 видов, Ascomycotina - 5, Basidiomycotina - 3. Они вызывают восемь типов болезней, каждой из которых соответствует свой вид гриба, реже несколько грибов вызывают однотипную болезнь.

На листьях древесных растений выявлено 337 видов грибов из трех групп: Deuteromycotina - 76%, Ascomycotina - 15%, Basidiomycotina - 9%. Грибы относятся к 79 родам, которые входят в 14 порядков: Moniliales - 37 видов, Melanconiales - 29, Sphaeropsidales - 191, Taphrinales - 6, Erysiphales - 29, Pseudosphaeriales - 5, Microthyriales - 1, Hypocreales - 2, Sphaeriales - 1, Diaporthales - 2, Helotiales - 5, Uredinales - 27, Ustilaginalis - 1, Exobasidiales - 2. Они вызывают 11 типов болезней. Грибы встречаются на листьях почти всех исследуемых растений, наибольшее распространение имеют виды родов *Phyllosticta* - на 141 растении, *Septoria* - на 34, *Ascochyta* - на 15, *Microsphaera* - на 61, *Phyllactinia* - на 21, *Gymnosporangium* - на 20. Дейтеромицеты строго специализированы по видам и родам растений, у мучнисто-росяных и ржавчинных круг питающих растений может находиться в пределах семейств. Уaborигенных пород на листьях насчитывается до пяти-шести видов грибов, у интродуцентов выявлено по одному, реже по два вида, однако встречаются растения и с гораздо большим количеством грибов. Не наблюдается особых расхождений по числу видов на растениях различных типов жизненных форм. На интродуцированных растениях гораздо реже встречаются мучнисто-росяные и ржавчинные грибы, а если и встречаются, то чаще в стадии анаморфы и Endo-Uredinales (0 + 1). Среди древесных интродуцентов распространен такой тип болезни листьев, как увядание, которое вызывается грибами из родов *Gloeosporium*, *Monilia*, *Botrytis*, *Alternaria*, *Volutella*, *Cladosporium*. Экспериментально нами подтверждены патогенные свойства грибов рода *Alternaria* в отношении интродуцированных растений. Экологические условия Крыма благоприятствуют развитию этих грибов почти круглый год.

Нами зафиксировано 32 случая нахождения 25 видов фитопатогенных грибов в несвойственных им экологических нишах. Так

на листьях растущих деревьев мы выявили некротрофные грибы родов *Cytospora*, *Diplodia*, *Phoma*, *Phomopsis*, *Macrophoma*, *Sphaeropsis*, *Coryneum*, *Pestalotia*, *Seiridium*, *Stigmatea*, *Leptosphaeria*, *Microstroma*. Эти грибы встречаются редко, преимущественно на вечнозеленых и хвойных интродуцированных растениях.

На побегах исследуемых нами растений выявлено 913 видов грибов-микромитетов, которые принадлежат к трем подотделам: *Deuteromycotina* - 74%, *Ascomycotina* - 23%, *Basidiomycotina* - 3%. Из них 624 вида (68%) мы считаем фитопатогенными, 289 (32%) - слабыми дереворазрушающими грибами. Все перечисленные грибы занимают свое место в кроне растения и распределяются по семи основным экологическим нишам: силлептическим побегам, побегам четвертого, третьего, второго, первого порядков, ст-воловоу и пневоу поросли (табл.2).

Таблица 2

**Количественная характеристика грибов-микромитетов на вегетативных побегах древесных растений**

Экологические ниши грибов	<i>Deuteromycotina</i>		<i>Ascomycotina</i>		<i>Basidiomycotina</i>	
	родов	видов	родов	видов	родов	видов
Побеги IV порядка	28	153	21	33	1	1
Побеги III порядка	24	171	35	52	1	2
Побеги II порядка	27	153	39	69	3	3
Побеги I порядка	27	110	50	85	3	3

В частности, на побегах IV порядка отмечено 187 видов грибов. Чаше других здесь встречаются грибы родов *Diplodia* (63 питающих растения), *Cytospora* (43), *Phoma* (27). В большинстве случаев экологическую нишу занимает один гриб, однако на аборигенных породах встречается до пяти и больше видов в одной нише. Это объясняется тем, что сюда входят анаморфы и телесморфы фитопатогенных грибов, дереворазрушающие микромитеты.

На побегах III порядка выявлено 225 видов грибов. Здесь доминируют роды *Cytospora* - 77, *Diplodia* - 46, *Samarosporium* - 29, *Phoma* - 26, *Eutryblidiella* - 17, *Valsa* - 14 растений

-хозяев. В подотделе Deuteromycotina 94% обнаруженных грибов являются фитопатогенными, в подотделе Ascomycotina - 67%.

На побегах II порядка отмечено также 225 видов грибов. Наибольшее распространение на древесных породах имеет род *Cytospora* (62 питающих растения) и его телеоморфа *Valsa*, *Leucostoma*, *Valsella* (33). На кустарниках доминируют грибы родов *Samarosporium*, *Diplodia*, *Phoma*, т.е. экологические ниши у разных типов жизненных форм растений не совпадают. У кустарников родовые комплексы грибов в этой нише такие, как у древесных пород на побегах IV-III порядков. Заметно постепенное снижение количества фитопатогенных грибов в подотделе Deuteromycotina и увеличение числа сапротрофов из группы Ascomycotina.

На побегах I порядка выявлено 198 видов грибов, здесь заметно выделяется род *Cytospora* - он отмечен на 105 растениях, следующий род (*Phomopsis*) выявлен на 21 растении. В подотделе Ascomycotina доминируют телеоморфы указанных грибов, они приводятся для 70% растений. По сравнению с побегами IV порядка, общее количество фитопатогенных грибов в подотделе Deuteromycotina снизилось на 11%, в подотделе Ascomycotina на 29%. Это говорит о том, что уже на побегах IV порядка могут иметь свои постоянные экологические ниши 73% грибов, на побегах III порядка - 67%, II порядка - 59%, I - 44%. Основной фон на вегетативных побегах древесных интродуцентов создают пять родов грибов: *Samarosporium*, *Diplodia*, *Cytospora*, *Phoma*, *Phomopsis*. У аборигенных пород экологические ниши заняты специализированными видами грибов из других родов. О сужении границ экологических ниш с возрастом побегов говорит и тот факт, что на побегах высшего порядка увеличивается число сапротрофов из обоих классов.

Мы установили, что формирование микобиоты на древесных растениях не является случайным процессом, а подчиняется закону распределения грибов по экологическим нишам. Особенно четко это прослеживается на примере вегетативных побегов, где индикаторными видами являются грибы-микромитеты. На основании анализа микобиоты этих побегов выделены самые распространенные виды грибов. Их 389 видов (43%), они принадлежат к пяти родам: *Cytospora*, *Diplodia*, *Samarosporium*, *Phoma*, *Phomopsis*.

Грибы занимают побеги определенного возраста, диаметра, а интенсивность их развития позволяет более четко установить границы экологических ниш. В качестве стабильного, малоизменяющегося показателя экологической ниши на вегетативных побегах мы приняли диаметр побега. Для установления границ ниш было взято от 100 до 300 случаев нахождения перечисленных грибов на различных растениях, произрастающих в разных экотопах, при этом учитывалась интенсивность их развития. Границы экологической ниши по диаметру устанавливаются в зависимости от частоты встречаемости на определенном отрезке побега: максимальные их количества соответствуют оптимуму развития гриба(2), минимальные - крайним границам распространения (рис.1).

