НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ДЕРЖАВНИЙ ПРИРОДОЗНАВЧИЙ МУЗЕЙ

На правах рукопису

Бублик Ярослав Юрійович

УДК 582. 282 (477. 83:292. 452)

ЕКОЛОГІЧНІ НІШІ КСИЛОТРОФНИХ АСКОМІКОТІВ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ СКОЛІВСЬКИХ БЕСКИДІВ

03.00.16 – екологія

Дисертація на здобуття наукового ступеня
кандидата біологічних наук

Науковий керівник:
Климишин Олександр Семенович
доктор біологічних наук,
старший науковий співробітник

Львів – 2017

ЗМІСТ

ВСТУП ……..……..…. 4
РОЗДІЛ 1. ІСТОРІЯ ТА СУЧАСНИЙ СТАН ДОСЛІДЖЕНЬ КСИЛОТРОФНИХ АСКОМІКОТІВ ……...……. 10
1.1. Історія вивчення дереворуйнівних аскових грибів ……..……. 11
1.2. Стан досліджень ксилотрофних аскових грибів у Сколівських Бескидах …….…….…. 16
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ ...…….……... 21
РОЗДІЛ 3. РІЗНОМАНІТТЯ КСИЛОТРОФНОЇ АСКОМІКОБІОТИ ……..... 29
3.1. Таксономічний склад аскомікобіоти …….…..... 29
3.2. Розподіл аскомікобіоти за етапами розвитку …….…... 43
3.3. Розподіл аскомікобіоти за морфотипами плодових тіл ..……..…. 47
3.4. Показники видового багатства та видової структури ……..… 49
3.5. Нові та рідкісні для території України таксони ксилотрофних аскомікотів, виявлені у Сколівських Бескидах ……..……..…. 53
РОЗДІЛ 4. СПЕЦІАЛІЗАЦІЯ КСИЛОТРОФНИХ АСКОМІКОТІВ ДО ДЕРЕВНИХ СУБСТРАТІВ ……..……..... 63
4.1. Спеціалізація до виду деревного субстрату …….....…. 65
4.2. Спеціалізація до розміру фракцій деревного субстрату ……..... 71
4.3. Спеціалізація до стану деревного субстрату ……..…..…. 74
РОЗДІЛ 5. ОСОБЛИВОСТІ ІДЕНТИФІКАЦІЇ ЕКОЛОГІЧНИХ НІШ КСИЛОТРОФНИХ АСКОМІКОТІВ …….……... 78
5.1. Етапи формування уявлень про екологічну нішу ……..……... 79
5.1.1. Проблеми виявлення екологічних ніш грибів ……..……... 84
5.2. Класифікація екологічних ніш ксилотрофних аскомікотів …..…. 86
РОЗДІЛ 6. СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ ЕКОЛОГІЧНИХ НІШ КСИЛОТРОФНИХ АСКОМІКОТІВ …….……. 91
6.1. Екологічні ніші на субстраті листяних видів дерев …….. 91
6.1.1. Екологічні ніші на мертвому субстраті бука лісового …… 92
6.1.1.1. Видові ряди ксилотрофних аскомікотів в екологічних нішах у процесі деструкційної сукцесії на мертвому буковому субстраті 110

6.1.2. Екологічні ніші на мертвому субстраті берези повислої .. 115
6.1.2.1 Видові ряди ксилотрофних аскомікотів в екологічних нішах у процесі деструкційної сукцесії на мертвому березовому субстраті ... 120
6.1.3. Екологічні ніші на мертвому субстраті вільхи клейкої 122
6.1.3.1 Видові ряди ксилотрофних аскомікотів в екологічних нішах у процесі деструкційної сукцесії на мертвому вільховому субстраті ... 127
6.2. Екологічні ніші на субстраті хвойних видів дерев …….. 128
6.2.1. Екологічні ніші на мертвому субстраті ялини європейської . 128
6.2.1.1. Видові ряди ксилотрофних аскомікотів в екологічних нішах у процесі деструкційної сукцесії на мертвому ялиновому субстраті 132
6.2.2. Екологічні ніші на мертвому субстраті ялиці білої …….. 133
6.2.2.1. Видові ряди ксилотрофних аскомікотів в екологічних нішах у процесі деструкційної сукцесії на мертвому ялицевому субстраті 136
РОЗДІЛ 7. ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ КСИЛОТРОФНОЇ АСКОМІКОБІОТИ ОБ’ЄКТІВ ПЗФ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ ……..... 138
7.1. Варіабельність таксономічного складу і біологічних груп ксилотрофної аскомікобіоти …… 139
7.1.1. Таксономічне різноманіття аскомікобіоти ……..…… 139
7.1.2. Розподіл аскомікобіоти за етапами розвитку ……... 148
7.1.3. Розподіл аскомікобіоти за морфотипами плодових тіл ... 151
7.2. Порівняння ксилотрофної аскомікобіоти за використанням біоморфних, трофічних і просторових екологічних ніш ……..…… 154
ВИСНОВКИ ……..……...… 159
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ……..……..… 163
ДОДАТКИ ……..…….. 189
Додаток А. Конспект біоти ксилотрофних аскомікотів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів ……..…... 189
Додаток Б. Еколого-біологічні особливості ксилотрофних аскомікотів …….…….. 210
Додаток В. Розподіл ксилотрофних аскомікотів по територіях природно-заповідного фонду Українських Карпат …….…..… 244

ВСТУП

Актуальність теми. Процеси деструкції деревини відіграють важливу роль як у природі, так і в практичній діяльності людини. Основною причиною розкладу деревини в природі є дереворуйнівні гриби, або ксилотрофи (Hottola, 2009). Вони є одними з найголовніших компонентів лісових екосистем, завдяки їм здійснюється мінералізація деревини і її залучення до колообігу речовин (Odor et al., 2005; Brazze et al., 2012; Merganicova et al., 2012; Paletto et al., 2012, Антоняк та ін., 2014). Дереворуйнівні гриби наразі є об'єктом значної уваги у дослідженнях впливу господарської діяльності на лісові екосистеми, пошуку індикаторів порушеності лісів, а також заходів з їх охорони (Nordén et al., 2007; Stockland, Larsson, 2011).

Увагу мікологів привертають передусім лісові екосистеми. В Україні найбільш привабливими в цьому плані є Карпати (Pilát, 1940; Küffer, Lovas, Senn-Irlet, 2004; Tsykun, Rigling, 2011). Саме тут збереглися найбільші в Європі масиви букових пралісів, що потрапили до списку Світової природної спадщини ЮНЕСКО (Козій, 1963; Брендлі, 2003; Стойко, 2009), а також старовікові смерекові та ялицеві ліси. Лісові екосистеми Карпат суттєво різняться за ступенем антропогенного навантаження та історією господарської діяльності (Брендлі, 2003; Стойко, 2009), що робить актуальними проведення на цій території дендромікологічних досліджень (Stokland, Larsson, 2011).

Серед дереворуйнівних грибів особливе місце займають аскові (сумчасті) гриби, або аскомікоти (Ascomycota). Вони представляють відділ справжніх грибів, для яких діагностичною ознакою є сумки (аски) з аскоспорами. Загалом описано близько 65 тис. видів аскомікотів. Цим грибам притаманна значна морфологічна різноманітність плодових тіл і здатність розвиватись на різноманітних типах субстратів, хоча більшість серед них є ксилотрофами (Леонтьєв, 2007; Kirk et al. 2001, 2008). При цьому, еколого-біологічні особливості ксилотрофних аскомікотів, у порівнянні з іншими групами

ксилотрофних організмів, усе ще вивчені досить слабко (Бондарцева, 2000; Sadaka, 2000; Levis, 2004).

Серед актуальних наукових завдань, які постають перед дослідниками ксилотрофних аскомікотів, є дослідження їх екологічних ніш, що є одною з найменш розроблених проблем у науковій літературі. Цьому питанню присвячено декілька праць, здійснених в останні роки переважно у Західній Європі (Hyde, Aprtoot, Peerally, 2000; Holec, Beran, 2007; Johnova, 2009; Seepueak, Phongpaichit, Hyde, Pretcharat, 2011), проте це лише поодинокі і фрагментарні дослідження присвячені таксономічному різноманіттю, субстратній приуроченості, просторовій структурі екологічних ніш дереворуйнівних грибів і їх сукцесійним змінам у процесі деструкції мертвої деревини (Stadler el al., 2007; Hopkins et al., 2008; Арефьев, 2010; Tibuhva, 2011; Hacheva, 2013; Holec, Kriz, 2013; Jaklitsch, 2014).

В Україні перші дослідження екологічних особливостей ксилотрофних грибів були проведені лише в останнє десятиліття в Криму (Исиков, 2004). В Українських Карпатах мікобіота ксилотрофних аскомікотів частково описана лише у декількох об’єктах природно-заповідного фонду, а саме – у національних природних парках: Карпатському, Ужанському, «Гуцульщина», «Синевир», а також у природному заповіднику «Горгани» та Карпатському біосферному заповіднику (Клімова, 2003; Küffer, Lovas, Senn-Irlet, 2004; Tsykun, Rigling, 2011; Commarmot, 2013; Гайова, 2011, 2012; Джаган, 2012, 2013; Щербакова, 2012, 2013; Чернявський, 2014). Територія Сколівських Бескидів у цьому аспекті продовжувала залишалася не вивченою.

Зв’язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційну роботу виконано протягом 2014-2017 років під час навчання в аспірантурі у відділі музейного документування біоресурсів Державного природознавчого музею НАН України в межах наукових тем: «Музейні інформаційно-аналітичні системи моніторингу біорізноманіття заходу України» (№ держреєстрації – 0111U002179) та «Створення музейно-інформаційного

ресурсу як основи регіональних планів дій із збереження біорізноманіття» (№ держреєстрації – 0116 U002134) з 2016 р. відповідно.

Мета роботи й завдання досліджень. Метою роботи було визначити різноманіття біоти і структурно-функціональну організацію екологічних ніш ксилотрофних аскомікотів, з'ясувати їх спеціалізацію до рослин-субстратів, а також встановити видові ряди досліджуваних грибів у процесі деструкційної сукцесії мертвої деревини в лісових екосистемах Сколівських Бескидів.

Для досягнення поставленої мети необхідно виконати такі завдання:

– провести аналіз історії вивчення та стану досліджень аскових грибів у Сколівських Бескидах;

– встановити таксономічне різноманіття ксилотрофної мікобіоти Сколівських Бескидів;

– виявити спеціалізацію ксилотрофних аскомікотів до головних деревних субстратів лісових екосистем;

– розробити класифікацію екологічних ніш ксилотрофних аскомікотів;

– дослідити структурно-функціональну організацію екологічних ніш ксилотрофних аскомікотів на мертвому субстраті домінуючих видів дерев;

– провести порівняльний аналіз ксилотрофної аскомікобіоти об'єктів природно-заповідного фонду Українських Карпат.

Об'єкт дослідження: ксилотрофна мікобіота Українських Карпат.

Предмет дослідження: екологічні ніші, таксономічне різноманіття, субстратний преферендум ксилотрофних аскомікотів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів та їх участь у деструкції мертвих деревних рослин-субстратів.

Методи досліджень: еколого-флористичні, мікологічні польові (маршрутні) та стаціонарні (лабораторні), статистичні.

Наукова новизна одержаних результатів. Уперше встановлено таксономічне різноманіття ксилотрофної аскомікобіоти та визначено її розподіл за стадіями розвитку і типом формування плодових тіл у лісових екосистемах

Сколівських Бескидів. Уперше для території України виявлено 2 види і 1 різновид ксилотрофних аскомікотів та 1 вид вперше знайдено у Карпатському регіоні. Досліджено спеціалізацію ксилотрофних аскомікотів до деревного субстрату. Розроблено класифікацію екологічних ніш ксилотрофних аскомікотів та досліджено їх структуру на субстраті дерев різних біоморф. З'ясовано динаміку змін екологічних ніш та встановлено видові ряди ксилотрофних аскомікотів у процесі деструкційної сукцесії мертвого деревного субстрату. Проведено порівняльний аналіз сучасного стану ксилотрофної аскомікобіоти в лісових екосистемах об'єктів ПЗФ Українських Карпат.

Практичне значення одержаних результатів. Матеріали про екологічні ніші і таксономічне різноманіття ксилотрофних аскомікотів лісових екосистем подані до «Літопису природи» НПП «Сколівські Бескиди». Отримані результати можуть бути використані при підготовці «Флори грибів України» і низки спецкурсів для студентів біологічних спеціальностей. Видано «Лабораторний практикум із курсу «Екологія грибів з основами фітопатології». За матеріалами дослідження підготовано і розміщено в Інтернеті електронний каталог (фотобазу) ксилотрофних аскомікотів Сколівських Бескидів (http://science.smnh.org.). Сформовано і передано до основного фонду Гербарію Державного природознавчого музею НАН України (LWS) еталонну видову колекцію «Ксилотрофні аскомікоти лісових екосистем Сколівських Бескидів», що налічує близько 1 тис. зразків.

Особистий внесок здобувача. Дисертація є самостійним завершеним науковим дослідженням. Здобувачем особисто проведено збір і лабораторне опрацювання польового матеріалу, його аналітичну та цифрову інтерпретацію, одноосібну підготовку більшості наукових публікацій. Права співавторів у спільних публікаціях не порушені.

Апробація результатів дисертації. Основні положення та результати дисертації апробовані на 21 регіональних і міжнародних конференціях, зокрема, на VIII, X, XI та XII міжнародних наукових конференціях студентів та

аспірантів «Молодь і поступ біології» (Львів, 2012, 2014, 2015, 2016); II і III міжнародних наукових конференціях «Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень» (Путила, 2015, 2016); I (XII) міжнародній науковій конференції молодих учених «Наукові основи збереження біотичної різноманітності» (Львів, 2015); міжнародній науковій конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» присвяченій 120-річчю від дня народження Д.К. Зерова (Полтава, 2015); міжнародній науково-практичній конференції «Актуальні проблеми дослідження довкілля» (Суми, 2015); науковій конференції «Історичні і сучасні аспекти вивчення біоти Карпат» (Львів, 2015); VI відкритому з'їзді фітобіологів Причорномор'я (Херсон-Лазурне, 2015); міжнародній конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Херсон, 2016); міжнародній науково-практичній конференції «Динаміка біологічного та ландшафтного різноманіття заповідних територій» (Кам'янець-Подільський, 2016); IV міжнародній науковій конференції студентів, аспірантів та молодих вчених «Фундаментальні та прикладні дослідження в біології та екології» (Вінниця, 2016); міжнародній науковій конференції студентів, аспірантів та молодих вчених «Шевченківська весна 2016: Біологічні науки» (Київ, 2016); XIX міжнародній науково-практичній конференції «Екологія. Людина. Суспільство» (Київ, 2016); II міжнародній конференції «Біологія, систематика і екологія грибів і лишайників в природних екосистемах і агрофітоценозах» (Мінськ, 2016); міжнародній науковій конференції молодих дослідників «Теоретичні та прикладні аспекти збереження фіторізноманіття» (Умань, 2016); науковій конференції «Стан і біорізноманіття екосистем Шацького національного природного парку та інших природоохоронних територій» (Шацьк, 2016); міжнародній науково-практичній конференції «Актуальні питання розвитку біології та екології» (Вінниця, 2016); IV науковій конференції «Фундаментальні та прикладні дослідження у сучасній науці» (Харків, 2016); II міжнародній науковій конференції «Природоохоронні території в минулому, сучасному й майбутньому світі» до 130-річчя створення

«Пам’ятки Пеняцької» – першої природоохоронної території у Європі (Броди, 2016).

Публікації. За матеріалами дисертації опубліковано 32 наукових праць, серед яких 10 статей, з них 9 у фахових виданнях з Переліку МОН України, у тому числі 5 – у виданнях, що входять до міжнародних наукометричних баз даних; 1 методичні рекомендації для студентів біологічних спеціальностей ВНЗ; 21 публікацій – матеріали і тези доповідей регіональних та міжнародних конференцій.

Структура та обсяг роботи. Дисертація складається зі вступу, 7 розділів, висновків, списку використаних джерел (266 найменувань, з них 154 – латиницею) та трьох додатків. Загальний обсяг дисертації становить 265 сторінок, з них основний зміст викладений на 149 сторінках, ілюстрований 14 рисунками, 18 таблицями та додатками (Додаток А. Конспект біоти ксилотрофних аскомікотів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів; Додаток Б. Еколого-біологічні особливості ксилотрофних аскомікотів; Додаток В. Розподіл ксилотрофних аскомікотів по територіях природно-заповідного фонду Українських Карпат), які займають 77 сторінок.

РОЗДІЛ 1
ІСТОРІЯ ТА СУЧАСНИЙ СТАН ДОСЛІДЖЕНЬ КСИЛОТРОФНИХ АСКОМІКОТІВ

Гриби є унікальною групою еукаріотичних гетеротрофних організмів, відмінних від інших представників біоти морфогенетичними характеристиками, особливостями метаболізму і життєвих функцій, високим адаптаційним потенціалом і різноманітністю життєвих форм. Завдяки цим ознакам вони заселяють різні середовища, займають різні екологічні ніші, часто недоступні для інших організмів (Антоняк та ін., 2013).

