

ЕКОЛОГІЧНІ НІШІ КСИЛОСАПРОТРОФНИХ АСКОМІКОТІВ (ASCOMYCOTA) МЕРТВОГО БУКОВОГО СУБСТРАТУ

ЯРОСЛАВ ЮРІЙОВИЧ БУБЛИК

ОЛЕКСАНДР СЕМЕНОВИЧ КЛИМИШИН

Бублик Я.Ю., Климишин О.С. Екологічні ніші ксилосапротрофних аскомікотів (Ascomycota) мертвого букового субстрату // Наукові основи збереження біотичної різноманітності. – 2016. – Том 7(14), № 1. – С. 139-156. – ISSN 2220-3087.

У лісових екосистемах Сколівських Бескидів (Українські Карпати) у біоморфній екологічній ніші в листопадному типі мертвого букового субстрату (*Fagus sylvatica* L.) виявлено 53 види ксилосапротрофних аскомікозових грибів (Ascomycota), які в межах трофічної еконіші за спеціалізацією до бука лісового розподіляються на 2 типи – стенотрофи і еутрофи, серед яких більшість становлять стенотрофи, а також формують чотири групи інших екологічних ніш з відповідними типами: просторові з сімома типами (за пагонами різного порядку і діаметру та трьома структурними частинами стовбура); гігروتопні (за умовами зволоження) з типами посушливих і зволених оселищ; сапротрофні (за станом розкладання деревного субстрату) з чотирма типами на основі шкали деструкції деревного субстрату П. Ренвалла та топінні з кортикофільним, лігнофільним і кортико-лігнофільним типами. У роботі досліджений усталений протягом еволюції порядок розподілу в екологічних нішах видів сумчастих грибів або стадій їх розвитку (телеоморфи або анаморфи). Встановлені закономірності сукцесійних змін видового складу грибів у процесі деструкції мертвої деревини. Запропоновано поняття “елементарної екологічної ніші”, або “мікроніші”. Результати дослідження вказують на можливість перекриття в просторі або звуження окремих екологічних ніш дереворуйнівних аскомікотів, формування екотонних ділянок екологічних ніш, упакування мікронішами екологічних ніш вищого рангу.

Ключові слова: екологічна ніша, мікроніша, ксилотрофи, сапротрофи, аскомікоти, деревний субстрат

Проблема екологічних ніш грибів є однією з найменш розроблених у науковій літературі. Пояснюється це малою вивченістю видового складу грибів на рослинах, особливостями розвитку біотрофів і сапротрофів, переважанням у фітопатології практичних аспектів, складністю методичних і методологічних підходів. На сьогодні існує лише декілька досліджень з вивчення екологічних ніш дереворуйнівних грибів (Вахмистрова, 1987; Исиков, 2004; Mueller, Bills, Foster, 2004).

Кожний вид або й рід ксилотрофних аскомікотів має властиві йому екологічні ніші, які утворюються на різноманітних мертвих деревних субстратах різних життєвих форм, різного ступеня їх деструкції грибами та іншими організмами, різних за розмірами, на різних органах рослин-субстратів, різних за типом наростання пагонів тощо (Вахмистрова, 1987; Исиков, 2004), оскільки встановленим є факт, що гриби на деревній рослині розташовуються не хаотично, а в строгому порядку (Исиков, 2004).

Тому **метою** роботи є дослідити екологічні ніші ксилосапротрофних аскомікотів на мертвій деревині бука лісового (*Fagus sylvatica* L.).

Матеріали та методика досліджень

Матеріалами дослідження є ксилосапротрофні сумчасті гриби, зібрані нами на буковому субстраті в осінній період 2011-2015 рр. у лісових екосистемах Сколівських Бескидів (Українські Карпати). Хоча ця деревна порода не є домінантною у регіоні, проте на ній виявлено більшість видів дереворуйнівних аскових грибів. Збір зразків здійснювали маршрутно-експедиційним методом. Гербаризацію матеріалу проводили згідно із загальноприйнятими методами (Baxter, van der Linde, 1999). До уваги брали лише мертву деревину. При зборі матеріалу проводили детальне обстеження відмерлих дерев, які представляють собою систему екологічних ніш різних видів грибів. Матеріал зберігається у гербаріях Львівського національного університету імені Івана Франка (LW) і Державного природознавчого музею НАН України (LWS).

Для ідентифікації зразків грибів використовували визначники (Ellis, Ellis, 1997; Hansen, Knudsen, 2000; Fournier, 2014), наукові статті (Glawe, Rogers, 1984), а також атласи (Breitenbach, Kranzlin, 1984; Schmid, Schmid, 1990, 1991). Сучасні назви грибів узгоджені з 10-м виданням “Dictionary of Fungi” (Kirk, Cannon, Minter, Stalpers, 2008) та номенклатурною базою даних “Index Fungorum” (Index of Fungi). Видові назви судинних рослин узгоджені з довідником “Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist” (Mosyakin, Fedoronchuk, 1999).

Результати досліджень та їх обговорення

У лісових екосистемах Сколівських Бескидів у біоморфній екологічній ніші в листопадному типі мертвого букового субстрату (*Fagus sylvatica*) виявлено 53 види аскомікотів, які в межах трофічної еконіші за спеціалізацією до бука лісового розподіляються на 2 типи: стенотрофи і еутрофи, серед яких більшість становлять стенотрофи, а також формують чотири групи інших екологічних ніш з відповідними типами: просторові з сімома типами (за пагонами різного порядку й діаметру та трьома структурними частинами стовбура); гігروتонні (за умовами зволоження) з типами посушливих і зволжених оселищ; сапротрофні (за станом розкладання деревного субстрату) з чотирма типами на основі шкали деструкції деревного субстрату П. Ренвалла та топічні з кортикофільним, лігнофільним і кортико-лігнофільним типами.

При проведенні аналізу розподілу аскомікотів на деревах-субстратах з'ясовано, що на стовбурах трапляється менше дереворуйнівних грибів (до 33 видів) у порівнянні з пагонами крони (до 44 видів). Екологічні ніші аскомікотів у кроні зазвичай чітко виражені, хоча інколи ці межі за своїм змістом наближаються до екотонів, і в цих випадках можливе їх часткове перекриття.

Для виділення просторових екологічних ніш аскомікотів використовували класифікацію В.П. Ісікова (Ісиков, 2004), адаптовану нами для грибів на мертвій деревині (Бублик, Климишин, 2016).

Просторова екологічна ніша на пагонах IV порядку з $d=3-10$ мм. Загалом цю нішу колонізують 5 видів ксилосапротрофних аскових грибів, які, у свою чергу, займають декілька більш спеціалізованих ніш (табл.). Гігروتонну посушливу екологічну нішу займають представники діатрипових (*Diatrypaceae*) та ксиларієвих (*Xylariaceae*) грибів. Зафіксовані види є кортикосапротрофними деструкторами, які заселяють кору гілок.

