

*На правах рукописи*

**Богачева Анна Вениаминовна**

**Дискомицеты (Ascomycota: Helotiales, Neolectales, Orbiliales, Pezizales,  
Thelebolales) юга Дальнего Востока России**

03.00.24 - микология

**АВТОРЕФЕРАТ**

диссертации на соискание учёной степени  
доктора биологических наук

Владивосток

2009

Работа выполнена в лаборатории низших растений Биолого-почвенного института  
ДВО РАН

Официальные оппоненты:

член-корреспондент НАН Украины, профессор  
**Дудка Ирина Александровна**

доктор биологических наук, профессор  
**Переведенцева Лидия Григорьевна**

доктор биологических наук, профессор  
**Прохоров Владимир Петрович**

Ведущая организация: Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН

Защита состоится «9» октября 2009 г. в 15ч. 30 мин. на заседании диссертационного  
совета Д 501.001.46 при Биологическом факультете Московского государственного  
университета им. М. В. Ломоносова  
119992, ГСП-2, г. Москва, Ленинские горы, МГУ, ауд. М-1  
Тел. / факс (495)939-39-70.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке

Автореферат разослан «\_9\_» июля 2009 г.

Учёный секретарь  
диссертационного совета,  
кандидат биологических наук

Гусаковская М.А.

## ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

**Актуальность темы.** Для комплексного использования и управления жизнью лесных биогеоценозов и изменения их в интересах человека, надо знать процессы, происходящие во всех их структурах. Недостаточная изученность «грибного компонента» грозит приводить в действие его мощный разрушающий потенциал. Грибы, являясь важным звеном экосистемы, образуют структурные группировки гетеротрофного блока. Выявление грибных группировок позволяет установить конкретную роль слагающих их видов. Объектом исследования нами выбрана группа сумчатых грибов, характеризующаяся формированием плодового тела (аскомы) по типу апотеция. Интересующие нас виды являются представителями пяти порядков - Helotiales, Neolectales, Orbiliales, Pezizales и Thelebolales. Эти традиционные дискомицеты присутствуют во всех растительных сообществах и, влияя на их жизнеспособность, активно участвуют в почвообразовательных процессах. Призывы А. А. Ячевского изучать грибы как компоненты лесных фитоценозов прозвучали еще 1922 г. и нашли своих многочисленных сторонников.

С другой стороны, изучение видового разнообразия организмов – фундаментальная основа оценочной характеристики территории. Проблема сохранения биоразнообразия и поддержание устойчивого природопользования является одной из глобальных задач в современную эпоху. Многие дискомицеты в своем составе содержат ценные для человека вещества (меланин, глутамат, каротин и т.д.). Начальным этапом к внедрению этой группы организмов в биотехнологические процессы служит таксономическая инвентаризация видового разнообразия дискомицетов. Флористические данные лежат в основе как биологических исследований (систематических, экологических, географических и т. п.), так и экономических (освоение природных ресурсов, развитие перерабатывающей промышленной инфраструктуры и т. д.).

Степень изученности дискомицетов в различных регионах Земного шара неравномерная. К числу неисследованных в этом отношении территорий до последнего времени относился российский Дальний Восток (РДВ). Его южная часть – уникальный регион, характеризующийся разнообразной флорой, экзотическим сочетанием теплолюбивых элементов растительности, своеобразием климатического режима, обусловленного влиянием материка Евразия и Тихого океана, широкой амплитудой экотопов – от горных вершин до широких речных долин равнинной части региона. К началу наших исследований в гербарном фонде лаборатории Низших растений БПИ ДВО РАН (VLA) хранилось около 450 образцов дискомицетов, собранных в 1947-1970 гг. на территории РДВ. На основании этого материала и литературных данных было известно, что его микобиота включает 326 видов дискомицетов.

**Цель и задачи исследования.** Целью работы является разностороннее изучение биоразнообразия дискомицетов южной части российского Дальнего Востока (РДВ). Для достижения этой цели были поставлены следующие задачи: 1) изучить таксономический состав микобиоты дискомицетов южной части РДВ, выяснить закономерности сложения ее ядра общими по генезису и хорологии видами; 2) проанализировать изменение разнообразия и таксономической структуры микобиоты дискомицетов на широтно-зональном и субстратном градиентах, выявить место исследуемой микобиоты в ряду зональных и

региональных микобиот и ее положения в мировой микобиоте; 3) установить географические элементы и типы широтно-зонального распределения дискомицетов в южной части РДВ; 4) исследовать специализацию видов дискомицетов к местообитаниям и формациям, их активность в растительных сообществах, установить распространение патогенных дискомицетов; 5) определить спектр видов-доминантов на различных субстратах; 6) определить функциональную роль дискомицетов в растительных сообществах региона; 7) провести таксономическую инвентаризацию дискомицетов на природоохранных территориях дальневосточного региона.

**Научная новизна работы.** Впервые проведены исследования по инвентаризации дискомицетов, в полной мере выявлен их таксономический состав и его зависимость от среды и мест обитания (субстраты, флористические районы) на Дальнем Востоке, причем особое внимание было уделено как эталонным природным резерватам, так и зонам с нарушенными ценозами. В настоящее время с юга Дальнего Востока известно 641 вид дискомицетов, из которых впервые для региона нами приведено – 315 видов, в том числе 212 – новых для России, описано 3 новых для науки вида. Выявлен состав микобиоты отдельных флористических районов: Охотского – 39 вида; Даурского – 40; Северо-Сахалинского – 123; Южно-Сахалинского – 176; Северо-Курильского – 22; Южно-Курильского – 104; Верхне-Зейского – 47; Нижне-Зейского – 93; Буреинского – 162; Амгуньского – 57; Уссурийского – 229.

Впервые осуществлен многолетний микологический мониторинг, включающий выявление полного спектра видового разнообразия грибов, ассоциированных с хвойными древесными породами, что позволило получить достоверную информацию по экологическому состоянию территории. Выявлен состав и распространение в регионе дискомицетов, ассоциированных с дубами. Установлен ряд редких видов с ограниченным распространением.

Показана высокая экологическая валентность дискомицетов, освоение ими разнообразных экотопов и широкое распространение по региону. Впервые для Дальнего Востока разработана классификация типов субстратов и соответствующие ей подразделения видов грибов. Выявлены различные аспекты взаимодействия дискомицетов с древесными породами, в том числе их участие в процессах возобновления растительности на послепожарных территориях. Результаты работы могут быть положены в основу для построения модели функционирования лесных экосистем Дальнего Востока и прогнозирования динамики их развития.

**Теоретическое значение работы.** Работа вносит вклад в изучение проблем биоразнообразия, экологии, ареалогии и природной зональности. Материалы диссертации могут быть использованы для аргументированного обсуждения общих вопросов экологии и ареалогии спорообразующих микроорганизмов.

Выявлен ряд закономерностей распределения дискомицетов на отдельных субстратах в разнообразных биогеоценозах, что позволяет выяснить общие закономерности распространения дискомицетов в дальневосточном регионе.

На примере ДВ выявлено, что широкое распространение дискомицетов обусловлено их высокой экологической валентностью и освоением ими разнообразных экотопов.

Предложен новый подход в изучении сообществ дискомицетов на основе включения их в микосинузии: листового опада, остатков травянистых растений, почвы, экскрементов животных и древесных остатков.

Выявлены различные аспекты взаимодействия дискомицетов с древесными породами, в том числе участие этих сумчатых грибов в процессах возобновления растительности на послепожарных территориях.

**Практическое значение работы.** В результате исследований обобщены сведения о таксономическом составе дискомицетов южной части Дальнего Востока России. Подготовлен конспект биоты, включающий 641 вид и 8 внутривидовых таксонов из 189 родов, относящихся к 26 семействам из 5 порядков, 4 подклассов и 4 классов подцарства сумчатых грибов (Ascomycota). Исследованный материал использован для создания Базы данных по микобиоте Дальнего Востока.

Мико-флористические сводки по природоохраным территориям дальневосточного региона послужили основанием для придания ряду заповедников статуса биосферных. Материалы работы вошли в Красную книгу Приморского края.

Предложено использовать адаптивные изменения видового состава дискомицетов для оценки уровня загрязнения в системе мероприятий экологического мониторинга.

Материалы диссертационной работы послужат основой для подготовки многотомной сводки «Низшие растения, грибы и мохообразные российского Дальнего Востока».

**Основные положения, выносимые на защиту:**

1. Разнообразие дискомицетов южной части российского Дальнего Востока – самое высокое в России и сопредельных странах (за исключением юга Китая). Отсюда известно 641 вид и 8 внутривидовых таксонов, которые относятся к 189 родам из 26 семейств, 5 порядков, 4 подклассов и 4 классов подцарства сумчатых грибов – Ascomycota.
2. Ядро микобиоты РДВ образовано широко распространенными голарктическими и евразийскими видами, в сумме составляющими 60 % от общего количества видов, что обусловлено слабо выраженной узкой специализацией дискомицетов к определенным видам растений. Своеобразие микобиоте придает наличие дальневосточных и амфипацифических видов (в сумме 27%). Наличие евразийского горного (6%), арктоальпийского (3%), сибирского (3%), и пантропического (1%) геоэлементов обусловлено

сложным рельефом региона и контрастными климатическими условиями на весьма ограниченных пространствах.

3. Дисломицеты являются не только деструкторами растительных остатков, но также усиливают конкурентоспособность высших растений в борьбе за минеральные вещества, утилизируют продукты жизнедеятельности животных, выступают в качестве важного компонента почвообразования, являются неременным условием успешного заселения послепожарных территорий и способствуют выбраковке слабых растений, оказывая патогенное воздействие.

4. В растительных сообществах региона дискомицеты участвуют в 5 основных микосинузиях: листового опада, остатков травянистых растений, почвы, экскрементов животных и древесных остатков. Состав микосинузий определяется не только типом субстрата, но и степенью доступности питательных веществ. Иноперкулятные дискомицеты занимают разнообразные субстраты с живыми или слабо нарушенными клеточными структурами. В почвенной микосинузии и на субстратах с нарушенной клеточной структурой преобладают оперкулятные дискомицеты.

5. Микобиоты дискомицетов различных природных зон (средней тайги, южной тайги и хвойно-широколиственных лесов) южной части РДВ имеют ярко выраженные черты. Для средней тайги РДВ характерно возрастание доли оперкулятных, а для южной тайги и хвойно-широколиственных лесов – иноперкулятных дискомицетов, причем наибольшее видовое разнообразие отмечено в хвойно-широколиственных лесах.

**Апробация работы.** Основные положения и материалы работы представлены и обсуждены на региональных, всероссийских и международных конференциях, совещаниях и съездах: 45ой международной научной арктической конференции “Bridges of the science between North America and the Russian Far East” (Владивосток, 1994); XVIII Тихоокеанском научном конгрессе (Пекин, Китай, 1995); Азиатском международном микологическом конгрессе (Чиба, Япония, 1996); II (X) съезде Русского ботанического общества “Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков” (С.-Петербург, 1998); VI Европейском микологическом конгрессе (Израиль, 1998); международной конференции «Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке» (Владивосток, 1999); XVI международном ботаническом конгрессе (Сент-Луис, США, 1999); II международной научной конференции “Растения в муссонном климате” (Владивосток, 2000); международной конференции “Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность” (С.-Петербург, 2000); Азиатском международном микологическом конгрессе (Тегеран, Иран, 2001); международной конференции “Классификация и динамика лесов Дальнего Востока” (Владивосток, 2001); Iом съезде Микологов России «Современная микология в России» (Москва, 2002); региональной научно-практической

конференции “Дальний Восток: ресурсный потенциал на рубеже третьего тысячелетия” (Владивосток, 2003); XI съезде Русского ботанического общества «Ботанические исследования в азиатской России» (Новосибирск-Барнаул, 2003); III международной научной конференции «Растения в муссонном климате» (Владивосток, 2003); международной научной конференции «Биология, систематика и экология грибов в природных экосистемах и агрофитоценозах» (Минск, Белоруссия, 2004); международной научной конференции «Ритмы и катастрофы в растительном покрове российского Дальнего Востока» (Владивосток, 2004); международной конференции, посвященной 100-летию начала работы профессора А. С. Бондарцева в Ботаническом институте им. В. Л. Комарова РАН «Грибы в природных и антропогенных экосистемах» (С.-Петербург, 2005); международной научно- практической конференции «Результаты охраны, изучения природных комплексов Сихотэ-Алиня», посвященной 70-летию со дня образования Сихотэ-Алинского государственного заповедника (Терней, 2005); V Всероссийском Конгрессе по Медицинской микологии (Москва, 2007); Научно-практической конференции, посвященной 10-летию заповедника «Бастак» (Биробиджан, 2007); XV Конгрессе европейских микологов (С.-Петербург, 2007); II съезде микологов России (Москва, 2008); XII съезде Русского ботанического общества (Петрозаводск, 2008), Всероссийском микологическом форуме (Москва, 2009).

Подготовлен и проведен семинар по теме «Дискомицеты: основные таксономические признаки, экология и география» для сотрудников отдела фитопатологии института сельского хозяйства и технологии NIAST (Сувон, Республика Корея, 2000).

**Публикации.** По теме диссертации опубликовано 68 работ, в том числе главы в 12 монографиях, 19 статей в журналах из списка ВАК и 20 работ в центральных изданиях.

**Объем и структура работы.** Диссертация состоит из введения, 7 глав и выводов. Текст диссертации изложен на 420 страницах и иллюстрирован 42 рисунками и 17 таблицами. Список литературы включает 766 названий.

**Благодарности.** Работа проводилась в Лаборатории низших растений Биолого-почвенного института ДВО РАН. Ее выполнение, и сама постановка затронутых в ней проблем, были бы невозможны без существования научного коллектива, в котором мне посчастливилось работать. Я искренне признательна моим первым руководителям и учителям М. М. Назаровой, Л. Н. Васильевой и З. М. Азбукиной. Я благодарна своим коллегам, с которыми меня свела судьба в БПИ А. С. Лелею, С. Ю. Стороженко, В. Ю. Баркалову, Е. А. Макаренку, В. В. Богатову, С. К. Холину, С. А. Пономаренко, В. А. Колесниковой. Выражаю особенную признательность С. Ю. Стороженко, В. А. Мельнику и Л. Н. Егоровой за ценные замечания и внимание к моей работе. Моральная поддержка и помощь, которые я получала на протяжении всех лет работы в БПИ, во многом способствовали завершению диссертации. Я очень признательна лаборанту гербарной

группы БПИ В. Н. Капустиной за помощь в процессе оформления гербарного материала и А.А. Воронкову за помощь в составлении компьютерной основы для базы данных. Особую благодарность я хочу выразить научному и техническому персоналу заповедников Кедровая Падь, Уссурийский, Лазовский, Сихотэ-Алинский, Дальневосточный морской, Ханкайский, Большехехцирский, Бастак, Ботчинский и Болоньский за дружеское участие, транспортное обеспечение экспедиционных исследований и помощь в сборах материалов. Большую пользу мне принесло многолетнее общение и совместная научная работа с проф. В. П. Прохоровым (МГУ, Москва). Неоценимую помощь в работе мне оказали мои иностранные коллеги А. Raitviir (Тарту, Эстония), Е. Parnasto (Тарту, Эстония), В. Kullman (Тарту, Эстония), К. Poldmaa (Тарту, Эстония), К. Partel (Тарту, Эстония), О. С. Гапиенко (Минск, Беларусь), И. А. Дудка (Киев, Украина), D. H. Pfister (Harvard University, Cambridge).