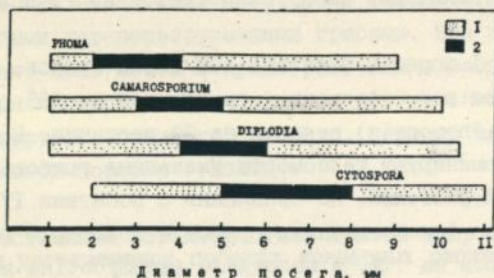


Рис.1. Экологические ниши наиболее распространенных грибов на вегетативных побегах древесных растений

Экологические ниши грибов перекрываются соседними видами, они также не бывают постоянными. При нарушении естественных и последовательных жизненных процессов у растения происходит сдвиг экологической ниши. Такие процессы мы наблюдали в специально поставленном опыте у грибов рода *Diplodia*, а также у других видов при изучении сукцессий на пожарищах.

Нами также установлено, что в одной экологической нише можно выявить до восьми видов грибов: специализированный к экологической нише грибок в стадии анаморфы, его телеморф, дереворазрушающие дейтеромицеты, сумчатые, базидиальные грибы, телеморфы грибов из соседних экологических ниш, фитопатогенные ржавчинные, мучнисто-росяные грибы. У аборигенных пород эти экологические ниши заполнены специализированными видами грибов, у интродуцентов преимущественно грибами из родов *Camarosporium*, *Diplodia*, *Cytospora*. Телеморфы фитопато-

генных грибов формируются на границах экологических ниш. Грибами-индикаторами экологических ниш на силлептических побегах и побегах IV порядка будут *Samarasporium*, *Phoma*, на побегах III порядка *Diplodia*, на побегах II и I порядков *Cytospora*, *Phomopsis*. Экологические ниши не постоянны и могут смещаться в зависимости от времени гибели побегов.

Формирование микобиоты у древесных лиственных интродуцентов проходит с участием грибов всех перечисленных выше родов при доминировании рода *Cytospora*, который выявлен у 80% растений. У хвойных пород перечисленные экологические ниши заняты преимущественно специализированными грибами. У кустарников доминантными являются грибы из рода *Diplodia* (58%), у полукустарников и лиан - *Samarasporium* (33%), *Phoma* (50%). Если растения одного рода относятся к разным типам жизненных форм (например *Amygdalus communis* и *A.nana*), то у кустарниковых видов сохраняется полный набор грибов древесной породы.

#### Глава 5. СУКЦЕССИОННЫЕ РЯДЫ ГРИБОВ НА РАСТЕНИЯХ

Проведены специальные наблюдения для изучения механизма заполнения грибами экологической ниши на побегах IV-III порядков у 50 видов древесных растений различных жизненных форм. Для опыта отбирались с одних и тех же растений побеги в период покоя (зимой) и активной вегетации (летом). Таким образом мы имели 100 вариантов опыта в 10-кратной повторности, продолжительность наблюдений 2,5 года. Фитопатогенные грибы при зимней обрезке появляются через 8,5 месяцев, при летней через 5,4. Для разных групп растений сроки эти были различными. Самое позднее появление грибов наблюдалось у хвойных пород, соответственно 10,6 и 7,5 месяцев, самое раннее у листопадных кустарников: 8,1 и 3,8. Здесь приводятся усредненные данные, для каждого растения характерны свои особенности. Первыми на побегах появляются грибы родов *Samarasporium*, *Diplodia*, *Cytospora*, *Sphaeropsis*, *Phoma*, *Phomopsis*. Каждый из этих грибов занимает свои экологические ниши, границы которых у изученных растений совпадают с высокой точностью.

Продолжительность развития некротрофных грибов, которая определялась с момента появления плодовых тел со зрелыми конидиями до выхода их из плодовых тел или формирования телео-

морфы, составляет: у листопадных древесных пород 15,3-13,2 месяца, вечнозеленых древесных пород 13,5-11,9, хвойных 10,6-9,7, листопадных кустарников 12,4-12,8, вечнозеленых кустарников 10,3-10,1 месяцев. У многих фитопатогенных грибов как при зимней, так и при летней обрезках отмечена телеоморфа. У листопадных древесных пород количество видов грибов, имеющих телеоморфу, при зимней обрезке составляет 14%, при летней - 33%, у вечнозеленых древесных пород, соответственно, 32 и 42%, у хвойных 43 и 61%, у кустарников листопадных 26 и 25%, у кустарников вечнозеленых 12 и 20%. То есть при зимней обрезке телеоморфа в два-три раза чаще встречается у вечнозеленых растений, по сравнению с другими; при летней обрезке телеоморфа встречается на всех растениях, но чаще на хвойных и вечнозеленых древесных породах. В целом по всем группам растений возможность образования телеоморфы гораздо выше при летней обрезке (42%), чем при зимней (29%).

Нами также установлено, что до тех пор, пока происходит развитие одного фитопатогенного гриба, в экологической нише не встречается других видов. Мы не наблюдали отклонений от этого правила во всех 100 вариантах опыта. Появление следующего гриба в экологической нише наблюдается после полного выхода спор фитопатогенного гриба из пикнид и естественного разрушения не менее 80% плодовых тел или же полного созревания спор в сумках при формировании телеоморфы.

Очередной этап сукцессии определяют дереворазрушающие микромицеты, среди которых доминируют грибы подкласса *Zygomycetes* (67%).

На вегетативных побегах в течение двух лет может наблюдаться от пяти до девяти стадий сукцессий грибов. Их число зависит от жизненной формы растения и времени отмирания побегов. Самое большое число вариантов сукцессий наблюдается у древесных лиственных растений (до 9), самое малое у хвойных (5). Среднее количество видов грибов, зафиксированных в одной экологической нише - на побегах III порядка, следующее: древесные листопадные породы - 9,4, вечнозеленые - 6,8, хвойные - 6,3, кустарники вечнозеленые 7,1, листопадные - 5,8; в целом по всем группам растений - 7,1, что соответствует полевым данным, полученным нами при изучении микобиоты на вегета-

тивных побегах.

Если рассматривать сукцессии с качественной стороны и индикаторами их стадий считать определенные группы грибов, то на вегетативных побегах древесных растений можно выделить, как минимум, четыре варианта сукцессионных рядов грибов (рис. 2).

Варианты	Стадии сукцессий			
	I	II	III	IV
1	Анаморфа	Телеоморфа	Дереворазрушающий микромицет	Дереворазрушающий базидиальный гриб
2	Телеоморфа	Дереворазрушающий микромицет	Дереворазрушающий базидиальный гриб	
3	Дереворазрушающий микромицет	Дереворазрушающий базидиальный гриб		
4	Дереворазрушающий базидиальный гриб			

Рис. 2. Варианты сукцессионных рядов грибов в одной экологической нише.

Первый вариант формируется в естественных и искусственных ценозах при условии гибели растений в зимний период. Здесь строго соблюдается последовательность заполнения экологической ниши сначала фитопатогенными грибами, затем сапротрофами. Второй наблюдается у растений на границах их естественных ареалов или в неблагоприятных условиях, или у погибших в период покоя и в начале вегетации. Третий вариант наблюдается на растениях, погибших в период активной вегетации или произрастающих в крайне сухих местообитаниях, или поврежденных огнем во время пожаров. В этом случае из-за быстрого высыхания побега фитопатогенные грибы не успевают полностью сформироваться, он погибает на начальной стадии созревания, и эта экологическая ниша сразу заполняется дереворазрушителями. Четвертый вариант сукцессионного ряда наблюдается только на побегах с поврежденным камбием, время гибели растения здесь существенной роли не играет.