На початкових етапах заселення гігروتонної посушливої і одночасно сапротрофної екологічної ніші I типу утворюються топічні кортикофільні мікроніші ($\kappa_1-\kappa_3$), які спочатку колонізують строми ксиларієвого гриба в стадії як телеоморфи – *Hypoxylon fragiforme* (Pers.) J.Kickx f. (*Xylariaceae*, Xylariales), так і анаморфи – *Nodulisporium* sp. Потім ці пагони разом з ним, проте у своїй мікроніші κ_2 , можуть колонізувати строми діатрипового гриба *Diatrypella favacea* (Fr.) Ces. & De Not. (*Diatrypaceae*, Xylariales), і який згодом стає одноосібним домінантом, витісняючи попередній *H. fragiforme*. Коли на поверхневих шарах кори внаслідок дії дереворуйнівних ферментів зазначених грибів з'являються незначні тріщини, формується кортикофільна мікроніша (κ_3), яку колонізують строми *Diatrype disciformis* (Hoffm.) Fr.

Гігروتонну посушливу і одночасно сапротрофну екологічну нішу II типу займає *Eutypella quaternata* (Pers.) Rappaz. Цей вид існує на вже майже розкладеній, слабко прикріпленій, злегка струхлявілій корі гілок.

На першому етапі заселення гігروتонної вологої і одночасно сапротрофної екологічної ніші I типу утворюється топічна кортикофільна мікроніша (κ_1), яку колонізує нектрієвий гриб: телеоморфа *Nectria cinnabarina* (Tode) Fr. та її анаморфа – *Tubercularia vulgaris* Tode (*Nectriaceae*, Нуростреалес). Далі формування екологічних ніш грибів на всій поверхні пагонів IV порядку відбувається так само, що і в гігروتонній посушливій екологічній ніші I і II стадій розкладу деревного субстрату (табл.).

Перелічені види грибів, займаючи таким чином топічну кортикофільну екологічну нішу, переважно, розкладають поверхневі шари деревини і паренхіму кори. Вони готують субстрат до появи нових екологічних ніш для їх заселення представниками відділу Basidiomycota, у яких значно краща ферментоутворююча система і які здатні розкласти складніші сполуки деревини (Abrego, 2014).

Просторова екологічна ніша на пагонах III порядку з $d=10-15$ мм. Цю нішу загалом колонізують 13 видів ксилосапротрофних аскових грибів, займаючи при цьому декілька гігротонних, сапротрофних і топічних ніш. Так, посушливу гігротонну і в той же час сапротрофну I типу і топічну кортикофільну екологічну мікронішу (κ_1) займають строми *Hypoxylon fragiforme* та його анаморфна стадія – *Nodulisporium* sp. Під дією ферментативної системи

цього гриба кора берези злегка тріскає, руйнується, гриб отримує і розкладає всі доступні поживні сполуки деревини, формуючи наступну кортикофільну екологічну мікронішу (κ_2), яку займає *Diatrypella favacea*. Про утворення нової кортикофільної екологічної мікроніші (κ_3) свідчить поява стром *Diatrype disciformis* на злегка зруйнованій корі. Доволі часто ця мікроніша існує поруч з мікронішою (κ_4) меланконідійного гриба *Melogramma spiniferum* (Wallr.) De Not. (*Melanconidaceae*, *Diaporthales*).

Таблиця.

Видові ряди ксилосапротрофних аскомікотів в їх екологічних нішах на мертвому буковому субстраті

Види екологічних ніш					Вид	
Просторова	Гігروتопна	Сапро-трофна	Топічна			
Типи екологічних ніш						
Пагони IV порядку з d=3-10 мм	Посушливі оселища	I	к	$\kappa_1/\kappa_2/\kappa_3$	<i>Hypoxylon fragiforme</i> + <i>Nodulisporium</i> sp. / <i>Diatrypella favacea</i> / <i>Diatrype disciformis</i>	
		II	к		<i>Eutypella quaternata</i>	
	Зволожені оселища	I	к	$\kappa_1/\kappa_2/\kappa_3$	<i>Nectria cinnabarina</i> + <i>Tubercularia vulgaris</i> / <i>Hypoxylon fragiforme</i> + <i>Nodulisporium</i> sp. / <i>Diatrype disciformis</i>	
		II	к		<i>Eutypella quaternata</i>	
Пагони III порядку з d=10-15 мм	Посушливі оселища	I	к	$\kappa_1/\kappa_2/\kappa_3+\kappa_4$	<i>Hypoxylon fragiforme</i> + <i>Nodulisporium</i> sp. / <i>Diatrypella favacea</i> / <i>Diatrype disciformis</i> / <i>Melogramma spiniferum</i>	
		II	к	κ_1/κ_2	<i>Eutypella quaternata</i> / <i>Capitotricha fagiseda</i>	
		III	к-л	л	κ_1/κ_2	<i>Diatrype stigma</i> / <i>Eutypa leptoplaca</i>
						<i>Bertia moriformis</i>
	IV	л	$\text{л}_1+\text{л}_2$	<i>Chaetosphaeria pulviscula</i> / <i>Ch. innumera</i>		
	Зволожені оселища	I	к		<i>Nectria cinnabarina</i> + <i>Tubercularia vulgaris</i>	
		II	к	κ_1/κ_2	<i>Diatrype stigma</i> / <i>Eutypa leptoplaca</i>	
		III	л	$\text{л}_1/\text{л}_2$	<i>Hymenoscyphus calyculus</i> / <i>Bertia moriformis</i>	
				$\text{л}_3+\text{л}_4$	<i>Chaetosphaeria pulviscula</i> / <i>Ch. innumera</i>	
	IV	л		Не визначені аскомікоти		

Екологічні ніші ксилосапротрофних аскомікотів (Ascomycota)...

Пагони II порядку з $d=15-25$ мм	Посушливі оселища	I	к	$\kappa_1+\kappa_2/\kappa_3/\kappa_4$	<i>Hypoxylon fragiforme</i> / <i>Diatrypella favacea</i> / <i>Diatrype disciformis</i> / <i>Eutypella quaternata</i>	
		II	к	κ_1/κ_2	<i>Diatrype stigma</i> / <i>Eutypa leptoplaca</i>	
		III	к-л			<i>Annulohypoxylon cohaerens</i>
			л	λ_1/λ_2		<i>Eutypa lata</i> / <i>E. maura</i>
		IV	л		λ_1	<i>Eutypa spinosa</i>
	л		$\lambda_2+\lambda_3+\lambda_4$	<i>Chaetosphaeria pulviscula</i> / <i>Ch. innumera</i> / <i>Ch. inaequalis</i>		
	Зволожені оселища	I	к	$\kappa_1/\kappa_2/\kappa_3$	<i>Nectria cinnabarina</i> + <i>Tubercularia vulgaris</i> / <i>Neonectria coccinea</i> / <i>N. ditissima</i>	
				κ_4	<i>Bulgaria inquinans</i>	
		II	к	κ_1/κ_2	<i>Diatrype stigma</i> / <i>Eutypa leptoplaca</i>	
				л		<i>Propolis farinosa</i>
III		л	$\lambda_1+\lambda_2/\lambda_3+\lambda_4$	<i>Bisporella citrina</i> / <i>Hymenoscyphus calyculus</i> / <i>Mollisia cinerea</i> / <i>M. ventosa</i>		
IV	л	$\lambda_1+\lambda_2+\lambda_3+\lambda_4+\lambda_5$	<i>Ascocoryne cylichnium</i> / <i>A. sarcoides</i> / <i>Chaetosphaeria pulviscula</i> / <i>Ch. innumera</i> / <i>Ch. inaequalis</i> + <i>Mollisia</i> spp.			
Пагони I порядку з $d \geq 25$ мм	Посушливі оселища	I	к	κ_1/κ_2	<i>Hypoxylon fragiforme</i> / <i>Diatrypella favacea</i>	
		II	к	$\kappa_1+\kappa_2$	<i>Eutypella tetraploa</i> / <i>Eutypa leptoplaca</i>	
		III	к-л			<i>Annulohypoxylon cohaerens</i>
			л	$\lambda_1/\lambda_2/\lambda_3$		<i>Eutypa maura</i> / <i>E. flavovirens</i> / <i>Nemania serpens</i>
		IV	л	$\lambda_1+\lambda_2+\lambda_3+\lambda_4+\lambda_5$		<i>Xylaria arbuscula</i> / <i>X. longipes</i> / <i>X. hypoxylon</i> / <i>X. polymorpha</i> / <i>X. filiformis</i>
				λ_6		<i>Eutypa spinosa</i>
				$\lambda_7+\lambda_8+\lambda_9+\lambda_{10}$		<i>Chaetosphaeria inaequalis</i> / <i>Ch. pulviscula</i> / <i>Ch. innumera</i> / <i>Ch. cupulifera</i>
				$\lambda_{11}+\lambda_{12}+\lambda_{13}$		<i>Echinosphaeria strigosa</i> / <i>Ruzenia spermoides</i> / <i>Lasiosphaeria ovina</i>
		$\lambda_{14}+\lambda_{15}+\lambda_{16}$		<i>Bactrodesmium</i> sp. / <i>Pseudospiropes simplex</i> / <i>P. nodosus</i>		