Всем названным лицам, а также моим друзьям и коллегам, я приношу глубокую признательность.

## **СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ**

### **ВВЕДЕНИЕ**

Во введении обоснована актуальность темы, сформулированы цели и задачи исследования, выдвинуты основные положения, выносимые на защиту, и приведены научная новизна и практическое значение работы.

### **ГЛАВА 1. ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ДИСКОМИЦЕТОВ ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ**

Начало изучению дискомицетов на РДВ положила экспедиция П. Ф. Рябушинского на п-ов Камчатка. В ее отчете указывается 39 видов сумчатых грибов, из которых 7 видов иноперкулятных дискомицетов из исследуемых нами семейств (Траншель, 1914). С 1949 г. исследования были продолжены Л. Н. Васильевой и ее учениками. Была создана лаборатория Низших растений при Дальневосточном филиале Российской академии наук (Васильева, 1960; Васильева, Райтвийр, 1964; Васильева, Назарова, 1967; Бункина, Назарова, 1978). Вполне естественно, что последующие ежегодные сборы образцов составили основу гербария грибов при лаборатории и послужили материалом для составления конспекта микобиоты Дальнего Востока. Поскольку дискомицеты - грибы, формирующие как крупные так и мелкие плодовые тела, в разные временные периоды они являлись объектами исследований в качестве макромицетов (М. М. Назарова), и микромицетов (Лар. Н. Васильева). Некоторые виды дискомицетов привлекали внимание специалистов (Э. З. Коваль, А. А. Аблакотова, Е. С. Нелен, И. А. Бункина) как паразитные грибы. Первые сведения об островной микобиоте на Дальнем Востоке были получены в результате экспедиций эстонских микологов в эти районы в 1956 и 1960 гг. (Райтвийр, 1963; Куллман, 1982). Для Большой Курильской гряды был составлен список, включающий 34 вида дискомицетов (Коваль, 1960; Куллман, 1982; Райтвийр, 1991). К началу наших исследований в микобиоте РДВ было известно 326 видов дискомицетов.



## ГЛАВА 2. МАТЕРИАЛ, МЕТОДЫ И ПРИРОДНЫЕ УСЛОВИЯ РАЙОНА ИССЛЕДОВАНИЯ

В главе приведены объемы использованного материала и определены границы района исследования. В основу работы положен материал, собранный нами во время полевых исследований с 1987 по 2007 гг. в различных районах РДВ, объем которого составил около 16 тысяч пакетов, которые были оформлены и помещены в фонд Дальневосточного регионального гербария – VLA. Для хранения и обработки данных была разработана База данных по микобиоте Дальнего Востока (БД). Также использовались имеющиеся гербарные образцы из фондов микологических гербариев Института естественных наук Эстонского государственного университета (ТАА) и Ботанического института им. В. Л. Комарова РАН (LE). Нами было проведено 27 экспедиций, также использованы материалы, любезно предоставленные коллегами и участниками экспедиций в районы Дальнего Востока. Исследованиями охвачено 12 флористических районов по системе С. С. Харкевича (Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1985).

Камеральная обработка собранного материала осуществлялась традиционным методом (Baral, 1987, 1992; Hawksworth, 1974) на базе лаборатории Низших растений БПИ ДВО РАН, кафедры микологии Биолого-почвенного факультета МГУ (г. Москва) и отдела микологии Института естественных наук Эстонского сельскохозяйственного университета (г. Тарту, Эстония).

При анализе таксономического разнообразия дискомицетов применялись методы, традиционно используемые в сравнительной флористике (Толмачев, 1986; Юрцев, Семкин, 1980; Песенко, 1982; Шмидт, 1984) и экологии (Мэгарран, 1992). Были оценены число видов, родов и семейств, число таксонов в составе более крупных систематических групп, а также ряд пропорций: среднее число видов в семействе, среднее число родов в семействе и среднее число видов в роде. Для оценки сложности таксономической структуры сравнивали процент видов систематических групп первых трех рангов от их общего числа в составе ведущих таксонов (Мухин, Ушакова, 2004). При экологическом анализе микобиоты дискомицетов российского Дальнего Востока была разработана собственная классификация различных типов субстратов, составлена характеристика их видовой структуры. Для построения дендрограммы сходства видового состава дискомицетов была использована программа NTSYS (версия 1. 40) (Rohlf, 1988). В качестве меры сходства использован коэффициент Жаккара (Legendre, Legendre, 1983). Для составления матриц географического распространения дискомицетов и оценки меры сходства микобиот различных регионов мира и Дальнего Востока России по программе NTSYS были использованы литературные данные из 103 печатных источников.

### ГЛАВА 3. КОНСПЕКТ БИОТЫ ДИСКОМИЦЕТОВ ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Конспект содержит текстовую и иллюстративную информацию о 641 виде и 8 внутривидовых таксонах дискомицетов РДВ. Для отдельных семейств приведены ключи определения родов. Виды, указанные для микобиоты РДВ впервые, отмечены звездочкой (\*) при порядковом номере, новые для России - двумя (\*\*). Первое упоминание вида для локальных биот отмечено звездочкой (\*) в разделе по распространению. Упоминание вида снабжено указанием первоисточника, синонимическим рядом, субстратной принадлежности и районов сбора, согласно флористическому районированию РДВ, разработанному С. С. Харкевичем (1985). Конспект сопровождается развернутыми комментариями, для многих видов приводятся оригинальные фотографии аском. Изображения видов даны без порядковых номеров. Названием рисунка служит указанный выше него вид гриба. Сокращения фамилий авторов даны по Index Fungorum/Authors of Fungal Names. Ниже приводится пример описания вида в конспекте:

#### 1. **Bulgaria inquinans** (Pers.) Fr., Syst. Mycol., 2: 167 (166), 1822.



Syn.: *Peziza inquinans* Pers., Neues Mag. Bot., 1: 113, 1794. - *Phaeobulgaria inquinans* (Pers.) Nannf., Nova Acta Reg. Soc. Sci. upsal., 4, 8 (2): 270, 1932. - *Bulgaria polymorpha* Oeder ex Wettst., Zool. -bot. Verhandl.: 595, 1886. - *Phaeobulgaria polymorpha* (Oeder) Ferd. et Jörgensen, Fl. Dan., 1: 207, 1938. - *Peziza turbinata* Relhan, Fl. Cantab.: 467, 1785. - *Tremella turbinata* Huds. Lich. Jap., 3, Gen. Usnea: 56, 1778.

На древесине *Quercus mongolica*.

Распр. по территории РДВ: Н.-Зейский (Хинганский зап.), Бур. (зап. Бастак), Уссур. (юж. – зап. Кедровая Падь, \*ДВ Морской зап., \*Ханкайский зап., Уссурийский зап., Горнотаежная станция, Верхнеуссурийский стационар, Лазовский зап.; центр. - Сихотэ-Алинский зап., Большехехцирский зап.).

К началу наших исследований в микобиоте региона было известно 326 видов дискомицетов. Видовой состав указанных для южной части российского Дальнего Востока России грибов существенно нами расширен. На сегодняшний день выявлен состав микобиоты региона, включающий 641 вид и 8 внутривидовых таксонов дискомицетов, из которых впервые для региона нами приведено – 315, в том числе 212 новых для России; описано 3 новых для науки вида, 2 из которых – в соавторстве с доктором Райтвийр А. Г. (Эстония). Кроме того, получены дополнительные сведения о микобиоте отдельных флористических районов: Охотского – 39 вида; Даурского – 40; Северо-Сахалинского – 123; Южно-Сахалинского – 176; Северо-Курильского – 22; Южно-Курильского – 104; Верхне-Зейского – 47; Нижне-Зейского – 93; Буреинского – 162; Амгуньского – 57; Уссурийского - 229. Приведенные данные позволяют считать юг Дальнего Востока России наиболее полно изученным в этом плане регионом страны.

## ГЛАВА 4. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ И ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ВИДОВОГО СОСТАВА ДИСКОМИЦЕТОВ ЮГА ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА РОССИИ

Дальний Восток является одним из немногочисленных регионов России, где в последнее время ведутся целенаправленные исследования дискомицетов. Результаты показали высокий уровень их видовой разнообразия. Камеральная обработка собранного материала позволила выявить видовое богатство микобиоты дискомицетов южной части РДВ. Структура микобиоты включает 641 вид и 8 внутривидовых таксонов дискомицетов, которые относятся к 189 родам, 26 семействам, 5 порядкам, 4 подклассам и 4 классам царства сумчатых грибов – Ascomycota. Из них впервые для региона приведено – 372 вида, в том числе 261 новых для России (табл. 1).

Таблица 1

Дополнения к сведениям о таксономической структуре микобиоты РДВ

Порядок	Семейство	Кол-во видов	новых для Хаб. края	для Прим. края	для Сах. обл.	для ДВ	для Росси и
incertae sedis		21	12	3	15	4	3
ORBILIALES	Orbiliaceae	10	2	1	1	1	-
HELOTIALES	Bulgariaceae	1	-	-	-	-	-
	Cudoniaceae	4	2	-	1	-	-
	Dermateaceae	103	43	54	55	80	52
	Geoglossaceae	15	2	2	3	2	1
	Hyaloscyphaceae	150	41	35	41	40	33
	Leotiaceae	2	1	1	-	1	1
	Helotiaceae	82	31	41	36	54	29
	Phacidiaceae	2	1	0	1	-	-
	Rutstroemiaceae	7	4	2	3	3	1
	Sclerotiniaceae	15	6	4	3	5	4
	Vibrisseaceae	2	-	-	2	2	1
THELEBOLALES	Thelebolaceae	6	-	-	-	-	-
PEZIZALES	Ascobolaceae	21	5	8	4	1	-
	Ascodesmidaceae	1	-	-	-	-	-
	Discinaceae	11	2	5	3	3	2
	Helvellaceae	21	5	8	9	11	9
	Karstenellaceae	1	1	-	-	1	1
	Morchellaceae	6	1	3	-	3	1
	Pezizaceae	58	21	39	21	47	39
	Pyronemataceae	87	39	41	33	53	33
	Rhizinaceae	1	-	-	-	-	-
	Sarcoscyphaceae	6	3	3	3	3	2
	Sarcosomataceae	5	2	2	2	1	1
	Tuberaceae	1	1	1	-	1	-
NEOLECTALES	Neolectaceae	2	1	1	-	-	-
всего	27	641	218	253	228	315	212

На основании собранного нами материала было описано 3 новых для науки вида: *Scutellinia aurantiaca* Bogacheva (Богачева, 2001), *Lachnum pseudonudipes* Raitv. et Bogacheva, *Neobulgaria orientalis* Raitv. et Bogacheva (Райтвийр, Богачева, 2007).

Таксономическая структура микобиоты дискомицетов региона характеризуется доминированием иноперкулятных видов (класс Leotiomycetes) – 62%. Оперкулятные виды (класс Pezizomycetes) занимают второе место по представленности видов в микобиоте – 36%. Такое соотношение вполне объясняется высокой экологической валентностью иноперкулятных дискомицетов. Эти грибы используют самые разнообразные растительные субстраты, занимая тем самым значительное количество экологических ниш. В локальных микобиотах исследуемых флористических районов процентное участие неолектовых, орбилиевых, пезизовых и леотиевых грибов несколько иное. Особенности таксономической структуры микобиоты Верхне-Зейского, Нижне-Зейского, Буреинского и Амгунского районов отражают иное пространственное распределение дискомицетов в растительных сообществах по сравнению с более южными районами. Интенсивные процессы лесовосстановления на охраняемых территориях и внушительные площади с нарушенным почвенным покровом определили доминирование в микобиоте пионерных, и, следовательно, оперкулятных видов.

Иноперкулятные дискомицеты – постоянный компонент комплекса деструкторов растительных остатков в лесах. Богатство дальневосточной микобиоты наглядно можно отразить следующими данными. Из 14 семейств порядка Helotiales, видовой состав дискомицетов юга РДВ включает представителей 11 из них (384 вида из 102 родов). Характерной чертой является большое количество гиалосцифовых грибов (Hyaloscyphaceae, 150 видов). Доминирующее положение занимают дерматеевые виды (Dermateaceae, 107) и гелоциевые (Helotiaceae, 83). На долю этих крупных семейств приходится 62% всего объема этой группы. Средние по объему семейства – Sclerotiniaceae, Geoglossaceae, представлены полутора десятками видов каждое, за исключением представителей семейства Rutstroemiaceae (из 100 видов, объединенных в нем, в видовом составе дискомицетов южной части РДВ отмечено 7); показатели для более мелких семейств – Bulgariaceae (монотипное), Cudoniaceae (из 10 - 4), Leotiaceae (из 13 - 2), Phacidiaceae (из 3 - 2), Vibrissaceae (из 14 - 2). Ядро локальных микобиот иноперкулятных дискомицетов юга РДВ в целом составляют 3 семейства – Hyaloscyphaceae, Dermateaceae и Helotiaceae. Анализ микобиоты иноперкулятных дискомицетов юга РДВ показал доминирование следующих родов: *Lachnum* (45 видов), *Mollisia* (28), *Hymenoscyphus* (25), *Lachnellula* (16), *Dermea* (12), *Tapesia* (9), *Geoglossum* (8), *Pyrenopeziza* (8), *Albotricha* (7), *Belonium* (7), *Godronia* (7), *Lasiobelonium* (7), *Niptera* (7), *Trichopeziza* (7), *Cistella* (6), *Pezizella* (6), *Arachnopeziza* (5), *Calloria* (5), *Crocicreas* (5), *Dasyyscyphus* (5), *Rutstroemia* (5), *Calycellina* (4), *Chlorociboria* (4), *Pezicula* (4), *Phialina* (4), *Microglossum* (4), *Tympanis* (4), *Bisporella* (3), *Brunnipila* (3), *Clavidisculum* (3), *Ciboria* (3), *Ciborinia*

(3), *Dasyyscyphella* (3), *Hyaloscypha* (3), *Incrucipulum* (3), *Leptotrochila* (3), *Mitrulella* (3), *Trichoglossum* (3). Остальные 73 родов представлены 1-2 видами. Ведущие роды – традиционные деструкторы растительного опада, указывают на сбалансированный процесс его утилизации в дальневосточных лесах.