#### Глава 6. КСИЛОТРОФНАЯ МИКОБИОТА

Закон распределения грибов по экологическим нишам присущ

не только фитопатогенным микромицетам, но и дереворазрушающим грибам. Наши исследования подтверждают это. На древесных породах, произрастающих в Крыму, выявлено 148 видов активных дереворазрушающих грибов из двух подотделов: *Ascomycotina* - 12 видов (8%) и *Basidiomycotina* - 136 (92%). Сумчатые грибы представлены двумя семействами: *Xylariaceae* (10) и *Pezizaceae* (20). Почти все грибы подотдела *Basidiomycotina*, за исключением четырех семейств (*Melampsoraceae*, *Pucciniaceae*, *Graphiolaceae*, *Exobasidiaceae*), являются сильными дереворазрушителями. Наиболее широко распространены виды из семейств *Hymenochaetaceae* (31,3%), *Polyporaceae* (28,8), *Telephoraceae* (14,3) *Stereaceae* (11,4), *Ganodermataceae* (13,7). В этой группе мы выделяем 51 фитопатогенный вид (34%) и 97 сапротрофов (66%). Общее количество документально зарегистрированных находок дереворазрушающих грибов составляет 1062. Все грибы распределяются по семи группам экологических ниш: жизненным формам растений, их состоянию, субстрату, возрасту, экотопам, местонахождению в естественном или искусственном ценозе.

На лиственных древесных породах выявлено 127 видов грибов (85,8%) из 64 родов, доминируют *Phellinus* (65%), *Ganoderma* (86%), *Inonotus* (70%), *Fomes* (91%), *Laetiporus* (95%), *Stereum* (72%), *Punalia* (100%). На хвойных породах отмечено 27 видов (18,2%), большинство из них являются высокоспециализированными патогенами. Частота встречаемости их, по сравнению с предыдущей группой грибов, в 5-10 раз ниже. Здесь есть грибы, впервые отмеченные для Крыма: *Heterobasidion annosus*, *Fomitopsis pinicola*, *Antrodia juniperina*, *Peniophora junipericola*, *P. pini* и др.

На кустарниках выявлено 30 видов грибов (20%), здесь чаще других встречаются представители из рода *Phellinus* (32%), *Peniophora* (13), *Inonotus* (11), *Phylloporia* (10). На полукустарниках и лианах отмечено 12 видов грибов, преимущественно из семейств *Corticaceae*, *Telephoraceae*. Дереворазрушающие грибы на растениях этой группы встречаются крайне редко, из общего числа зафиксированных находок на их долю приходится 1,3%.

Все дереворазрушающие грибы распределяются по следующим основным группам субстрата или органам растений: корням, стволам, побегам, мелкому опаду, крупному валежу и пням. В

Крым выявлено 18 видов грибов, вызывающих корневые гнили у растущих деревьев, они принадлежат к 16 родам. На долю грибов родов *Ganoderma*, *Phellinus*, *Phyllororia* приходится 89% от общего числа находок. На стволах древесных пород отмечено 76 видов грибов (51%), доминируют грибы родов *Ustulina*, *Phellinus*, *Inonotus*, *Fomes*, *Stereum* и др. На лиственных древесных растениях найдено 68% всех грибов, на хвойных - 11, на кустарниках - 20, полукустарниках и лианах - 1%. Около 40% всех обнаруженных грибов встречаются на стволах различных растений. На пнях выявлено 37 видов дереворазрушающих грибов (28%). В основном, здесь продолжают развитие грибы, которые вызывают корневые гнили: *Phellinus torulosus*, *Ganoderma arplanatum* и др. Встречаются они в 3-5 раз реже, чем на растущих растениях.

Формирование микобиоты дереворазрушителей в значительной, а часто и в решающей степени зависит от состояния растений, от степени их усыхания. На здоровых растениях (1 балл) полностью отсутствуют грибы этой группы. На растениях со слабой интенсивностью усыхания (2 балла) встречается только 0,5% дереворазрушающих грибов. В основном это грибы родов *Coriolus*, *Lopharia*, *Vuilleminia*. На растениях со средней степенью усыхания (3 балла) отмечается 20,7% грибов. В основном это специализированные виды на корнях и стволах, а также сапротрофы из семейств *Telephoraceae*, *Stereaceae*. Большая вероятность находок приходится на лиственные породы (58%), меньшая - на хвойные (18%), кустарники (16%) и полукустарники (8%). На растениях с сильной степенью усыхания (4 балла) выявлено 55 видов грибов (25,3%), здесь впервые появляются грибы родов *Ustulina*, *Aurantiporus*, *Bjerkandera*, *Chondrostereum*, *Coriollus*, *Daedaleopsis*, *Fibuloporia*, *Fistulina*, *Lentinus*, *Sarcodontia*. Они могут служить индикаторами определенного состояния растений. На погибших растениях (5 баллов) найдено 137 видов дереворазрушающих грибов (93%). Исключительно на отмерших растениях выявлены грибы родов *Heterobasidion*, *Daedalea*, *Naralopilus*, *Ischnoderma*, *Sarcodon*, *Tremella*, *Tyromyces*, их доля составляет всего 2,5% от общего числа находок. На погибших растениях насчитывается в два раза меньше фитопатогенных грибов, чем на растущих, выше родовое разнообразие

сапротрофов.

У дереворазрушающих грибов, как правило, наблюдается строгая приуроченность к растениям определенного возраста. На растениях I класса возраста отмечено 36 видов грибов (24%) семейств Xylariaceae, Telephogaceae. Больше половины всех находок приходится на II-V классы возраста (58%), доминируют здесь роды *Inonotus*, *Ganoderma*, *Phellinus*, *Pomes*. На растениях старших возрастов (VI-XII) выявлено 23% дереворазрушающих грибов, большинство из них специализированные трутовики. Важнейшие фитопатогенные грибы в Крыму встречаются на растениях сравнительно молодого возраста (III-V классы), что указывает на неудовлетворительное состояние растений.

Экологической нишей для многих грибов являются экотопы, которых в Крыму насчитывается 23. В сухих местообитаниях (А) Степного Крыма выявлено всего 12 видов грибов (3,5%), преимущественно родов *Coriolus*, *Odontia*, *Peniophora*, *Stereum*, *Vulleminia*. В свежих экотопах (В) встречается 31 вид дереворазрушающих грибов. Максимальное количество грибов (73%) найдено в сугрудках (С). В этот экотоп входит весь Южный берег Крыма с его богатой растительностью. Здесь доминируют грибы родов *Phellinus* - 31%, *Ganoderma* - 12%, *Inonotus* - 7%, *Stereum* - 6%, *Peniophora* - 7% и др. В дубравах (Д) выявлено 15% всех грибов, преобладают специализированные виды (80%).

Распространенность многих дереворазрушающих грибов зависит от того, в естественном или искусственном ценозе находится растение. В естественном ценозе выявлено 92 вида грибов (62%), все виды сумчатых дереворазрушающих грибов встречаются только здесь. В искусственных ценозах отмечено 77 видов (52%). Несмотря на меньшее количество видов грибов, здесь они встречаются чаще, чем в естественных ценозах (58% против 42%). В шесть раз чаще встречаются грибы родов *Ganoderma*, в четыре *Inonotus*, в два *Laetiporus*, *Phellinus*, *Peniophora*. То есть, влияние антропогенного фактора на формирование флоры дереворазрушающих грибов существенно, в частности, в плане накопления источников инфекции.