Пагони I порядку з $d \geq 25$ мм	Звологіні оселища	I	к	$K_{1+}K_{2+}K_{3+} / K_{1+}K_{2+}$	<i>Nectria cinnabarina</i> / <i>Neonectria ditissima</i> / <i>N. coccinea</i> / <i>Diatrype stigma</i> / <i>Eutypa leptoplaca</i>
		II	л		<i>Propolis farinosa</i>
		III	л	$L_{1+}L_{2+}L_{3+}L_{4+}$	<i>Bisporella citrina</i> / <i>Hymenoscyphus calyculus</i> / <i>Ascocoryne sarcoides</i> / <i>A. cylindricum</i>
				$L_{5+}L_{6+}$	<i>Chlorociboria aeruginascens</i> / <i>Ch. aeruginosa</i>
				$L_{7+}L_{8+}$	<i>Mollisia ventosa</i> / <i>M. cinerea</i>
		IV	л	$L_{1+}L_{2+}$	<i>Scutellinia crinita</i> / <i>S. scutellata</i>
$L_{3+}L_{4+}L_{5+}$	<i>Ophiostoma</i> spp. + <i>Chaetosphaeria</i> spp. + <i>Orbilbia coccinella</i>				
Верхня частина стовбурів	Посушливі оселища	I	к		<i>Hypoxylon fragiforme</i>
		II	к-л		<i>Annulohypoxylon cohaerens</i>
		III	л	L_1/L_2	<i>Eutypa lata</i> / <i>E. maura</i>
				L_3/L_4	<i>Lasiosphaeria hirsuta</i> / <i>Lasiosphaeria ovina</i>
	IV	л	$L_1/L_2/L_3$	<i>Ophiostoma polyporicola</i> + <i>Chaetosphaeria preussii</i> + <i>Orbilbia coccinella</i>	
			$L_{4+}L_{5+}L_{6+}$	<i>Bactrodesmium</i> sp. + <i>Pseudospiropes simplex</i> / <i>P. nodosus</i>	
	Звологіні оселища	I	к	K_1/K_2	<i>Nectria cinnabarina</i> / <i>N. ditissima</i>
		II	к-л		<i>Annulohypoxylon cohaerens</i>
III		л	$L_1/L_{2+}L_3$	<i>Ascocoryne cylindricum</i> / <i>Chaetosphaeria preussii</i> / <i>Hypocrea rufa</i> (Pers.) Fr. + її анаморфна стадія <i>Trichoderma viride</i> Pers.	
			л		<i>Dematiaceae</i>
Центральна частина стовбурів	Посушливі оселища	I	к		<i>Hypoxylon fragiforme</i>
		II	к-л		<i>Annulohypoxylon cohaerens</i>
		III	л	$L_1/L_2/L_3$	<i>Bertia moriformis</i> / <i>Hypoxylon rubiginosum</i> / <i>Eutypa spinosa</i>
		IV	л	$L_1/L_{2+}L_3/L_{4+}L_{5+}$	<i>Lasiosphaeria ovina</i> / <i>Nemania serpens</i> / <i>N. effusa</i> / <i>Xylaria hypoxylon</i> / <i>X. polymorpha</i>
				$L_{6+}L_{7+}L_{8+}L_{9+}$	<i>Chaetosphaeria</i> spp. / <i>Ophiostoma</i> spp. / <i>Orbilbia</i> spp. / <i>Mollisia</i> spp.

Екологічні ніші ксилосапротрофних аскомікотів (Ascomycota)...

Центральна частина стовбурів	Зволожені оселища	I	к	<i>Nectria cinnabarina</i> + <i>Tubercularia vulgaris</i>
		II	к-л	<i>Annulohypoxylon cohaerens</i>
		III	л	л ₁₊₂ /л ₃ <i>Bisporella citrina</i> / <i>Chlorociboria aeruginosa</i> / <i>Ascocoryne cylichnium</i>
		III-IV	л	л ₁₊₂ <i>Scutellinia crinita</i> / <i>S. scutellata</i>
		IV	л	л ₁₊₂ /л ₃ <i>Chaetosphaeria pulviscula</i> / <i>Ch. innumera</i> / <i>Ch. preusii</i>
				л ₁ /л ₂ /л ₃₊₄ <i>Chaetosphaeria</i> spp. + <i>Ophiostoma</i> spp.
л ₄₊₅₊₆₊₇ <i>Ophiostoma</i> spp. / <i>Mollisia ventosa</i> / <i>O. xanthostigma</i> / <i>O. faginea</i> / <i>O. leucostigma</i> / <i>O. coccinella</i>				
Нижня частина стовбурів, включаючи пні	Посушливі оселища	I	к	<i>Asteromassaria macrospora</i>
		II	к-л	<i>Annulohypoxylon cohaerens</i>
		III	л	л ₁ /л ₂ /л ₃₊₄ <i>Bisporella citrina</i> / <i>Eutypa spinosa</i> / <i>Xylaria hypoxylon</i> / <i>X. polymorpha</i>
		IV	л	л ₁ <i>Kretzschmaria deusta</i>
				л ₂₊₃₊₄₊₅₊₆₊₇ <i>Lasiosphaeria ovina</i> / <i>Chaetosphaeria</i> spp. / <i>Mollisia ventosa</i> / <i>M. cinerea</i> / <i>Orbilbia coccinella</i> / <i>O. leucostigma</i>
	л ₈₊₆₊₇ <i>Ophiostoma</i> spp. / <i>Orbilbia coccinella</i> / <i>O. leucostigma</i>			
	Зволожені оселища	I	к	к ₁₊₂₊₃ <i>Nectria cinnabarina</i> / <i>Neonectria ditissima</i> / <i>N. coccinea</i>
		II	к-л	<i>Annulohypoxylon cohaerens</i>
		III	л	л ₁ /л ₂₊₃ /л ₄ <i>Bisporella citrina</i> / <i>Ascocoryne cylichnium</i> / <i>A. sarcoides</i> / <i>Xylaria</i> spp.
		IV	л	л ₁ <i>Kretzschmaria deusta</i>
л ₂₊₃₊₄₊₅₊₆₊₇ <i>Lasiosphaeria ovina</i> / <i>Chaetosphaeria</i> spp. / <i>Mollisia ventosa</i> / <i>M. cinerea</i> / <i>Orbilbia coccinella</i> / <i>O. leucostigma</i>				
л ₈₊₆₊₇ <i>Ophiostoma</i> spp. / <i>Orbilbia coccinella</i> / <i>O. leucostigma</i>				

Примітка: к₁/к₂...; л₁/л₂... – топічні кортикофільні та лігнофільні екологічні мікроніші.