На сьогоднішній день описано понад 100-110 тис. грибів та грибоподібних організмів (Kirk et al., 2008; Дудка, Гелюта, Андріанова та ін., 2009 а) і щороку описують 1-1,7 тис. нових для науки видів (Hawksworth, 2001). Більшість із всіх описаних грибів є мікроскопічними, хоча кількість макроскопічних грибів також є значною. Незважаючи на успіхи у грибній класифікації та філогенії, царство грибів представляє таксономічно маловивчену групу організмів, оскільки вважається, що на сьогодні вивчено лише 5% грибного різноманіття (Abrego, 2014). За деякими гіпотетичними даними видова різноманітність грибів у світовому масштабі становить від 1,03 млн. до 1,5 млн. видів (Rossman, 1994; Hawksworth, 2001).

Деякі екологічні групи грибів вивчені значно краще у порівнянні з іншими. До таких малодосліджених груп належать сапротрофи (Abrego, 2014). Гриби-сапротрофи є одними з найважливіших компонентів гетеротрофного блоку лісових угруповань. Як відомо, лісова рослинність є системою багатоярусних біогеоценозів із багаторічним життєвим циклом. Циклічність розвитку добре простежується у пралісових екосистемах, які сформовані різними віковими групами дерев (Стойко, 2006). Щорічно певна частина фітомаси відмирає у вигляді деревного відпаду, струхлявілих частин дерев, всохлих і повалених вітроломами стовбурів тощо. Після відмирання дерева

стоять або лежать ще декілька років, поки їхня деревина повністю не розкладеться за участю організмів-деструкторів (Антоняк та ін., 2013).

Деструкція деревини і заходи захисту від неї вивчаються протягом багатьох років. За цей час було зібрано велику кількість інформації відносно причин і наслідків розкладання деревини. Серед іншого було встановлено, що однією з основних причин деструкції деревини в природі є ксилотрофні гриби (Schmidt, 2006).

1.1. Історія вивчення дереворуйнівних аскових грибів

Гриби, які здійснюють процес розкладання деревини, об'єднують у групу ксилотрофів (Schmidt, 2006). Це гриби-деструктори стовбурів живих та відмерлих деревних рослин, деревного відпаду, заготовлених лісоматеріалів, дерев'яних споруд і предметів. Із цієї групи, у свою чергу, можна виділити ксилосапротрофів (які розвиваються на відмерлих або заготовлених стовбурах дерев, інших дерев'яних рослинних рештках, будівлях тощо) і ксилотрофів-біотрофів, тобто паразитів, які, оселяючись на ослаблених деревах, руйнують деревину та погіршують опірність рослин до дії інших несприятливих чинників (Антоняк та ін., 2013). Функціональна специфіка ксилотрофів в лісових угрупованнях обумовлена їх здатністю синтезувати великий комплекс ензимів, які розщеплюють лігнін, целюлозу, геміцелюлозу, пектин, танін, і створювати в процесі метаболізму фізіологічно активні гуміноподібні речовини (Бондарцева, 2000; Антоняк та ін., 2013).

Мертва деревина має важливе значення для біорізноманіття у лісових екосистемах, оскільки вона становить багато оселищ для різних організмів. Із груп організмів, які є асоційовані з мертвою деревиною, гриби є одними з найбільш важливих і найпоширеніших колонізаторів. Ксилотрофні гриби знаходяться на провідних ролях в екології неморальних і бореальних лісів, так як вони є основними агентами розкладання деревини і колообігу поживних

речовин (Norden, Paltto, 2001). Особливо важливою є діяльність дереворуйнівних грибів у пралісах та інших природних лісах, які не використовує у своїй господарській діяльності людина.

Ксилотрофні гриби, як редуценти в лісових екосистемах, розщеплюючи складні за структурою карбовмісні сполуки, засвоюють недоступну для інших організмів енергію органічних речовин, що містяться в рештках деревних рослин, і трансформують її у форму, придатну для використання іншими компонентами біогеоценозів. Діючи як редуценти органічної речовини в лісових екосистемах, ця екологічна група грибів значною мірою визначає інтенсивність біологічного колообігу речовин і хімічних елементів та бере участь у формуванні трофічних ланцюгів, а також їхньому відновленні (Tuor et al., 1995). Розкладаючи деревину, ксилотрофні гриби вносять вагомий внесок у біологічні цикли карбону та азоту (Rajala et al., 2012). Здійснюючи деструкцію і трансформацію деревного субстрату, беруть також участь і у ґрунтоутворювальному процесі, оскільки забезпечують формування гумінових кислот, які збагачують родючість ґрунту, тим самим сприяючи живленню рослин (Антоняк та ін., 2013).

Все перераховане вище становить значний інтерес для вивчення видового складу біоти ксилотрофних грибів та їхніх екологічних особливостей. У природних умовах розкладання деревних решток у лісових екосистемах відбувається у декілька етапів, у зв’язку з чим у ньому беруть участь гриби, які належать до різних таксономічних груп. Насамперед, до таких грибів належать представники з відділів Ascomycota і Deuteromycota, а також види з відділів Basidiomycota і Zygomycota (Cannon, Hawksworth, 1995). Велика кількість ксилотрофних грибів є мікроміцетами з відділу Ascomycota (Bills, 1995).

Серед дереворуйнівних грибів особливе місце займають аскові (сумчасті) гриби, або аскомікоти (Ascomycota). Вони представляють відділ справжніх грибів, для яких діагностичною ознакою є сумки (аски) з аскоспорами. Загалом описано близько 65 тис. видів аскомікотів (Kirk et al., 2008). Серед аскових

грибів є симбіотрофи, фітопатогени, патогени тварин, мікофіли, невелика частина їстівних грибів, і значна кількість сапротрофів мертвої органіки (Rogers, 2011). Відділ представляє 3 підвідділи: Pezizomycotina, Saccharomycotina, Taphrinomycotina. Дереворуйнівні гриби належать до відділу Pezizomycotina (Kirk et al., 2008). Порівняно з іншими групами ксилотрофних грибів, аскомікоти вивчені значно меншою мірою. Їхні дослідження почали проводити лише в останні декілька десятків років.

Основними типами аскових грибів є піреноміцети (плодові тіла перитеції), дискоміцети (плодові тіла апотеції) та локулоаскоміцети (плодові тіла псевдотеції). Піреноміцети, дискоміцети та локулоаскоміцети – це життєві форми сумчастих грибів, що характеризується плодовими тілами, які представляють собою перитеції, апотеції та псевдотеції відповідно. Дуже малу групу сумчастих грибів становлять плектоміцети, або клейстоміцети, у яких плодовими тілами є клейстотеції (Леонтьєв, 2007, Webster, 2007). Для перелічених груп грибів характерний широкий еколого-трофічний спектр, у якому ксилотрофні форми є одними з найпоширеніших.

Загальна кількість видів грибів, виявлених на деревних рослинах, зараз становить більш, ніж 5-6 тис., і це число постійно змінюється в міру застосування нових способів і методів їх вивчення. Мікобіота деревних рослин земної кулі вивчена нерівномірно. В країнах Європи, Північної Америки гриби на деревних рослинах вивчені набагато краще, в порівнянні з країнами південної півкулі. Саме тому неможливо однозначно відповісти на питання, яка кількість грибів приурочена до деревних рослин (Исиков, 2004). Вважають, що з 5-6 тис. видів вищих грибів, які трапляються на території Європи, майже 900 видів належать до дереворуйнівних (Брендлі, Довганич, 2003).

Видове різноманіття ксилотрофних грибів пов’язано щонайменше із двома причинами. По-перше, не всі відомі видові назви грибів зареєстровані, а також немає всеосяжних реєстрів, куди б були внесені всі коректні назви грибів та їхніх назв-синонімів. Хоча в наш час є декілька баз даних мікобіоти, проте їх повна

досконалість потребує внесення багатьох редагувань і доопрацювань. По-друге, таксономічні та екологічні дослідження рідко збігаються, і дані про субстратні уподобання грибів не доступні в простій формі (Mueller, Bills, Foster, 2004).

Слід врахувати той факт, що гриби завжди присутні на рослинах, незалежно від їхнього географічного походження. Експериментально доведено, наявність латентної стадії грибів в тканинах рослин. Так, при проведенні низки дослідів на ялині звичайній (*Piceae abies*), які відбувались шляхом відбору проб тканин з наступним посівом їх на штучне живильне середовище, вдалось виділити та ідентифікувати 12 сумчастих і незавершених грибів (Дорожкин, Федоров, 1987). Тому не слід забувати про те, що гриб довгий час існує в латентній або прихованій стадії свого розвитку. А плодові тіла або органи їх розмноження формуються лише тоді, коли виникає загроза існуванню гриба в латентній стадії. Таким чином, визначити мікологічне різноманіття на певній рослині є можливим лише тоді, коли будуть сформовані плодові тіла або органи розмноження, за якими відбувається ідентифікація грибів (Исиков, 2004).

Також проблемою оцінки біорізноманіття ксилотрофних грибів загалом є той факт, що деякі гриби здатні міняти свої стратегії живлення, тобто багато ендофітних і фітопатогенних грибів можуть переходити до сапротрофного живлення, і навпаки (Hyde et al., 2007).

Слід зазначити, що багато дереворуйнівних грибів здатні утворювати вторинну колонізацію нелігнінових субстратів, таких як мохи, протонеми і клітини водоростей. Також можлива колонізація ксилотрофними грибами трав’яних рослин. Це пояснюється тим, що у рослинах міститься Н-лігнін (гідрофільний лігнін), який імовірно походить від деревних попередників (Mirsa et al., 2014). Наприклад, за даними Л.Е. Петріні (Petrini, 1992), *Rosellinia subsimilis* дуже часто поширена на трав’яних стеблах і мертвих гілках дерев в альпійських регіонах Європи і Північної Америки.

Деякі оцінки видового різноманіття дереворуйнівних грибів були проведені П.Ф. Кенноном та Б. С. Саттоном (Mueller, Bills, Foster, 2004) у 2000

рр. на основі даних Д. Хавксворта (Hawkswort, Kalin-Arroyo, 1995) про видове різноманіття грибів у світовому масштабі. Мікологами було оцінено кількісне різноманіття грибів асоційованих із мертвою деревиною у 23,5 тис. видів, коли на той час у світовій біоті було описано 72 тис. видів грибів та грибоподібних організмів. Тобто 32% видів із всієї відомої мікобіоти представляли дереворуйнівні гриби. Проте інші дослідники припустили, що ця кількість значно більша. За цими даними, найчисленнішими є саме ксилотрофні сумчасті гриби (Ascomycota), які становлять 13 тис. у світовій біоті. Із цієї екологічної групи анаморфні гриби (Deuteromycota) представляють 10 тис. видів, а Basidiomycota і Zygomycota загалом 500 видів. Як саме здійснювалось вираховування кількості представників із кожного відділу до групи ксилотрофів, авторами не наводиться (Mueller, Bills, Foster, 2004).

Характерною особливістю багатьох грибів, які руйнують деревину, є значна залежність від деревного субстрату: окремі види ксилотрофів можуть розвиватися лише на деревних рослинах певного виду (Антоняк та ін., 2013). Тому завдяки співвідношенню кількості видів рослин із кількістю видів грибів, можна розробити кращі робочі гіпотези про загальне різноманіття цієї екологічної групи грибів. Але такі оцінки слід використовувати з великою обережністю (Mueller, Bills, Foster, 2004).

За оцінкою Д. Гіббета (2007), дереворуйнівні гриби із відділів Ascomycota і Basidiomycota, які асоційовані з мертвою деревиною, разом налічують 30 тис. видів. Більшість із цієї кількості видів приурочена до певних біомів (80-85%), інші 20-15% є космополітами (Mirsa et al., 2014). Для того, щоб визнати такі види, необхідно їх виявити у трьох «контрольних точках»: циркумбореальна точка (найбільша флористична область у світі за площею, що включає більшу частину Канади, Аляски, Європи, Кавказу і Росії), пантропічна (всі великі континенти, такі як Африка, Америка) та у Новій Зеландії (Takhtajan, 1986; Mirsa et al., 2014).

Найпоширеніші із ксилотрофних аскових грибів є види з порядків Helotiales (Leotiomycetes), Pezizales (Pezizomycetes), Diaporthales і Xylariales (Sordariomycetes) (Mirsa et al., 2014).

Враховуючи вищеперелічені приклади, на сьогоднішній день неможливо точно відповісти на питання: «Яка кількість дереворуйнівних грибів у світовій мікобіоті?», не говорячи вже про кількість представників з якогось окремого відділу. Дотепер немає відповідних даних та спеціальних наукових досліджень, щоб знати кількість ксилотрофних грибів у світовій біоті, оскільки всі дані про цю екологічну групу грибів залишаються недостатніми, неповними і мають локальний характер. Незважаючи на те, що дослідження проводяться в різних лісових екосистемах, зведені дані про них усе ще відсутні.

1.2. Стан досліджень ксилотрофних аскових грибів у Сколівських Бескидах

Карпати є одним з найбільших центрів біорізноманіття в Україні. Цей регіон здавна привертає увагу дослідників з України та інших країн світу. Загалом він досить непогано досліджений біологами, проте різні об’єкти живої природи вивчені у Карпатах різною мірою. У порівнянні з рослинами та тваринами, гриби Карпат вивчені найменше. Показово, що навіть у «Літописах природи» деяких об’єктів природно-заповідного фонду цього регіону відомості про гриби взагалі відсутні. До таких територій належить і національний природний парк «Сколівські Бескиди».

НПП «Сколівські Бескиди» розташований у межах Дрогобицького, Сколівського й Турківського районів (басейни річки Стрий та її притоки Опір) Львівської області на площі 35684 га. Рослинність парку – типова для регіону Бескидів, де переважають корінні чисті й мішані букові та ялицеві ліси. Найбільші площі в парку займають хвойні породи (55,6%). Серед них переважають смерека звичайна та ялиця біла, угруповання яких займають,

відповідно, 72,6 та 26,3% від площі всіх хвойних деревостанів («Літопис природи …», 2012).

До другої половини XIX ст. мікобіота території заходу України не вивчалась. Слід зазначити, що на той час не було цілеспрямованих мікологічних досліджень якихось конкретних екологічних і систематичних груп грибів та грибоподібних організмів. Увага дослідників була розпорошена на всіх систематичних групах, у тому числі й на об'єктах лісової фітопатології.

Перші дослідження мікобіоти Галичини у 1867 р. здійснив З. Босніарскі, але його роботи з невідомих причин не були опубліковані. Описані З. Босніарським гриби та грибоподібні організми були опрацьовані у 80-90 рр. XIX ст. Й. Крупою, який досліджував Галичину, у тому числі околиці Львова, Буковину, Стрийські Карпати (включаючи околиці м. Сколе та загалом Сколівський район), Підтатри і Татри. В результаті було опубліковано низку публікацій на мікологічну тематику, проте в них були лише флористичні списки видів зазначених вище територій. У першій своїй праці Й. Крупа наводить 33 види грибів, у другій – 54 (Krupa, 1886, 1888, 1889). У цьому списку мікобіоти до ксилотрофних аскових грибів на території Сколівських Бескидів відноситься анаморфний гриб із порядку Phyllachorales (*Polystigma fulvum*, Phyllachoraceae), що належить до Sordariomycetes incertae sedis (Krupa, 1888, 1889), *Nectria cinnabarina* (Nectriaceae) (Krupa, 1888, 1889), *Melanconis alni* (Melanconidaceae) (Krupa, 1888), а також представник порядку Diaporthales – *Mamianiella coryli* (Gnomoniaceae) (Krupa, 1888).

Наступні дослідження видового різноманіття мікобіоти цього регіону були здійснені мікологом Б. Намісловським, яким наводяться такі дереворуйнівні гриби, як: *Hysterobrevium smilacis*, що належить до родини Hysteriaceae, і *Tympanis alnea* (Tympanidaceae) (Namyslowski, 1909).

В роботі М. Раціборського «Mycotheca Polonica», опублікованої в «Kosmos» (Raciborski, 1910), вказується *Polystigma fulvum* (Phyllachoraceae), яка згадується й в роботах Й. Крупи (Krupa, 1888, 1889).

З. Хмілевський для регіону Сколівських Бескидів зазначає асковий ксилотроф із порядку Rhytismatales – *Tryblidiopsis pinastri*, який ним був визначений як *Tympanis pinastri* (Chmielewski, 1913).

Узагальнюючи всі попередні дослідження, зроблені польськими мікологами на заході України наприкінці XIX та на початку XX ст., Б. Намісловський у 1914 р. склав конспект мікобіоти, у якому в систематичному порядку навів 1793 видів грибів та грибоподібних організмів із зазначенням території, на якій було зібрано матеріал, а також субстрату (Namyslowski, 1914). Із цього списку новими для території Сколівських Бескидів ксилотрофними сумчастими грибами стали *Lophium mytilinum* (родина Mytilinidiaceae), з підкласу Xylariomycetidae наведено діатриповий вид *Diatrypella persicae* (родина Xylariaceae), а також *Monostichella salicis*, яка була ідентифікована як *Gloeosporium salici,* що належить до Helotiales incertae sedis (Namyslowski, 1914).