Из группы с «неопределенным таксономическим положением» (*Incertae sedis*) в объеме класса *Leotiomycetes* на территории юга РДВ нами отмечено 8 родов. Представители порядка *Thelebolales* – типичные копротрофные широко распространенные грибы. Из включенных в семейство *Thelebolaceae* 15 видов из 5 родов, в биоте региона отмечено 6: *Ascozonus* (1) и *Thelebolus* (5). Оперкулятные дискомицеты в своем подавляющем большинстве – пионерные виды, заселяющие оголенную почву. Дальневосточная микобиота содержит 232 вида из 65 родов, включая 13 видов с неясным местоположением в объеме порядка *Pezizales*. Из 15 семейств порядка в дальневосточных лесах встречаются представители 12.

Ядро микобиоты составляют 2 обширных семейства – *Ryugonemataceae* (87 видов) и *Pezizaceae* (58). Средние по объему семейства - *Helvellaceae*, *Discinaceae* и *Ascobolaceae*, занимают второстепенное положение, хотя и представлены более полно. Показано, что копротрофные дискомицеты (*incertae sedis*, *Ascobolaceae* и *Ascodesmidaceae*) более-менее равномерно распространены по всей территории региона. Из этой группы отмечено 11 видов рода *Ascobolus*, 10 – *Saccobolus* из семейства *Ascobolaceae* и *Ascodesmis sphaerospora* из небольшого семейства *Ascodesmidaceae*. Сравнивая общую таксономическую структуру оперкулятных грибов в видовом разнообразии дискомицетов южной части РДВ и локальных микобиот региона, можно заметить, что они в основном сохраняют общие тенденции представленности отдельных таксонов.

Показано, что количество видов семейства *Ryugonemataceae* варьирует в отдельных флористических районах. Наблюдается тенденция увеличения пиронемовых видов в более северных из них. Причина, по всей вероятности, заключается в снижении разнообразия потенциальных растительных субстратов, освобождении экологических ниш, занятых в южных районах более требовательными к влажности и температурному режиму видами. Анализ репрезентативности оперкулятных дискомицетов в микобиоте южной части РДВ показал доминирование следующих родов: *Peziza* (49), *Scutellinia* (21), *Helvella* (19), *Ascobolus* (11), *Coprotus* (10), *Saccobolus* (10). Остальные 57 родов представлены 1-7 видами. Ведущие роды - активные участники почвообразования, деструкторы древесины и копрофилы. Это указывает на жизнеспособность дальневосточных лесов, на их высокую заселенность, в первую очередь, копытными, а также хищными животными.

На территории юга РДВ зарегистрировано 2 вида специфических безпарафизных грибов рода *Neolecta* из недавно обособленного семейства *Neolectaceae* порядка *Neolectales* самостоятельного класса *Neolectomycetes*. Виды чрезвычайно редкие,

сохранившиеся в регионе с доледникового периода (Landvik, 1996; Landvik et al., 1993, 2001, 2003).

Данные о доле участия семейств в микобиоте отражают общую картину комплекса дальневосточных дискомицетов. Показатель структурной репрезентативности – распределение семейств и родов по уровням родового и видового богатства. Для получения достоверного показателя таксономического разнообразия региона были вычислены показатели видовой наполненности родовых таксонов в микобиоте дискомицетов юга РДВ. Нами установлено, что в комплексе выявленных дискомицетов число одновидовых родов составляет 21.8%. На их долю приходится 7.9% от общего количества видов в микобиоте региона, что составляет 51 вид. Кроме того, анализ показал, что сравнительно небольшое количество родов (16 из 189) имеет уровень видового богатства выше среднего и содержат внушительную массу видов (285 из 641). Общий родовой коэффициент сравнительно низкий, что объясняется наличием некоторых многовидовых родов (Лавров, 1951). Что касается таксонов более высокого уровня, то среднее количество видов в семействе составляет 23.8 вида и 6.9 родов. Всего 5 из 27 семейств имеет уровень видового богатства выше среднего (табл. 2). Это традиционный комплекс ведущих семейств в микобиоте Евразии. На них приходится 75% от общего количества видов дискомицетов в микобиоте южной части РДВ. Семейства, характеризующиеся уровнем видового богатства ниже среднего, составляют абсолютное большинство; 6 представлены 1 видом, 2 из них – монотипные.

Таблица 2

Количественный состав ведущих семейств биоты дискомицетов РДВ

Семейство	Кол-во видов	% от общего кол-ва видов
Hyaloscyphaceae	150	22.7
Dermateaceae	103	16.7
Pyronemataceae	87	13.7
Helotiaceae	82	12.9
Pezizaceae	58	9.0
Helvellaceae	21	3.3
Ascobolaceae	21	3.3
Geoglossaceae	15	2.3
Sclerotiniaceae	15	2.3
Discinaceae	11	1.7
ВСЕГО	564	88

На основе районирования, совмещающего зональный и аональный территориальные критерии дифференциации, были выделены уровни и типы приоритетности по наиболее значимым для представленности дискомицетов районов в границах Дальневосточного

экорегionalного комплекса. Сравнивая различные дальневосточные районы, мы получили данные корреляции систематической структуры дискомицетов (рис. 1).

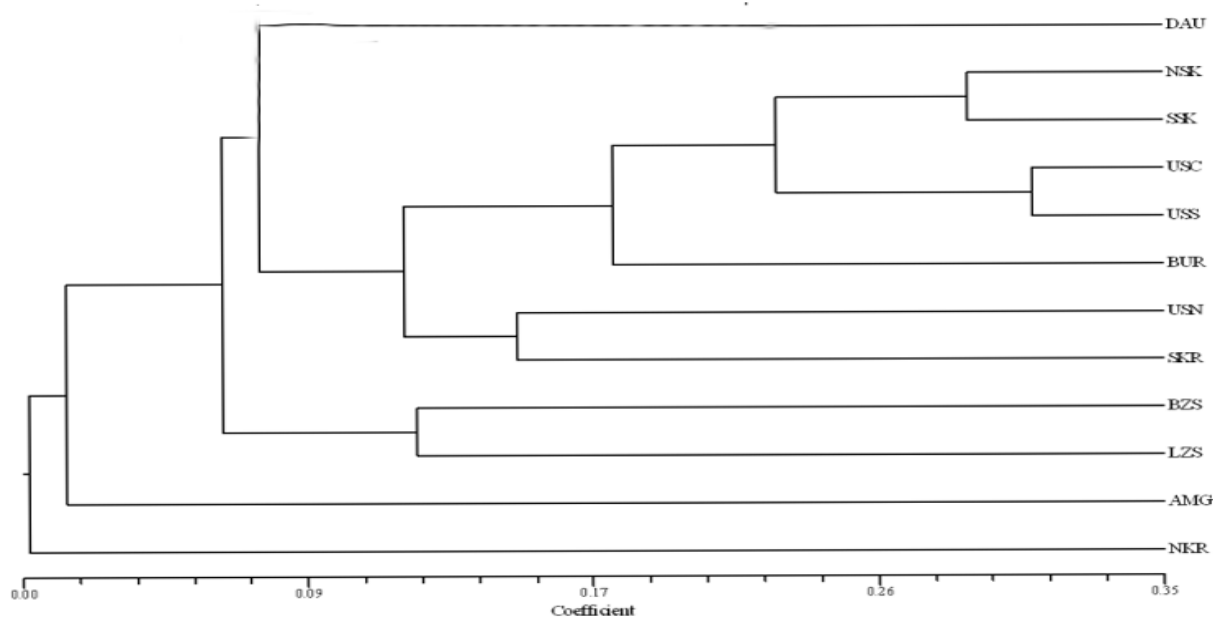


Рис. 1. Дендрограмма сходства микобиот дискомицетов флористических районов РДВ: AMG – Амгуньский, BUR – Буреинский, DАU – Даурский, BZS – Верхне-зейский, LZS – Нижне-зейский, NSK – Сахалинский северный, SSK – Сахалинский южный, NKR – Северо-курильский, USC – Уссурийский центральный, USS – Уссурийский южный, USN – Уссурийский северный, SKR – Южно-курильский.

Характерной чертой видового разнообразия дискомицетов всего комплекса Восточноазиатской флористической области является участие в микобиоте представителей семейства *Cudoniaceae*. Оно обеспечено наличием хвойных пород и разреженного подлеска в лесных сообществах этой территории. Лиственничная тайга Верхне-Зейского района, и весь внешний облик его ландшафтов, имеющий переходный характер между муссонными дальневосточными и резко континентальными сибирскими природными комплексами, обусловили его ведущее положение по участию в микобиоте кудониевых грибов.

Наличие в микобиоте видов семейства *Bulgariaceae* служит индикатором участия в растительном покрове дубняков. На Дальнем Востоке России такие формации развиты в Нижне-Зейском, Буреинском и Уссурийском флористических районах. В южной части Сахалинской области, подразделяющейся на два флористических района Южно-Сахалинский и Южно-Курильский, также можно встретить единичные дубы, но болгариевые грибы на них не отмечены. Возможно, что низкорослая форма этой породы, характерная для этих районов, не способствует успешному развитию и плодоформированию *Bulgaria inquinans*.

Представители семейств *Dermateaceae*, *Hyaloscyphaceae* и *Helotiaceae* сохраняют в основном свое ведущее положение в локальных микобиотах флористических районов дальневосточного региона. Различная степень обилия травяного подлеска также повлияла на специфику репрезентативности рутстроемиевых грибов в локальных микобиотах. Сравнительно большое место они занимают в Даурском, Верхне-Зейском, Нижне-Зейском и Буреинском флористических районах.

На исследованной территории с севера на юг доля ведущих семейств *Hyaloscyphaceae* и *Pyronemataceae*, содержащих гербофильные и дереворазрушающие виды возрастает. Вместе с тем представленность видов, развивающихся на почве или живых растениях, характерных для семейств *Dermateaceae* и *Pezizaceae*, уменьшается. Виды семейств *Bulgariaceae*, *Geoglossaceae*, *Leotiaceae*, *Phacidiaceae*, *Rutstroemiaceae*, *Sclerotiniaceae* и *Vibrisseaceae* отсутствуют в северных флористических районах с травянистой и полукустарничковой растительностью. Прослеживается ряд ведущих семейств, характеризующий сходство и различие в таксономической структуре локальных микобиот. Доминирование дискомицетов семейств *Dermateaceae*, *Helotiaceae*, *Hyaloscyphaceae*, *Pyronemataceae* и *Pezizaceae* является характерной чертой микобиоты умеренной Голарктики.

Опуская количественные показатели, можно сразу же говорить о существовании трех основных компонент: алдано-даурской, уссурийской и амурской. Дополнительный самостоятельный тип образуют интразональная пойменная компонента. В ряду рассмотренных нами флористических районирований российского дальнего Востока (Малышев, 1972; Сосудистые растения советского Дальнего Востока, 1985 и др.) наиболее адекватно отражает наши результаты деление, предложенное Н. В. Ворошиловым (Ворошилов, 1982). Анализ изменения таксономической структуры флористических районов региона позволил выявить определенные закономерности.

Для получения показателей таксономического разнообразия были составлены пропорции флоры для каждого флористического района в исследуемом регионе. Полученные данные отражают изменения флористического богатства и таксономического разнообразия микобиот исследуемых флористических районов. Показания коэффициента видовой насыщенности рода варьируют от 1,7 для микобиоты Даурского флористического района до 2,9 для Северо-Сахалинского. Значения коэффициента видовой насыщенности семейств изменяются в той же степени.

Микобиоты северных или степных флористических районов (Верхне- и Нижне-Зейские, Даурский) бедны. Обусловлено это, скорее всего, наличием в них довольно однообразных растительных сообществ. Разнообразный характер лесной растительности, богатый разнородной подлесок, наличие полидоминантных растительных сообществ обеспечили высокие показатели коэффициента видовой насыщенности семейств в микобиоте Уссурийского (центрального и южного подрайонов), Южно-Курильского, Северо-Сахалинского и



Южно-Сахалинского флористических районов. Третью группу средних по флористическому богатству, у которых коэффициент видовой насыщенности семейств от 7 до 10, составляют микобиоты Уссурийского (северного подрайона), Амгуньского и Буреинского флористических районов, что вполне объясняется схожими чертами их растительности.

Для выявления места исследуемой микобиоты в ряду зональных и региональных микобиот, а также для составления представления о ее положении в мировой микобиоте, был проведен кластерный анализ географического распространения отмеченных видов. Анализируя особенности общей таксономической структуры дальневосточных дискомицетов, куда мы отнесли РДВ, Японию, Корейский полуостров и северо-восточную часть Китая, мы получили картину весьма низкого их сходства (рис. 2).

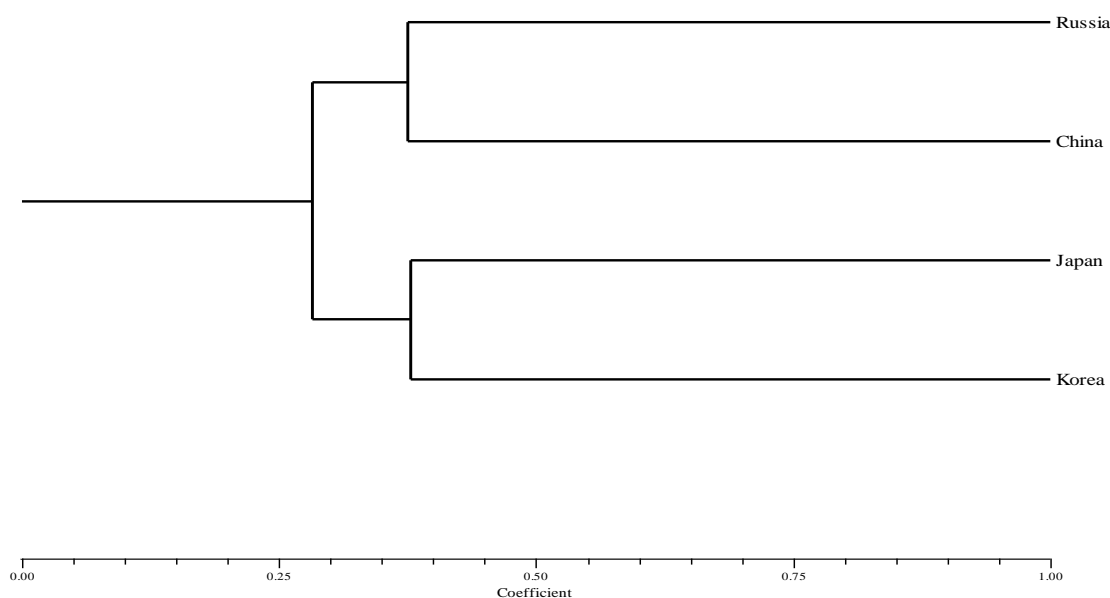


Рис. 2. Дендрограмма сходства видового состава дискомицетов регионов РДВ.