Вместе с интродукцией растений происходит и интродукция грибов. Однако микобиота аборигенных и интродуцированных растений различна, и чем контрастнее условия их ареалов, тем больше несовпадающих видов. Вопросами географического распространения грибов занимались многие исследователи (Горленко, 1975; Хохрякова, 1978, 1980; Гуцевич, 1963; Неофитова, 1958; Головкин, 1988; Воусе, 1954; Salisbury, 1961), но четкого объяснения этому процессу они не дают. Все исследователи отмечают на интродуцентах новые виды грибов, которые не встречаются на аборигенных растениях. Эти факты не вписываются в общепринятую теорию формирования микобиоты интродуцентов путем перехода грибов с местных растений. Вопрос потребовал детального изучения.

Мы изучили микобиоту древесных интродуцентов из 10 географических районов и сравнили ее с микобиотой местных растений. Микобиота древесных пород Крыма оказалась в пять раз богаче, чем микобиота интродуцированных растений. Несмотря на низкий коэффициент сходства флор Жаккара, на растениях каждой географической зоны имеются сходные с крымскими виды грибов. Самое большое их количество отмечено на растениях с Кавказа (54%), из Средней Азии (41%), Европы (36%), самое низкое на интродуцентах из Китая, Кореи (18%). Если рассматривать грибы в систематическом отношении, то больше совпадающих грибов приходится на грибы-полифаги и широкоспециализированные виды из подотделов Basidiomycotina (80%), Ascomycotina (49%), Deuteromycotina (25%). Суммарное количество совпадающих грибов составляет 381 вид.

Большее количество грибов - 856 видов (63%) - попало впервые в Крым на 443 древесных интродуцентах из девяти географических районов мира. К подотделу Deuteromycotina относится 657 этих грибов (77%) из 68 родов. В общем списке грибов Крыма в семействе Moniliaceae 75% видов выявлено на интродуцентах, в семействе Dematiaceae - 60%, Tuberculariaceae - 75%. Всего в порядке Moniliales отмечено 11 новых родов грибов, которые не встречаются на растениях местной флоры. Большое количество грибов выявлено в порядке Melanconiales - 67%, в том числе три новых рода. Больше всего новых для Крыма видов грибов приходится на порядок Sphaeropsidales - 554 вида

(75%), здесь 10 родов грибов встречаются исключительно на интродуцентах.

В подотделе *Ascomycotina* отмечено 165 видов (19%) из 37 родов. В Крым вместе с интродуцентами попало 50% грибов семейства *Taphrinaceae*, 41% - *Erysiphaceae*, 62% - *Pseudosphaeriaceae*, 50% - *Nectriaceae*, 61% - *Sphaeriaceae*, 52% - *Amphisphaeriaceae*, 31% - *Diatrypaceae*, 85% - *Dermeaceae*, 60% - *Phaciaceae*, из которых 58% приходится на фитопатогенные и 42% на сапротрофы.

На древесных интродуцентах выявлено также 34 новых вида грибов подотдела *Basidiomycotina* (4%). Из 28 родов, куда входят эти грибы, 16 привнесены с интродуцентами. Больше половины грибов семейства *Russiniaceae* (55%) в Крыму известно на интродуцентах. Среди грибов *Polyporaceae* насчитывается всего 6 новых для Крыма видов.

Грибы, которые на родине растений встречаются крайне редко или вовсе отсутствуют, а в местах интродукции имеют широкое распространение, мы называем викарными видами. К этой же категории мы относим грибы, которые встречаются исключительно на интродуцентах и не отмечены на растениях местной флоры. Распределение викарных видов по географическим районам неодинаковое. Доминируют грибы подотдела *Deuteromycotina* (77%), больше всего их выявлено на растениях из Китая, Кореи, Средиземноморья, Северной Америки. Перечисленные районы являются основными центрами интродукции викарных видов в Крым.

Процесс формирования викарных видов нам представляется следующим образом. По Г.Н.Зайцеву (1983), ареал растения состоит из концентрических окружностей. Центр занимает зона оптимума, за ней следуют зоны адаптации и интродукции. За пределами последней лежит зона дискомфорта. Ареал патогена лежит внутри ареала питающего растения (Ячевский, 1933; Шварцман, 1965; Наумов, 1972). В пределах естественного ареала каждого вида растения всегда имеются доминантные грибы, которых всегда больше в зоне оптимума (Вавилов, 1926б 1927). На границах ареалов преобладают рецессивные виды, близкие в систематическом отношении к доминантным (рис.3) При переносе растений в широтном направлении рецессивный признак становится доминантным, и он будет выражен тем сильнее, чем дальше от

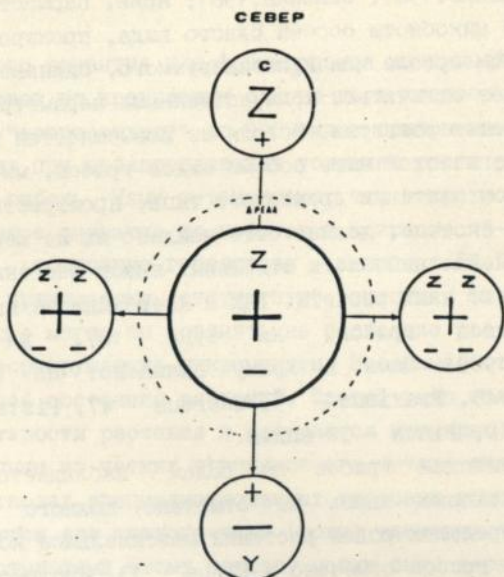


Рис.3. Формирование викарных видов грибов за пределами ареалов растений

оптимума перенесено растение. Географический викариизм менее выражен при переносе растений в меридианальном направлении, здесь сильнее проявляются изменения в стадиях развития грибов. Классическим примером в этом отношении являются растения рода *Pinus*. В зоне оптимума доминантным грибом здесь считается род *Senangium*. На северных границах ареала он вытесняется грибом *Scleroderris*, на южных - *Coccophacidium*. Мы проверили действие этой закономерности на трех видах сосен: *P. sylvestris*, *P. pallasiana*, *P. stankewiczii*, и во всех случаях имели сходные результаты. Аналогичные данные получены нами для растений семейств *Oleaceae*, *Cupressaceae*.

#### Глава 8. ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ И БИОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ФОРМИРОВАНИЕ МИКОБИОТЫ

Рассматривается специализация грибов по питающим растениям в пределах их видов, родов, семейств и порядков. Нами установлено, и это подтверждается многочисленными публикаци-

ями ( Горленко, 1987; Симонян, 1981; Ярва, Пармасто, 1980; Shaw, 1990), что микобиота особей одного вида, произрастающего в естественном ареале или культивируемого, одинакова по составу, но может отличаться количественными параметрами, например интенсивностью развития. Исходя из возможностей нахождения в одной экологической нише восьми видов грибов, мы полагаем, что на одном растении древесного типа, произрастающем в определенном экотопе, должно быть найдено их не менее 100-140 видов. Изучение микобиоты отдельных видов растений полностью подтверждает наши расчеты. Так в Азербайджане на дубе найдено 213 видов грибов, на буке 107, на грабе 60 (Гусейнов, 1989). Нами в Крыму выявлено: на *Fagus* - 54, *Carpinus* - 45, *Fraxinus* - 45, *Quercus* - 47, *Pistacia* - 36, *Corylus* - 30, *Pinus* - 30 видов.