У 1920-х рр. на території Сколівських Бескидів дослідження мікобіоти проводив австрійський ботанік і міколог Ф. Петрак (Petrak, 1925). У праці, яка має назву «Beiträge zur Pilzflora Südost-Galiziens und der Zentralkarpathen», ним наведено гриби, що асоційовані з мертвою деревиною, а саме: *Sarcoscypha coccinea* (Sarcoscyphaceae), *Microdiplodia coryli* (Botryosphaeriaceae), *Diplodia melaena* (Botryosphaeriaceae), *Diaporthe pustulata* (Diaporthaceae), а також *Massaria inquinans* (Massariaceae), яка в публікації подана як *Diplodia inquinans*.

Наступні дослідження мікобіоти заходу України проведені вже українськими дослідниками у другій половині XX ст. Це підтверджується виданням 2-го тому «Визначника грибів України» (том «Аскоміцети»), де наведена коротка характеристика та систематичний огляд аскових грибів, їхнє поширення на території УРСР, а також деякі відомості з їх екології (Зеров, 1969).

Вивчаючи діапортальні гриби (Diaporthales) на території УРСР, Л.В. Смик наводить одного представника цієї групи грибів для Сколівських Бескидів, а саме *Diaporthe trinucleata*, який був ідентифікований як *Diaporthopsis trinucleata* і

зазначався новим видом для території України (Смык, 1971). У публікації Т.Л. Горової «Макроміцети букових лісів Українських Карпат» (Горова, 1979) вміщено інформацію про три сумчастих гриби, асоційованих з мертвою деревиною, це: *Xylaria polymorpha*, *X. hypoxylon* (родина Xylariaceae) і *Bulgaria inquinans* (родина Bulgariaceae). Такі поширені дереворуйнівні аскові гриби як *Xylaria carpophila*, *X. hypoxylon*, *X. polymorpha*, *Hypoxylon fragiforme* та *Bulgaria inquinans* наведені І.О. Дудкою та Т.Л. Горовою в монографії «Биогеоценотический покров Бескид и его динамические тенденции» (Голубец, 1983).

Після виходу 2 тому «Визначника грибів України» протягом 1979-1981 рр. за участю відомих мікологів М.Ф. Сміцької, Л.В. Смик та Т.А. Мережко було проведено декілька експедицій в різні ботаніко-географічні регіони УССР. Дослідженнями було виявлено 399 видів піреноміцетів, в результаті чого було видано «Определитель пиреномицетов УССР» (Смицкая, 1986).

У флорах грибів України – «Оперкулятные дискомицеты» (Смицкая, 1980), «Сфериальные грибы» (Смык, 1980), «Диапортальные грибы» (Мережко, 1990), «Гипокреальные грибы» (Смицкая, 1991) конкретних даних щодо їх представників на території Сколівських Бескидів не наводиться. В перелічених роботах до кожного виду гриба вказується його поширення лише в певній природній зоні України чи в її частині.

У 1995 р. в рамках проекту «Дарвінська ініціатива», який зорієнтований на цілеспрямоване розгортання досліджень з інвентаризації мікобіоти в різних регіонах світу, створення всесвітніх банків даних, які б містили вже накопичену інформацію про видовий склад грибів, між ММІ (Міжнародний мікологічний інститут), що є всесвітньо відомим центром систематичної та прикладної мікології, та Інститутом ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України було підписано угоду про співробітництво, що передбачала обмін культурами і гербарними зразками грибів, участь в експедиціях для спільного збору мікологічного матеріалу, обмін інформацією і науковими публікаціями, стажування співробітників (Ситник, Дудка, 1995).

Під час виконання проекту для вивчення різноманіття грибів України здійснювались численні польові експедиції, у тому числі дослідженнями було охоплено й частину Сколівських Бескидів. Ідентифікаторами ксилотрофних аскомікотів були Д.В. Мінтер та Л.В. Смик. Так, за даними бази даних «Гриби України», ними для цього регіону було зазначено 6 дереворуйнівних грибів: *Scutellinia umbrorum* (Pyronemataceae), *Propolis farinosa* (Marthamycetaceae), *Annulohypoxylon multiforme* (=*Hypoxylon multiforme*), *Diatrypella favacea* (Diatrypaceae), *Diatrype stigma* (Diatrypaceae), *Diatrype disciformis* (Diatrypaceae) (Андріанова та ін., 2006).

Однак, незважаючи на окремі спорадичні фрагментарні дослідження, видове різноманіття грибів НПП «Сколівські Бескиди» залишалося недостатньо вивченим. Так, за даними «Проекту організації національного природного парку «Сколівські Бескиди», для цієї території вказано знахідки лише 18 видів грибів-макроміцетів, які наводить І.О. Дудка (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАНУ) («Проект організації …», 1999). У 2010 р. М.П. Придюк (Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАНУ) надав відомості про 53 види шапинкових грибів та 4 види гастероміцетів.

Слід зазначити те, що відомості про ксилотрофні гриби, у тому числі й аскомікотові, у «Літописі природи національного природного парку «Сколівські Бескиди» були відсутніми («Літопис природи …», 2012). І лише порівняно недавно спеціалістами кафедри мікології та фітоімунології Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна під керівництвом О.Ю. Акулова із залученням окремих львівських мікологів тут було розпочато цілеспрямоване дослідження дереворуйнівних аскових грибів (Акулов, 2011) і до «Літопису природи …» було подано відомості про понад 100 видів ксилотрофних сумчастих грибів.

РОЗДІЛ 2
МАТЕРІАЛ І МЕТОДИКА ДОСЛІДЖЕНЬ

Матеріалом дослідження слугувала колекція зразків аскомікотових ксилотрофів (відділ Ascomycota), зібраних впродовж 2011-2016 рр. у лісових екосистемах Сколівських Бескидів (рис. 2.1). Також до опрацювання був долучений гербарний матеріал, зібраний з цієї території у 2011 р. доцентом кафедри мікології та фітоімунології біологічного факультету Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна О.Ю. Акуловим. Всього за період дослідження зібрано та опрацьовано понад 1500 гербарних зразків.

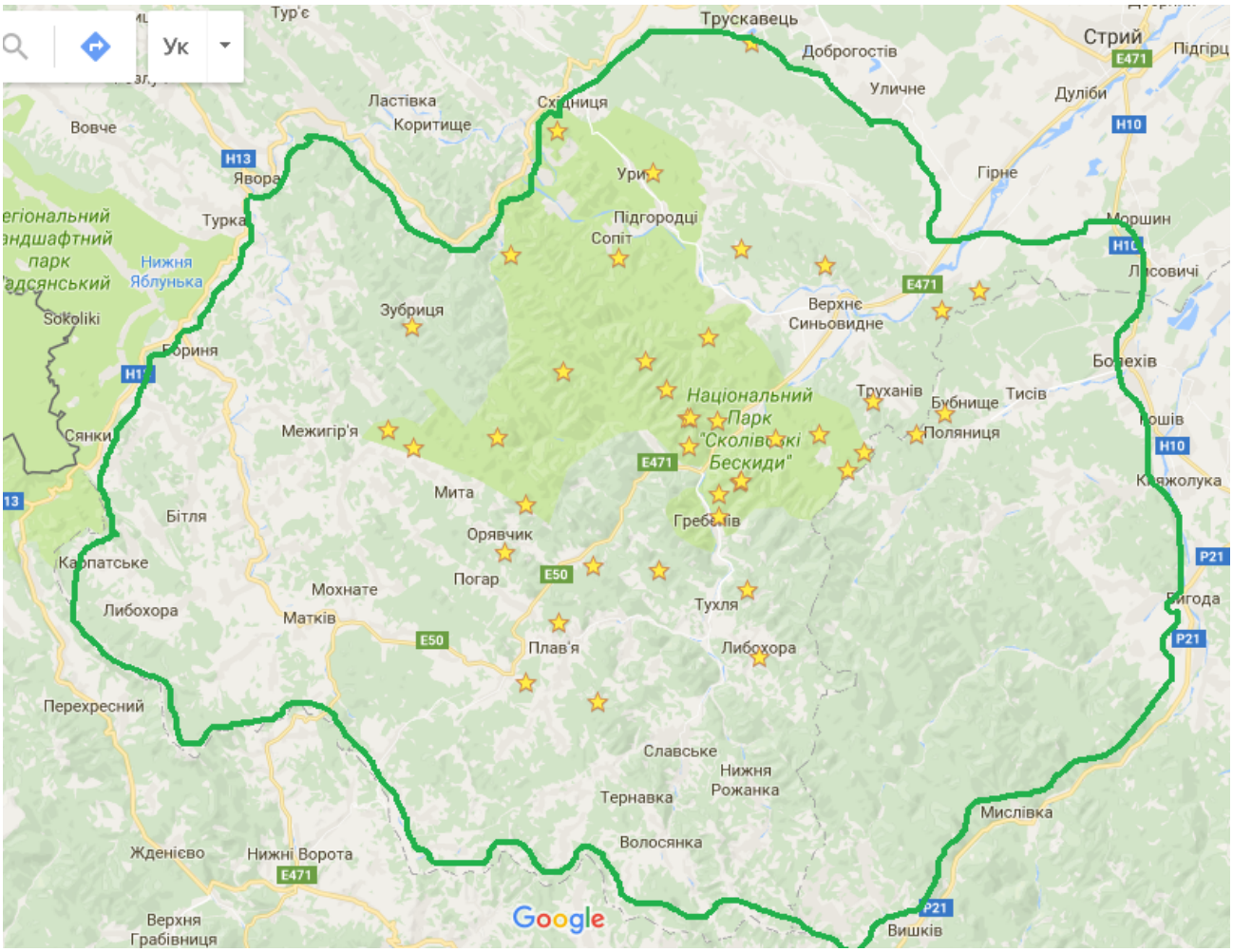

Рис. 2.1. Територіальні межі Сколівських Бескидів (зелена – межі регіону Сколівських Бескидів; зірочки – найчастіші місця збору гербарного матеріалу).

Дослідженнями були охоплені такі ділянки на території Сколівських Бескидів (в дужках наведено їх географічні координати):

1. ліси на берегах р. Кам'янка (від озера «Журавлине» до місця злиття з р. Опір), Сколівське лісництво, зона регульованої рекреації (49.025451, 23.574025);
2. ліси на схилі г. Стара Шебела, Завадківське лісництво (заповідна зона парку) (49.017539, 23.201845);
3. ліси на берегах р. Дубровка (49.033928, 23.480192) та на схилах г. Корчанка (49.035444, 23.456158) поблизу м. Сколе, Бутивлянське лісництво, зона регульованої рекреації та господарська зона;ліси на схилі г. Парашка, Крушельницьке лісництво (заповідна зона парку) (49.070260, 23.413657);
4. ліси на схилі г. Лопата вздовж течії р. Опір, Сколівське лісництво, господарська і заповідна зони парку (48.954732, 23.422187);
5. ліси вздовж р. Кам'янка, схили г. Ключ (49.004100, 23.599368);
6. ліси по маршруту м. Сколе – Труханів – Нижнє Синьовидне (49.015078, 23.614530);
7. ліси навколо смт. Славське (48.864463, 23.370300);
8. ліси поблизу с. Зубриця (Турківський р-н) (49.090313, 23.199567);
9. ліси неподалік с. Либохора (48.891177, 23.519057);
10. ліси вздовж р. Павлів до г. Зелемін (48.997461, 23.501280);
11. ліси по маршруту м. Сколе до г. Кремінь, заповідне урочище Кремінь (48.943691, 23.426061);
12. ліси по маршруту м. Сколе – г. Маркавце – г. Корчанка (49.035797, 23.453160);
13. ліси по маршруту м. Сколе – урочище Черляни (49.111885, 23.720616);
14. ліси неподалік с. Урич (49.183544, 23.420764);
15. ліси неподалік с. Підгородці (49.162724, 23.404897);
16. ліси по маршруту м. Сколе – водоспад Сопіт (49.132074, 23.389028);
17. ліси по маршруту м. Сколе – р. Чудилів (49.022702, 23.534351);
18. ліси по маршруту м. Сколе – г. Клива (49.028481, 23.177848);

19. ліси по маршруту м. Сколе – г. Оброслий Верх (49.053243, 23.433384);
20. ліси поблизу с. Коростів (49.018794, 23.453548);
21. ліси в поблизу водоспаду Гуркало (49.084783, 23.471328);
22. ліси в поблизу с. Майдан (Дрогобицький р-н) (49.133750, 23.290388);
23. мішаний ліс в урочищі Святослав (48.990080, 23.481698);
24. ліси поблизу с. Козова (48.946530, 23.365732);
25. ліси поблизу с. Плав'є (48.912186, 23.334995);
26. ліси неподалік с. Розгірче (49.100942, 23.686860);
27. ліси навколо с. Тухля (48.932445, 23.508319);
28. ліси навколо с. Гребенів (48.976569, 23.481178);
29. ліси в урочищі Тарасин, ліси в заказнику Зелемінь (48.997973, 23.501736);
30. ліси поблизу смт. Східниця (49.208721, 23.333387);
31. ліси поблизу м. Трускавець (49.261626, 23.511915);
32. ліси неподалік с. Тухолька (48.876152, 23.304754);
33. ліси неподалік с. Орявчик (48.954585, 23.285422);
34. ліси неподалік с. Тисовець (48.983828, 23.303913);
35. ліси в Поляницькому регіональному ландшафтному парку, Болехівський р-н, Івано-Франківська обл. (49.025708, 23.662431).

Збір зразків здійснювався маршрутно-експедиційним методом. В ході екскурсій фіксувалась інформація про місце знаходження зразка, субстрат, види екологічних ніш (біоморфна, трофічна, просторова, гігротопна, сапротрофна, топічна) і їх типи, а також інтенсивність розвитку плодових тіл на деревному субстраті. Оскільки головним фактором, що визначає наявність і зміну видів ксилотрофних грибів є деревний субстрат, то в процесі дослідження проводився детальний огляд пнів, сухостійних дерев, повалених стовбурів, гілок та інших деревних решток. До уваги брали лише мертву деревину.

Гербаризація матеріалу проводилась згідно із загальноприйнятими методами (Клюшник, 1957; Билай, 1992, Леонтьев, 2007; Шамрай, 2007; Baxter et al., 1999). Для збору зразків використовувались невеликі паперові пакети (Дудка, Вассер, 1987; Гелюта, 1989), ніж, секатор, кишенькова лупа

(збільшення х5), кишенькова лупа зі світлодіодним підсвічуванням (збільшення х30 та х60), лінійка, ручка, таблиця для визначення інтенсивності розвитку плодових тіл на деревному субстраті, наплічник. Плодові тіла обережно зрізали ножем разом з частиною мертвого деревного субстрату. Відомі і найбільш поширені види не збирались, але інформація про них заносилась у польовий щоденник. В польовому щоденнику занотовувались такі параметри: дата, місце знахідки, деревний субстрат, вид і тип екологічної ніші, інтенсивність розвитку плодових тіл на деревному субстраті.

Опрацьований гербарний матеріал зберігається в Гербарії біологічного факультету Львівського національного університету імені Івана Франка (LW), Фунґарії кафедри мікології та фітоімунології біологічного факультету Харківського національного університету ім. Н.В. Каразіна (CWU). Основна колекція ксилотрофних аскових грибів, зібрана у лісових екосистемах Сколівських Бескидів, за якою виконана дисертаційна робота, зберігається в Гербарії несудинних рослин Державного природознавчого музею НАН України у м. Львові (LWS).

Індентифікацію зібраного матеріалу проведено на базі кафедри ботаніки ЛНУ імені Івана Франка з використанням бінокулярної лупи МБІ-10 і світлового мікроскопа MICROmed XS-2610, на базі кафедри мікології та фітоімунології ХНУ ім. В.Н. Каразіна з використанням бінокулярної лупи (стереомікроскоп) MICROmed XS-6220 і світлового мікроскопа MICROmed XS-5520, а також на базі відділу музейних інформаційних систем Державного природознавчого музею НАН України у м. Львові з використанням бінокулярної лупи (стереомікроскопа) MICROmed XS-6220 і світлового мікроскопа MICROmed XS-3320.

Під час дослідження мікроскопічних структур застосовували стандартний набір реактивів (Билай, 1992; Мэгарран, 1992). Макроскопічну структуру ксилотрофних аскомікотів вивчали за допомогою бінокулярної лупи. Для вивчення мікроструктур виготовлялись тимчасові препарати, які досліджувались під мікроскопом при збільшенні від х8 до х40. Для виготовлення препаратів як основне середовище використовувався 4% розчин КОН (Билай, 1992; Mueller et al., 2004). При виготовленні тимчасових

препаратів для виявлення певних морфологічних структур в асках (сумках) та аскоспорах використовували такі барвники: реактиви Люголя та Мельцера, а також аніліновий синій (Леонтьєв, Акулов, 2007).