На дендрограмме четко выделяются кластеры, относящиеся к различным зонобиотам. Микобиоты дискомицетов циркумбореальной и восточноазиатской флористических областей России образуют единый кластер с таковыми Китая. Вместе с тем формирование ветвей (см. рис. 2) при коэффициенте выше 0,3 дает основание говорить, что видовое разнообразие дискомицетов исследуемого региона характеризуется сочетанием тепло- и холодолюбивых природных комплексов с множеством эндемичных маньчжурских видов вместе с холодовыносливыми охотскими, а также с субтропическими видами. Тот же вывод напрашивается при корреляции ведущих по числу видов семейств дискомицетов всего дальневосточного региона.

Установлено весьма низкое сходство дальневосточной микобиоты с видовым составом грибов других регионов (устойчивость образования ветвей дендрограммы оценивается высокими бутстрэп-значениями – выше 80%). Данные ареалогического анализа дискомицетов, проведенного по географическому принципу с использованием формул Мейзела (Kalamees, 1978), показали совпадение с результатами кластерного анализа сходства дальневосточных локальных микобиот дискомицетов с таковыми сопредельных или интересных в плане особенностей биотических и абиотических характеристик регионов. Показательно в данном отношении расселение дискомицетов на осоках в различных дальневосточных районах, рассмотренное нами в следующей главе. Объясняется это явление замещения, вероятно, климатическими причинами, а также генезисом микобиот. Проявляется оно и среди дереворазрушающих грибов.

В свое время было разработано несколько сценариев микогеографического анализа (Reichert, 1921; Overholz, 1939; Лавров, 1951; Ульянищев, 1952, 1959; Васильков, 1955; Сосин, 1957; Пармасто, 1959, 1963; Васильева, 1960; Щербина, 1961; Шварцман, 1961, 1962, 1963; Kreisel, 1967; Шварцман, Кажиева, 1968, 1969; Нахурцришвили, 1975; Вассер, 1985). Отсутствие общих принципов выделения и классификации типов ареалов делает затруднительным использование их результатов. Районирование, использованное нами для географического анализа исследуемой микобиоты, было разработано для базидиальных видов, но вполне подходит и для группы дискомицетных видов. Составляя характеристику состава микобиоты дискомицетов южной части РДВ по особенностям географического распространения отдельных видов, мы придерживались взглядов А. Г. Райтвильра (1986) на выделение типов ареала.

В микобиоте региона нами отмечены представители 8 различных географических элементов: голарктического (39% от общего количества видов в микобиоте региона), евразийского (21%), евразийского горного (6), амфипацифического (12), арктоальпийского (3), сибирского (3), дальневосточного (15) и пантропического (1%). Это обусловлено прежде всего типом растительности, наличием сложного рельефа, контрастными климатическими условиями на весьма ограниченных пространствах.

Что касается различных природных зон в исследуемом регионе, то характерные черты их микобиоты выражены более ярко. Зона южной тайги и хвойно-широколиственных лесов характеризуется довольно высоким показателем наполненности микобиоты, по сравнению с таковыми в европейской части России и Сибири. Анализ распространения дискомицетов показал, что микобиота интразональных элементов (болот, пойменных комплексов и т.д.) сопоставимы по количеству и составу слагающих их видов в

исследованных флористических районах. Наиболее разнообразен видовой состав дискомицетов в пойменных растительных комплексах.

На основании вышеизложенных фактов, были сделаны выводы о таксономической структуре микобиоты дискомицетов и ее сложении биофилотическими компонентами и различными геоэлементами.

## ГЛАВА 5. ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ДИСКОМИЦЕТОВ ЮЖНОЙ ЧАСТИ РОССИЙСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

В этой главе рассмотрена структура дискомицетов южной части РДВ с точки зрения экологического аспекта биогеоценоза, обеспечивающего круговорот веществ. При ее анализе мы основывались на универсальной способности грибов к разложению отмершей органики и превращению ее в исходное минеральное вещество. В ходе аналитических работ были определены экологические ниши видов и ряд лимитирующих факторов, позволяющих их занимать, не конкурируя с другими видами за источник энергии. Это дает нам оценочные характеристики экологического состояния исследуемых территорий. Ранее, изучая экологическую структуру дискомицетов Приморского края (Богачева, 1997б, 1998агд, 2004а, 2005б), мы представляли ее как комплекс 8 экогрупп. Полученные нами данные для территории южной части РДВ показали сохранение выявленной дифференциации. На приведенной ниже схеме (рис. 3) представлены результаты кластерного анализа видового разнообразия дискомицетов южной части РДВ по 8 экогруппам.

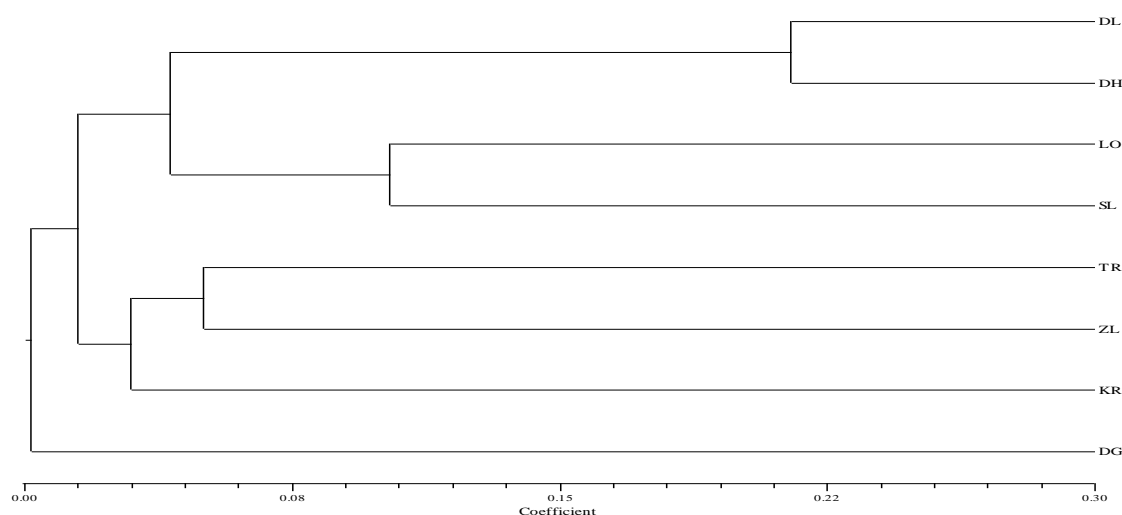


Рис. 3 Дендрограмма сходства комплексов дискомицетов, развивающихся на различных субстратах: DL – древесина лиственных пород, DH – древесина хвойных пород, LO – лиственный опад, SL – почва, TR – травянистые растения, ZL – злаки, KR – криптогамные растения, DG – экскременты животных.

Дендрограмма отражает разнообразие групп грибов, перерабатывающих накопленное другими организмами вещество, по-своему использующих запасенную в нем энергию. Группировки проявляют весьма низкое сходство видовых составов, ассоциированных с различными компонентами структуры подстилки (значения коэффициента сходства ниже 0.4), но устойчивость образования ветвей дендрограммы подтверждается высокими бутстрэп-значениями (выше 80%). Однако дендрограмма отражает и более строгую дифференциацию не 8, а 5 кластеров. Это побудило нас пересмотреть применяемую ранее экологическую схему деления дискомицетов. Определив пространственное распределение дискомицетов и разделение их на экологические и трофические группы, мы выявили трофические и топические отношения грибов к другим компонентам экосистемы, проявляющиеся через консорции. Дискомицеты дальневосточных хвойно-широколиственных лесов и их ценотические группировки весьма показательны при оценке состояния лесных экосистем. В данной работе мы рассматриваем дискомицеты как составную часть растительных сообществ, под которыми понимаем сочетание популяций растений и грибов, взаимодействующих друг с другом в пределах данной среды. Как показал анализ распространения дискомицетов, растительные сообщества – открытые системы, непрерывно переходящие одна в другую вдоль тех или иных градиентов среды. Мы выделяем пять основных группировок, рассматриваемых нами как микосинузии: листового опада, остатков травянистых растений, почвы, экскрементов животных и древесных остатков или древесины. Соотношение видов в микосинузиях определяется особенностями флористических районов (рис. 4).

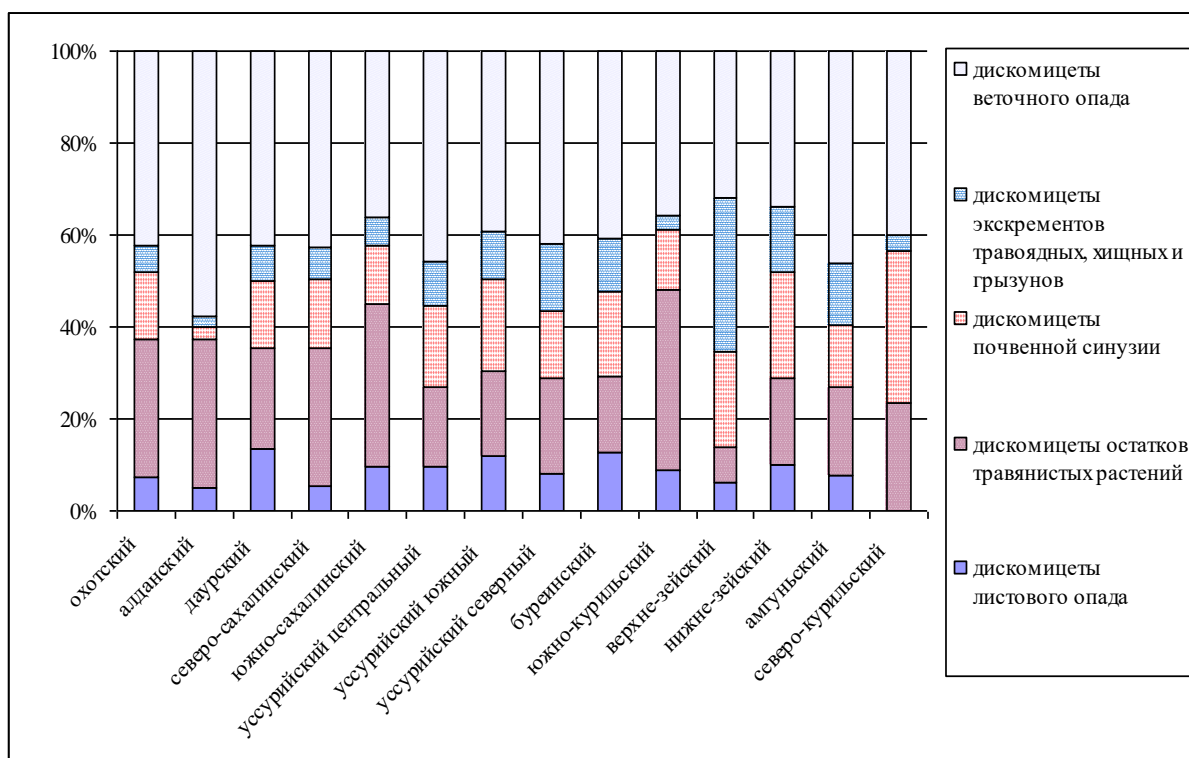


Рис. 4. Особенности экологических структур локальных микобиот дискомицетов южной части РДВ.

В настоящей работе микосинузия понимается как место данного организма в биотической среде, в смысле его пищевых связей и конкурентных отношений с другими видами. Различия в месторасположении, рельефе, климатических особенностях, строении почв, структуре растительности, а также степени антропогенного пресса на природу исследуемой территории являются определяющими факторами в сложении видового разнообразия каждой микосинузии. Следует заметить, что в локальных биотах рассмотренных нами флористических районов видовой состав отдельных микосинузий и их соотношение варьирует. Мы рассматриваем видовой состав пяти основных микосинузий, каждая из которых представляет собой комплекс более специализированных группировок.

Анализ экологической структуры дискомицетов наиболее изученных флористических зон (северо-сахалинской, южно-сахалинской, уссурийской, бурейской и южно-курильской) показал, что определяющим фактором является наличие субстратов, и, в меньшей степени, корректируется абиотическими факторами. Участие грибов каждой микосинузии показывает сбалансированность процессов утилизации растительных остатков и интенсивность энергетического круговорота в растительных ценозах.

**5.1 Микосинузия листового опада.** К началу наших исследований было известно 24 вида дискомицетов, развивающихся на листовом опаде в дальневосточных хвойно-

широколиственных лесах. По нашим данным в процессе его утилизации принимает участие 67 видов. Филлофильные виды составляют микосинузию листового опада. Наблюдается довольно чёткая специализация по фракциям опада и иногда по видовой принадлежности растений, резко различающихся по химизму и прочности тканей.

Анализ распределения дискомицетов по субстратам показал существование выраженной специализации. Большинство дискомицетов развивается на листе (54 вида) и часть (13 видов) – на хвое (Аблакатова, 1965; Богачева, 1998г, 2001б, 2004, 2005в, 2005г). При этом не наблюдается перехода или развития одного и того же вида гриба, как на хвое, так и на листьях. При выборе субстрата из широколиственных пород древесных растений филлофильные дискомицеты в своем подавляющем большинстве не проявляют предпочтений. Однако можно заметить некоторые группировки видов, ассоциированные с листовым опадом древесных, кустарниковых или травянистых растений. Такая дифференциация, по-видимому, определяется различиями в химическом составе листы этих форм растений.

На перепревших листьях подстилки в зоне широколиственных лесов широко распространены виды родов *Hymenoscyphus* и *Lachnum*. В микобиоте 3-4-х годовичного опада доминируют крупноплодные виды из эвтрофных эдафотрофных представителей *Helvellaceae* и *Rezizaceae*. По всей вероятности оперкулятные дискомицеты обладают менее мощным ферментным аппаратом по сравнению с иноперкулятными.