Специализация грибов по родам наблюдается у всех растений, однако здесь не отмечено полного совпадения грибов. В пределах родов растений максимальное количество общих видов грибов отмечено у *Pinus* - 13, *Juniperus* - 10, *Cupressus* - 7, *Quercus* - 16, *Rosa* - 6, *Acer* - 10, *Carpinus* - 9, *Fraxinus* - 9 и др. В основном это грибы родов *Cytospora*, *Diplodia*, *Phyllosticta*, *Phoma*, *Camarosporium*, *Microsphaera*, *Phellinus*, *Ganoderma*. В Крыму выявлено 16 семейств растений, имеющих общие виды грибов, из которых три относятся к хвойным, 13 к лиственным породам. Они объединяют 52% всех родов растений. В подотделе *Deuteromycotina* общими для растений являются 17 родов грибов, *Ascomycotina* - 15, *Basidiomycotina* - 14. Доминантными здесь являются, соответственно, роды *Cytospora*, *Valsa*, *Phellinus*. Наибольшее количество этих грибов выявлено в семействах *Rosaceae* - 14, *Fabaceae* - 9, *Cupressaceae* - 7. Знание общих видов грибов необходимо для поиска источников инфекции, определение которых осуществляется по специальным методикам (Минкевич, 1974). Нами установлено, что активность фитопатогенных грибов в культивируемых насаждениях выше, чем в дикорастущих, и грибы в пределах семейств растений поражают сильнее представителей других родов. Эта закономерность была установлена экспериментальным путем.

Растение в своей жизни проходит три основных этапа развития, которые четко определяются сопутствующим набором грибов.

Этап **активного развития** или формирования жизненной формы растения протекает на протяжении одного-двух классов возраста. Этот период "сопровождают" до 900 видов грибов-микромитетов, многие из них при неблагоприятных условиях роста растения могут вызвать гибель. Нами установлено, что некротрофные грибы прекращают свое развитие на побегах в возрасте 15-18 лет. Второй этап - **состояние гомеостаза** - включает II, III, IV классы. Здесь практически отсутствуют опасные фитопатогенные грибы, которые могли бы повлиять на состояние растения, доминируют дереворазрушающие микромитеты. Это самое стабильное и самое здоровое состояние растений. Третий этап связан с наступлением **старости** растения и начинается примерно с V класса возраста. Одним из четких признаков его начала является появление на стволах специализированных трутовых грибов, которые устанавливаются для каждого вида (рода) растения индивидуально. Сопутствующими этому периоду могут быть дереворазрушающие базидиальные грибы, которых в Крыму насчитывается 140 видов. Признаком скорой гибели растения (через 5-10 лет) в большинстве случаев служат грибы из родов *Phellinus*, *Ganoderma*, *Phaeolus*, *Inonotus*, которые вызывают корневые гнили.

Развитие грибов происходит по-разному, в зависимости от того, в каких экологических условиях находятся растения-хозяева. Чтобы установить тенденции изменений параметров развития, мы проводили наблюдения в двух контрастных экотопах - Степном и Южном Крыму. Среди древесных пород удалось подобрать 20 пар интродуцентов, произрастающих в этих местах, среди аборигенных растений - 8, выделены были также доминантные виды грибов для 11 важнейших лесообразующих пород в каждой из зон ареала.

Мы установили, что на одном и том же растении, но произрастающем в различных зонах ареала, возможны следующие варианты развития грибов: а) смена видов грибов одного порядка в одной экологической нише; б) смещение или расширение экологической ниши у известных видов грибов; в) доминирование одной стадии гриба над другой; г) изменение интенсивности развития грибов; д) замещение в неблагоприятных условиях фитопатогенных видов грибов сапротрофами; е) у дереворазрушающих грибов-полифагов может смещаться экологическая ниша.

Нами изучалось сезонное развитие грибов и влияние абиотических факторов на этот процесс. В микологической литературе наиболее полные сведения имеются по фенологии филлофильных грибов. В отношении некротрофов вопрос практически не изучен. Мы установили, что не существует сезонного развития у некротрофных грибов (*Cytospora*, *Phoma*, *Phomopsis*, *Samarasporium* и др.). Их развитие зависит от того, когда погиб побег. Через 3-6 месяцев после гибели побега, что соответствует сумме положительных температур 1800-1900 градусов, появляются первые некротрофные грибы. Зимой развитие грибов задерживается, но не прекращается. Наиболее интенсивное их развитие происходит при температуре 20-25 градусов и приходится на летние и осенние месяцы.

Впервые на Украине изучено сезонное и суточное развитие семи важнейших трутовых грибов, паразитирующих на живых растениях: *Phellinus torulosus* (61 вид растений-хозяев), *Phellinus pini* (6), *Antrodia juniperina* (1), *Ganoderma applanatum* (52), *Phellinus tuberosus* (8), *Phellinus punctatus* (29), *Inonotus hispidus* (19). Установлено, что период споруляции грибов составляет от 4 до 32 декад, у некоторых видов она наблюдается почти круглогодично. Все зависит от возраста растений и возраста грибов (многолетних). Так на старых растениях (700-летней *Olea europaea*) споруляция трутового гриба *Phellinus torulosus* наблюдается практически круглый год, за исключением одной-двух декад в зимнее время, когда температура опускается ниже нуля. У молодых же растений (70-80 лет) период споруляции примерно в два раза короче, она прекращается уже при температуре 5 градусов. При изучении споруляции необходимо учитывать тот факт, что многолетние трутовые грибы могут находиться в разных фазах своего развития. Их можно установить по динамике споруляции как минимум за три сезона. При пике развития гриба интенсивность споруляции в 5-10 раз выше, чем в начале и в конце. Эта зависимость нами отмечена у трутового гриба *Ganoderma applanatum* за период 1987-1990 гг. Завершение развития гриба фиксируется и визуально по уменьшению площади гименофора.

Для суточной динамики споруляции характерно повышение активности грибов в утренние (до 10) и предвечерние (до 22)

часы, не установлена корреляционная связь этого процесса с погодными условиями.

## Глава 9. ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОСАНИТАРНОГО СОСТОЯНИЯ РАЗЛИЧНЫХ ТИПОВ НАСАЖДЕНИЯ КРЫМА

Рассматриваются вопросы формирования микобиоты в трех основных типах насаждений: естественных ценозах, лесных культурах и в парках и городских насаждениях. В качестве тест-объектов в первом случае выбраны популяции редких и эндемичных растений Крыма - фисташки туполистной, можжевельника высокого, сосны Станкевича, боярышника Поярковой; важнейшие лесосекультурные породы - клен остролистный, клен-явор, ясень обыкновенный, береза бородавчатая, сосна обыкновенная; арборетум Никитского ботанического сада, парк "Жуковка" и городские насаждения Ялты. Выделены основные типы болезней.

В естественных ценозах не наблюдается массового развития болезней у молодых растений. Основные типы болезней проявляются в старых насаждениях. Это некротные болезни (20-30%) и трутовые грибы. Интенсивность развития первой группы невысокая, на лиственных породах она выше, чем на хвойных. Появление трутовых грибов, их численность являются важнейшими показателями состояния популяции. В нормально функционирующем насаждении количество трутовых специализированных грибов не превышает 6-7%.