Для фотографування зовнішнього вигляду плодових тіл, а також мікроскопічних структур (для телеоморф – аски та аскоспори, аскоспори, для анаморф – конідієносці та конідії), на виготовлених тимчасових препаратах використовували фотоапарат Cannon PowerShot A3350 IS.

Вимірювання розмірів асків та аскоспор в мікрометрах (мікронах, мкм або μm) проводили за допомогою програми Image J.

Індентифікацію зразків проведено з використанням серій вітчизняних (Мельник, Попушой, 1992; Морочковський та ін., 1969; Зеров, 1971; Шварцман, 1976; Смицкая, 1980; Мережко, 1980; Куллман, 1982; Смицкая, 1986; Васягина, Бызова, Тартенова, 1987; Васильева, 1987; Мережко, 1990; Смицкая, 1991; Васильева, 1998; Мельник, 2000; Прохоров, 2004) та іноземних визначників (Dennis, 1968; Ellis, 1988; Ellis, 1971; Ellis, 1976; Ellis, 1997; Hansen, Knudsen, 2000; Wehmeyer, 1973; Lu, Hyde, 2000; Declercq, 2010; Barr, 1978; Munk, 1957 a, b; Samuels, 2007; Raitviir, 2004; Kiffer, Morelet, 2000; Seifert, 2011; Wu, Zhuang, 2005; Barr, 1990 a; Barr, 1990 b; Declercq, 2011; Zhang et al., 2012; Sivanesan, 1984; Stoykov, 2012; Fournier, 2014), сайтів присвячених ксилотрофним грибам, аскомікотам (ASCOfrance; Pyrenomycetes from Southwestern France; Home of the Xylariaceae; The Botryosphaeria Site), за окремими публікаціями та статтями (Райтвир, 1991; Акулов та ін., 2003; Клімова, Акулов, 2004; Климова, Акулов, 2005; Glawe, Rogers, 1984; Corlet, Krug, 1984; Spielman, 1985; Rappaz, 1987; Chacon, Medel, 1988; Petrini, 1992; Vasilyeva, Reblova, 2000; Stephenson, 2006; Hirooka et al., 2011; Rossman, Seifert, 2011; Hirooka et al., 2012), а також за допомогою атласів (Matsushima, 1975; Reynolds, 1981; Gulden et al., 1985; Hanling, 1990; Schmid, 1990, 1991; Pegler, 1997; Hanling, 1998; Barnett, Hunter, 1999; Breitenbach, Kranzlin, 2000; Prongue, 2004; Gutirrrez, 2005; Medardi, 2006; Cannon, Kirk, 2007; Eriksson, 2009; Xingliang et al., 2011) та спеціальних видань по аскових грибах (Акулов, 2012 a, 2012 b).

Для визначення сучасного систематичного статусу виявлених видів була використана база даних «Гриби України» (Андріанова та ін., 2006), інтерактивні

бази даних «Index Fungorum» та «MycoBank», а також окремі публікації за цією тематикою (Lumbsch, Huhndorf, 2007; Lumbsch, Huhndorf, 2010).

Ступінь флористичної новизни ідентифікованих видів визначено відповідно до «Визначника грибів України Т. 2. Аскоміцети» (Морочковський, 1969) та «Визначника грибів України Т. 3. Незавершені гриби» (Зеров, 1971), «Чеклісту грибів України» (Minter, Dudka, 1996), інтерактивної бази даних «Гриби України» (Андріанова та ін., 2006), а також окремих сучасних публікацій, що присвячені дослідженій темі (Дудка, 2009 a, b).

Скорочення прізвищ авторів таксонів у номенклатурних цитатах наведені згідно з П. Кірком та А. Анселлом (Kirk et al., 2001; Kirk et al., 2008). Видові назви деревних рослин узгоджені з довідником «Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist» (Mosyakin, 1999).

В роботі здійснено аналіз спеціалізації досліджуваної екологічної групи грибів за траплянням плодових тіл грибів на деревних субстратах різних розмірів за класифікацією В.П. Ісікова (Исиков, 2004): 1) гілки та гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку); 2) гілки з d=10-15 мм (пагони III порядку; 3) гілки з d=15-25 мм (пагони порядку II); 4) гілки з d ≥ 25 мм (пагони I порядку); 5) стовбури дерев; 6) пні.

Спеціалізацію ксилотрофних аскомікотів до стану мертвої деревини визначали за бальною шкалою П. Ренвалла (Renvall, 1995): I – деревина щільна, ціла, стовбур чи гілка суцільна; лезо ножа проникає в деревину лише на декілька мм; II – деревина ще досить щільна, кора, як правило, присутня, але прикріплена не міцно; проникнення леза ножа в деревину на 1–2 см; III – деревина досить м’яка, без кори, місцями починає опадати на невеликих ділянках, лезо ножа легко проникає в деревину; IV – деревина м’яка, повністю обсипається на великих ділянках, лезо ножа легко проникає в деревину.

Приуроченість дереворуйнівних сумчастих грибів до типу субстрату визначали за субстратним преферендумом грибів до виду деревного субстрату за такими критеріями: 1) види, у яких добре виражений субстратний преферендум – деревина певного роду рослин; 2) види, для яких можна виділити групи родів, які є субстратним преферендумом; 3) види, у яких відсутній субстратний преферендум (табл. 2.1) (Сафонов, 2003).

Таблиця 2.1

Класифікація типів субстратної спеціалізації ксилотрофних аскомікотів до деревного субстрату

Трофічний спектр	Спеціалізація		
	Наявність добре вираженого роду – субстратного преферендума	Наявність групи родів, які є субстратним преферендумом	Субстратний преферендум відсутній
Зрідка трапляються на деревині інших родів	Еустенотрофи	Стенотрофи	-
Нечисленні знахідки на деревині інших родів	Стенотрофи	Стенотрофи	-
Спектр широкий, є спеціалізація до голо- або покритонасінних	Спеціалізовані евритрофи 2 порядку	Слабкоспеціалізовані евритрофи 2 порядку	Евритрофи 2 порядку
Спектр вкрай широкий	Спеціалізовані евритрофи 1 порядку	Слабкоспеціалізовані евритрофи 2 порядку	Евритрофи 1 порядку

Порівняльний аналіз ксилотрофних аскомікотів лісових екосистем Сколівських Бескидів з іншими регіонами Українських Карпат здійснено на основі даних, які були отримані під час опрацювання гербарних зразків, що зберігаються у фунґарії кафедри мікології та фітоімунології Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна у 2013-15 рр., літературних джерел, а також на підставі опрацювання власних гербарних зборів ксилотрофних аскомікотів в лісових екосистемах Карпатського біосферного заповідника і Карпатського національного природного парку впродовж 2011-16 рр.

Побудову діаграм проведено за допомогою програми Microsoft Excel (Леонтьєв, 2007). Для аналізу дослідженої біоти були застосовані основні флористичні показники.

Так, значення міри вивченості Тюрінга розраховували за формулою:

$$C = 1 - \frac{f_1}{S} \cdot 100\,\%,$$

де f_i – кількість синглетів, S – кількість видів мікобіоти (Леонтьєв, 2007).

Індекс різноманіття Шеннона розраховували за формулою:

$$H` = -\sum p_i \ln p_i,$$

де p_i – відносний достаток i-го виду.

Як додаткові характеристики біоти, розрахували міри домінантності і вирівняності: індекси Сімпсона і Піелу (Леонтьєв, 2007).

Індекс домінантності Сімпсона розраховували за формулою:

$$D = \sum p_i^2,$$

де p_i – відносний достаток i-го виду.

Індекс Піелу розраховували за формулою:

$$E_H = \frac{H}{H_{\max}},$$

де H – фактичне значення індекса Шеннона, $H_{\max}$ – максимальне значення індекса Шеннона ($H_{\max}$=lgN), N – кількість видів у біоті.

Індекс різноманіття Чао-Шена розраховували за формулою:

$\hat{H}_{CS} = -\sum_{i=1}^{s} \frac{\hat{\pi}_i \log \hat{\pi}_i}{1-(1-\hat{\pi}_i)^N}$, де $\hat{\pi}_i$ – відносний достаток i-го виду з поправкою на ступінь вивченості біоти;

$\hat{\pi}_i = Cp_i$, де C – міра вивченості Тюрінга, а p_i – відносний достаток i-го вида:

$p_i = \frac{n_i}{N}$, де n_i – чисельність i-го вида, а N – сумарний достаток (Леонтьєв, 2007; Билай, 1992; Мэгарран, 1992; Сафонов, 2003).

РОЗДІЛ 3
РІЗНОМАНІТТЯ КСИЛОТРОФНОЇ АСКОМІКОБІОТИ

Одним із основних показників таксономічного різноманіття біоти, зокрема мікобіоти, є розподіл видів за окремими систематичними одиницями (класи, порядки, родини, роди), а також співвідношення між числом видів різних таксонів, кількісний склад провідних таксонів та інші процентні співвідношення. Таксономічний та флористичний аналізи створюють передумови проведення подальших екологічних досліджень.

3.1. Таксономічний склад аскомікобіоти

В результаті проведених досліджень, а також за літературними джерелами, для лісових екосистемах Сколівських Бескидів встановлено 275 таксонів ксилотрофних аскомікотів, з яких 265 у ранзі видів. За результатами власних досліджень ідентифіковано 252 таксонів (242 у ранзі видів), решта долучається за літературними даними, з яких 15 підтверджені нашими знахідками.

Виявлені види належать до 140 родів, 56 родин, 23 порядків, 9 підкласів, 6 класів (Dothideomycetes, Eurotiomycetes, Leotiomycetes, Orbiliomycetes Pezizomycetes, Sordariomycetes) та одного підвідділу (Pezizomycotina), а також до анаморфних грибів incertae sedis (які належать до груп порядків аскомікотів), що входять до відділу Ascomycota. Відомості про всі таксони узагальнені у систематичному конспекті біоти ксилотрофних аскомікотів лісових екосистем Сколівських Бескидів, який наводиться в Додатку А.

Аналіз таксономічної структури біоти ксилотрофних аскомікотів на рівні класів показав, що найчисленнішим є клас Sordariomycetes, представлений 150 видами. Наступними за чисельністю видів – класи Leotiomycetes та Dothideomycetes, які налічують по 45 видів. Класи Pezizomycetes і

Orbiliomycetes мають у своєму складі 14 та 7 видів відповідно. Найменше число видів, а саме два, у класі Eurotiomycetes. Анаморфні гриби incertae sedis представлені 12 видами (рис. 3.1).

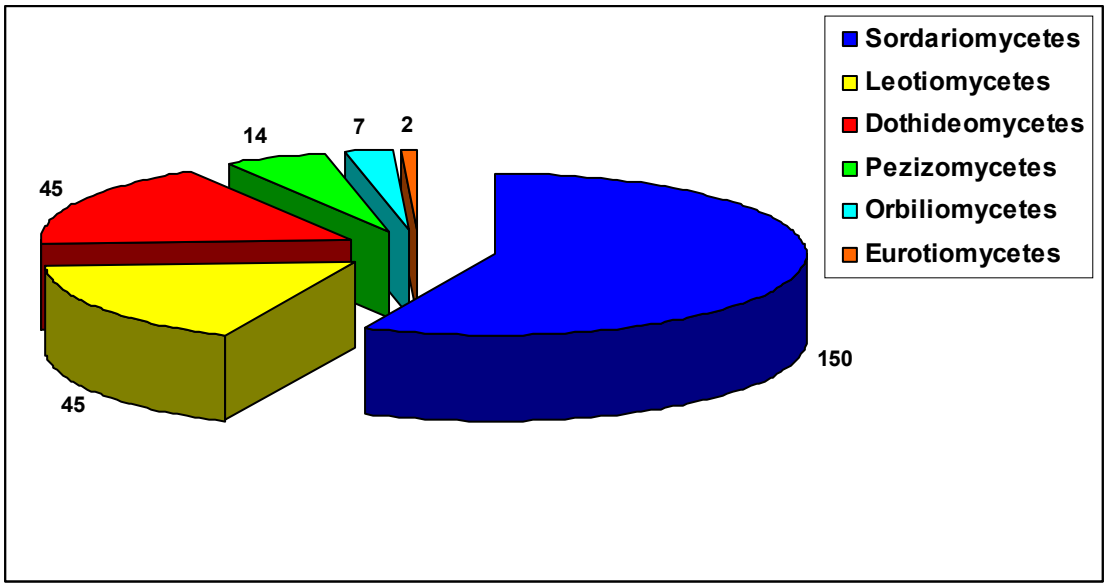

Рис. 3.1. Таксономічна структура ксилотрофних аскомікотів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів на рівні класів.

В досліджуваній біоті ксилотрофних аскомікотів лісових екосистем Сколівських Бескидів найчисленнішими за видовим складом є підкласи Sordariomycetidae та Xylariomycetidae, що нараховують 65 і 64 види відповідно. Меншим за кількістю видів є підклас Leotiomycetidae, який налічує у своєму складі 45 видів дереворуйнівних грибів. Підкласи Pleosporomycetidae і Hypocreomycetidae налічують 26 і 18 видів відповідно. Підкласи Dothideomycetidae, Pezizomycetidae, Orbiliomycetidae та Chaetothyriomycetidae налічують 15, 14, 7 та два види відповідно (рис. 3.2). Інші 19 представників сумчастих деструкторів мертвої деревини належать або до incertae sedis в ранзі класів, або incertae sedis в ранзі підвідділу Pezizomycotina.

Клас Sordariomycetes представлений найбільшою кількістю виявлених ксилотрофних аскових грибів (150 таксонів, з яких 149 у ранзі видів), що становить 54,5% (рис. 3.1) від усього таксономічного складу, і представлений трьома підкласами: Sordariomycetidae (65 таксонів), Xylariomycetidae (64 таксонів) та Hypocreomycetidae (18 таксонів).

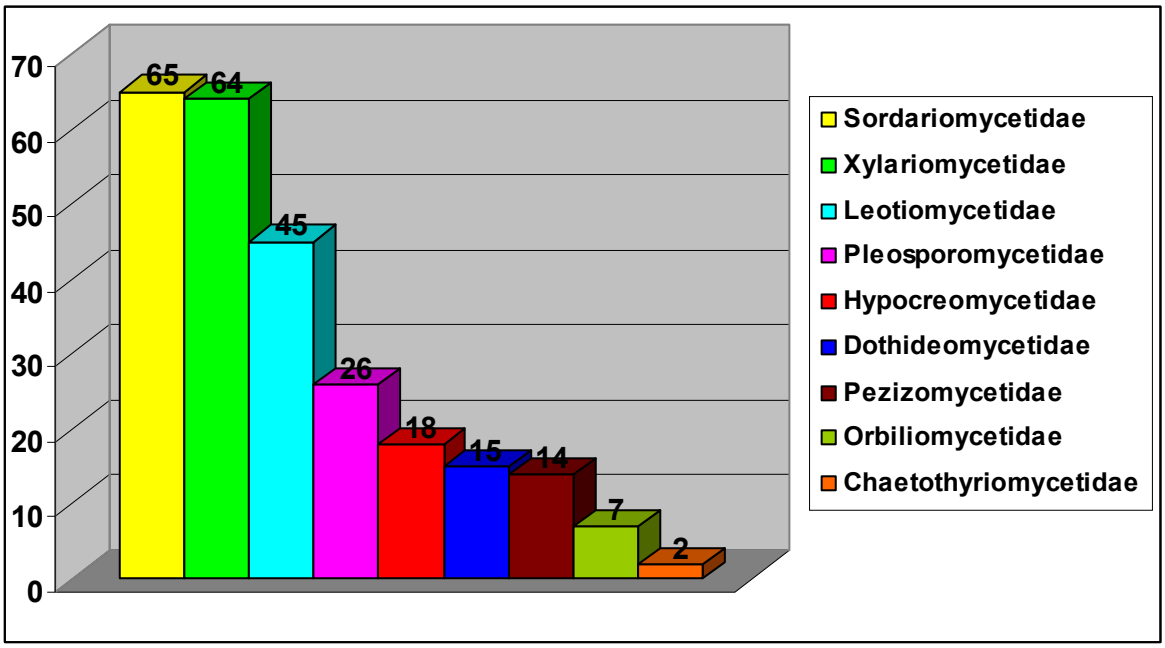

Рис. 3.2. Таксономічна структура ксилотрофних аскомікотів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів на рівні підкласів.

Найчисленніший підклас Sordariomycetidae нараховує у своєму складі 61 таксонів у ранзі видів, що належать до шести порядків, а саме – Boliniales, Coniochaetales, Diaporthales, Ophiostomatales, Phyllacorales та Sordariales.

Порядок Sordariales є найбільшим у підкласі Sordariomycetidae і налічує 28 видів (з яких 27 видів, один таксон), порядок Diaporthales – 26 таксонів (з яких 23 види, три таксони), найменш численними у цьому підкласі є порядки Ophiostomatales, Coniochaetales, Boliniales та Phyllacorales, з яких перші два

налічують 3 та 2 види відповідно, а наступні два порядки – лише по одному виду.