На опавшей хвое нами отмечено 13 видов дискомицетов. Зависимость степени разложения хвои от размеров плодового тела гриба также применима к этой специфической группе филлофилов. Изучены особенности распространения филлофильных дискомицетов различных флористических районов РДВ. В локальных микобиотах южной части РДВ филлофилы представлены неравномерно. Наибольшим разнообразием отличается Уссурийский флористический район, особенно его южная часть. В районах с более контрастными суточными температурами, относительно невысокой влажностью и богатым флористическим составом хвойных и широколиственных древесных и кустарниковых растений микосинузии листового опада включают примерно по 10 представителей филлофильных дискомицетов. Видовой состав и структура микобиоты в отдельно взятом флористическом районе варьирует согласно его флористическим, гидротермическим и почвенным особенностям. Нами установлено, что наиболее разнообразно заселены дискомицетами дубово-березово-пихтовые леса, немногим уступают им пойменные растительные сообщества. В отличие от других групп грибов, формирующих сравнительно крупные плодовые тела, избыточная переувлажненность не имеет большого значения в успехе развития филлофильных дискомицетов. Монодоминантные древостои отличаются высокой специфичностью и

бедностью видового состава грибов. Напротив, вторичные леса, особенно зарастающие различными кустарниками, березами и осинами послепожарные участки, характеризуются высоким разнообразием филлофильных дискомицетов.

**5.2 Микосинузия остатков травянистых растений.** К началу наших работ на РДВ отмечалось 37 видов обитающих на этих субстратах дискомицетов, в настоящее время – 121 вид. Некоторые из гербофилов можно обнаружить и в составе микосинузий древесины, почвы или листового опада. Подобная широта выбора субстрата определяется своеобразным набором ферментов этих грибов (Билай и др., 1984).

Видовое разнообразие дискомицетов в микосинузиях остатков травянистых растений прямо пропорционально флористическому богатству их травянистого покрова. Так, сахалинское высокотравье, высокая влажность и оптимальный температурный режим – важнейшие факторы, обуславливающие видовое разнообразие гербофильных дискомицетов в Южно-Сахалинском и Южно-Курильском флористических районах. В южной части Уссурийского флористического района сложились похожие условия, что нашло свое отражение и в экологической структуре дискомицетов этого региона.

Во многих систематических монографиях выделяются в особые группы виды, развивающиеся на злаковых, сытевых и представителях криптогамной флоры в Европе (Dennis, Itzerott, 1973; Dennis, 1986, 1989, 1990; Ellis, Ellis, 1987, 1998; Schneller, 1986; Samuels, Kohn, 1987; Samuels, Rogerson, 1990; Scheuer, 1988, 1999; Gilbertson, Hemmes, 1997; Huhtinen, Soderholm, 1997; Galán, Raitviir, 1999). На Дальнем Востоке присутствуют эти три группы, но некоторые виды обнаруживают более высокую степень эвритоности. Нами изучены особенности распространения гербофильных дискомицетов различных флористических районов РДВ и показано, что грибы, развивающиеся на злаках, распространены в растительных сообществах Дальнего Востока сравнительно равномерно.

Дискомицеты на злаках – типичные сапротрофы (Scheuer, 1988, 1999), способные образовывать разновидовые грибницы на одном отдельном субстрате, причем на одном и том же растении успешно развиваются от 2 до 5.

и более видов грибов из различных систематических групп. Иногда аскомы одного и того же вида можно обнаружить как на листьях, так и на стеблях растения. На колосе наблюдается развитие видов, чаще всего обладающих некоторой долей патогенности.

Осоки широко распространены в южной части РДВ. Характерная особенность сытевых – сравнительно слабая экологическая и морфологическая дифференциация видов (Кожевников, 2001), что отражается на составе консортных им грибов. Микосинузии осок включают сравнительно немного видов. Видоспецифичность у грибов данного комплекса не прослеживается. Все они типичные сапротрофы, разлагающие отмершие растительные

остатки. Состав микосинузий осок варьирует в различных флористических районах, причем по нашим данным мико-комплексы коррелируют с соответствующими зональными сыпывыми компонентами флор, разработанными А. Е. Кожевниковым (2001).

Химический состав тканей древнейших групп криптогамных растений –мохообразных, папоротников и плаунов, обуславливает наличие специфических деструкторов. Установлено, что в локальных микобиотах РДВ сопряженные с древнейшей флорой дискомицеты сохранились в разной мере. Наибольшее видовое разнообразие дискомицетов отмечено для южного подрайона Уссурийского флористического района, где сохранились представители доледникового периода.

**5.3 Микобиота почвенной синузии.** Грибы представляют собой важный компонент гетеротрофного блока сообществ почвенных организмов. Они играют основополагающую роль в почвообразовательном процессе и жизни почвенной микобиоты и высших растений (Кириленко, 1978; Дурынина, Великанов, 1984; Егорова, 1986; Лугаускас и др., 1987; Лугаускас, 1988; Великанов, Сидорова, 1988; Мирчинк, 1988; Бабьева, Зенова, 1989; Марфенина, 1991). Дискомицеты среди них занимают сравнительно скромное место. Это, в основном, напочвенные грибы и трюфелевые. К началу наших исследований для южной части РДВ указывалось 40 видов напочвенных дискомицетов, сейчас отсюда известно 135 видов.

Нами установлено, что группа эдафотрофных иноперкулятных грибов в дальневосточных лесах очень незначительна. Надо заметить, что эти виды отличаются самыми крупными размерами аском среди иноперкулятных дискомицетов. Оперкулятные грибы этой микосинузии, напротив, обладают самым широким спектром размеров аском (от 2-5 мм в семействах *Ascobolaceae* и *Ryongemataceae* до 15-20 см в семействах *Helvellaceae*, *Morchellaceae*, *Pezizaceae* и *Sarcoscyphaceae*), так и более разнообразны в систематическом плане.

Эдафотрофные дискомицеты отмечены во всех флористических зонах региона. Видимое превосходство по их видовому разнообразию в Приморском и южной части Хабаровского краях, а также в Сахалинской области вполне объяснимо антропогенным воздействием. Нарушение задернения почвы, изменения ее химизма, привнесение различных техногенных компонентов в естественные биогеоценозы расширяет спектр субстратов для успешного развития дискомицетов. Леса с сильным задернением почвы отличаются низким уровнем участия напочвенных дискомицетов. Напротив, в местах с редким травостоем, наличием листового и веточного опада, по обочинам троп и лесных дорог (где нарушен естественный травяной покров) их встречаемость резко повышается. Присутствие сплошного мохового покрова уменьшает колебания температуры и влажности, что также благоприятно воздействует на развитие дискомицетов. Резким



увеличением количества и видового разнообразия дискомицетов характеризуются папоротниково-хвощевые подлески. Вероятно, это связано с повышенной кислотностью почвы.

Эдафотфильная микобиота Буреинского флористического района богата. Вызвано это, скорее всего, процессами восстановления лесов, которые идут в Еврейской Автономной области на территории заповедника Бастак и прилегающих лесничествах. До момента организации заповедника в его границах осуществлялась хозяйственная деятельность (заготовки леса). В микобиоте территорий, где идут демулационные процессы, доля участия видов с высокой экологической валентностью весьма значительна.

Изучив напочвенные дискомицеты дальневосточного региона, мы пришли к выводу, что эволюционно более ранними видами можно назвать группу грибов, отличающуюся низкой специализацией. В нашем случае – это эвтрофные грибы фракции сильно перепревшего растительного опада. Грибы, обитающие на глине, более "продвинутые". Небольшая часть наиболее "продвинутых" видов рассматриваемого комплекса, отличаясь малой требовательностью к наличию питательных веществ в почве или невысокой конкурентоспособностью, перешла на песчаники.

**5.4 Микосинузия экскрементов травоядных, хищных и грызунов.** К началу наших исследований копрофильные грибы на Дальнем Востоке и в России в целом были уже довольно детально изучены (Прохоров, 1990, 1993, 1999, 2004). Нам удалось дополнить сведения об их распространении по региону и расширить список известных отсюда видов до 54. С растительными ценозами копрофилы связаны опосредованно, поэтому границы микоценоза в данном случае могут совершенно не совпадать с границами конкретного растительного сообщества.

**5.5 Микосинузия древесных остатков или древесины.** Доля дереворазрушающих грибов в экологической структуре дискомицетов дальневосточных лесов весьма значительна и составляет 250 видов из 640 (Райтвийр, 1971, 1991; Кулман, 1982; Богачева, 1998, 1999). Веточный опад заселен преимущественно разрушителями лигнино-целлюлозных соединений из многочисленной группы иноперкулятных дискомицетов, насчитывающей по нашим данным 202 вида из 56 родов и 8 семейств порядка Helotiales (Богачева, 2006).

Группу дереворазрушителей условно можно разделить на 3 подгруппы – грибы на древесине (204 вида), на коре (39) и на шишках или семенах (плодах) сережкоцветных древесных растений (7 видов). Представители последней подгруппы отличаются высокой видовой специализацией. Некоторые исследователи по этому поводу высказывают предположения о патогенности анаморфной стадии этих грибов. Обитающие на коре растений виды более специализированы в отношении субстрата, чем обитатели древесины. Для такого субстрата как кора очень сложно выделить свой круг бионтов, поскольку в

ряде случаев нельзя однозначно сказать развивается ли плодовое тело из мицелия в пробковом слое или в межклеточном пространстве древесины. Исключением в данной ситуации являются виды рода *Tapesia*, формирующие свои плодовые тела на поверхностном мицелиальном сплетении.

На трухлявой или погруженной в почву древесине сформировался свой набор видов (187 видов). По всей вероятности, это типичные сапротрофы. Плодоношение не только что отмерших или спиленных ветвях и стволах наблюдается у дискомицетов, обладающих, вероятно, некоторой патогенностью. Нередко совместно с развитием плодовых тел или, чаще, предшествуя ему, развиваются анаморфы этих грибов. Эта группа грибов значительно уступает первой по разнообразию (17 видов).

Обладая развитым ферментативным аппаратом, дереворазрушители обнаруживают довольно четкую специализацию по древесной породе (хвойные – сосна, ель, пихты, лиственница, кедр, можжевельник древовидный; твердолиственные – дуб, бук, граб, ясень, клен и другие ильмовые; мягколиственные – осина, ольха, липа, тополь, ива). Кластерный анализ распределения грибов на различных типах пород древесных растений показал весьма невысокое сходство видовых составов грибов, ассоциированных с различными древесными субстратами (значения коэффициента сходства ниже 0.5), причем устойчивость образования ветвей дендрограммы подтверждается высокими бутстрэп-значениями (рис. 6). Кроме того, в группе дискомицетов прослеживается специализация видов, ассоциированных с голосеменными, двудольными или однодольными растениями.

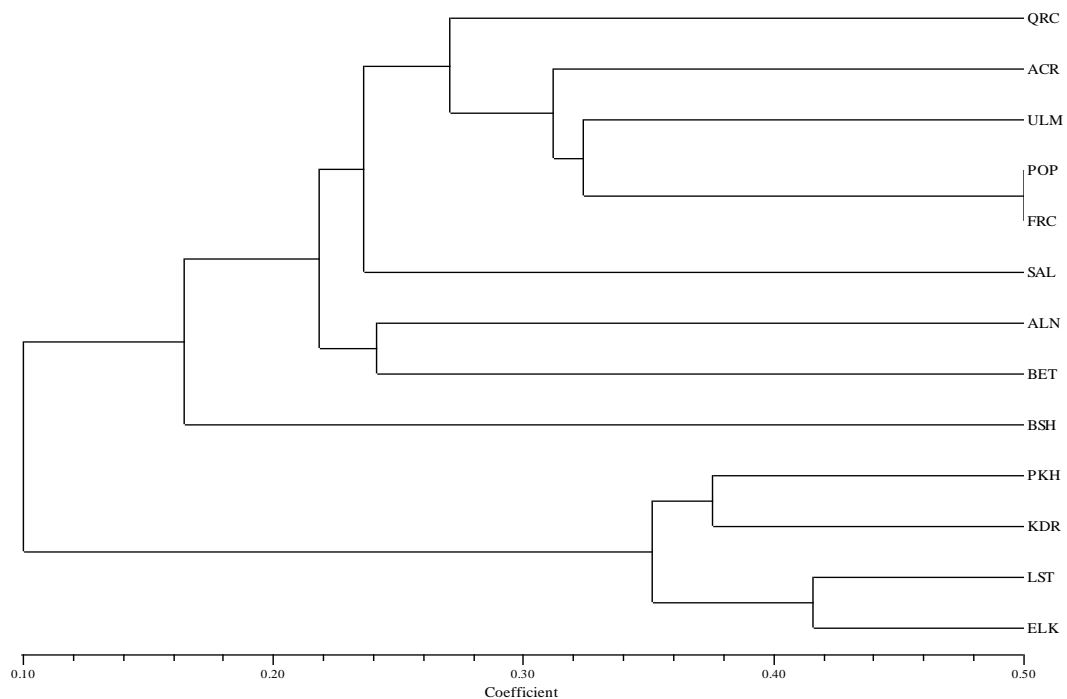


Рис. 6. Дендрограмма сходства комплексов видов дискомицетов, развивающихся на лесообразующих породах Дальнего Востока России: QRC – на дубах, ACR – кленах, ULM – ильмах, POP – тополях, FRC – ясенях, SAL – древовидных ивах, ALN – ольхе, BET – березах, BSH –кустарниках, PKH – пихтах, KDR – кедрах, стланиках, соснах, LST – лиственницах, ELK – елях. (В тексте диссертационной работы приведен полный перечень исследованных древесных пород).

Установлено, что лимитирующим фактором в расселении дереворазрушающих дискомицетов по территории РДВ являются древесные растения. На Дальнем Востоке эта сборная нетаксономическая группа объединяет 356 видов из различных семейств, надземные побеги которых в той или иной мере одревесневают. Нами изучено распространение дереворазрушающих дискомицетов в различных флористических районах Дальнего Востока и выявлены его особенности.

Южная часть Дальнего Востока – это комплекс отрогов нескольких горных систем, покрытых, большей частью, лесами. В работе прослежена обратная зависимость видового разнообразия микобиоты от высоты над уровнем моря. По результатам исследований отмечается наибольшее заселение дереворазрушающими грибами лесов нижнего высотного пояса (дубняки, кедровники, кедрово-еловые леса) и в долинных формациях – ильмово-ясеневых и ильмово-тополевых лесов.