Коли деревина ще достатньо щільна, кора, як правило, присутня, але прикріплена не дуже міцно, що свідчить про сапротрофну екологічну нішу II типу, на пагонах III порядку присутні спершу піреноміцет *Eutypella quaternata* (у мікроніші κ_1), який згодом, формуючи іншу сапротрофну мікронішу (κ_2), витісняється дискоміцетом *Capitotricha fagiseda* Baral (*Lachnaceae*, Helotiales).

На III стадії розкладу субстрату кора, яка місцями відстала від деревини, але ще слабо тримається, утворює топічну кортико-лігнофільну екологічну нішу грибів, яку колонізують строми *Diatrype stigma* або *Eutypa leptoplaca*. Ці види присутні, доки деревина не стає м'якшою, а більша частина субстрату залишається без кори, тобто коли в сапротрофній екологічній ніші III типу з'являється топічна лігнофільна екологічна ніша. Цю нішу колонізує лігнофільний сапротрофний коронофоральний гриб *Bertia moriformis* (Tode) De Not. (*Bertiaceae*, Coronophorales), який поступово заміщується аскомами з роду *Chaetosphaeria* Tul. & C.Tul., що в сапротрофній екологічній ніші IV типу займають свої топічні лігнофільні мікроніші (λ_1/λ_2). Серед хетосферій колонізаторами оголеної деревини гілок є *Ch. pulviscula* (Curt.) C.Booth або *Ch. innumera* Berk. & Broome ex Tul. & C.Tul. (*Chaetosphaeriaceae*, Chaetosphaeriales) (див. табл.).

Топічну кортикофільну екологічну нішу грибів у межах сапротрофної еконіші I типу в зволжених гігртопах на пагонах III порядку, як і в попередній гігртопній вологій просторовій екологічній ніші аскових ксилотрофів на пагонах IV порядку, займає *Nectria cinnabarina* та її анаморфа *Tubercularia vulgaris*. Зазначений вид присутній тут, доки не утвориться сапротрофна екологічна ніша II типу, яку займають строми *Diatrype stigma* або *Eutypa leptoplaca*. На наступних стадіях розкладу деревини в межах сапротрофної екологічної ніші III типу формуються лігнофільні мікроніші (λ_1 - λ_4), які послідовно колонізує дискоміцет з порядку Helotiales – *Hymenoscyphus calyculus* (Fr.) W.Phillips (*Helotiaceae*), а також піреноміцети *Bertia moriformis* та *Chaetosphaeria pulviscula* або *Ch. innumera* (λ_3). Лігнофільну сапротрофну екологічну нішу IV типу в зволжених гігртопах на досліджених пагонах III порядку займають наразі не визначені аскомікоти або інші групи ксилосапротрофних грибів (див. табл.).

Просторова екологічна ніша на пагонах II порядку з $d=15-25$ мм. Цю нішу в посушливих оселищах колонізують зазвичай представники піреноміцетів з родин *Diatrypaceae* та *Xylariaceae* порядку Xylariales. На I етапі розкладу деревного субстрату на всій поверхні пагонів спочатку формується топічна кортикофільна екологічна мікроніша (κ_1), яка заповнюється стромами *Hypoxylon fragiforme*, поряд з яким через деякий час, але не дуже часто, ці пагони колонізує *Diatrypella favacea* (κ_2). Нову кортикофільну мікронішу (κ_3) колонізує діатриповий гриб *Diatrype disciformis*, строми якого проникають крізь кору, згодом розростаються і посилюють вплив на щільну кору як механічно, за рахунок розвитку міцелію, так і хімічно – за допомогою ферментативного апарату. Коли поверхневі шари кори злегка розкладаються під дією дереворуй-

нівних ферментів попередніх грибів і на ній стають помітними незначні тріщини, тут формується мікроніша (κ_4) іншого діатрипового піреноміцета *Eutypella quaternata*.

Сапротрофну екологічну нішу II типу, тобто кору, як ще присутня, дещо зруйнована, відділена, але злегка тримається деревини, колонізують чорні строми грибів *Diatrype stigma* або *Eutypa leptoplaca*. На III стадії розкладу деревини після руйнування поверхневих шарів кори і паренхіми утворюється топічна кортико-лігнофільна екологічна ніша, яку займає піреноміцет *Annulohyphoxylon cohaerens* (Pers.) Y.M.Ju, J.D. Rogers & H.M.Hsieh. Коли субстрат стає м'якішим і більша частина пагона залишається без кори, на мертвій деревині формуються лігнофільні екологічні мікроніші (λ_1 - λ_2) інших діатрипових представників – *Eutypa lata* (Pers.) Tul. & C.Tul. або *E. maura* (Fr.) Sacc. При переході до IV стадії деструкції, коли деревина стає повністю м'якою, осипається на великих ділянках і трухлявіє, у цій просторовій екологічній ніші аскових дереворуйнівних грибів починає формуватися сапротрофна екологічна ніша IV типу, яку займають строми *Eutypa spinosa* (Pers.) Tul. & C.Tul. Після цього виду тут утворюються лігнофільні екологічні мікроніші (λ_2 - λ_4) грибів з роду *Chaetosphaeria*, серед яких можуть бути: *Ch. pulviscula*, *Ch. innumera* або *Ch. inaequalis* (Grove) W. Gams & Hol.-Jech. На V стадії розкладу деревини аскові гриби відсутні. Деревні частки осипаються на землю, де в процес деструкції включаються гумусові та підстилкові сапротрофи, бактерії та безхребетні тварини (див. табл.).

Просторова екологічна ніша на пагонах II порядку в зволжених оселищах зазвичай колонізується видами таких порядків, як Hymenochaetales, Xylariales, Helotiales і, меншою мірою, Leotiales. Топічну кортикофільну екологічну мікронішу на I стадії розкладу деревини займає *Nectria cinnabarina* та її анаморфа *Tubercularia vulgaris*. Остання тут трапляється значно рідше, порівняно з іншими просторовими нішами. Замість плодових тіл та стром *N. cinnabarina* мертву деревину можуть колонізувати інші представники цієї родини – *Neonectria coccinea* (Pers.) Rossman & Samuels або *N. ditissima* (Tul. & C.Tul.) Samuels & Rossman. Після нектрієвих грибів на I стадії розкладу формується мікроніша (κ_4) дискоміцета *Bulgaria inquinans* (Pers.) Fr. (*Bulgariaceae*, Leotiales). Під дією ферментів та розвитку міцелію зазначених грибів, кора гілок злегка тріскає, руйнується, починає відшаровуватися, в результаті чого утворюється сапротрофна екологічна ніша II типу, мікроніші якої заселяють кортикофільні види *Diatrype stigma* або *Eutypa leptoplaca*. Після відділення і опадання кори новоутворену топічну лігнофільну екологічну нішу заселяє *Propolis farinosa* (Pers.) Fr. (*Marthamyetaceae*, Rhytismatales).