В лесных культурах главными являются раковые и некротные болезни. Если в насаждении насчитывается более 50% растений со средней степенью усыхания, вероятность вспышки эпифитотии очень высокая. В лесных культурах в 7-10 раз больше трутовых грибов-полифагов, чем в естественных ценозах, а возраст поражаемых растений в 3-5 раз ниже. Специализированные трутовые грибы отсутствуют. Это самый неустойчивый к грибным болезням тип растительности.

В парках и городских насаждениях выделено до восьми типов основных болезней. Главными среди них являются рак побегов (50-70%), пятнистости (8-10%), мучнистая роса (1%), ржавчина (2%), трутовые грибы (20%). Первичным источником инфекции для парковых растений на Южном берегу Крыма могут быть больные и ослабленные растения из естественного ценоза. Таким об-

разом подтверждено, что типы насаждений являются также экологическими нишами со свойственным им набором соответствующих типов болезней. Количественные параметры развития этих болезней по разным видам растений, находящихся в одном ценозе, обычно совпадают.

#### ВЫВОДЫ

1. На 518 видах древесных растений, принадлежащих к 178 родам и 77 семействам и произрастающих в естественных и искусственных ценозах Крыма, выявлено 1360 видов грибов, относящихся к трем подотделам царства Fungi и одной группе родов: Ascomycotina 319 видов (23,5%), Basidiomycotina - 170 видов (12,5%), Deuteromycotina 870 видов (64%), Mycelia sterilia 1 вид (0,1%).

2. Впервые для Крыма приводится 681 вид грибов или 50,1% от общего количества обнаруженных видов, в т.ч. сумчатых 197 (61,8%), базидиальных 89 (52,4%), дейтеромицетов 395 видов (45,3%). Отмечено новых для Украины 284 вида грибов, соответственно по подотделам : 61, 32 и 191.

3. На аборигенных растениях Крыма отмечено 504 вида грибов из подотделов Deuteromycotina - 230 (45,6%), Ascomycotina - 151 (30%), Basidiomycotina - 123 (24,4%). В среднем на одно растение из естественного ценоза приходится семь специализированных грибов, а у интродуцентов этот показатель в два-три раза ниже. Микобиота крымских растений в пять раз богаче по всем подотделам грибов, чем микобиота интродуцентов. Доминантными в Крыму являются грибы, относящиеся трем подклассам: Pyrenomycetes, Nymenocetes, Coelomycetes.

4. Нами установлено, что основное количество грибов сосредоточено на растениях, произрастающих на Южном берегу Крыма. - 86,7%, меньше их в Горном Крыму - 34,7%, Крымской Лесостепи - 11,8%, Крымской Степи - 13,3%, Полянной Степи - 6,4%. В систематическом отношении микобиота Южного Крыма в 5-10 раз богаче по всем подотделам грибов, чем микобиота степной зоны.

5. Впервые в Крыму проведено распределение грибов по их трофическим нишам и выделены наиболее патогенные виды. Из

общего количества выявленных грибов 70% являются биотрофами, 30% сапротрофами и ксилотрофами. Они вызывают около 20 типов болезней различных органов растений. Наиболее вредоносными из них являются: на цветках - *Pseudoidium tuckeri*; на плодах - *Taphrina pruni*, *Monilia fructigena*; на листьях - *Marssonina juglandis*, *Polystigmia rubrum*, *Gloeosporium platani*; на побегах - *Cytospora leucosperma* - на 100 видах растений; на стволах - *Inonotus hispidus*, *Stereum hirsutum*; на корнях - *Ganoderma applanatum*, *Phellinus torulosus*.

6. Нами установлено, что наиболее распространенными видами грибов по ботанико-географическим зонам Крыма являются следующие: Полынная и Крымская Степь - *Taphrina cerasi*, *Ceratocystis ulmi*, *Sphaerotheca pannosa*, *Cenangium abietis*; Крымская Лесостепь - *Microsphaera alphitoides*, *Nectria cinnabarina*, *Diatrypella quercina*; Горный Крым - *Polystigmia rubrum*, *Fomes fomentarius*, *Xylaria polymorpha*, *Pleurotus ostreatus*; Южный берег Крыма - *Taphrina pruni*, *Gloeosporium platani*, *Microsphaera berberidis*, *Eutrybliidiella sabina*, *Phylloporia ribis*, *Phellinus torulosus*, *Ganoderma applanatum*, *Cucurbitaria laburni* и др.

7. Редкими в Крыму являются около 100 видов грибов из различных подотделов, но наиболее интересные *Cronartium flaccidium*, *Herpotrichia nigra*, *Heterobasidion annosus*, *Ganoderma resinaceum*, *Seiridium viburni*, *Seiridium cardinale*, *Zaghouania phillyrea*, *Pistulina hepatica*, *Antrodia juniperina*, *Auranthiopus fissilis*. Для перечисленных видов грибов характерны единичные находки. После дополнительной проверки к редким и новым для Крыма может быть отнесено еще около 150 видов грибов, преимущественно из порядка *Sphaeropsidales*, критический анализ родов которых еще не до конца осуществлен микологами-систематиками. Нами описан новый для науки вид гриба - *Cytospora euxina* на *Arbutus andrachne*, в качестве нового вида описана и его телеоморфа - *Valsa euxina*.

8. Нами установлено, что на 443 видах интродуцентов в Крым занесено 856 викарных видов грибов (65%), в т.ч. сумчатых 165 (19,2%), базидиальных 34 (4%), дейтеромицетов 657 (76,8%). Основными центрами интродукции викарных видов грибов являются

Китай, Корея, Средиземноморье. Выявлен 381 общий вид грибов (76%), которые могут переходить на интродуценты из естественного ареала и служить первичными источниками болезней. Составлена гипотетическая схема формирования викарных видов грибов в разных зонах ареала растений.

9. Впервые на растениях выявлены и подтверждены индикаторными видами грибов 84 экологические ниши: по органам растений - 17 ниш, по типам жизненных форм - 10, по классам возраста - 10, по степени усыхания - 5, по местообитанию вида или экотопам - 23, по географическому происхождению - 10. Установлено, что на конкретном виде растения каждая экологическая ниша определяется только одним видом гриба. Каждый вид растения имеет свой комплекс грибов, присущий данному виду, и грибы являются таксономическим признаком этого растения. В пределах популяции или в насаждении видовой состав грибов на всех экземплярах растений идентичный. Нами впервые установлено, что на аборигенных растениях во всех экологических нишах доминируют специализированные к данному роду виды грибов: у древесных интродуцентов микобиота представлена видами, специализированными в пределах семейств растений или грибами-полифагами с широким кругом растений-хозяев.

10. Впервые на древесных растениях изучена подробно органотропная специализация грибов по выделенным 10 экологическим нишам: на цветках выявлено 4 вида грибов, плодах - 23, листьях и хвое - 337, силлептических побегах - 76, побегах IV порядка - 187, III порядка - 225, II порядка - 225, I порядка - 198, стволовой поросли - 112, пневой поросли - 44 (всего на побегах 913 видов грибов). На побегах разного типа ветвления выявлены доминантные грибы и определено соотношение фитопатогенных и сапротрофных видов. Индикаторными родами грибов по экологическим нишам в кроне растений-интродуцентов являются: *Cytospora*, *Phomopsis*, *Diplodia*, *Phoma*, *Camarosporium*.