Нарушение почвенно-гидрологических условий в связи с прокладкой дорог и другой хозяйственной деятельностью вызвало в некоторых местах (например, на Западном макросклоне горной системы Сихотэ-Алинь) полное усыхание дубняков. Н. Г. Васильев (1982) указывает 12 видов грибов (трутовиков и агариковых), связанных с дубом

монгольским. Мы расширили сведения о развивающихся на этой породе видах грибов. Выяснено, что на юге Дальнего Востока с двумя видами *Quercus* (*Q. mongolica*, *Q. dentata*) связано, по крайней мере, 37 видов дискомицетов.

Заселение грибами спелых и перестойных древостоев долинных широколиственно-кедровых лесов составляет не менее 30%. В спелых и перестойных пойменных лиственных лесах заселенность грибами еще выше. На *Fraxinus mandshurica* Rupr. отмечено 9 видов дискомицетов, на *Ulmus* spp. – 7, на *Betula* spp. – 16. Особенно сильно поражаются *Chosenia arbutifolia* (Pall.) A.Skorts. и *Ulmus laciniata* (Trautv.) Mayr. На *Populus* spp. поселяется 34 вида; на древовидных ивах – 41 вид.

Высокогорные ельники, каменноберезники и заросли кедрового стланика заселены незначительно. Причина этого не только в бедном составе древесной растительности. Интенсивные ветра, вероятно, подавляют у дискомицетов плодотворение, уменьшая влажность воздуха. На елях нами собрано 18, на березе каменной – 16, на кедровом стланике – 14 видов дискомицетов.

В пределах Дальнего Востока наиболее благоприятные для развития деструктивных грибов гидротермические условия сложились в пределах неморальных лесов южного Приморья, которое отличается наиболее богатым составом дендрофлоры и, следовательно, большим разнообразием субстратов для развития деструктивных грибов. Процессы гниения древесины здесь протекают особенно интенсивно, частота встречаемости многих видов деструктивных грибов очень большая, и плодовые тела их достигают сравнительно крупных размеров.

**5.6 Изменение видового разнообразия дискомицетов на различных субстратах в локальных микобиотах южной части российского Дальнего Востока.** Нами изучены субстратные комплексы видов в различных флористических районах РДВ. Это позволило выявить закономерные изменения видового богатства на субстратах, вызванные различными условиями обитания. Установлено, что в флористических районах региона дискомицеты участвуют во всех исследуемых микосинузиях. Полученные данные отражают пространственное распределение дискомицетов в экосистемах лесного ряда, обеспечивающее вовлечение в биологический круговорот максимального количества органики. Наиболее полный набор субстратных комплексов отмечен в биогеоценозах лесной полосы. Показано, что в ряду «опад → древесные остатки → кора живых растений → помет растительноядных животных» в зоне широколиственных лесов южной части Дальнего Востока видовое разнообразие снижается (табл. 4).

Изменение видового разнообразия дискомицетов в субстратном градиенте  
в локальных микобиотах РДВ

Микосинузия	Флористические районы											
	верхне-зейский	нижне-зейский	северо-курильский	даурский	северо-сахалинский	южно-сахалинский	уссурийский центральный	уссурийский южный	уссурийский северный	буреинский	южно-курильский	амгуньский
листового опада	7	20	-	12	10	33	38	56	10	35	18	8
остатков трав. раст.	9	37	7	20	57	123	67	86	26	46	79	20
почвенная	24	45	10	13	28	44	68	93	18	51	26	14
эксскрементов	39	28	1	7	13	22	38	48	18	32	6	14
древесных остатков	37	67	12	38	81	125	177	182	52	113	72	48

Выявленные экологические группировки дискомицетов дальневосточных хвойно-широколиственных лесов показывают жизнеспособность лесных экосистем. Субстратные комплексы дискомицетов довольно специфичны и проявляют относительное постоянство видового состава в пределах одной растительной сукцессии. Возраст растительного сообщества отражается на широте видового спектра дискомицетов. Микобиота сохранившихся первичных лесов отличается сравнительно низким видовым разнообразием дискомицетов и некоторой статичностью. Грибное население вторичных лесов более разнообразно и динамично. Узкоспециализированные виды грибов характерны для более зрелых лесных сообществ. Климаксовое сообщество характеризуется неизменной в динамическом равновесии структурой биоты дискомицетов и минимальным их видовым разнообразием.

## ГЛАВА 6. РОЛЬ ДИСКОМИЦЕТОВ В РАСТИТЕЛЬНЫХ ЦЕНОЗАХ

При анализе экологической структуры дискомицетов южной части РДВ мы пришли к выводу о важности участия и роли всех слагающих ее групп в биогеоценозах. Выявление грибных группировок позволило нам установить конкретную роль слагающих их видов. Традиционно дискомицеты рассматриваются только как деструкторы. Мы выделяем шесть основных функций дискомицетов в жизнеобеспечении растительных сообществ.

**6.1 Дискомицеты как деструкторы, утилизаторы растительных остатков.** Роль дискомицетов как деструкторов различных растительных остатков в биоценозе, по нашему мнению, одна из основополагающих. Дальневосточные леса, особенно в южной части региона характеризуются высокой скоростью накопления подстилки. На листовом опаде

прошлого года развиваются 25 видов дискомицетов. Характерными признаками этих грибов являются формирование на одном субстрате нескольких мелких по размеру плодовых тел до 2 мм в диаметре. Более крупные аскомы вряд ли успешно развились бы на столь незначительном по запасу пищевых ресурсов субстрате. Нижний слой подстилки состоит из растительных остатков, сохранивших еще некоторую структуру. Анализ распределения дискомицетов по субстратам показал, что по мере деструкции листового опада меняется видовой состав его грибного населения. По нашим данным, на перепревшем опаде развивается уже до 42 видов дискомицетов. Характерными признаками этих грибов являются формирование одиночных крупных плодовых тел до 250 мм высотой и 100 мм в диаметре. Иногда на конгломерате из остатков листвы разросшаяся грибница развивает по несколько аском одновременно.

При осуществляемом гетеротрофами естественном распаде древесины особое место принадлежит дереворазрушающим дискомицетам. Замечено, что разложение древесины в природных условиях проходит поэтапно, в зависимости от экологической и биохимической природы субстрата. Что касается утилизации веточного опада и валежной древесины, то, по нашим наблюдениям, дискомицеты осуществляют первую стадию их разложения. Роль дискомицетов в деструктивном процессе заключается в подготовке субстрата к заселению его базидиальными грибами. В бóльшей степени выбор древесины дискомицетами определяет степень её деструкции: на начало разложения и завершающую его стадию приходится, по нашим наблюдениям, максимум участия дискомицетов. Во время заключительной стадии деструкции древесины главная роль переходит к кортикофильным дискомицетам, которые поселяются на коре упавших стволов и ветвей деревьев и, обладая всем необходимым набором ферментов, довершают процесс деструкции самых трудноразлагаемых элементов стволов и ветвей.

В результате наблюдений за дискомицетами в природе у нас возникло предположение о том, что на валежных ветвях и деревьях поселяются грибы, ведущие сапротрофный образ жизни. Дискомицеты, обнаруженные на живых или сухостойных кустарниках, поднимающиеся по стволам деревьев на высоту до полутора метров, могут переходить на паразитарный образ жизни и вызывать гибель растения при ослаблении его сопротивляемости.

Для лиственных пород деревьев характерно разнообразие видов дискомицетов и одновременное присутствие целого ряда нескольких видов грибов на одном и том же стволе. Надо заметить, что грибы на хвойных породах более специализированы. На древесине отдельного хвойного растения, его коре, ветвях или хвое, как правило, поселяется 1, реже 2 вида дискомицетов.

Проведенные на территории Сихотэ-Алинского биосферного, Большехецирского и Лазовского природных государственных заповедников мониторинговые работы показали, что существует смена состава микобиоты, обусловленная различными причинами. Сезонная смена плодотворения деструктивных дискомицетов выражена слабо. Более заметно влияние климатических характеристик вегетационного периода. Циклическую смену, обусловленную биологическими ритмами грибов, выявить труднее. На отмеченных территориях была исследована смена видового состава дискомицетов после пожаров и рубок на вновь присоединенных к охраняемой зоне участках. Дискомицеты – активные участники в процессе лесовосстановления. Замечено, что в молодых вторичных лесных сообществах среди деструкторов преобладают филлофильные и напочвенные виды. В средневозрастных лесах комплекс деструкторов значительно пополняется дереворазрушающими и гербофильными грибами. Климатическое сообщество характеризуется невысоким видовым разнообразием дискомицетов и паритетным участием всех экогрупп.

**6.2 Микоризообразующие дискомицеты как условие усиления конкурентоспособности высших растений в борьбе за минеральные вещества.** Способные вступать в симбиоз с высшими растениями дискомицеты встречаются в небольшом количестве почти во всех биоценозах региона. Это представители семейств *Helvellaceae*, *Morchellaceae*, *Pezizaceae*. Некоторые виды эдафотрофных грибов образуют эктотрофную микоризу с хвойными и лиственными древесными растениями. Например, у грибов *Gyromitra esculenta* и *Peziza badia* отмечена связь с соснами, *Gyromitra infula* – с елями, *Gyromitra esculenta* и *Helvella crispa* – с тополями (Шубин, 1988). Последний гриб в дальневосточных широколиственных лесах зачастую можно встретить рядом с дубами.

Однако судить о симбиотических связях можно лишь категориями вероятности, поскольку очень трудно определить, гифы какого гриба оплели покровную ткань окончаний молодых корней и проникли в межклетники. Микоризообразующие дискомицеты необязательно симбиотрофны, в отсутствие растения-симбионта или благоприятных условий они функционируют как сапротрофы. Следовательно, способны образовывать плодовые тела наравне с симбиотрофным типом питания – сапротрофно (т.е. без связи с корнями деревьев). По-видимому, это явление в природе распространено гораздо шире, чем предполагалось ранее. В последнее время появились работы, в которых предложен метод определения конкретного вида гриба-симбионта по ДНК (Weber, Bresinsky, 1992; Vujanovic, Brisson, 2002).

**6.3 Дискомицеты как возбудители заболеваний высших растений.** Дискомицеты относятся к неагрессивным патогенам. Ряд видов, поселяясь на живых растениях, ограничивают до некоторой степени их рост, при понижении сопротивляемости способствуют гибели ослабленного организма и, в конечном итоге, утилизируют его

отмершие останки. Вследствие этого почти ничего не было известно о паразитарной деятельности дискомицетов и о взаимодействии их с растениями.

Сохранение лесных массивов, уменьшение порчи деловой древесины волнует все лесные службы разных стран. Однако большинство работ посвящено только вредному воздействию трутовых и агариковых грибов на деловую древесину и древесные породы в естественных условиях. Известно лишь несколько работ канадских исследователей К. N. Egger и J. W. Paden, посвященных патогенному воздействию *Caloscypha fulgens* и *Rhizina undulata* на подрост сосны и выявлению химизма воздействия этих грибов. Нами исследовано распространение этих видов по региону. Гриб *Caloscypha fulgens* отмечен в Уссурийском флористическом районе, *Rhizina undulata* – в более северном Северо-Сахалинском районе.

Беглые низовые пожары и порослевое происхождение приморских дубняков способствует развитию стволовых и напенных гнилей. Так, *Bulgaria inquinans*, вызывающий серую стволовую гниль (или задыхание древесины), широко распространен по Уссурийскому флористическому району, единично отмечен также в Нижне-Зейском и Буреинском районах. Нарушение почвенно-гидрологических условий в связи с прокладкой дорог и другой хозяйственной деятельностью вызвало в некоторых местах полное усыхание дубняков.

В отличие от дискомицетов, поселяющихся группами по несколько видов на одном широколиственном древесном растении, на хвойных развивается одновременно только один вид. Возможно, это объясняется наличием патогенности у одиночно развивающегося гриба.

В работе приводится ряд отмеченных нами гербофильных видов, у которых, вероятнее всего, обладает патогенностью их анаморфная стадия. Химический состав тканей древнейших групп криптогамных растений – мохообразных, папоротников и плаунов, обуславливает наличие специфических деструкторов. Среди них нами обнаружены условно патогенные грибы мохообразных – *Muscia catharineae* и *Neottiella rutilans*. Относительно остальных видов можно только предполагать, что они могут угнетать до некоторой степени развитие растения-хозяина, используя по большей части сапротрофный тип питания (Ellis, Ellis, 1998). На листовых пластинках и хвое нами обнаружено несколько условно паразитических европейских видов дискомицетов (Salt, 1974; Schumacher, Hols, 1989; Schumacher, Moravec, 1989; Paul, Bhardwaj, Sharma, 1990; Schumacher, 1990a; Sieber, Sieber-Canavesi, Dorworth, 1991; Palmer, 1992, 1994a, 1994b, 1997; Para, 1996; Schumacher, Holst-Jensen, 1997). Также нами определен спектр оперкулятных дискомицетов, обладающих некоторой долей патогенности на юге РДВ.

Особое внимание было уделено опасным фитопатогенам хвойных из семейств Hyaloscyphaceae и Dermateaceae. Расширен спектр известных на Дальнем Востоке гиалосцифовых видов. Если в Европе на пихтах отмечен *Durandiella gallica* Morelet, вызывающий заболевание некроз коры побегов (Krieglsteiner, 1978), то на Дальнем Востоке нами найден



близкий вид – *D. seriata*. На коре живых или уже отмерших ветвей хвойных древесных растений здесь обнаружены виды рода *Dermea*. На соснах были собраны апотеции гриба *D. pinicola*, на елях – *D. piceina*. Эти два вида являются условно патогенными (Groves, 1946).

Из семейства Helotiaceae наиболее изученным фитопатологом является гриб *Gremmeniella abietina* (Lagerb.) Morelet. Повышенный интерес к нему вызван наблюдаемыми во многих странах мира случаями массового усыхания хвойных древесных растений, связанных с распространением этого патогена. Известны три расы *G. abietina*: североамериканская, европейская и азиатская (Skilling, 1977; Dorworth, Krywienczyk, Skilling, 1977; Dorworth, 1979). Наиболее агрессивной из них считается европейская (Kurkela, 1980). Вызываемая этим патогеном болезнь “побеговый рак хвойных” наиболее сильно проявляется на участках с повышенным содержанием калия в почвах (Крутов, Хансо, 1985). Дальневосточные условия не благоприятны для *Gremmeniella abietina*. На соснах здесь обитает другой широко распространенный гелопциевый вид *Cenangium ferruginosum*, вызывающий некроз коры взрослых сосен. Его темно-бурые кожистые апотеции можно встретить в августе на отмирающих ветвях.