Порядок Sordariales представлений шістьма родинами: Chaetosphaeriaceae, Helminthosphaeriaceae, Lasiosphaeriaceae, Coronophoraceae, Chaetospharellaceae та Bertiaceae.

Родина Chaetosphaeriaceae представлена родами *Chaetosphaeria* (налічує 6 видів), *Melanochaeta* та *Menispora* – по одному виду. Родина Helminthosphaeriaceae має у своєму складі 3 роди: *Endophragmiella*, *Echinosphaeria* та *Diplococcium*, які налічують 4, 2 та один вид відповідно. Родина Lasiosphaeriaceae також представлена 3 родами: *Lasiosphaeria*, *Lasiosphaeris* та *Ruzenia.* Перший рід репрезентує 4 види, інші 2 – по одному виду, це: *Lasiosphaeris hirsuta* та *Ruzenia spermoides* відповідно.

Такі роди як *Coronophora* та *Nitschkia* належать до родини Coronophoraceae. Рід *Nitschkia* налічує 2 види, а *Coronophora* – всього один (*Coronophora angustata*). Наступною за чисельністю видів є родина Chaetospharellaceae, яку представляють два види з роду *Chaetosphaerella*. Два таксони виявлено із родини Bertiaceae, це: *Bertia moriformis*, а також її рідкісний різновид *Bertia moriformis* var. *latispora* f. *tetraspora*.

Наступним за чисельністю йде порядок Diaporthales, що нараховує 26 таксонів, які належать до 5 родин: Diaporthaceae, Gnomoniaceae, Melanconidaceae, Pseudovalsaceae та Valsaceae. Із родин Melanconidaceae та Valsaceae виявлено по 9 таксонів. Перша родина представлена 8 видами і одним таксоном (*Melogramma* sp.), що належать до 4 родів: рід *Melanconis* налічує 3 види, з яких *Melanconis alni* наводиться Й. Крупою (Krupa, 1888) і був підтверджений нашими зборами, рід *Melogramma* містить 3 види і один таксон, із роду *Melanconium* виявлено *M. juglandinum*, а з *Prosthecium – P. pyriforme* в стадії анаморфи *Stegonsporium pyriforme*.

Друга за чисельністю родина (Valsaceae) репрезентована 2 родами: *Valsa* (6 видів) та *Leucostoma* (2 види і один таксон). Із родини Diaporthaceae

ідентифіковано представників одного роду – *Diaporthe*, з якого у складі біоти відомо 6 таксонів, 5 з яких у ранзі виду. З цього роду у складі мікобіоти 4 таксони відомі лише за нашими знахідками (3 види і представник в ранзі таксона), один вид (*Diaporthe pustulata*) наводиться Ф. Петраком (Petrak, 1925) і підтверджений нашою знахідкою, а *Diaporthe trinucleata* наводиться Л. Смик (Мережко, Смик, 1971), який не підтверджений нами у лісових екосистемах Сколівських Бескидів.

Також з порядку сордаріальних (Sordariales) виявлено представників родин Pseudovalsaceae та Gnomoniaceae, з яких кожна представлена одним родом і налічують в собі два та один вид відповідно.

Порядок Ophiostomatales представлений однією родиною – Ophiostomataceae, яка має у своєму складі 2 роди – *Ophiostoma*, що має 2 види, і *Pesotum* – один вид (*Pesotum piceae*).

Рід *Coniochaeta* належить до родини Coniochaetaceae, порядку Coniochaetales і налічує у складі біоти ксилотрофних аскових грибів 2 види. А рід *Camarops* презентує родину Boliniaceae, порядок Boliniales, із якого відомо лише один вид (*C. tubulina*).

Із порядку Phyllachorales ідентифіковано *Polystigma fulvum*, що належить до родини Phyllachoraceae. Зазначений вид відомий на території Сколівських Бескидів лише за літературними даними. *P. fulvum* наводиться польськими мікологами – Й. Крупою (Krupa, 1888, 1889) та М. Раціборським (Raciborski, 1910).

Також в порядку Sordariales виявлено рід *Brachysporiella*, що належить до Sordariales incertae sedis і представлений 3 видами.

Другим за чисельністю є підклас Xylariomycetidae, у якому виявлено лише один порядок – Xylariales. В межах цього порядку зафіксовано 3 родини – Amphisphaeriaceae, Diatrypaceae та Xylariaceae. Родина Xylariaceae у складі біоти налічує 35 видів. Родина Diatrypaceae нараховує трохи меншу кількість

видів – 27. Родина Amphisphaeriaceae представлена лише одним видом та одним таксоном.

В результаті дослідження із родини Xylariaceae виявлено 9 родів, а саме: *Annulohypoxylon*, *Biscogniauxia*, *Daldinia*, *Hypoxylon*, *Kretzschmaria, Nemania*, *Lopadostoma*, *Rosellinia* та *Xylaria*. Родина Diatrypaceae у складі біоти дереворуйнівних сумчастих грибів налічує 7 родів: *Anthostoma*, *Diatrype*, *Diatrypella*, *Eutypa*, *Eutypella*, *Libertella* та *Quaternaria*. Родина Amphisphaeriaceae представлена 2 родами, а саме – родом *Amphisphaeria*, з якого виявлено лише один таксон (*A*. sp.), а також родом *Iodosphaeria*, який репрезентує *Iodosphaeria* sp. в стадії анаморфи *Ceratosporium gracile*.

Найчисленнішими родами із родини Xylariaceae є роди *Hypoxylon* та *Xylaria*, які представлені 8 видами кожен. Варто зазначити, що такий поширений вид як *Hypoxylon fragiforme* наводиться за власними знахідками, а також за знахідками І. Дудки та Т. Горової (Дудка, Горова, 1983). Цими ж мікологами наводиться інформація про такі звичайні види з роду *Xylaria, як*: *X. carpophila* та *X. hypoxylon* (Дудка, Горова, 1983), а також *X. polymorpha* (Горова, 1979; Дудка, Горова, 1983), які були підтверджені й нашими гербарними зборами. Рід *Rosselinia* представлений 5 видами. По 3 види налічується у родах: *Annulohypoxylon*, *Daldinia* та *Nemania*. *Annulohypoxylon multiforme* наводиться для дослідженої території за інтерактивною базою даних «Гриби України» (Андріанова та ін., 2006), який виявлений нами у стадії як анаморфи так і телеоморфи. В роді *Lopadostoma* та *Biscogniauxia* виявлено по два види.

При проведенні таксономічного аналізу родини Diatrypaceae встановлено, що найчисленнішими родами є роди *Eutypa* та *Diatrypella*, які представлені 9 та 6 видами відповідно. Із роду *Diatrypella* встановлено 4 види за власними знахідками, це: *D. decorata*, *D. quercina*, *D. melaena* та *D. pulvinata*. За даними інтерактивної бази даних «Гриби України» (Андріанова та ін., 2006), наводиться такий поширений вид, як *D. favacea*, що був підтверджений нашими знахідками. Польський міколог Б. Намісловські (Namyslowski, 1914) для

Сколівських Бескидів наводить ще й *Diatrypella persicae*, але нам не вдалось його підтвердити.

Трохи меншою кількістю видів представлені роди *Diatrype* та *Eutypella* – 3 та 4 видами відповідно. Із роду *Diatrype* за нашими даними наводиться *D. bullata*, а такі види як *D. disciformis* та *D. stigma* відомі за базою даних «Гриби України» (Андріанова та ін., 2006), які підтверджені і нашими матеріалами. Роди *Eutypella*, *Libertella* та *Quaternaria* налічують в собі 4, 2 та один вид відповідно.

Із класу Sordariomycetes найменш численним є підклас Hypocreomycetidae, що у складі біоти ксилотрофних аскомікотів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів налічує 18 таксонів з двох порядків – Hypocreales та Microascales, з яких 17 ідентифіковано до статусу виду.

Із порядку гіпокрейних виявлено дві родини, а саме Hypocreaceae, в якій встановлено 5 видів, та родину Nectriaceae, що налічує у своєму складі 11 видів. Родина Hypocreaceae представлена двома родами – *Hypocrea* та *Gliocladium*, перша родина налічує 4 види, друга – лише один вид, а родина Nectriaceae такими родами, як: *Cyanonectria*, *Gibberella*, *Nectria*, *Neonectria*, *Mariannaea*, *Pleonectria* та *Thyronectria*. Роди *Nectria* та *Neonectria* представлені 3 видами кожен. *Nectria cinnabarina* вперше наводиться для Сколівських Бескидів польським мікологом Й. Крупою (Krupa, 1888, 1889) та підтверджений і нашими знахідками. Такі роди, як *Cyanonectria*, *Gibberella*, *Mariannaea* та *Thyronectria* репрезентовані по одному виду кожен. *Thyronectria coryli* була нами ідентифікована як *Nectria coryli*. Лише рід *Pleonectria* містить таксон *Pleonecrtia* sp. в стадії анаморфи *Tubercularia* sp. Такий вид, як *Calcarisporium arbuscula,* належить до Hypocreales incertae sedis.

Із порядку Microascales виявлено всього лише одну родину – Halosphaeriaceae, яка представлена одним видом – *Cirrenalia lignicola*.

У складі біоти виявлених представників ксилотрофних аскомікотів до Sordariomycetes incertae sedis відноситься порядок Trichosphaeriales, який

представлений однією родиною Trichosphaeriaceae. Ця родина містить два роди – *Cryptadelphia* (*Cryptadelphia polyseptata* в стадії анаморфи *Brachysporium polyseptatum*) та *Fluviostroma* (*F. wrightii*).

Клас Dothideomycetes у складі біоти ксилотрофних аскомікотів лісових екосистем Сколівських Бескидів представлений 45 видами (з яких 44 у ранзі виду), що становлять 16% від загальної кількості виявлених видів грибів). У результаті дослідження у складі біоти парку клас Dothideomycetes представлений двома підкласами – Dothideomycetidae, що нараховує 15 видів, та Pleosporomycetidae – 30 видів. Із підкласу Dothideomycetidae виявлено 6 порядків: Capnodiales – представлений 2 родинами: Mycosphaerellaceae та Cladosporiaceae. Перша родина включає рід *Mycosphaerella* з одним видом в стадії анаморфи та рід *Helicomina*, який також представлений одним видом, а друга родина – 2 видами з роду *Cladosporium*, а також родом *Acroconidiella* з одним видом; другий порядок – Botryosphaeriales, із якого знайдено всього 4 види: два з роду *Diplodia* і по одному виду з родів *Botryosphaeria* та *Microdiplodia*, що належать до родини Botryosphaeriaceae. Із цієї родини такі види, як *Diplodia melaena* та *Microdiplodia coryli* наводяться Ф. Петраком (Petrak, 1925), інші представники відомі за нашими знахідками.

Наступним за чисельністю є порядок Mytilinidiales, який презентує родина Mytilinidiaceae. Ця родина представлена 3 видами, які належать до 3 родів (*Lophium*, *Mytilinidion*, *Taeniolella*), з яких *Lophium mytilinum* вперше наводиться для цієї території Б. Намісловським (Namyslowski, 1914) і який знайдений під час виконання наших досліджень. З порядку Hysteriales виявлено одного представника родини Hystereceae роду *Hysterographium* – *H. smilacis*, який відомий за знахідками Б. Намісловського (Namyslowski, 1909) і підтверджений нашими знахідками. Порядки Dothideales та Patellariales налічують в собі також по одному виду, це – *Saccothecium sepincola* (Saccotheciaceae) та *Patellaria atrata* (Patellariaceae).

При проведенні таксономічного аналізу встановлено, що в складі мікобіоти із класу Dothideomycetes найбільш численним є підклас Pleosporomycetidae, який представлений двома порядками і налічує 20 таксонів (19 з яких у ранзі видів): Pleosporales (18 таксонів, з яких 17 видів) та Tubeufiales (2 види). Перший порядок у складі біоти представлений родинами: Cucurbitariaceae з одним родом *Cucurbitaria* (налічує 3 види); Melanommataceae з родами *Melanomma* та *Pseudotrichia*, що налічують два і один види відповідно; Lophiostomataceae з родами *Lophiostoma* та *Lophiotrema*, що представлені 2 видами і одним таксоном відповідно; Pleomassariaceae з 2 родами: *Splanchnonema*, який містить 2 види, а також *Asteromassaria,* в якому лише один вид знайдений у стадії телеоморфи та анаморфи; Didymosphaeriaceae та Massarinaceae представлені 2 видами кожна, перша родина містить у складі біоти ксилотрофних грибів рід *Didymosphaeria* (2 види), друга – *Helminthosporium* та *Vaginatispora*, що налічують по одному виду; Massariaceae налічує один вид, що є представником роду *Massaria*. Також із порядку Pleosporales визначено одного представника, який належить до Pleosporales incertae sedis (анаморфні гриби), а саме *Periconia cambrensis*.

У результаті проведення таксономічного аналізу біоти із Pleosporomycetidae incertae sedis виявлено 6 представників, що належать до двох родів. Рід *Sporidesmium* представлений 4 видами, а рід *Hysterographium* – 2 видами.

Також дереворуйнівних грибів класу Dothideomycetes 5 видів відносяться до рангу Dothideomycetes incertae sedis. З цих представників два види належать до роду *Bactrodesmium*, і по одному виду до родів *Catinella* та *Septoidium*.

Клас Leotiomycetes у складі дослідженої мікобіоти представлений 45 таксонами (з яких 43 у ранзі видів), одним підкласом – Leotiomycetidae. Цей підклас репрезентований 2 порядками: Helotiales, у якому виявлено 42 види, та Rhysmatales – 3 види. Порядок Helotiales представлений 11 родинами, а саме: у складі родини Hetotiaceae 7 родів, які в загальній сумі мають 16 видів (роди

Ascocoryne, *Bisporella* та *Hymenoscyphus* налічують по 3 види кожен; роди *Chlorociboria*, *Pseudospiropes* та *Strossmayeria* – по 2 види; рід *Phaeohelotium* представлений одним видом (*P. vernum*).

Родину Dermataceae репрезентують 6 видів із 2 родів. Рід *Mollisia* представлений 5 видами (*M. cinerea*, *M. ligni*, *M. submelaena*, *M. ventosa* та *M. vulgaris*), а рід *Pezicula* – одним видом (*P. livida*).

Родини Hyaloscyphaceae та Lachnaceae містять в собі по п'ять видів ксилотрофних аскових грибів. Із родини Hyaloscyphaceae у складі мікобіоти відомо 4 роди. Рід *Calycellina* нараховує 2 види (*C. aspera* в стадії анаморфи *Chaetochalara aspera* та *C. guttulifera*), а роди *Dematioscypha*, *Pezizella* та *Polydesmia* – по одному виду кожен. Перший у списку рід представляє *D. dematiicola* в стадії анаморфи *Lauriomyces catenatus*, другий – *P. subtilissima* і третій – *Polydesmia pruinosa*.

Родину Lachnaceae представляють три види з роду *Capitotricha* (*C. rubi*, *C. fagiseda*, *C. bicolor*). Рід *Neobulgaria* репрезентує *N. pura*, рід *Lachnum* містить також лише один вид (*L. virgineum*).

Двома родами, а саме *Dendrostilbella* та *Tympanis,* представлена родина Tympanidaceae. Із роду *Dendrostilbella* встановлено *D. mycophila*, а з роду *Tympanis* – *Tympanis alnea*, який вперше наводився для даного регіону польським дослідником Б. Намісловським (Namyslowski, 1909) і підтверджений нашими зборами.

Інші родини у порядку Helotiales представлені лише по одному представнику кожна. Родина Bulgariaceae – *Bulgaria inquinans*, яка відома за знахідками Т. Горової (Горова, 1979), а також І. Дудки і Т. Горової (Дудка, Горова, 1983) і також підтверджена нашими знахідками; родина Helicogoniaceae – *Eleutheromyces subulatus*; родина Godroniaceae – *Godronia cassandrae*; родина Marthamycetaceae – *Propolis farinosa*, що наводиться за інтерактивною базою даних «Гриби України», а також підтверджений нашими знахідками; із родини

Phacidiaceae вдалось визначити таксони лише до рангу роду, це – *Phacidium* sp.; родина Rutstroemiaceae репрезентована *Rutstroemia firma*.

Також з порядку Helotiales виявлено два таксони (з них один в ранзі виду), які представляють два роди, що належать до Helotiales incertae sedis. *Monostichella salicis* наводиться за даними З. Хмілевські (Chmielewski, 1913), що була ідентифікована польським мікологом, як *Gloeosporium salicis*. Інший таксон – *Tapesia* sp., нами ідентифіковано до рангу роду.

Порядок Rhysmatales представлений двома родинами: *Ascodiachaenaceae* та Rhytismataceae. Перша родина у складі біоти ксилотрофних аскомікотів Сколівських Бескидів налічує лише одного представника – *Ascodichaena rugosa*. Із родини Rhytismataceae відомо *Tryblidiopsis pinastri* за знахідками З. Хмілевські, який ним був визначений, як *Tympanis pinastri* (Chmielewski, 1913).