Сапротрофна екологічна ніша III типу колонізується лігнофільними дискоміцетами з родини *Helotiaceae* – *Bisporella citrina* (Batsch) Korf & S.E.Carp. або *Hymenoscyphus calyculus* (Fr.) W.Phillips. Коли деревина стає вже досить м'якою, місцями злегка темнішає, це вказує на формування нових мікро-

ніш, які колонізують темно-сірі, іноді з голубуватим забарвленням нерівнобокі апотеції представників порядку гелотіальних грибів – *Mollisia cinerea* (Batsch) P.Karst. (*Dermateaceae*, Helotiales) або *M. ventosa* P.Karst. Ці мікроніші з апотеціями представників роду *Mollisia* довгий час зберігаються на невеличких ділянках гілок на наступній стадії розкладу деревини поруч з дискоміцетами *Ascocoryne cylichnium* (Tul.) Korf або *A. sarcoides* (Jacq.) J.W.Groves & D.E.Wilson (*Helotiaceae*) і аскомами з роду *Chaetosphaeria*, серед яких може бути *C. pulviscula*, *C. innumera* або *C. inaequalis*, які займають свої лігнофільні мікроніші ($л_1$ - $л_5$) у сапротрофній екологічній ніші IV типу (див. табл.).

Просторова екологічна ніша на пагонах I порядку з $d \geq 25$ мм. Цю нішу на мертвому субстраті бука лісового (*F. sylvatica*) може колонізувати до 40 видів аскомікотів. На ранніх стадіях розкладу деревини в посушливих оселищах формується сапротрофна екологічна ніша I типу з мікронішами $к_1$, яку колонізують строми *Hypoxylon fragiforme*, а згодом $к_2$ – *Diatrypella favacea*.

Під дією гідролазних ферментів цих грибів стають помітними перші ознаки руйнування деревини: кора субстрату злегка зморщується, на ній з'являються невеликі тріщини, місцями кора починає відшаровуватись і все це свідчить про формування сапротрофної екологічної ніші II типу, в якій перелічені вище види в мікроніші $к_1$ на більшій площі поверхні гілок витісняє діатриповий гриб *Eutypella tetraploa* (Berk. & M.A.Curtis) Sacc. Мікронішу $к_2$ тут займають розпростерті на деревині строми *Eutypa leptoploa*, які спеціалізовані до кори, що відділяється від деревини і злегка зруйнована.

Після руйнування поверхневих шарів кори і паренхіми і появи на III стадії деструкції оголених ділянок деревини починає формуватися топічна кортико-лігнофільна екологічна ніша, що колонізується стромами піреноміцета *Annulohypoxylon cohaerens*, деструктивна здатність якого доволі значна. Наступну мікронішу ($л_1$) на цій стадії деструкції займає *Eutypa maura* (Fr.) Sacc., яка згодом витісняється представником іншої мікроніші ($л_2$) цього ж роду – *E. flavovirens* (Pers.) Tul. & C.Tul. При переході від III до IV стадії деструкції деревини в цій гігротопній екологічній ніші формується мікроніша ($л_3$) *Nemania serpens* (Pers.) Gray, строми якої витісняють попередній вид.

Коли деревина стає м'якою і починає місцями осипатися, це є ознакою формування тут сапротрофної екологічної ніші IV типу, що супроводжується витісненням попереднього виду грибами роду *Xylaria*. Слід зазначити, що більшість ксиларій були знайдені в недозрілому стані, тому вони переважно визначались як *Xylaria* sp. Після ксиларієвих колонізаторів нову еконішу займає діатриповий гриб – *Eutypa spinosa*. Після дії на деревину хімічно (ензимами) і фізично (міцелієм) вона починає поступово м'якшати і трухлявіти, що створює сприятливі умови для утворення екологічних ніш грибів з родин *Chaetosphaeriaceae* та *Lasiosphaeriaceae*. Спершу формуються топічні лігнофільні мікроніші грибів з роду *Chaetosphaeria* ($л_7$ - $л_{10}$), серед яких можуть бути чотири найпоширеніших види: *Ch. inaequalis*, *Ch. pulviscula*, *Ch. innumera* та

Ch. cupulifera (Berk. & Broome) Sacc. Хетосферієві гриби витісняються лазіосферієвими, які згодом рясніють і розміщуються щільними групами. Серед них найчастіше в цій топичній лігнофільній екологічній ніші (л₁₁-л₁₃) можуть бути присутні аскоми *Echinosphaeria strigosa* (Alb. & Schwein.) Declercq, *Ruzenia spermoides* (Hoffm.) O.Hilber або *Lasiosphaeria ovina* (Pers.) Ces. & De Not. На пізніших етапах IV стадії деструкції деревини присутні переважно дематіоїдні гіфоміцети (*Dematiaceae*), які займають окремі мікроніші (л₁₄-л₁₆). Вони доволі великими ділянками вкривають дуже зруйновану деревину, надаючи їй чорного відтінку або забарвлення. Серед них найчастіше трапляються *Bactrodesmium* sp., *Pseudospiropes simplex* (Kunze) M.B.Ellis або *P. nodosus* (Wallr.) M.B.Ellis (див. табл.).

Слід зазначити, що при виготовленні тимчасових препаратів цієї групи грибів досить рідко буває так, що наявний лише один представник дематіоїдних грибів. Так, на одному препараті переважно присутні 3-6 видів, що певною мірою ускладнює ідентифікацію грибів до рангу виду. Зазначений факт черговий раз підтверджує наявність часто дуже малих розмірів мікроніш, або елементарних екологічних ніш ксилосапротрофних сумчастих грибів, що часом можуть вимірюватися лише кількома міліметрами.

У гігروتонній зволоженій просторовій екологічній ніші ксилосапротрофних сумчастих грибів найчастіше присутні представники порядків Нуроскреалес, Helotiales, Pezizales та Xylariales. На I стадії деструкції деревини топичну кортикофільну екологічну нішу колонізують переважно нектрієві гриби (к₁-к₃), серед яких найчастіше присутні *Nectria cinnabarina*, *Neonectria ditissima* або *N. coccinea*. Наступними видами-колонізаторами цих ніш є *Diatrype stigma* або *Eutypa leptoplaca*.

У сапротрофній екологічній ніші II типу топичну лігнофільну екологічну нішу колонізує дискоміцет *Propolis farinosa*.