11. Нами установлено, что экологической нишей является и тип жизненной формы растения. На побегах древесных лиственных интродуцентов доминантными являются грибы родов *Cytospora*, *Phomopsis*; у кустарников *Diplodia*, *Sphaeropsis*;

полукустарников и лиан *Samarasporium*, *Phoma*. У растений одного рода, но относящихся к разным типам жизненной формы и у видов с чертами переходного типа жизненной формы формирование микобиоты протекает по типу высшей биоморфы.

12. Видовое разнообразие грибов в экологических нишах объясняется сукцессионными изменениями в них, т.е. последовательной сменой одних видов грибов другими. Нами выделено на вегетативных побегах растений четыре варианта сукцессионных рядов грибов, которые наблюдаются в течение двух лет. Каждая стадия сукцессии в экологической нише определяется только одним видом гриба, и до тех пор, пока у гриба не завершится цикл его развития, ни один другой гриб не может занять эту нишу. Среднее число видов, которые можно обнаружить в одной экологической нише, составляет 6. Это специализированный к эконисе гриб в стадии анаморфы, его телеоморфа, дереворазрушающие дейтеромицеты, сумчатые, базидиальные грибы, грибы из соседних экологических ниш на их границах. Экспериментальным путем установлено, что экологические ниши не постоянны и могут смещаться в зависимости от времени гибели побега. После отмирания побегов раньше других появляются грибы родов *Samarasporium*, *Diplodia*, *Phoma* т.е. виды, облигатно приуроченные к одно-двулетним побегам. У лиственных пород при зимнем отмирании это происходит в среднем через 7 месяцев, у хвойных через 9, при летнем, соответственно, через 4 и 6 месяцев.

13. Основываясь на строгой приуроченности грибов к своим экологическим нишам и используя знание закономерностей развития и сукцессий, предлагается способ расчета возможных находок грибов на растениях различного происхождения: на аборигенной древесной породе прогнозируется нахождение не менее 100-120 видов грибов, на интродуцентах до 30-50 видов.

14. Нами установлено, что относительно устойчивыми к грибным заболеваниям в Крыму являются всего 10% от количества рассмотренных видов древесных растений. В группе *Magnoliophyta* это виды из родов *Symphoricarpos*, *Diervilla*, *Weigela*, *Lonicera*, *Sambucus*, *Viburnum*, *Diospyros*, *Parratiopsis*, *Calycanthus*, *Chimonanthus*, *Liriodendron*, *Magnolia*, *Acca*, *Myrthus*, *Pittosporum*, *Buddleija*, *Zelkova*; в

группе Pinophyta - Ginkgo, Calocedrus, Cupressus, Cedrus, Pseudotsuga, Cephalotaxus, Torreja, Taxodium, Sequoiadendron, Cryptomeria, Metasequoia.

15. К общим закономерностям развития грибов на древесных растениях можно отнести следующие. В природе не существует растений, на которых отсутствовали бы грибы. Взаимоотношения грибов с растениями сформировались в процессе длительной коэволюции. Каждый гриб на растении занимает свою, строго определенную экологическую нишу, обусловленную характером трофических связей, ограниченную во времени и пространстве. Грибы являются необходимым и обязательным компонентом любого растения, своего рода индикаторами внешнего и внутреннего их состояния. Каждому виду растения соответствует свой видоспецифичный набор грибов, идентичный для всех особей в пределах таксона.

#### ОСНОВНЫЕ РАБОТЫ, ОПУБЛИКОВАННЫЕ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ

1. Фітопатогенні гриби на деревах та чагарниках у степовому Криму// Укр. ботан. журн.-1977.-Т.34.-N 4.-С.417-420
2. Фітопатогенные грибы, вызывающие некротические болезни древесных пород Степного Крыма// Микология и фитопатология. - 1978.-Т.12.-Вып.3.- С.251-254
3. Экологические ареалы паразитных грибов Степного Крыма// Тез.докл.-Брянск, 1979.-С.57
4. Грибы рода *Taphrina* на абрикосе в Крыму// Бюл. Никит. ботан. сада.-1979.-N 1(38).-С.65-67 ( В соавт. с Г.В. Овчаренко).
5. Дереворазрушающие грибы Степного Крыма// Лесоведение.- 1981.-N 1.-С.54-59
6. Грибные болезни деревьев и кустарников степного Крыма и пути предупреждения их массового развития: Автореф. канд. дисс.- Львов, 1982.-24 с.
7. Паразитная микофлора лесонасаждений Степного Крыма// Деп.ЦЕНТИ лесхоз.-1982.-N 116.-С.92-94
8. Сосна Станкевича в юго-восточном Крыму// Деп. ЦЕНТИ лесхоз.-N 352.-С. 79-81
9. Проблемы охраны редких и исчезающих видов древесных пород Южного Крыма// Деп. ЦЕНТИ лесхоз.-N 447.-С.172-174

10. Боярышник Поярковой// Природа.-1986.-N 4.-С. 88-89
11. Нові знахідки *Arceuthobium oxycedri* в Криму// Укр. ботан. журн. -1986.-Т.43.-С.96-97
12. Болезни можжевельника высокого в Криму// Микология и фитопатология. - 1986.-Т.20.-Вып.5.-С.413-416
13. Эколого-типологическая характеристика лесов Карадагского заповедника (Крым) // Тез.докл.-М.,1986.-С.113-115 ( В соавт. с М.Е.Кузнецовым)
14. О поражении эвонии Даниеля опенком осенним // Бюл. Никит. ботан. сада.-1986.-вып.61.-С.69-72
15. Основные болезни интродуцентов в городских насаждениях Крыма// Тез. докл.-Донецк.-1987.-С.25
16. Голландская болезнь ильмовых в Криму // Бюл. Никит. ботан. сада.-1987.- Вып.64.-С.89-93 ( В соавт. с С.В. Шевченко)
17. Причины усыхания сосны крымской в парке Аскания-Нова// Бюл. Никит. ботан. сада.-1988. - Вып. 65. - С.61-64 ( В соавт. с Ю.К.Подгорным, Е.А.Васильевой, А.П.Евтушенко)
18. Гриби, виявлені на *Pistacia mutica* Fisch. et Mev. в Криму// Укр. ботан. журн.-1988.-Т.45.-N 1.-С. 59-61.
19. *Arceuthobium oxycedri* M.B. на представниках родини Cupressaceae в Криму// Укр. ботан. журн.-1988.-Т.45.- N 5.-С. 32-36 ( В соавт. с Г.С. Захаренко)
20. Важнейшие цветковые паразиты декоративных растений Крыма // Бюл. Никит. ботан. сада.- 1988.- Вып. 67.- С. 67-72
21. Болезни полезащитных насаждений Крыма и меры борьбы с ними. -Симферополь: Крымоблагропром, 1988.-34 с.( В соавт. с С.В.Шевченко, А.В.Литвином)
22. Устройство для изучения динамики споруляции трутовых грибов.- А.с. N 1454308 от 1.10.88 г.
23. Эколого-систематична характеристика грибів роду *Cytospora* Fr. (Крым) // Укр. ботан. журн.-1989.-Т.46.-N 1.- С.49-52
24. Дереворазрушающие грибы на интродуцированных породах в Криму// Тез. докл.- Рига, 1989.- С.81-82
25. Метериалы к микофлоре деревьев и кустарников Нижнего