**6.4 Копротрофные дискомицеты как утилизаторы продуктов жизнедеятельности организмов.** Копротрофные дискомицеты разлагают продукты жизнедеятельности травоядных, хищных, грызунов и птиц, населяющих растительные сообщества. Копротрофные грибы на Дальнем Востоке и в России в целом были уже довольно детально изучены (Прохоров, 1990, 1993, 1999, 2004). Мы исследовали их распространение по РДВ. Установлено, что копротрофы участвуют практически во всех локальных микобиотах региона.

Роль утилизаторов продуктов жизнедеятельности организмов, в том числе и человека, выполняют и некоторые виды дискомицетов, развивающиеся на техногенных остатках (бумага, картон, ткань, штукатурка и т.д.). Такие грибы, как *Coprobria granulata*, *Peziza repanda*, *Pyronema domesticum*, *Sphaerosporella hinnulea*, *Tricharina gilva*, являются характерными рудеральными видами, отмеченными на Дальнем Востоке.

**6.5 Карбоникольные дискомицеты - условие успешного заселения послепожарных территорий.** Следующая немаловажная функция дискомицетов – подготовка к заселению растениями послепожарных территорий. Карбоникольные дискомицеты успешно распространяются вслед многочисленным ежегодным пожарам. Пожарища, представляющие собой смесь минеральных частиц почвы с обуглившимися остатками древесины, являются для таких грибов богатой питательной средой. Послепожарное заселение дискомицетов *Fimaria cervaria*, *Geopyxis carbonaria*, *Lamprospora schroeteri*, *Peziza furfuracea*, *P. natrophila*, *P. verrucosa*, *P. violacea*, *Pulvinula*

*cinnabarina*, *Pyronema omphalodes*, *Rhodotarzetta rosea* и др. обеспечивает последующее развитие на данном месте базидиальных макромицетов (Wicklow, Hirschfield, 1979). В конечном итоге, поселяясь на старых выгоревших местах, дискомицеты подготавливают их для поселения там других организмов, в частности высших растений. Количество обнаруженных карбоникольных видов может являться естественным индикатором антропогенного давления на исследуемую территорию.

Особенности формирования подстилки на первых послепожарных стадиях (Громько, Громько, 2005б) определяют изменения в видовом составе дискомицетов. Первые два года основу комплекса составляют виды, поселяющиеся на обугленных растительных остатках. В структуре подстилки превалирует верхний ее слой из опада прошлого года со своим набором деструкторов. Бывшие гари активно зарастают лиственницей и мелколиственными породами, что находит отражение в составе микобиоты. Здесь хорошо представлены лигнофильные виды со слабо выраженной приуроченностью к определенным древесным породам. Скорее всего, узкоспециализированные виды грибов характерны для более зрелых лесных сообществ. Опосредованно идет процесс формирования грибных ассоциаций: от видов, развивающихся на смеси золы и почвы (*Pseudoplectania vogesiaca*, *Fimaria cervaria*, *Pulvinula cinnabarina*), до видов, ассоциированных с пионерными древесными растениями. Таков, по нашему мнению, общий алгоритм освоения послепожарных территорий. Естественно, что на конкретной территории существуют свои особенности заселения пожарищ.

**6.6 Напочвенные дискомицеты - важный компонент почвообразовательного процесса.** Напочвенные дискомицеты представляют собой важный компонент гетеротрофного блока сообществ почвенных организмов. В микобиоте российского Дальнего Востока нами выявлено 135 гумусо-подстилочных видов. Выделяя органические кислоты дискомицеты участвуют в био- и геохимических процессах разрушения горных пород и минералов, оструктурировании почвы, утилизации растительных остатков и формировании почвенного перегноя.

Таким образом, в результате наших исследований были сделаны выводы о роли дискомицетов как одних из главных связующих и уравнивающих участников в жизнедеятельности растительных сообществ.

## **ГЛАВА 7. РЕДКИЕ И ОХРАНЯЕМЫЕ ВИДЫ ДИСКОМИЦЕТОВ**

Таксономическая инвентаризация разнообразия дискомицетов была проведена нами для обширной территории южной части РДВ. Мониторинг позволил вычленил из широкого спектра дискомицетов региона несколько ярких представителей этих организмов. Подготовленные обоснования выбранных нами объектов призваны привлечь

внимание к этой группе грибов как формам и способам поддержания биоразнообразия на территории РДВ. На основе собственных наблюдений и опубликованных данных картировалось распространение экологических групп дискомицетов в административных границах Хабаровского и Приморского краев, Амурской, Еврейской автономной и Сахалинской областей.

Своеобразие таксономического состава дискомицетов южной части РДВ дополнительно подчеркивает наличие таксонов, участвующих в составе 1-2 локальных микобиот региона. Количество их довольно внушительно – 161 вид. Вполне естественно, что тут сыграло свою роль несколько факторов, включая как природно-климатические особенности каждого района, так и перспективность их исследования. С другой стороны, биогеографическая уникальность юга РДВ обуславливает наличие повышенного числа редких и очень редких видов грибов. Проанализировав распространение редких и эндемичных видов, мы пришли к выводу, что наиболее высокое их содержание обнаруживается в зоне господства неморальных и субнеморальных лесов. В приокеанических районах их удельный вес также высок в подтаежных и даже южнотаежных темнохвойных лесах.

Для привлечения внимания к проблеме сохранения дальневосточных природных богатств в едином комплексе, нами было предложено занести 6 редких и один предположительно эндемичный вид дискомицетов в Красную книгу Приморского края. В главе приводятся описания этих видов, содержащие иллюстрации аском, сведения о систематическом положении вида, биологических и экологических особенностях, ареале, статусе уязвимости, лимитирующих факторах развития и распространения. Также даны сведения о мерах охраны.

Роль дискомицетов в биогеоценозах, подробно изложенная в предыдущих главах, позволяет нам рассматривать эти организмы как необходимую часть и условие успешного выполнения современных природоохранных требований. Так в ходе исследования микобиоты региона нами были проведены кадастровые работы для 17 природоохранных территорий различной степени заповедности. В ряде случаев полученные сведения были уникальны (заповедник Бастак, Благовещенское лесничество, Дальневосточный морской заповедник, Джугджурский, природный парк "Урочище Мухинка", природный парк "остров Монерон", заповедник Ханкайский) или существенно дополнены (рис. 7).

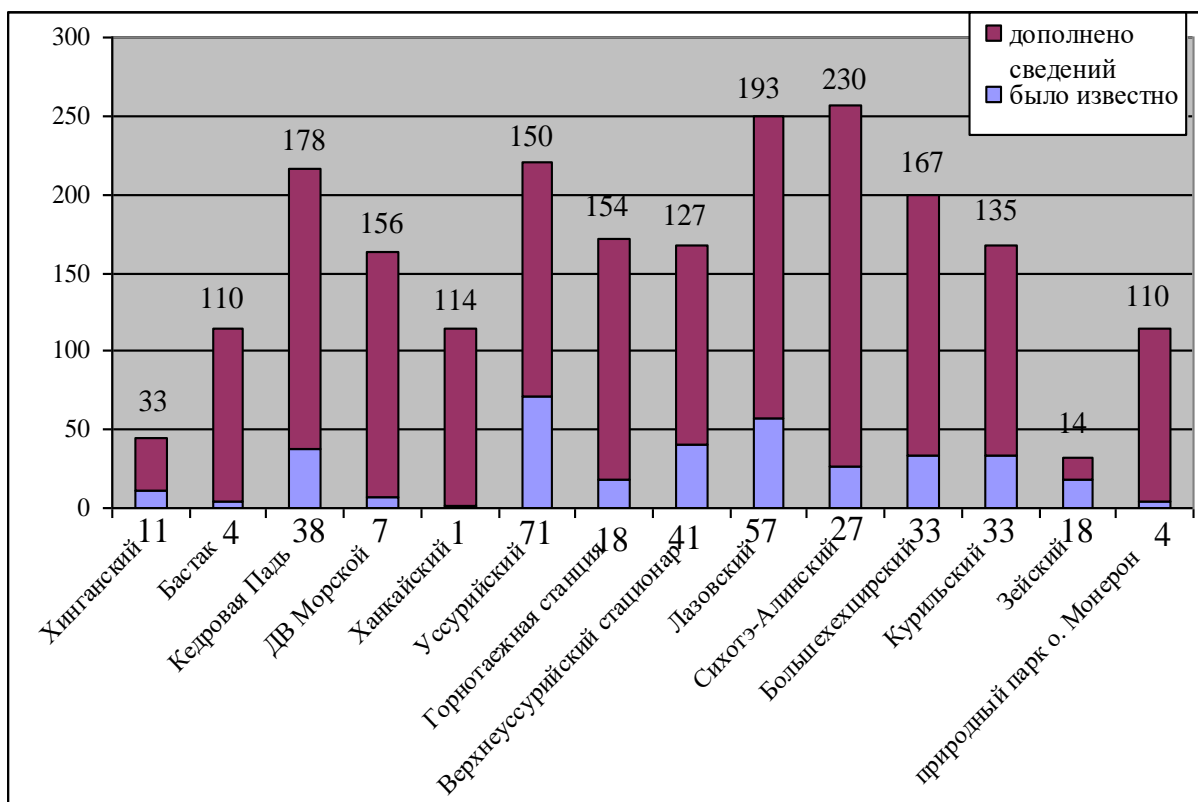


Рис. 7. Новизна полученных результатов таксономической инвентаризации разнообразия дискомицетов на природоохранных территориях РДВ.

Установлено, что из 641 вида и 8 внутривидовых таксонов, составляющих микобиоту дискомицетов южной части российского Дальнего Востока, в охраняемых резерватах сконцентрировано их подавляющее большинство (520 видов и 4 внутривидовых таксона). Такое положение позволяет надеяться на успешное сохранение имеющего видового разнообразия дискомицетов. Массовое усыхание пихтово-еловых лесов, слабая сопротивляемость подроста темнохвойных пород, нарушение почвенно-гидрологических условий обострило проблему сохранения природных комплексов Дальнего Востока. Число используемых человеком биологических видов интенсивно растет, усиливается необходимость более полной инвентаризации всех существующих сейчас видов, поскольку неизвестно, какую роль в будущем они будут играть, и какая биоинформация будет затребована в изменившихся условиях окружающей среды.

## ВЫВОДЫ

1. Микобиота дискомицетов южной части Дальнего Востока России включает 641 вид и 8 внутривидовых таксонов, которые относятся к 189 родам из 26 семейств, 5 порядков, 4 подклассов и 4 классов подцарства сумчатых грибов - *Ascomycota*. Из них впервые для РДВ приведено 315 видов, в том числе – 212 новых для России. Описано 3 новых для науки вида.

2. В микобиоте региона доминируют иноперкулятные виды (класс Leotiomycetes). Ядро исследуемой микобиоты составляют 5 семейств: Dermateaceae, Helotiaceae, Hyaloscyphaceae, Pyronemataceae и Pezizaceae. Ведущие роды (*Dermea*, *Helvella*, *Hymenoscyphus*, *Lachnellula*, *Lachnum*, *Mollisia*, *Peziza* и *Scutellinia*) – характерные для умеренных широт деструкторы растительных остатков, что указывает на сбалансированный процесс утилизации опада в дальневосточных лесах.

3. Микобиота дискомицетов южной части РДВ имеет ярко выраженные черты природных зон средней тайги и южной тайги и хвойно-широколиственных лесов, но отличаются большим видовым разнообразием по сравнению с таковыми европейской части России. Для средней тайги РДВ характерно возрастание доли оперкулятных, а для южной тайги и хвойно-широколиственных лесов – иноперкулятных дискомицетов, причем наибольшее видовое разнообразие отмечено в хвойно-широколиственных лесах.

4. Среди интразональных элементов наиболее разнообразен видовой состав дискомицетов в пойменных растительных комплексах. Микобиота болот значительно уступает им по количеству слагающих ее видов. Возраст растительного сообщества отражается на широте и стабильности видового состава дискомицетов.

5. Микобиота дискомицетов южной части российского Дальнего Востока характеризуется сочетанием тепло- и холодолюбивых видов с преобладанием последних. Голарктический, евразийский, евразийский горный, арктоальпийский, сибирский элементы в сумме составляют 72 % от общего количества видов, дальневосточный, пантропический и амфипацифический элементы – 28%. Участие в микобиоте 8 геоэлементов обусловлено сложным рельефом региона и контрастными климатическими условиями на весьма ограниченных пространствах.

6. Наибольшее видовое разнообразие дискомицетов Дальневосточного экорегionalного комплекса сконцентрировано в границах Уссурийского, Южно-Курильского, Северо-Сахалинского и Южно-Сахалинского флористических районов.

7. В растительных сообществах региона дискомицеты участвуют в 5 микосинузиях: листового опада, остатков травянистых растений, почвы, экскрементов животных и древесных остатков. Состав микосинузий определяется не только типом субстрата, но и степенью доступности питательных веществ. Большое количество древесных пород, произрастающих в регионе, обусловило преобладание в микобиоте дискомицетов видов, составляющих микосинузию древесных остатков (250 видов) и микосинузию листового опада (67 видов). Разнотравный подлесок и значительная сомкнутость верхних ярусов в хвойно-широколиственных лесах определили широкий видовой состав микосинузии остатков травянистых растений; самая малочисленная на РДВ – микосинузия экскрементов животных (54 вида).

8. Дискомицеты в растительных сообществах не только разлагают растительные остатки, но и усиливают конкурентоспособность высших растений в борьбе за минеральные вещества, поражают ослабленные растения, утилизируют продукты жизнедеятельности организмов, участвуют в почвообразовательном процессе и подготавливают послепожарные территории для заселения другими организмами.

9. Основное видовое разнообразие дискомицетов сконцентрировано в охраняемых резерватах Дальнего Востока России (520 видов и 4 внутривидовых таксона из 641 вида и 8 внутривидовых таксонов). В микобиоте региона отмечен 161 редкий вид. В Красную Книгу Приморского края предложено поместить 7 редких видов дискомицетов, из которых 1 – дальневосточный эндем. Установлено, что основной центр эндемизма дальневосточного региона располагается в его южной половине. Подавляющее большинство эндемиков региона относится к Приамурско-Маньчжурской ареалогической группе.