На III стадії розкладу субстрату топичну лігнофільну екологічну нішу займають аскоми дискоміцетів *Bisporella citrina* або *Hymenoscyphus calyculus* (л₁-л₂), а поява *Ascocoryne sarcoides* або *A. cylichnium* свідчить про утворення тут нових мікроніш (л₃-л₄). Інколи в цій сапротрофній екологічній ніші III типу замість вищезазначених видів нам траплялись синьо-зелені апотеції *Chlorociboria aeruginascens* (Nyl.) Kanouse ex C.S.Ramamurthi, Korf & L.R.Batra або *Ch. feruginosa* (Oeder) Seaver ex C.S.Ramamurthi, Korf & L.R.Batra, які займали свої мікроніші (л₅-л₆). Згодом у сапротрофній екологічній ніші III типу заселяють свої мікроніші (л₇-л₈) представники родини *Dermataceae* (*Mollisia ventosa* або *M. cinerea*).

При переході до IV стадії деструкції, коли деревина стає повністю м'якою, осипається на великих ділянках і трухлявіє, у цій просторовій екологічній ніші аскомікотів починає формуватися сапротрофна ніша IV типу, яку спочатку в своїх мікронішах (л₁-л₂) займають аскоми видів з роду *Scutellinia*, серед яких зазвичай присутні *S. crinita* (Bull.) Lambotte або *S. scutellata* (L.) Lambotte. Варто

звернути увагу на те, що чисельність плодових тіл скутелліній у цій екологічній ніші є незначною, порівнянно з видами роду *Chlorociboria* чи *Ascocoryne* на попередній III стадії деструкції. Це свідчить про доволі збіднілий субстрат, який за своїми поживними якостями наближається до рівня стовбурів мертвих дерев, де скутеллінії трапляються дуже часто. У наступній топічній лігнофільній екологічній ніші на IV стадії розкладу деревини формуються мікроніші як піреноміцетів, так і дискоміцетів (L_3 - L_5). Серед них присутні види родів *Ophiostoma* spp., *Chaetosphaeria* spp., а також поміж ними жовті апотеції *Orbilbia coccinella* Fr. (див. табл.).

“Стовбур” *Fagus sylvatica* вміщує три просторових екологічних ніші ксилотрофних сумчастих грибів – верхню, центральну та нижню частини, оскільки в них виявлено різний склад грибів.

Просторова екологічна ніша верхньої частини стовбурів. Усього в цій ніші ідентифіковано 15 ксилотрофних аскових грибів, проте тут вже відсутні такі поширені види для букового субстрату загалом, як *Bertia moriformis*, *Diatrypella favacea*, *Diatrype disciformis*, *Eutypella quaternata*, *Melogramma spiniferum* та деякі інші. На I стадії деструкції деревини в гігروتрофних посушливих оселищах топічну екологічну нішу кортикофільного типу колонізують строми *Hypoxylon fragiforme*.

У подальшому руйнування частини кори і початок її опадання свідчить про утворення кортико-лігнофільної і водночас сапротрофної екологічної ніші II типу, яку займає піреноміцет *Annulohypoxylon cohaerens*.

Про утворення сапротрофної екологічної ніші III типу і топічної лігнофільної ніші свідчить наявність стром на мертвому буковому субстраті *Eutypa lata* або *E. maura* (L_1 - L_2), які з’являються як тільки субстрат стає м’якшим і більша частина деревини залишається без кори. Мікроніші L_3 - L_4 на цьому етапі займають аскоми *Lasiosphaeris hirsuta* або *Lasiosphaeria ovina*.

На ранніх етапах IV стадії розкладу деревини ксилотрофними грибами залишки екологічних мікроніш лазіосферієвих грибів частково розміщуються поруч з мікронішами *Ophiostoma polyporicola* та *Chaetosphaeria preussii*, які витісняють з часом плоді тіла лазіосферії, розширюючи свої мікроніші, де вже поряд з аскомами офіюстом і хетосферій присутні жовті апотеції *Orbilbia coccinella* (L_3). Наступні мікроніші (L_4 - L_6) у просторовій екологічній ніші верхньої частини стовбурів на цій стадії деструкції букового субстрату колонізують дематіоїдні гіфоміцети, серед яких часто присутні *Bactrodesmium* sp. та *Pseudospiropes simplex* (Kunze) M.B.Ellis або *P. nodosus*.

У гігروتрофних зволжених оселищах топічна кортикофільна екологічна ніша, або сапротрофна I типу колонізується представниками нектрієвих грибів – *Nectria cinnabarina* або *N. ditissima*.

Топічну кортико-лігнофільну екологічну нішу на II стадії розкладу деревини заселяє піреноміцет *Annulohypoxylon cohaerens*.

Сапротрофну екологічну нішу III типу займає спочатку в своїй мікро-

ніші (л₁) дискоміцет *Ascocoryne cylichnium*. Його нішу заміщують строми *Chaetosphaeria preussii*. Про утворення нової мікроніші (л₂) свідчить пом'якшення і потемніння деревини. На цій стадії її розкладу поряд з плодовими тілами хетосферії у своїх екологічних нішах (л₃-л₄) співіснують строми гіпокреального гриба *Hypocrea rufa* (Pers.) Fr. та його анаморфна стадія *Trichoderma viride* Pers.

Оголену деревину на IV стадії деструкції колонізують дематіоїдні гіфоміцети (*Dematiaceae*).

Просторова екологічна ніша центральної частини стовбурів. Усього тут зареєстровано 29 видів аскових грибів. У гігروتонних сухих оселищах топічну кортикофільну нішу колонізують строми *Hypoxylon fragiforme*. Сапротрофну екологічну нішу II типу, яка є водночас і топічною кортико-лігнофільною, заселяє інший ксиларієвий піреноміцет – *Annulohypoxylon cohaerens*, який присутній як на зруйнованих ділянках кори, так і на частинах оголеної деревини. При настанні III стадії деструкції деревини, на оголених частинах субстрату присутні аскоми *Bertia moriformis*. Коли деревина на цьому етапі починає обсіпатись і злегка м'якшати, тут з'являються строми *Hypoxylon rubiginosum* (Pers.) Fr. Наступну мікронішу на оголених ділянках деревини заселяє *Eutypa spinosa*.

У сапротрофній екологічній ніші дереворуйнівних грибів IV типу першими з'являються строми *Lasiochaeria ovina*, які заміщують чорні розпростерті строми *Nemania serpens* (Pers.) Gray або *N. effusa* (Nitschke) Pouzar. На пізніших етапах розкладу субстрату свої мікроніші заселяють вертикальні строми *Xylaria hypoxylon* або *X. polymorpha*, хоч для цих грибів, як було встановлено нашими дослідженнями, сприятливішою екологічною нішею є нижня частина стовбурів, включаючи пеньки. І вже на дуже зруйнованій деревині наявні плодові тіла хетосферій (*Chaetosphaeria*), офіостом (*Ophiostoma*), орбілій (*Orbilbia*) або моллізій (*Mollisia*) (табл.).

У вологих оселищах ксилосапротрофних сумчастих грибів центральної частини стовбура ранніми колонізаторами деревини є *Nectria cinnabarina*, а також плодові тіла та строми її анаморфної стадії *Tubercularia vulgaris*, які займають топічну кортикофільну нішу. На II стадії деструкції субстрату присутні строми типового кортико-лігнофільного виду *Annulohypoxylon cohaerens*. У топічній лігнофільній екологічній ніші, яка також є сапротрофною III типу, спочатку свої мікроніші (л₁-л₂) заповнюють дискоміцети з жовтими (*Bisporella citrina*) або синьо-зеленими (*Chlorociboria aeruginosa*) апотеціями. Коли деревина починає злегка обсіпатись, вона стає сприятливою мікронішею для колонізації аском *Ascocoryne cylichnium*.