Клас Leotiomycetes представлений родом *Sarea*, який належить до Leotiomycetes incertae sedis. Цей рід презентує *S. resinae*.

У результаті дослідження у складі біоти ксилотрофних аскомікотів лісових екосистем Сколівських Бескидів клас Pezizomycetes представлений одним підкласом – Pezizomycetidae, а також одним порядком – Pezizales. Клас Pezizomycetes налічує 13 таксонів (з них 11 у ранзі видів), які належать до 4 родин – Pezizaceae, Pyrenemataceae, Sarcoscyphaceae та Sarcosomataceae.

Родина Pezizaceae представлена родом *Peziza,* у якому 4 види (*P. apiculata*, *P. echinospora*, *P. micropus*, *P. varia*), а також наводиться таксон *Peziza* sp., який не вдалось визначити до рангу виду.

Родина Pyrenemataceae представлена родами *Scutellinia* та *Humaria*, у яких налічується 5 та один вид відповідно. Із роду *Scutellinia* нами виявлено такі види: *S. barlae*, *S. crinita*, *S. nigrohirtula*, *S. scutellata*, за інтерактивною базою даних «Гриби України» для досліджуваної території відомо *S. umbrorum*. Рід *Humaria* представляє *H. hemisphaerica*.

Родина Sarcosomataceae налічує два таксони, це представники роду *Urnula* (*U. craterium* та *U.* sp.). Один вид (*Sarcoscypha coccinea*) відомий із родини Sarcoscyphaceae.

Таблиця 3.1

Провідні родини ксилотрофних аскомікотів у складі дослідженої мікобіоти Сколівських Бескидів

№ з/п	Родина	Кількість видів / таксонів	Частка видів дослідженої мікобіоти, %
1	Xylariaceae	35	13
2	Diatrypaceae	27	10
3	Helotiaceae	16	6
4	Nectriaceae	11	4
5	Melanconidaceae	9	3,2
6	Valsaceae	9	3,2
7	Chaetosphaeriaceae	8	2,8
8	Orbiliaceae	7	2,6
9	Helminthosphaeriaceae	7	2,6
10	Dermateaceae	6	2,2
11	Hyaloscyphaceae	6	2,2
12	Lasiosphaeriaceae	6	2,2
13	Diaporthaceae	5	1,8
14	Hypocreaceae	5	1,8
15	Lachnaceae	5	1,8
16	Pezizaceae	5	1,8
17	Pyronemataceae	5	1,8
Разом		**172**	**63**
Інші родини		**103**	**37**

Клас Orbiliomycetes у складі біоти Сколівських Бескидів представлений одним підкласом – Orbiliomycetidae, у якому виявлено лише один порядок Orbiliales. Цей порядок представлений родиною Orbiliaceae, у якій налічуються два роди. Із роду *Orbilia* ідентифіковано 5 таксонів до рангу виду (*O. aurantiorubra*, *O. coccinella*, *O. faginea*, *O. leucostigma*, *O. xanthostigma*), а також один таксон лише до рангу роду (*O.* sp.), а рід *Hyalorbilia* представлений одним видом – *H. inflatula*.

Таксономічний аналіз класу Eurotiomycetes встановив, що серед усіх класів ксилотрофних аскомікотів, цей клас є найменш численним. Він представлений лише двома видами, що становить 1% від загальної кількості видів мікобіоти дереворуйнівних грибів Сколівських Бескидів. Підклас Chaetothyriomycetidae представляє порядок Chaetothyriales, із якого відомо родину Herpotrichiellaceae, до якої належить лише один вид – *Capronia pilosella*. Із Chaetothyriomycetidae incertae sedis ідентифіковано *Glyphium elatum*.

Провідними за кількістю видів у дослідженій мікобіоті є 17 родин (репрезентовані кількістю видів більше середньої, що становить для регіону 4, 7 видів) (табл. 3.1). Це такі родини, як: Xylariaceae (35 видів), Diatrypaceae (27), Helotiaceae (16), Nectriaceae (11), Melanconidaceae та Valsaceae (по 9 видів кожна), Chaetosphaeriaceae (8), Orbiliaceae та Helminthosphaeriaceae (по 7 видів кожна). У таких родинах, як Dermateaceae, Hyaloscyphaceae та Lasiosphaeriaceae зафіксовано по 6 видів у кожній, і лише родини Diaporthaceae, Hypocreaceae, Lachnaceae, Pezizaceae та Pyronemataceae налічують по 5 видів кожна. Інші 39 родин у складі виявленої біоти є менш численними і нараховують менше 5 видів кожна.

Зі 140 родів у складі біоти ксилотрофних аскомікотів виявлених нами на мертвій деревині у лісових екосистемах Сколівських Бескидів, провідними є 32, які налічують три і більше видів. Це такі роди: *Annulohypoxylon*, *Ascocoryne*, *Bisporella*, *Brachysporiella*, *Capitotricha*, *Chaetosphaeria*, *Cucurbitaria*, *Daldinia*, *Diaporthe*, *Diatrype*, *Diatrypella*, *Endophragmiella*, *Eutypa*, *Eutypella*,

Hymenoscyphus, *Hypocrea*, *Hypoxylon*, *Lasiosphaeria*, *Leucostoma*, *Melanconis*, *Melogramma*, *Mollisia*, *Nectria*, *Nemania*, *Neonectria*, *Orbilia*, *Peziza*, *Rosellinia*, *Scutellinia*, *Sporidesmium*, *Valsa*, *Xylaria*. Разом ці провідні роди нараховують 139 видів. Інші 108 родів, які нараховують загалом 136 видів, становлять 49% дослідженої мікобіоти (табл. 3.2).

Таблиця 3.2

Провідні роди у складі аскомікобіоти Сколівських Бескидів

№	Назва роду	Кількість видів	Частка видів дослідженої мікобіоти, %
1	*Eutypa*	9	3,3
2	*Hypoxylon*	8	3,0
3	*Xylaria*	8	3,0
4	*Chaetosphaeria*	6	2,2
5	*Diatrypella*	6	2,2
6	*Orbilia*	6	2,2
7	*Valsa*	6	2,2
8	*Diaporthe*	5	1,8
9	*Mollisia*	5	1,8
10	*Peziza*	5	1,8
11	*Rosellinia*	5	1,8
12	*Endophragmiella*	4	1,5
13	*Eutypella*	4	1,5
14	*Hypocrea*	4	1,5
15	*Lasiosphaeria*	4	1,5
16	*Melogramma*	4	1,5
17	*Scutellinia*	4	1,5
18	*Sporidesmium*	4	1,5

19	*Annulohypoxylon*	3	1,1
20	*Ascocoryne*	3	1,1
21	*Bisporella*	3	1,1
22	*Brachysporiella*	3	1,1
23	*Capitotricha*	3	1,1
24	*Cucurbitaria*	3	1,1
25	*Daldinia*	3	1,1
26	*Diatrype*	3	1,1
27	*Hymenoscyphus*	3	1,1
28	*Leucostoma*	3	1,1
29	*Melanconis*	3	1,1
30	*Nectria*	3	1,1
31	*Nemania*	3	1,1
32	*Neonectria*	3	1,1
Разом		**139**	**51**
Інші роди		**136**	**49**

3.2. Розподіл аскомікобіоти за етапами розвитку

У багатьох видів аскових грибів, у тому числі й ксилотрофних, спостерігаються два етапи розвитку – телеоморфа та анаморфа, пов’язані з їх розмноженням: статевим і нестатевим (вегетативним). Майже всі гриби проходять стадію анаморфи, яка лише у певного числа видів завершується утворенням телеоморфи. Умови, за яких формується телеоморфа, поки що невідомі. Висловлюються різні припущення про те, що сумчаста (статева) стадія формується внаслідок несприятливих погодних умов або різких змін режиму живлення гриба. В науковій літературі відсутні вичерпні дані про зв’язки анаморфи з телеоморфою, для багатьох аскомікотів поки не

встановлене повне коло живильних рослин, і ця проблема постійно породжує багато теоретичних та практичних питань (Ісіков, 1997).

Із визначених 265 видів, 197 видів знайдені у стадії телеоморфи, тобто на стадії статевого розмноження, а 52 у стадії анаморфи – стадії безстатевого розмноження. З усіх визначених видів лише 16 видів знайдено в обох стадіях (рис. 3.3), це такі види: *Asteromassaria macrospora* + стадія анаморфи *Scolicosporium macrosporium*, *Hypocrea rufa* + стадія анаморфи *Trichoderma viride*, *Hypocrea schweinitzii* + стадія анаморфи *Trichoderma citrinoviride*, *Ascocoryne sarcoides* + анаморфа *Coryne sarcoides*, *Chlorociboria aeruginascens* + анаморфа *Dothiorina tulasnei*, *Nectria cinnabarina* + стадія анаморфи *Tubercularia vulgaris*, *Nectria nigrescens* + стадія анаморфи, *Diaporthe eres* + анаморфна стадія *Phomopsis oblonga*, *Pseudovalsa lanciformis* + стадія анаморфи *Coryneum lanciforme*, *Chaetosphaeria pulviscula* + стадія анаморфи *Menispora caesia*, *Lasiosphaeria punctata* + стадія анаморфи *Endophragmiella biseptata*, *Eutypella quaternata* + анаморфна стадія *Libertella faginea*, *Annulohypoxylon multiforme* + анаморфна стадія, *Hypoxylon fragiforme* + анаморфна стадія, *Lopadostoma polynesium* + анаморфна стадія, *Xylaria polymorpha* + анаморфна стадія.

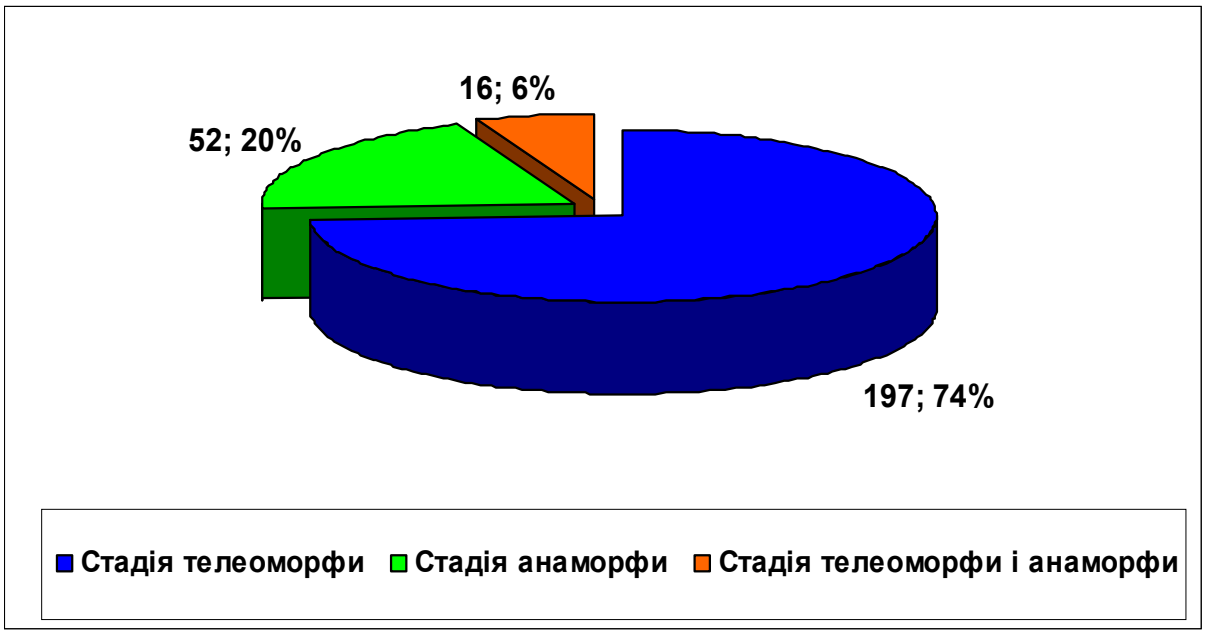

Рис. 3.3. Розподіл видів ксилотрофних аскомікотів Сколівських Бескидів за стадіями розмноження плодових тіл грибів, у %.

З 52 видів грибів у стадії анаморфи, лише 37 видів є такими, які належать до незавершених грибів, тобто до таких у яких не виявлено телеоморф за науковими даними. У інших 15 видів ксилотрофних аскомікотів, які були нами ідентифіковані в стадії анаморфи, відомі їхні телеоморфи (голоморфи). Нижче наводиться аналіз та розподіл досліджуваної групи грибів, для яких невідомі стадії статевого розмноження, тобто стадії анаморфи.

Із 38 видів лише 13 видів належать Pezizomycotina incertae sedis, це види: *Acrodictys septosporioides*, *Actinocladium rhodosporum, Bactrodesmiella masonii*, *Bispora antennata*, *B. betulina*, *Cacumisporium capitulatum*, *Camposporium pellucidum*, *Cryptocoryneum condensatum*, *Excipularia fusispora*, *Lylea tetracoila*, *Mariannaea elegans*, *Nematogonum ferrugineum* та *Phragmotrichum rivoclarinum*.

Ще три види, які належать до анаморфних, визначені до таксономічного статусу класу incertae sedis. Це *Bactrodesmium biformatum*, *B. longisporum* та *Septoidium cinerescens*, що належать до класу Dothideomycetes. Серед ідентифікованих анаморфних аскомікотів зареєстровано чотири види, які належать до рангу підкласу Pleosporomycetidae. Всі вони представники роду *Sporidesmium*: *S. folliculatum*, *S. fusiforme*, *S. pedunculatum* та *S. trigonellum*.

Три види які належать до групи incertae sedis, визначені до таксономічного статусу порядку. Це *Brachysporiella dennisii*, *B. gayana* та *B. setosa*, що належать до порядку Sordariales incertae sedis. Із порядку Sordariales, родини Helminthosphaeriaceae ідентифіковано родину *Endophragmiella*, яка налічує чотири види: *E. cesatii*, *E. ellisii*, *E. fagicola*, *E. oblonga*.

Із порядку Helotiales нами наводиться чотири анаморфних ксилотрофних грибів, які представляють три родини. Це *Pseudospiropes obclavatus* та *P.*

simplex (Helotiaceae), *Eleutheromyces subulatus* (Helicogoniaceae), а також *Dendrostilbella mycophila* із родини Tympanidaceae.

При проведенні аналізу розподілу ксилотрофних аскомікотів на мертвій деревині за стадіями розвитку грибів, виявлено три анаморфних гриби із Hypocreales та Hypocreales incertae sedis. Порядок Hypocreales репрезентують *Gliocladium album* із родини Hypocreaceae, а також *Mariannaea elegans* із Nectriaceae. *Calcarisporium arbuscula* належить до Hypocreales incertae sedis.

Три види анаморфних грибів зареєстровано із класу Dothideomycetes, два з яких належать до Dothideomycetidae, інший – Pleosporomycetidae. Із підкласу Dothideomycetidae, порядку Capnodiales, родини Cladosporiaceae – *Cladosporium colocasiae* та *C. nigrellum*. А *Helicoma fumosum* (= *Troposporella fumosa*) представляє родину Tubeufiaceae, порядок Tubeufiales підкласу Pleosporomycetidae.

До переліку грибів, які знайдені у стадії анаморфи, проте для них відомі телеоморфні стадії, належать 15 видів: *Strossmayeria atriseda* в стадії анаморфи *Pseudospiropes nodosus*, *Calycellina aspera* в стадії анаморфи *Chaetochalara aspera*, *Dematioscypha dematiicola* в стадії анаморфи *Lauriomyces catenatus*, *Neonectria galligena* в стадії анаморфи *Cylindrocarpon heteronema*, *Pleonecrtia* sp. в стадії анаморфи *Tubercularia* sp., *Diaporthe* sp. в стадії анаморфи *Phomopsis juniperivora*, *Prosthecium pyriforme* в стадії анаморфи *Stegonsporium pyriforme*, *Valsa ambiens* в стадії анаморфи *Cytospora ambiens*, *Valsa populina* в стадії анаморфи *Cytospora populina*, *Chaetosphaeria* sp. в стадії анаморфи *Gonytrichum macrocladum*, *Melanochaeta aotearoae* в стадії анаморфи *Sporoschisma mirabile*, *Chaetosphaerella fusca* в стадії анаморфи *Oedemium didymium*, *Iodosphaeria* sp. в стадії анаморфи *Ceratosporium gracile*, *Cryptadelphia polyseptata* в стадії анаморфи *Brachysporium polyseptatum*, *Cryptadelphia* sp. в стадії анаморфи *Brachysporium*.

Таким чином, кількість грибів, які розвиваються виключно в стадії телеоморфи, становить 74%, анаморфи – 20% (для 5,5% з яких анаморфна стадія розмноження не виявлена у природі), голоморф налічується 6%.