- Поволжья // Микология и фитопатология.-1989.-Т.23.-Вып. 4.- С.327-331
26. Методические рекомендации по определению экономического ущерба от болезней в парках и городских насаждениях // Ялта, 1989.- 28 с. ( В соавт. с С.В.Шевченко )
  27. Методические рекомендации по диагностике и мерам борьбы с трутовыми грибами в парках и городских насаждениях // Ялта, 1989.- 24 с.
  28. Методические рекомендации по защите парковых насаждений от болезней // Ялта, 1989.-37 с. ( В соавт.с С.В.Шевченко)
  29. Вредители и болезни сосны Монтезумы // Бюл. Никит. ботан. сада.-1989.- Вып.69.- С.72-75 ( В соавт. с Е.А. Васильевой )
  30. Фитосанитарная оценка городских насаждений Ялты // Бюл. Никит. ботан. сада.-1989.- Вып. 70.- С.85-89
  31. Состояние редких растений в лесных экосистемах Крыма // Тез. докл.- Киев, 1990.- С.12-13 ( В соавт. с Е.А. Васильевой )
  32. Фитосанитарный контроль на охраняемых природных территориях // Экологические проблемы охраны живой природы.-М., 1990.-С.245-246
  33. Биовологические особенности *Phellinus torulosus* (Pers.) Bourd. et Galz. и *Ganoderma applanatum* (Pers. ex Wallr.) Pat. в Крыму // Микология и фитопатология.-1990.-Т.24.- Вып.6.-С.513-519 ( В соавт. с В.Н.Кузнецовым)
  34. Дереворуйнівні гриби в Ялтинському гірсько-лісовому заповіднику // Укр. ботан. журн.- 1991.-Т.48.-N 15.- С.19-22 ( В соавт. с А.Ф. Евмененко)
  35. О патогенных свойствах грибов рода *Alternaria* на интродуцентах в Крыму // Бюл. Главн. ботан. сада.-1991.-Вып. 159.-С.81-85
  36. Методические рекомендации по уходу за парками на Южном берегу Крыма //Ялта, 1991.-30 с. (В соавт. с Г.С.Захаренко, Р.В.Галушко, Р.Н.Казимировой)
  37. Итоги фитопатологических исследований интродуцентов в Никитском ботаническом саду // Труды Никит. ботан. сада.- 1991.-Т.111.-С.122-132
  38. Фитосанитарная оценка редкого эндемика крымской флоры -

- боярышника Поярковой // Труды Никит. ботан. сада.-1991.- Т.111.-С.132-138 ( В соавт. с С.В.Шевченко)
39. Борошнисто-росяні гриби Нікітського ботанічного саду // Укр. ботан. журн.-1991- Т.48.-N 4.-С.68-71 ( В соавт. с В.П.Гелютю)
40. Эпифитотии центгангиоза на соснах в Крыму // Бюл. Никит. ботан. сада.-1990.-Вып.71.-С.92-99
41. Формирование микофлоры на побегах древесных растений при зимней и летней обрезке// Микология и фитопатология.-1993.-Т.27.-Вып.5.-С.7-15
42. Мікофлора деревних і чагарникових порід заповідника "Крейдова флора" та його околиць (Донецька область, Україна)// Укр. ботан.журн.- 1993.-Т.50.- N 2.- С.85-92
43. Довголіття деревних рослин в умовах культури// Тез.докл.- Краснокутск.- С.20 (в соавт.Галушко Р.В., Кузнецов С.І.).
44. Фитосанитарный контроль в насаждениях с использованием споролушечек// Деп. ОНЦ "Верас-Эко" Института зоологии АН Беларуси.- 1992.- 19-26.-N 201.- 15 с.
45. Экологические ниши грибов на древесных растениях// Микология и фитопатология.- 1993.- Т.27.- Вып.4.- С.17-23
46. Новые виды грибов рода *Cytospora* и *Valsa* из Южного Крыма//Бюл. Никит. ботан. сада.- 1991.- Вып. 72.- С.62-67
47. Кизильники в Крыму. Устойчивость к абиотическим и биотическим факторам// Деп. ОНЦ "Верас-Эко" и ИЗ АН Беларуси- 1993.- 17-30.- N 320.- 46 с. ( в соавт. Галушко Р.В., Васильева Е.А.).
48. Закономірності розподілу грибів у кронах деревних рослин// Укр. ботан. журн.- 1993.- Т.50.- N 5.- С.55-61
49. *Zaghouania* Pat - новий для України рід іржастих грибів// Укр. ботан. журн.- 1993.- Т.50.- N 6.- С.64-65 ( в соавт. Тихоненко Ю.Я.).
50. Географічний вікарізм у грибів на інтродукованих рослинах Криму//Укр. ботан.журн.- 1994.- Т.51.- N 2/3.- С.110-115

Ісіков В.П. Закономірності формування мікобіоти деревних рослин Криму.

Дисертація на здобуття вченого ступеня доктора біологічних наук зі спеціальності 03.00.24 - мікологія. Рукопис. Інститут ботаніки ім. М.Г.Холодного НАН України, Київ, 1994.

Встановлено видовий склад та основні закономірності розподілу та розвитку грибів на деревних рослинах по виділених екологічних нішах. Виявлені індикаторні види грибів в цих нішах. Відмічена залежність видової різноманітності грибів в екологічних нішах від походження рослин, їх віку, стану. На пагонах деревних рослин вивчені сукцесії грибів, відкритий механізм послідовної їх появи. У грибів на інтродукованих рослинах відмічено явище географічного вікарізму, що дозволяє прогнозувати види грибів, які можуть бути занесені при інтродукції рослин.

Ключові слова: гриби, деревні рослини, екологічні ніші, сукцесії, вікарні види, закономірності.

Isikov V.P. Conformity to the laws of Crimean's wood plants mycobiota forming.

Thesis to support a scientific title of the doctor biological science by speciality 03.00.24 - mycologia. Manuscript. N.G.Kholodny Institute of Botany, National Ukrainian Academy of Science, Kiev, 1994.

Species compositions, the general conformity with the law distribution and development different fungi on the wood plants are ascertained. Original type of ecological niches and indicator species fungi for it are determined. Dependence of fungal species diversity from plant's origin, their age and state are considered. It is demonstrated that on the stems of the wood plants formed specific fungal successions. Mechanism of this phenomenon is adduced. For fungi on the introducing plants noted the appearance of the geographical vicariousity. These data is basis to prognosticate fungal species in case new plants will be introduce.

Key words: fungi, wood plants, ecological niches, succession, geographical vicariousity, conformity.

Закономерности формирования микобиоты  
древесных растений Крыма  
ИСИКОВ Владимир Павлович

А в т о р е ф е р а т  
диссертации на соискание ученой степени  
доктора биологических наук

---

Подписано к печати 11.11.1994. Формат бумаги 84 х 108 1/32  
Бумага офсетная. Объем 1,0 физ.п.л. Тираж 100 экз.  
Заказ № 3148.

---

Печатный цех Никитского ботанического сада



1975

1975

UNIVERSITY MICROFILMS  
SERIALS ACQUISITION  
300 N. ZEEB RD.  
ANN ARBOR, MI 48106-1500

1975

UNIVERSITY MICROFILMS

UNIVERSITY MICROFILMS  
SERIALS ACQUISITION

455610

AB 31.438

**AB 31.438**