При переході від III до IV стадії деструкції деревини, топічна лігнофільна екологічна ніша характеризується наявністю апотеціїв *Scutellinia crinita* або *S. scutellata*. Сапротрофну екологічну нішу IV типу колонізують плодові тіла хетосферієвих грибів, серед яких можуть бути три представники: *Chaetosphaeria*

pulviscula, *C. innumera* або *C. preusii*. Пізніше ця сапротрофна екологічна ніша заповнюється мікронішами видів роду *Chaetosphaeria* spp. з *Ophiostoma* spp. (л₄). На наступному етапі сапротрофна екологічна ніша IV типу упаковується мікронішами представників піреноміцетів *Ophiostoma* spp. та дискоміцетів *Mollisia ventosa*, а також видів з роду *Orbilia*, серед яких можуть бути присутні: *O. xanthostigma*, *O. faginea*, *O. leucostigma* або *O. coccinella*.

Просторова екологічна ніша нижньої частини стовбурів, включаючи пні. У цій ніші зареєстровано 23 представники сумчастих грибів. У гігروتонних посушливих оселищах типовим сапротрофом, що займає топічну кортикофільну нішу, є аскококулярний гриб *Asteromassaria macrospora* (Desm.) Nöhn. (*Pleomassariaceae*, Pleosporales). Цей вид колонізує кору, доки на ній не почнуть з'являтися перші ознаки деструкції – невеликі тріщини, окремі відшарування від стовбура, часткове обсіпання. Таким чином утворюється топічна кортико-лігнофільна або сапротрофна екологічна ніша II типу, яку колонізують строми піреноміцета *Annulohyphoxylon cohaerens*.

Коли на великих ділянках мертвого, але ще досить твердого субстрату залишаються значні частини оголеної деревини, це свідчить про III етап деструкції дерева-субстрату і формування топічної лігнофільної екологічної ніші, яку першим у своїй мікроніші (л₁) займають аскоми дискоміцета *Bisporella citrina*. Подальший хід деструкції у сапротрофній екологічній ніші III типу призводить до утворення мікроніші (л₂), що характеризується пом'якшенням деревини, яка зазвичай повністю позбавляється кори, за винятком незначних ділянок, де вона ледь-ледь прикріплена та дуже трухлява. Цю мікронішу займають строми діатрипового гриба *Eutypa spinosa*. Після ферментативного (ензимами) і фізичного (ростом міцелію) впливів на деревину, створюються мікроніші ксиларієвих грибів (л₃-л₄). Так, тут присутні види роду *Xylaria* з вертикальними вуглисто-чорними стромами, серед яких найчастіше можуть бути *X. hypoxylon* або *X. polymorpha*. Слід зазначити, що часто строми ксиларій проростають з тієї частини стовбура, яка ближче до поверхні землі.

Про утворення мікроніші свідчить наявність іншого ксиларієвого представника (*Kretzschmaria deusta* (Hoffm.) P.M.D.Martin.), строми якого присутні на досить зруйнованій, м'якій, вологій та оголеній деревині поміж синузіями мохів і лишайників. Надалі деревина стає дуже м'якою, повністю обсіпається, трухлявіє на великих ділянках, що свідчить про утворення багатьох нових мікроніш (л₂-л₇), які щільно заповнюють сапротрофну екологічну нішу IV типу. Ці мікроніші займають строми піреноміцетів і апотеції дискоміцетів. Серед піреноміцетів найчастіше присутні *Lasiosphaeria ovina* або *Chaetosphaeria* spp. На оголеній деревині або на чорному повстистому плетиві вищезазначених представників присутні аскоми *Mollisia ventosa* або *M. cinerea*. Також свої мікроніші (л₆-л₇) тут займають плодові тіла видів з роду *Orbilia* (*O. coccinella* або *O. leucostigma*).

Згодом утворюються мікроніші представників *Ophiostoma* spp. (л₈), які ви-

тіснили асками хетосферії або лазіосферії, але апотеції орбілій все ще присутні. На кінцевих стадіях деструкції субстрату на ділянках деревини, які не колонізовані плодовими тілами офіюстомам і орбілій, присутні дематіюїдні гіфоміцети.

Як і в попередніх просторових екологічних нішах ксилосапротрофних сумчастих грибів у гігротопних зволжених оселищах, топична кортикофільна екологічна ніша може бути колонізована плодовими тілами *Nectria cinnabarina* або *Neonectria ditissima* чи *N. coccinea*. Сапротрофну екологічну нішу II типу займають строми кортико-лігнофільного вида *Annulohyphoxylon cohaerens*.

Вже оголену деревину, тобто утворену топичну лігнофільну нішу, на III стадії розкладу субстрату колонізують апотеції *Bisporella citrina*, яку заміщають дискміцети роду *Ascocoryne*, серед яких можуть бути *A. cylichnium* або *A. sarcoides* ($л_2, л_3$). Мікроніша ($л_4$) є сприятливою для стром *Xylaria* spp. Наступні стадії деструкції деревини і колонізування екологічних ніш відбуваються тут аналогічно з попередніми гігротопними посушливими оселищами (табл.).

Варто зазначити, що наведений часовий розподіл у різних типах екологічних ніш ксилосапротрофних сумчастих грибів на мертвій деревині бука лісового (*Fagus sylvatica*) є досить умовним, хоча загальні закономірності такого розподілу дійсно спостерігаються.

Висновки

Як показують результати досліджень, екологічні ніші ксилосапротрофних аскомікотів є багаторівневою ієрархічною системою, нижчим елементом структури якої є елементарні екологічні ніші, або мікроніші. У процесі деструкції мертвого букового субстрату за участі дереворуйнівних аскових грибів, що фактично є аналогом сукцесій рослинності, у аскомікотів виявлено наявність екотонних ділянок, можливість розширення або звуження окремих типів екологічних ніш, упакування мікроніш у межах спеціалізованих екологічних ніш вищого рангу. При цьому утворюється значна кількість спеціалізованих екологічних ніш, які відображають на видовому рівні усталений порядок їх просторово-часових змін.

Виявлена видоспецифічність ксилосапротрофних грибів надає можливість прогнозувати з високою імовірністю місцезнаходження аскомікотів у конкретних екологічних нішах на мертвому буковому субстраті.

Бублик Я.Ю., Климишин О.С. Екологічні ніші ксилосапротрофних аскомікотів гірських лісових екосистем // Наук. зап. Держ. природозн. музею НАН України. – Львів, 2016. – Вип. 32. – С. 49-60.

Вахмистрова Т.В. Специализация настоящего и окаменного трутовиков к диаметру древесного субстрата // Микология и фитопатология. – 1987. – Т. 21. – Вып. 6. – С. 503-508.