3.3. Розподіл аскомікобіоти за морфотипами плодових тіл

Оскільки аскоми сумчастих грибів представлені перитеціями, апотеціями, клейстотеціями та псевдотеціями, тому ксилотрофні аскомікотові традиційно ділять на такі групи грибів, як піреноміцети, дискоміцети, клейстоміцети (плектоміцети) та локулоаскоміцети (асколокулярні гриби) відповідно (рис. 3.4) (Carlie, 2001; Гарибова, 2005; Калинець-Мамчур, 2011). Перші три групи формують справжні плодові тіла, які формуються за аскогіменіальним типом онтогенезу аскомів, а остання – за асколокулярним типом (Deacon, 2006). Аскоми, які утворюють справжні плодові тіла відрізняються за ступенем відкритості плодових тіл. Так, для піреноміцетів, у яких плодове тіло перитецій, характерні напіввідкриті плодові тіла, для дискоміцетів, які характеризуються апотеціями – відкриті, для клейстоміцетів наявні клейстотеції, тобто закриті аскоми (Alexopoulos, 1996; Мюллер, 1995).

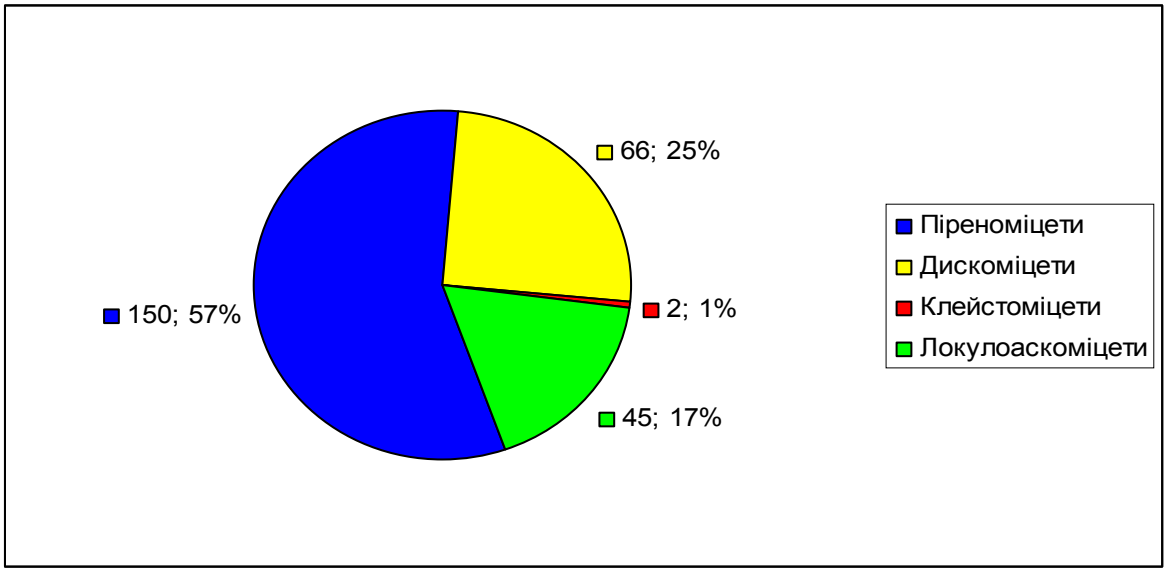

Рис. 3.4. Кількісний розподіл видів ксилотрофних аскомікотів Сколівських Бескидів за морфологічними типами плодових тіл.

У аскових грибів, які мають несправжні плодові тіла, тобто локулоаскоміцети, або як їх ще називають асколокулярні гриби, також наявна різноманітність плодових тіл. Вони можуть утворювати «імітації» справжніх плодових тіл, тому їхні плодові тіла класифікуються на псевдоперитецій, псевдоапотецій та псевдоклейстотецій. Ознака, яка їх відрізняє від справжніх плодових тіл, це сумки (аски), що знаходяться в локулах, а також бітунікатні (двошарові) сумки (Ingold, Hudson, 1993).

Для класу Sordariomycetes характерні такі плодові тіла як перитеції, тобто він відповідає групі грибів – піреноміцети (Samuels, 2001). Ксилотрофні піреноміцети у складі виявленої нами мікобіоти у лісових екосистемах Сколівських Бескидів налічують 150 видів, що становить 57% від усієї кількості видів у складі біоти (рис. 3.4) і представлені трьома підкласами: Xylariomycetidae (67 видів), Sordariomycetidae (65 видів) та Hypocreomycetidae (18 видів).

Екологічний аналіз показав, що усі виявлені ксилотрофні піреноміцети приурочені до 17 деревних субстратів, з яких найбільша кількість видів (90) припадає на *Fagus sylvatica*. Встановлено, що найбільша кількість видів ксилотрофних піреноміцетів приурочена до I стадії розкладання деревини (54 види). Ідентифіковані ксилотрофні піреноміцети у лісових екосистемах НПП «Сколівські Бескиди» представлені майже рівною кількістю лігнофільних деструкторів і кортикофільних сапротрофів. Аналіз приуроченості видів ксилотрофних піреноміцетів до розвитку по фракціях субстрату показав, що 75 видів із дослідженої біоти пов’язані зі стовбурами, дещо менше – 66 видів, виявлено на гілках мертвих дерев і лише 9 видів зафіксовано на пнях.

Дискоміцети у складі біоти представлені 66 видами, що становлять 25% від усієї кількості видів (рис. 3.4). Класи Leotiomycetes, Orbiliomycetes та Pezizimycetes характеризуються плодовими тілами апотеціями, тобто вони належать до групи грибів дискоміцетів. Перший і другий класи відповідають іноперкулятним дискоміцетам, а третій клас – оперкулятним (Зикова, 2014). Іноперкулятні дискоміцети, тобто такі, у яких аски (сумки) відкриваються за допомогою тріщини, становлять 52 види, а оперкулятні, у яких сумки

відкриваються за допомогою кришечки (Шуканов та ін., 2009), налічують 14 видів.

Дуже малу кількість сумчастих ксилотрофів становить група грибів порядків плектоміцети, або клейстоміцети, із закритими плодовими тілами – клейстотеції, яким відповідає клас Eurotiomycetes (Мюллер, 1995; Леонтьєв, 2007). Зазначена морфологічна група представлена найменшою кількістю ксилотрофних аскомікотів – всього лише двома видами (1%). Це *Glyphium elatum* ідентифікований на гілці з корою *Salix* sp. I стадії деструкції субстрату та *Capronia pilosella*, яка знайдена на оголеному стовбурі *Fagus sylavatica* III стадії розкладу деревини.

Морфологічній групі локулоаскоміцетів, або асколокулярних грибів, у яких несправжні плодові тіла, відповідає клас Dothideomycetes (Кутафьева, 2003), який у складі дослідженої біоти ксилотрофних аскомікотів представлений 45 видами (17%).

Ксилотрофні локулоаскоміцети лісових екосистем парку утворюють консортивну взаємодію з 17 видами деревних рослин-субстратів з 8 родин. Найбільшу кількість видів (14) виявлено на мертвій деревині *Fagus sylvatica*. еколого-біологічні особливості досліджених грибів характеризують їхню здатність до широкої субстратної приуроченості, що дозволяє вважати ксилотрофні локулоаскоміцети універсальними деструкторами мертвої деревини у лісових екосистемах Сколівських Бескидів.

3.4. Показники видового багатства та видової структури

Одним з основних методологічних підходів у дослідженні таксономічного складу біоти є прикладний аспект вивчення біологічного різноманіття грибів, який заснований на застосуванні математичних розрахунків для отримання їх найповнішої характеристики. Саме тому для вивчення різноманіття ксилотрофних аскомікотів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів нами застосовано флористичний аналіз. Це дало

можливість розширити межі характеристики мікобіоти, а також підвищити рівень аргументованості отриманих висновків. Проведення аналізу за допомогою обчислювальних методів дещо спрощує процедуру визначення стану мікобіоти, виявляє її індивідуальні особливості, дає можливість оцінити повноту проведеного дослідження і визначити перспективи його продовження.

Для визначення повноти збору біоти на дослідженій території використано коефіцієнт Тюрінга, який дає досить точні результати. Значення міри вивченості Тюрінга обчислено за формулою: $C = 1 - \frac{f_1}{S} \cdot 100\%$, де f_1 f – кількість синглетів, S – кількість видів мікобіоти (Леонтьєв, 2007). Дані про кількість синглетів дозволяють не тільки з'ясувати наскільки вивчена біота, але й шляхом елементарного обчислення орієнтовно визначити загальну кількість видів, що мешкають на цій території, у тому числі з урахуванням не виявлених у процесі дослідження. Так, обчислена міра вивченості Тюрінга для дослідженої біоти відповідає 77%, що дозволяє передбачати присутність у лісових екосистемах Сколівських Бескидів до 400 видів ксилотрофних аскомікотів.

Для опису видового багатства та рівня домінування, які характеризують два основні аспекти різноманіття – його багатство й складність, часто застосовують індекси Сімпсона та Бергера-Паркера. Проте існує можливість оцінити обидва ці параметри сукупно, за допомогою узагальнених мір різноманіття, які враховують як кількість видів, так і співвідношення між ними за чисельністю.

Найбільш відомим серед таких показників є індекс різноманіття Шеннона, який розраховано за формулою: $H' = -\sum p_i \ln p_i$, де p_i – відносний достаток i-го виду.

В результаті обчислення даних значення індексу Шеннона становить 3,8. Чим вища загальна кількість видів і чим вища частка тих із них, які представлені значною кількістю зразків, тим більшим є значення індексу Шеннона. Отримані дані свідчать про невисоке домінування при значному

видовому багатстві (тобто усі знайдені зразки належать до багатьох видів). Інакше кажучи видовий спектр видів відносно вирівняний, що вказує на сприятливі умови існування для більшості видів ксилотрофних аскомікотів на території Сколівських Бескидів.

Слід зауважити, що індекс Шеннона завжди дещо занижений, бо при його оцінці приймається, що біота досліджена на 100%, що не відповідає реаліям.

Для точнішої оцінки біологічного різноманіття використано індекс Чао-Шена, який розраховано за формулою: $H_{cs} = -\sum_{i=1}^{s} \frac{\hat{\pi}_i \log \hat{\pi}_i}{1-(1-\hat{\pi}_i)^N}$, де $\hat{\pi}_i$ – відносний достаток *i*-го виду з поправкою на ступінь вивченості біоти; $\hat{\pi}_i = Cp_i$, де C – міра вивченості Тюрінга, а p_i – відносний достаток *i*-го виду: $p_i = \frac{n_i}{N}$, де n_i – чисельність *i*-го виду, а *N* – сумарний достаток (Билай, 1992; Мэгарран, 1992; Сафонов, 2003; Леонтьєв, 2007).

В результаті математичного обрахування біологічного різноманіття, індекс Чао-Шена становить 3,04, що є точнішим показником, ніж індекс Шеннона, який становить 3,8. Це підкреслює той факт, що видовий склад дереворуйнівних сумчастих грибів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів на 100% не вивчений. На це також вказує міра вивченості Тюрінга. У цьому показникові замість відносного достатку (p_i) використано скорегований достаток π, що являє собою добуток трапляння на індекс Тюрінга.

Як додаткові характеристики різноманіття ксилотрофної мікобіоти, розраховано міри домінантності і вирівняності: індекси Пієлу і Сімпсона (табл. 3.3). Саме вирівняність, тобто рівномірність розподілу особин за видами, є основною мірою складності спектра як аспекту біологічного різноманіття. Найчастіше використовують міру вирівняності видового спектра, а саме індекс Пієлу, який розраховано за формулою: $E_H = \frac{H}{H_{\max}}$, де *H* – фактичне значення індексу Шеннона, $H_{\max}$ – максимальне значення індексу Шеннона ($H_{\max}$=lgN, де N – кількість видів у біоті).

Індекс Пієлу набуває значень від 0 (вирівняність відсутня, тобто всі знайдені зразки належать до одного виду) до 1 (вирівняність максимальна, тобто всі види представлені однаковою кількістю особин). Індекс Пієлу є модифікацією індексу Шеннона. Він вказує наскільки фактичне значення індексу Шеннона наближається до значення, максимального для даної кількості видів. У нашому дослідженні індекс Пієлу дорівнює 0,83, що також свідчить про низький рівень переважання видів домінантів над «видами-аутсайдерами». Це, у свою чергу, вказує на максимальну вирівняність чисельності особин видів дереворуйнівних аскових грибів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів.

Таблиця 3.3

Основні флористичні індекси аскомікобіоти Сколівських Бескидів

Індекси	Значення
Міра вивченості Тюрінга	C = 77%
Індекс різноманіття Шеннона	H' = 3,8
Індекс різноманіття Чао-Шена	$\hat{H}_{CS}$ = 3,04
Індекс вирівняності Пієлу	E = 0,83
Індекс домінантності Сімпсона	D = 0,18

Основною кількісною мірою домінування є індекс Сімпсона, що набуває значень від 0 до 1 (домінування абсолютне). Його обчислювали за формулою $D = \sum p_i^2$, де p_i – відносний достаток *i*-го виду. Невисокий рівень домінування свідчить про сприятливі умови на досліджуваній території для більшості видів грибів. Якщо домінування певних видів сягає значних величин, то це означає, що умови сприятливі лише для кількох основних видів, а інші перебувають у пригніченому стані. Таким чином, чим вищий рівень домінування, тим умови середовища цієї території менш сприятливі для більшості з досліджуваної екологічної групи видів.

У нашому дослідженні індекс Сімпсона становить 0,18, що свідчить про невисокий рівень домінування і сприятливі умови для більшості видів аскових грибів. Такий результат пояснюється значним різноманіттям екологічних ніш ксилотрофних аскомікотів на деревних рослинах-субстратах.

Розрахунки застосованих індексів показали, що досліджувана біота ксилотрофних аскомікотів характеризується високим різноманіттям, значною вирівняністю видового спектра і низьким рівнем домінування. Отримані дані щодо міри вивченості таксономічного складу цієї групи грибів свідчать про достатньо високу повноту зібраних матеріалів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів.

3.5. Нові та рідкісні для території України таксони ксилотрофних аскомікотів, виявлені у Сколівських Бескидах

У результаті проведених досліджень в лісових екосистемах Сколівських Бескидів у 2011-2016 рр. встановлено, що серед усіх виявлених видів ксилотрофних аскомікотів два види наводяться як нові для території України, а саме *Nectria dematiosa* (Schwein.) Berk. та *Lopadostoma polynesium* (Berk. & Curtis) F. Rappaz.

Новим для території України є дуже рідкісний різновид *Bertia moriformis* (Tode) De Not, а саме *Bertia moriformis* (Tode) De Not var. *latispora* Corlett & Krug *f. tetraspora*.

Для Карпатського регіону України вперше виявлено *Rosellinia subsimilis* Karsten & Starb. У Сколівських Бескидах знайдено також рідкісний на території України вид *Hypoxylon howeanum* Peck.

Правильність визначень підтверджено доцентом кафедри мікології та фітоімунології Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна О.Ю. Акуловим.

Nectria dematiosa (Schwein.) Berk.

(Nectriaceae, Hypocreales)

У 2011 р. було проведено критичну ревізію формального виду *Nectria cinnabarina* (Tode) Fr. анаморфа *Tubercularia vulgaris* Tode, *Nectriaceae*, Hypocreales). У результаті поєднання морфологічного аналізу великої кількості зразків, культуральних і молекулярно-генетичних досліджень доведено існування кількох самостійних видів. Із них у Європі трапляються *Nectria cinnabarina* s.s., *N. dematiosa* (Schwein.) Berk., *N. nigrescens* Cooke. Ці види різняться за кольором стром і перитеціїв, розмірами асків та аскоспор, розгалуженням конідієносців (Hirooka, Rossman, Chavezzi, 2011). Нами виявлені: *Nectria cinnabarina* s.s. – на гілках бука, *N. dematiosa* – на гілках явора та *N. nigrescen* – на гілках клена.

Синоніми: *Sphaeria dematiosa* Schweinitz, *Cucurbitaria dematiosa* (Schweinitz) Kuntze.

Строма оранжева або червона, у КОН виділяється темно-червоний пігмент, перитеції поверхневі, на стромі, поодинокі або пучками, до 20 перитеціїв на одній стромі. Строма майже куляста 260–380 мкм заввишки та 220–380 мкм діаметром (рис. 3.5).

Сумки унітунікатні, 8-спорові, 70–90 × 7,5–10 μ, булавоподібні, у кінці вузькобулавоподібні з непомітним кільцем на верхівці, аскоспори в сумці розміщуються дворядно. Спори безбарвні, веретеноподібні, з однією перегородкою, злегка зігнуті або прямі 13,5–18 × 2,5–5,5 μ.

Анаморфна стадія – *Tubercularia vulgaris* Tode (Hirooka, Rossman, Chavezzi, 2011).

Субстрат: гілки бука (*Fagus* L.), клена (*Acer* L.), бузини (*Sambucus* L.), шовковиці (*Morus* L.).

Поширення в Україні: наводиться як новий для території України, знайдений вперше на території НПП «Сколівські Бескиди».

Місце збору: Львівська обл., Сколівський р-н, НПП «Сколівські Бескиди», ліси на схилі г. Лопата, на гілках явора; 22.09.2011 leg. Я. Бублик, det.