## **СПИСОК ОСНОВНЫХ ПУБЛИКАЦИЙ ПО ТЕМЕ ДИССЕРТАЦИИ**

### **Статьи, опубликованные в рецензируемых научных журналах из списка ВАК**

1. **Богачева А. В.** Дискомицеты Ботанического сада ДВО РАН // Микология и фитопатология, 1996. Т. 30, вып. 3. С. 1 - 6.
2. **Богачева А. В.** Материалы к дискомицетам Сихотэ-Алинского государственного биосферного заповедника // Микология и фитопатология, 1996. Т. 30, вып. 4. С. 19 - 22.
3. **Богачева А. В.** К видовому составу дискомицетов Курильского заповедника // Микология и фитопатология, 1996. Т. 30, вып. 2. С. 1 - 3.
4. **Богачева А. В.** Дискомицеты Уссурийского заповедника // Микология и фитопатология, 1998. Т. 32, вып. 4. С. 1 - 6.
5. **Богачева А. В.** Экология дискомицетов заповедников Приморского края // Микология и фитопатология, 1998. Т. 32, вып. 5. С. 47-55.
6. **Богачева А. В.** Оперкулятные дискомицеты Сихотэ-Алинского государственного биосферного заповедника // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 5. С. 1-9.
7. **Богачева А. В.** Весенние дискомицеты Дальневосточного государственного Морского заповедника // Микология и фитопатология. 2001. Т. 35, вып. 4. С. 17 - 23.
8. **Богачева А. В.** Иноперкулятные дискомицеты Сихотэ-Алинского биосферного заповедника. I. Dermateaceae, Geoglossaceae, Hyaloscyphaceae // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36, вып. 3. С. 1-6.
9. **Богачева А. В.** Дискомицеты острова Сахалин // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36, вып. 2. С. 7-14.
10. **Богачева А. В.** Иноперкулятные дискомицеты Сихотэ-Алинского биосферного заповедника. II. Leotiaceae, Orbiliaceae // Микология и фитопатология. 2002. Т. 36, вып. 4. С. 1-6.
11. **Богачева А. В.** Дискомицеты Лазовского государственного заповедника (Дальний Восток России) // Микология и фитопатология, 2003. Т. 37, вып. 6. С. 12-22.

12. **Богачева А. В.** Новые находки дискомицетов (DISCOMYCETES: LEOTIALES, PEZIZALES) на острове Сахалин // Микология и фитопатология, 2005. Т. 39, вып. 1. С. 11-15.
13. **Богачева А. В.** Экологические группы дискомицетов порядка LEOTIALES на острове Сахалин // Микология и фитопатология, 2005. Т. 39, вып. 2. С. 11-18
14. **Богачева А. В.** Дискомицеты – возбудители различных болезней хвойных пород // Микология и фитопатология, 2005. Т. 39, вып. 3. С. 24-27.
15. **Богачева А. В.** Первые сведения о дискомицетах заповедника «БАСТАК» // Микология и фитопатология, 2006. Т. 40, вып. 4. С. 273-277.
16. **Богачева А. В.** Дискомицеты веточного опада в хвойно-широколиственных лесах южной части Дальнего Востока России // Микология и фитопатология, 2006. Т. 40, вып. 1. С. 13-21.
17. **Богачева А. В.,** Б.Б. Куллман Виды рода *Scutellinia* (Cooke) Lambotte (Pyronemataceae, Pezizales) в России // Микология и фитопатология, 2006. Т. 40, вып. 3. С. 190-201.
18. Райтвийр А. Г., **Богачева А. В.** Новые виды гелоциевых грибов с острова Монерон // Микология и фитопатология, 2007. Т. 41, вып. 2. С. 135-138.
19. **Богачева А. В.** Видовое разнообразие дискомицетов, развивающихся на подстилке в дальневосточных хвойно-широколиственных лесах // Микология и фитопатология, 2008. Т. 42, вып. 1. С. 13-19.

#### **Главы в коллективных монографиях**

20. **Богачева А. В.** Discomycetes // Флора и растительность Хинганского заповедника (Амурская область) / Кол. авторов. Владивосток: Дальнаука. 1998. С. 43 - 45.
21. **Богачева А. В.** Грибы. Дискомицеты // Растительный мир Сихотэ-Алинского биосферного заповедника: разнообразие, динамика, мониторинг. / Кол. авторов. Владивосток, 2000. С. 67 - 83.
22. Азбукина З.М., **Богачева А.В.,** Булах Е.М., Васильева Л.Н., Гамбарян С.К., Говорова О.К., Егорова Л.Н., Княжева Л.А., Коркишко Р.И., Медведева Л.А., Назарова М.М., Скирина И.Ф., Чабаненко С.И., Черданцева В.Я. Кадастр растений и грибов заповедника «Кедровая Падь»: Списки видов. Владивосток: Дальнаука, 2002. 157 с.
23. **Богачева А. В.** Грибы. Discomycetes // Флора, микобиота и растительность Лазовского заповедника. / Кол. авторов. Владивосток: Русский Остров, 2002. С. 132-140.
24. Морозова Т. И., Петров А. Н., Пензина Т. А., Котиранта Х., **Богачева А. В.** Грибы // Красная книга Республики Бурятия: Редкие и исчезающие виды растений и грибов. Новосибирск: Наука, 2002. С. 297-332.
25. **Богачева А. В.** Царство Грибы (Mycobiontes) Тип Аскомицеты (Ascomycotophyles) // Дальневосточный Морской биосферный заповедник. Биота. Т. II. / Отв. Редактор А.Н.Тюрин. Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 421-426.
26. **Богачева А. В.** Грибы дискомицеты // Растительный и животный мир Сихотэ-Алинского заповедника. Владивосток: ОАО «Приморполиграфкомбинат», 2006. С. 68-70.

27. **Богачева А. В.** Исследование микобиоты хвойных древесных пород Дальнего Востока // Научные основы сохранения биоразнообразия Дальнего Востока России: комплексный региональный проект ДВО РАН по программе Президиума РАН «Научные основы сохранения биоразнообразия России» / под ред. А.В.Адрианова. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 157-164.
28. Райтвийр А. Г., **Богачева А. В.** Дискомицеты острова Монерон // Растительный и животный мир острова Монерон. Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 138-145.
29. Азбукина З. М., **Богачева А. В.**, Булах Е. М., Васильева Л. Н., Говорова О. К., Егорова Л. Н. Грибы // Флора, растительность и микобиота заповедника «Уссурийский». Владивосток: Дальнаука, 2006. С. 135-235.
30. **Богачева А. В.** Грибы. Класс Ascomycetes // Флора, микобиота и растительность заповедника «Бастак» / Кол. авторов. Владивосток: Дальнаука, 2007. С. 153-170.
31. **Богачева А. В.** Оценка состояния и особенности микобиоты дубняков Дальнего Востока // Биологические ресурсы Дальнего Востока России: комплексный региональный проект ДВО РАН/под ред. Ю.Н. Журавлева. М.: Товарищество научных изданий КМК, 2007. С. 69-87.
32. **Богачева А. В.** Дискомицеты (Fungi, Discomycetes) Ботанического сада-института ДВО РАН // Труды ботанических садов ДВ России. Т. 1. Владивосток, 1999. С. 38 - 43.
33. **Богачева А. В.** Анализ таксономических признаков дискомицетов // Труды ботанических садов ДВ России. Т. 2. Владивосток: Дальнаука, 2000. С. 94-109.
34. **Богачева А. В.** Дискомицеты как часть растительных сообществ заповедников Приморского края // Комаровские чтения. Владивосток: Дальнаука, 1998. Вып. 45. С. 73 - 88.
35. **Богачева А. В.** Структура экологических группировок дискомицетов на острове Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин. Часть 1. Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 107-114.
36. **Богачева А. В.** Новые находки дискомицетов (DISCOMYCETES: LEOTIALES, PEZIZALES, DOTHIDEALES) на острове Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин. Часть 1. Владивосток: Дальнаука, 2004. С. 101-106.
37. **Богачева А. В.** Подстилочные сапротрофы дальневосточных хвойно-широколиственных лесов // Труды Дальневосточного отделения Докучаевского общества почвоведов РАН. Т. 3. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 69-82.
38. **Богачева А. В.** Новые находки дискомицетов (Discomycetes) на острове Сахалин // Растительный и животный мир острова Сахалин (Материалы Международного сахалинского проекта). Часть 2. Владивосток: Дальнаука, 2005. С. 34-43.
39. **Богачева А. В.** Состояние изученности дискомицетов в заповедниках Приморского края // Проблемы ботаники на рубеже XX-XXI веков. С.-Петербург, 1998. Т. 2. С. 38 - 39.

**Статьи в зарубежных журналах**



40. **Bogacheva A. V.** Spore size variation of *Gorgoniceps* Karst. (Discomycetes) from the Russian Far East // Bot. J. of Iran, 2001. Vol. 2. P. 17.

**Работы, опубликованные материалах всероссийских и международных конференций, съездов и конгрессов**

41. **Богачева А. В.**, Морозова Т.И. Дискомицеты, разлагающие хвойную древесину в Сибири // Современная микология в России. М.: 2002. С. 45.
42. **Богачева А. В.** Коллекция дискомицетов Дальневосточного Регионального гербария (VLA) // Современная микология в России. М.: 2002. С. 131.
43. **Богачева А. В.** Дискомицеты-консорты хвойных растений // Ботанические исследования в азиатской России. Новосибирск-Барнаул, 2003. Т. 1. С. 13-14.
44. **Богачева А. В.**, Ковалева Г. В. Дискомицеты лесопарковых зон Владивостока // Матер. V Всероссийского Конгресса по Медицинской микологии. Москва: Национальная Академия микологии, 2007. Т. 9. С. 222-226.
45. **Богачева А. В.** Дискомицеты Большехецирского заповедника // Современная микология в России. Т. 2. М.: Национальная академия микологии, 2008. 548 с. С. 51-52.
46. **Богачева А. В.** Роль дискомицетов в растительных ценозах // Современная микология в России. Т. 2. М.: Национальная академия микологии, 2008. 548 с. С. 219-220.
47. **Богачева А. В.** Таксономический анализ биоты дискомицетов Дальнего Востока // Современная микология в России. Т. 2. М.: Национальная академия микологии, 2008. С. 51.
48. **Богачева А. В.** Дискомицеты в растительных сообществах Приморского края // Растения в муссонном климате. Владивосток: Дальнаука, 1998. С. 11-14.
49. **Богачева А. В.** Дереворазрушающие дискомицеты основных лесобразующих пород Приморского края // Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 1999. С. 171-174.
50. **Богачева А. В.** Новые находки дискомицетов на территории Сихотэ-Алинского государственного биосферного заповедника // Леса и лесообразовательный процесс на Дальнем Востоке. Владивосток: БПИ ДВО РАН, 1999. С. 174-176.
51. **Богачева А. В.** Дискомицеты островной флоры Дальневосточного государственного Морского заповедника // Растения в муссонном климате. Владивосток, 2000. С. 23-24.
52. **Богачева А. В.** Дискомицеты Дальнего Востока // Микология и криптогамная ботаника в России: традиции и современность. С.-Петербург, 2000. С. 73-75.
53. **Богачева А. В.** Дискомицеты, развивающиеся на деревьях хвойных пород или сопутствующие им // Классификация и динамика лесов Дальнего Востока. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 199-202.

54. **Богачева А. В.** Сумчатые дереворазрушающие грибы дальневосточных хвойно-широколиственных лесов // Биология, систематика и экология грибов в природных экосистемах и агрофитоценозах. Минск, 2004. С. 40-44.
55. **Богачева А. В.** Дереворазрушающие дискомицеты о. Сахалин // Растения в муссонном климате. Владивосток, 2003. С. 9-13.
56. **Богачева А. В.,** Азбукина З. М., Булах Е. М., Васильева Л. Н., Говорова О. К., Егорова Л. Н. Некоторые результаты исследования грибов, ассоциированных с хвойными древесными растениями на Дальнем Востоке // Грибы в природных и антропогенных экосистемах. С.-Петербург, 2005. С. 64-69.
57. Азбукина З. М., **Богачева А. В.,** Булах Е. М., Васильева Л. Н., Говорова О. К., Егорова Л. Н. Микобиота бассейна реки Уссури // Ритмы и катастрофы в растительном покрове российского Дальнего Востока. Владивосток: БСИ ДВО РАН, 2005. С. 238-243.
58. **Богачева А. В.** Экологические группы дискомицетов в растительных сообществах заповедников Приморского края // Фундаментальные проблемы охраны окружающей Среды. Владивосток, 1997. С. 40-42.
59. **Богачева А. В.** Состояние изученности дискомицетов Лазовского государственного заповедника им. Л. Г. Капланова // Матер. IV Дальневосточной конференции по заповедному делу. Владивосток: Дальнаука, 1999. С. 29.
60. **Богачева А. В.** Представители семейства леотиевых в растительных сообществах заповедников Дальнего Востока России // V Дальневосточная конференция по заповедному делу, Владивосток, 2001. Владивосток: Дальнаука, 2001. С. 48-49.
61. **Богачева А. В.** Дискомицеты - возбудители различных заболеваний хвойных растений древесных пород // Дальний Восток: ресурсный потенциал на рубеже третьего тысячелетия. Владивосток, 2003. С. 174-178.
62. **Богачева А. В.** Биоразнообразие дискомицетов Сихотэ-Алиня // Научные исследования в заповедниках Дальнего Востока. Хабаровск, 2004. Т. I. С. 46-50.
63. **Богачева А. В.** Дискомицеты веточного опада в лесах Лазовского заповедника // Состояние особо охраняемых природных территорий. Владивосток: Русский Остров, 2005. С. 38-41.
64. **Богачева А. В.** Дискомицеты как активные деструкторы подстилки в лесах Сихотэ-Алинского заповедника // Результаты охраны, изучения природных комплексов Сихотэ-Алиня. Владивосток: ОАО «Примполиграфкомбинат», 2005. С. 132-136.
65. **Богачева А. В.** Первые сведения о дискомицетах заповедника «Бастак» // Матер. VII Дальневосточной конф. по заповедному делу. Биробиджан: ИКАРП ДВО РАН, 2005. С. 42-45.

66. **Богачева А. В.** Степень изученности дискомицетов в Приамурье // Ботанические исследования в Приамурье и на сопредельных территориях. Благовещенск: АФ БСИ ДВО РАН, 2005. С. 24-28.
67. **Богачева А. В.** Напочвенные дискомицеты заповедных и нарушенных ценозов Дальнего Востока России // Матер. VIII Дальневосточной конф. по заповедному делу. Т. 1/ отв. ред. Старченко В. М. Благовещенск: АФ БСИ ДВО РАН; БГПУ, 2007. С. 69-74.
68. **Богачева А. В.** Результаты исследования дискомицетов заповедников Большехехцирского и Бастак // Матер. научно-пр. конф., посвященной 10-летию заповедника «Бастак». Биробиджан: заповедник «Бастак», 2007. С. 23-26.