- ИСИКОВ В.П., КОНОПЛЯ Н.И. Дендромикология. – Луганск: Альма-Матер, 2004. – 347 с.
- САФОНОВ М.А. Структура сообществ ксилотрофных грибов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 271 с.
- ABREGO N. Wood-inhabiting fungal communities: Effects of beech forests management and conservation // Doctoral Thesis. – Spain. – Universidad del Pais Vasco, 2014. – 179 p.
- COLLECTING AND PRESERVING FUNGI. A Manual for Mycology / Eds. A.P. Baxter, E. van der Linde. The Swiss Agency for Development and Cooperation (SDC), 1999. – 86 p.
- ELLIS M.B., ELLIS P. Microfungi on land plants. An identification handbook. New enlarged edition. – Berkshire: The Richmond Publ. Co., Ltd, 1997. – 869 p.
- FOURNIER J. Update on European species of Xylaria. – 2014. – 120 p.
- FUNGI OF SWITZERLAND Vol. 1. Ascomycetes / Ed. J. Breitenbach, F. Kranzlin. – Luzern: Mycologia, 1984. – 310 p.
- GLAWE D.A., ROGERS J.D. Diatrypaceae in the Pacific Northwest // Mycotaxon. – 1984. – Vol. 20 (2). – P. 401-460.
- INDEX OF FUNGI // CABI Bioscience databases. 2016. [Electronic resource]. Mode of access: <http://www.indexfungorum.org>.
- MOSYAKIN S.L., FEDORONCHUK M.M. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist. – Kiev: M.G. Kholodny Inst. of Botany, 1999. – 345 p.
- MUELLER G.M., BILLS G.F., FOSTER M.S. Biodiversity of fungi. Inventory and Monitoring Methods. – ELSEVIER Academic Press, 2004. – 762 p.
- NORDIC MACROMYCETES / Ed. L. Hansen, H. Knudsen. – Denmark, 2000. – Vol. 1. Ascomycetes. – 308 p.
- KIRK P.M., CANNON P.F., MINTER D.W., STALPERS J.A. Dictionary of the fungi. – CABI Europe. UK, 2008. – 10th ed. – 770 p.
- RENVALL P. Community structure and dynamics of wood-rooting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in Northern Finland // Karstenia. – 1995. – No. 3. – P. 1-51.
- SCHMID I., SCHMID H. Ascomyceten im Bild. – IHW-Verlag, 1990. – 1. Serie, Tafel 1-50.
- SCHMID I., SCHMID H. Ascomyceten im Bild. – IHW-Verlag, 1991. – 2. Serie, Tafel 51-100.

ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ КСИЛОСАПРОТРОФНЫХ АСКОМИКОТ (ASCOMYCOTA) МЕРТВОГО БУКОВОГО СУБСТРАТА

Я.Ю. БУБЛИК, А.С. КЛИМИШИН

В лесных экосистемах Сколевских Бескид (Украинские Карпаты) в биоморфной экологической нише в листопадном типе мертвого букового субстрата (*Fagus sylvatica* L.) выявлены 53 вида ксилосапротрофных аскомикот (Ascomycota), которые в границах трофической экониши по специализации к буку лесному распределяются на 2 типа – стенографы и эутрофы, среди которых большинство составляют стенографы, а также формируют четыре группы других экологических ниш с соответствующими типами: пространственные с семью типами (по побегам разного порядка и диаметра и тремя структурными частями ствола); гигротопные (по условиям увлажнения) с типами засушливых и увлажненных местообитаний; сапротрофные (по состоянию разложения древесного субстрата) с четырьмя типами на основе шкалы деструкции древесного субстрата П. Ренвалла и топические с кортикофильным, лигнофильным и кортико-лигнофильным типами. В работе исследован сложившийся в ходе эволюции порядок распределения в экологических нишах видов аскомикот или стадий их развития (телеоморфы либо анаморфы). Установлены закономерности сукцессионных смен видового состава грибов в процессе деструкции мертвой

древесины. Предложено понятие “элементарной экологической ниши” или же “микрониши”. Результаты исследования указывают на возможность перекрытия в пространстве или сужения отдельных экологических ниш дереворазрушительных сумчатых грибов, формирование экотонных участков экологических ниш, упаковку микронишами экологических ниш высшего ранга.

Ключевые слова экологическая ниша, микрониша, ксилотрофы, сапротрофы, аскомикоты, древесный субстрат

ECOLOGICAL NICHES OF XYLOSAPROTROPHIC ASCOMYCETOUS FUNGI (ASCOMYCOTA) ON DEAD WOOD OF BEECH

YA.YU. BUBLYK, O.S. KLYMYSHYN

Species diversity of fungi provides with number of ecological niches for fungi and their specialization on these niches. Each plant species has its own individual complex of fungi, which is the taxonomic trade of species. Distribution of xylotrophic ascomycetous fungi (Ascomycota) in space and time within specific ecological niches on dead wood of beech (*Fagus sylvatica* L.) was analyzed. For each ecological niche, special groups of fungal species or their stage of development (teleomorph or anamorph) are defined. The regularities in specific changes of xylotrophic fungi during destruction of dead wood of *F. sylvatica* in spatial, topical and hygrotropical ecological niches were revealed. In these ecological niches, species of xylotrophic ascomycetous fungi colonize and replace each other during a process of wood decay. We recognize four groups of ecological niches on certain types of dead wood of beech in forest ecosystems in Skolivski Beskydy: 1) spatial with seven types (by shoots of different order and diameter and three structural parts of the trunk, including stumps); topical ecological niches of three types (corticophilical, lignophilical and cortico-lignophilical); 3) hygrotropical ecological niches (by conditions of moistening of habitats) with types of arid and damp (temporarily or permanently) habitats; 4) saprotrophic ecological niches (by the decomposition of the wood substrate) with five types by the Renvall scale. In the forest ecosystems of Skolivski Beskydy (Ukrainian Carpathians) in the biomorph ecological niche by the deciduous type of beech 53 species of xylosaprotrophic ascomycetous fungi were found (Ascomycota), that together belong to the trophical niche by specialization to the beech divided into 2 types – stenotrophs and eutrophs, among all them stenotrophs are most. The order of succession changes in the ecological niche of xylotrophic ascomycetous fungi is common for all woody substrates of beech. The species composition of sac fungi on beech (*F. sylvatica*) were ordered by ecological niches (plant organs) and changed in the temporal aspect. Depending on environment conditions, development of several variants of fungi succession rows is possible. The idea of the multidimensional ecological niche is confirmed by the example of beech woody substrate. Calculations of possible find of ascomycetous fungi (Ascomycota) species on beech (*F. sylvatica*) were presented.

Key words: ecological niche, micronishe, xylotrophs, saprotrophs, ascomycetous fungi, wood substrate

Надійшла 12.09.2016

Прийнята до друку 14.12.2016

Бублик Я.Ю. Державний природознавчий музей НАН України, вул. Театральна, 18, Львів, 79008, Україна; e-mail: bublykyaroslav1302fungi@gmail.com

BUBLYK YA.YU. State Natural History Museum of the NAS of Ukraine, 18 Teatralna St, Lviv, 79008, Ukraine; e-mail: bublykyaroslav1302fungi@gmail.com

Бублик Я.Ю., Климишин О.С.

Климишин О.С. Державний природознавчий музей НАН України, вул. Театральна, 18, Львів, 79008, Україна; e-mail: trilobit6@gmail.com

KLYMYSHYN O.S. State Natural History Museum of the NAS of Ukraine, 18 Teatralna St, Lviv, 79008, Ukraine; e-mail: trilobit6@gmail.com