Я. Бублик, підтвердив О. Акулов.

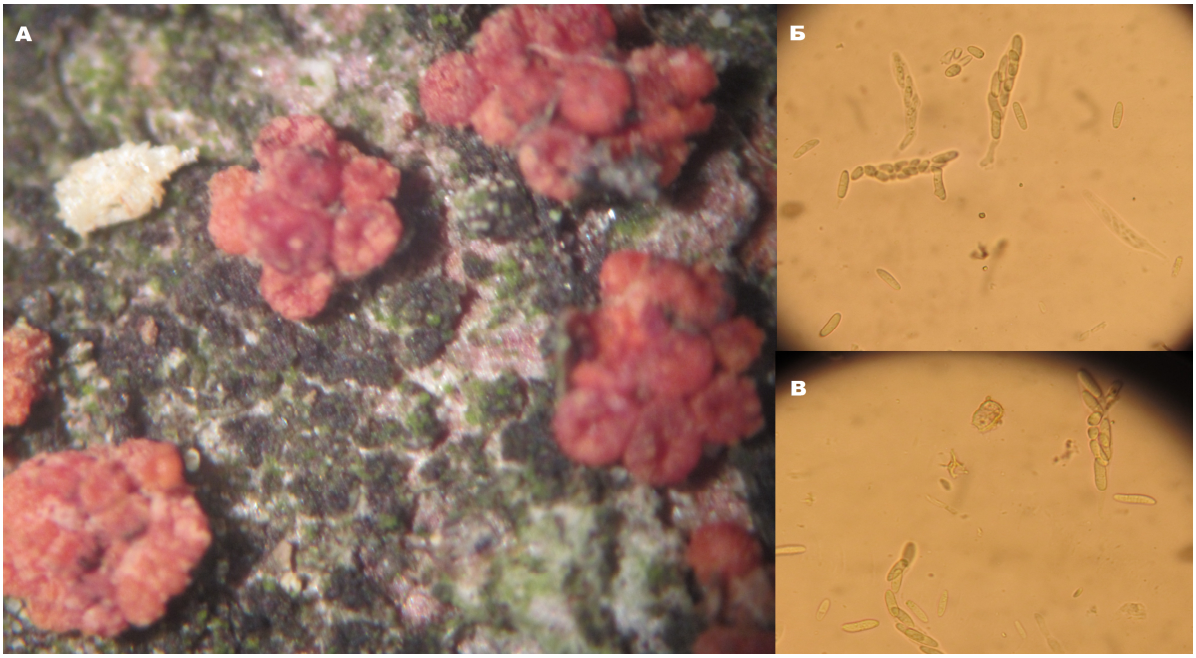

Рис. 3.5. *Nectria dematiosa*: А – загальний вигляд перитеціїв, Б і В – восьмиспорові сумки та спори.

Lopadostoma polynesium (Berk. & Curtis) F. Rappaz
(Xylariaceae, Xylariales)

Синонім: *Anthostoma polynesium* (Berk. & Curtis) Sacc.

Строма занурена в деревину, на поверхні строма є почорнілою, іноді блискучою, плоска або піднята трохи над субстратом. Діаметр строми 120–180 мм. Перитеції кулясті, пучками або окремо один від одного, розміром 0,2–0,3 мм (рис. 3.6) (Jaklitsch, Fournier, Rogers, Voglmayr, 2014).

Сумки циліндричні, спори розташовуються однорядно. Сумки 80–130 × 5–6 µ, спороносна частина 75-100 (120) µ, ніжка до 50 µ завдовжки. Аскоспори (7,2) 9,4 × 3–4,5 µ, симетричні або несиметричні, еліпсоїдні, іноді зі слабо загостреними кінцями, спори є злегка стислими з боків, від коричневого до оливково-коричневого забарвлення, є росткова пора, але дуже непомітна (Rappaz, 1995).

Анамофна стадія – *Libertella* Desm.

Цей вид був виявлений у США, Канаді, і поширений у західній Європі (ASCOfrance.fr., Home of the *Xylariaceae*, Pyrenenomycetes from southwestern France).

Субстрат: липа (*Tilia* L.), груша (*Pyrus* L.), ясен (*Fraxinus* L.)

Поширення в Україні: наводиться як новий для території України, знайдений вперше на території НПП «Сколівські Бескиди».

Місце збору: Львівська обл., Сколівський р-н, НПП «Сколівські Бескиди», на схилі г. Парашка, на гілці ясена; 21.09.2011 leg. Я. Бублик, det. Я. Бублик, підтвердив О. Акулов.

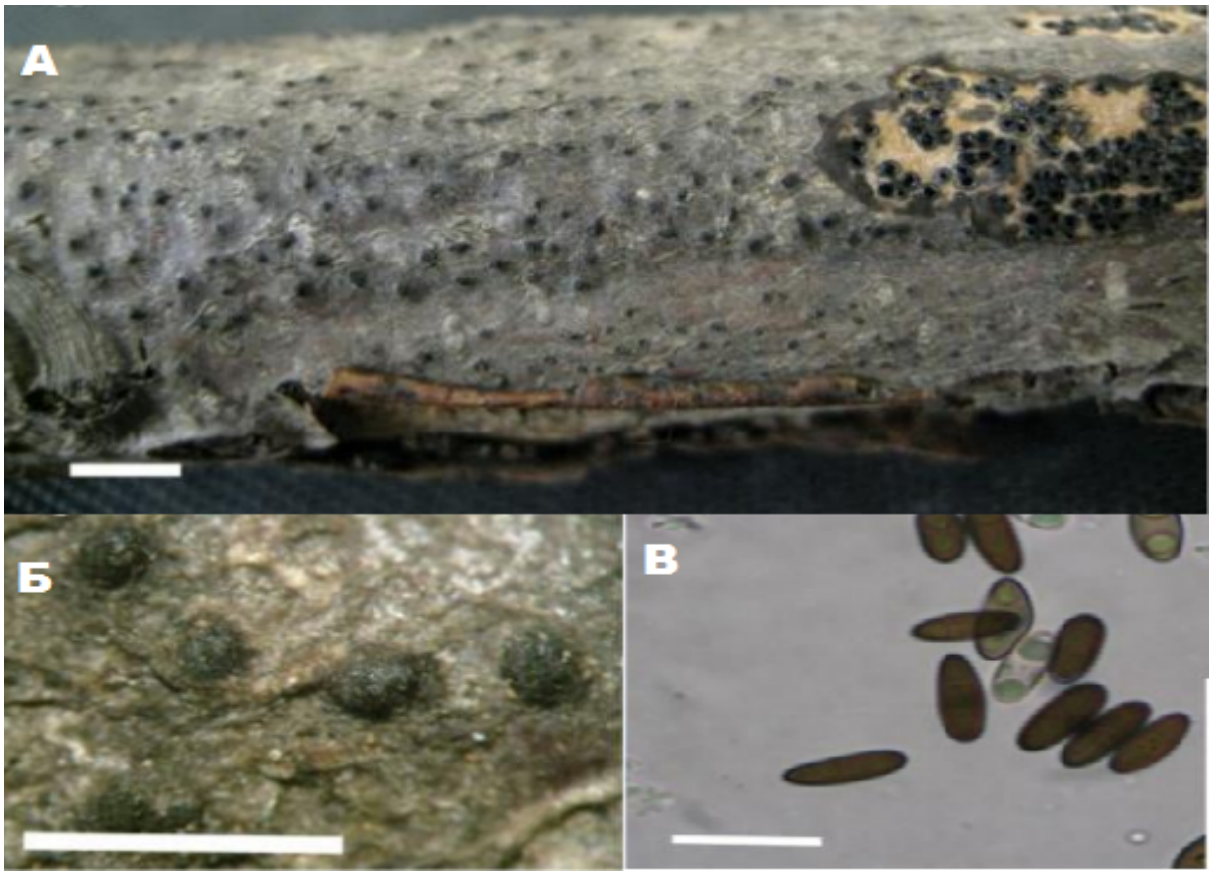

Рис. 3.6. *Lopadostoma polynesium*: А, Б – загальний вигляд стром на гілці ясена; В – темнозабарвлені спори під світловою мікроскопією.

Bertia moriformis (Tode) De Not. var. ***latispora*** Corlett & Krug. f. ***tetraspora***
(Bertiaceae, Coronophorales)

Синонім: *Bertia latispora* Corlett & Krug.

Строма сферична, чорна, іноді циліндрична, 750–1000 × 525–750 µ. Перитеції тісними групами, поверхневі, вільні, прості, чорні вертикально-видовжені, товстостінні, з дуже потовщеною основою, нерівно-вузлуватою поверхнею. Аски відходять пучком від основи перитеція, видовжено-булавоподібні, з довгою ніжкою, товстостінні, без парафіз. Спори великі, безбарвні, одноклітинні, пізніше з однією перегородкою, циліндрично-овальні або видовжено веретеновидні, трохи зігнуті. Сумки 4-спорові, (100) 120–150 × 15–25 µ. Спори 37–45 × 9 µ (рис. 3.7) (Corlet, Krug, 1984; Sivanesan, 1978).

Bertia moriformis var. *latispora* f. *tetraspora* – дуже рідкісна чотириспорова форма виду *Bertia moriformis* (Tode) De Not. Ця форма виду виявлена вперше на території України. Також даний таксон був зареєстрований на території НПП “Синевир”. (Гуков, 2013) На Земній кулі була виявлена лише в Північній Америці та Західній Європі (Corlet, Krug, 1984). M. Corlet і J.C. Krug вважають (Corlet, Krug, 1984), що *Bertia moriformis* (Tode) De Not. var. *latispora* Corlett & Krug. f. *tetraspora* є новим та окремим видом роду *Bertia* (Tode) De Not., а не є її різновидом та формою.

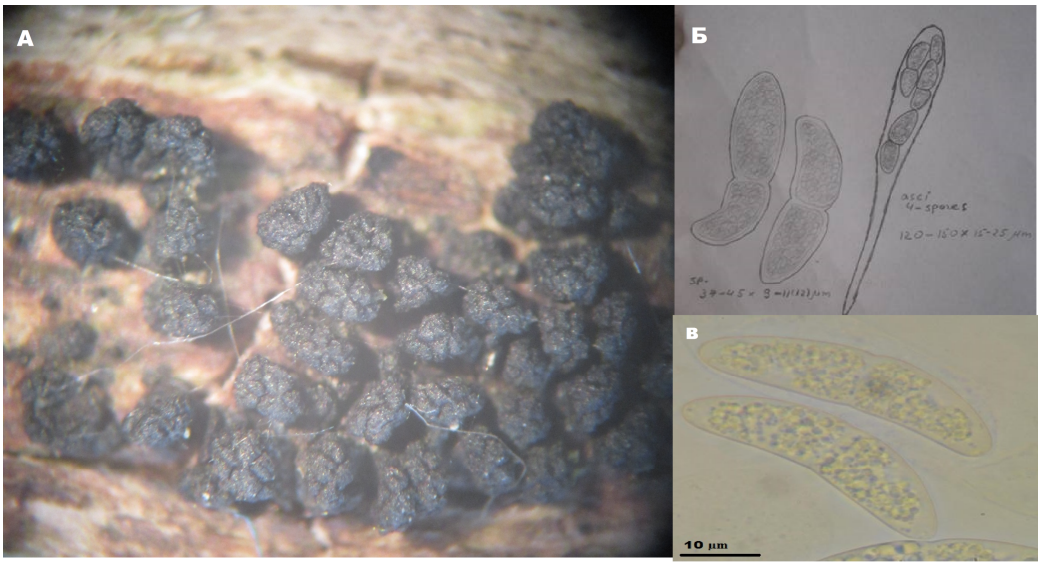

Рис. 3.7. *Bertia moriformis* var. *latispora* f. *tetraspora*: А – загальний вигляд перитеціїв; Б – рисунок чотириспорової сумки та спор; В – вигляд спор під світловим мікроскопом.

Субстрат: гілки бука (*Fagus* L.), *Picea abies* (L.) Karst.

Поширення в Україні: виявлена форма наводиться як нова для території України, знайдена уперше на території України в НПП «Сколівські Бескиди» та НПП «Синевир».

Місце збору: Львівська обл., Сколівський р-н, НПП «Сколівські Бескиди», ліси на схилі г. Парашка, на гілці бука; 21.09.2011 leg. Я. Бублик, det. Я. Бублик, підтвердив О. Акулов.

Rosellinia subsimilis Karsten & Starb

(*Xylariaceae*, Xylariales)

Строми субшароподібні, моноперитеціоїдні, розсіяні або зібрані в невеликі групи, іноді зливаються, темно-бурі або чорні, з виразною конічною верхівкою, 06-08 мм в діаметрі, розміщені на бурому субікулюмі. Остіолі папілярні, конічні, чорні (рис. 3.8) (Климова, Акулов, 2005).

Аски циліндричні, іноді здуті у верхній частині, спороносна частина 110-140 μ, 15-18 μ шириною, ніжка 60-70 μ довжиною. Апікальний апарат циліндричний або злегка урноподібний, амілоїдний, 7-9 μ висотою, 4,2-5,4 μ шириною (Petrini, Petrini, Francis, 1989).

Аскоспори 22-30 ×6,6-9 μ, світло-бурі до бурих, еліпсоїдно-нерівнобокі, з широко заокругленими кінцями, практично циліндричні при фронтальному перегляді, з прямою або злегка скошеною ростковою порою на всю довжину спори на менш випуклій стороні спори; з короткими трикутними придатками на кінцях 2-2,5 μ довжиною; оточені швидко зникаючою слизуватою шапочкою (Verlag, 1992).

Rosellinia subsimilis належить до складу *Rosellinia-mammaeformis*-комплексу. У 1989 р. було показано, що в межах формального виду *Rosellinia mammaeformis* (Pers. ex Fr.) Ces. et De Not., приховано ряд самостійних видів: *R.*

etrusca, *R. morthieri*, *R. nectrioides*, *R. subsimilis* і *R. abscondita*. Більш того, глибокий аналіз цього комплексу дозволив описати два нових для науки види – *R. britannica* і *R. helvetica*.

Рис. 3.8. *Rosellinia subsimilis*: А – загальний вигляд стром на деревині; Б, В – темнозабарвлені спори із проростковими щілинами.

Всі види *Rosellinia-mammaeformis*-комплексу мають значні морфологічні подібності і відрізняються, в першу чергу, розміром, формою і деякими деталями будови аскоспор (Petrini, Petrini, Francis, 1989).

У *Rosellinia subsimilis* анаморф в природі не виявлено (Petrini, 1993).

За даними Л. Петріні (Petrini, 1993), *Rosellinia subsimilis* дуже часто трапляються на трав'яних стеблах і гілках дерев в альпійських регіонах Європи й Північної Америки. Цей вид в Україні трапляється на *Fagus sylvatica* та *Fraxinus excelsior* (Климова, Акулов, 2005). Зазначений вид виявлений нами уперше для Українських Карпат.

Субстрат: трав'яні рослини, гілки та стовбури бука (*Fagus sylvatica*) та ясена (*Fraxinus excelsior*).

Поширення в Україні: Розтоцько-Опільські ліси, Правобережне Полісся.

Місце збору: Львівська обл., Сколівський р-н, НПП “Сколівські Бескиди”, ліси на схилі Стара Шебела, на корі граба; 19.09.2011 leg. Я. Бублик, det. Я. Бублик, підтвердив О. Акулов.

Hypoxylon howeanum Peck
(*Xylariaceae*, Xylariales)

Синонім: *Hypoxylon howeianum* Peck.

Для виду характерна наявність напівсферичних або сферичних стром, у середньому 2-11 мм діаметром (іноді до 20). Тканина строми є чорною, однак, на поверхні утворюються численні оранжево-червоні гранули, які надають їй іржавого, іржаво-цегляного забарвлення. Слід вказати, що в цього виду наявні білі гранули між перитецями, які можна побачити на поздовжньому зрізі через строму, а також наявна чорна блискуча стерильна тканина нижче перитецийного (рис. 3.9) шару (Ju, Rogers, 1996; Anderson, 2009).

Сумки 80-130 µ завдовжки і 4,5-6,3 µ завширшки, спороносна частина сумки 50-70 µ завдовжки, ніжка 30-77 µ завдовжки. Сумки мають добре виражене дискоїдне апікальне кільце, яке синіє у реактиві Мельцера, 0,4-0,8 µ заввишки й 1,2-2 µ завширшки. Аскоспори одноклітинні, еліпсоїдні, нерівнобокі, від коричневого до темно-коричневого забарвлення; спори зі звуженими заокругленими кінцями, 7-9,5 (10) × 3-4,5 µ, зі злегка сигмоподібною ростковою порою, яка відповідає довжині спори (Ju, Rogers, 1996; Anderson, 2009).

Hypoxylon howeanum – вид-двійник *H. fragiforme*. Він є рідкісним видом на території України, а на території парку знайдено лише два зразки. Раніше цей вид знаходили в п’ятьох локалітетах протягом 2002 року: у гірському Криму на г. Мангуп та на г. Північна Демерджі, у заповіднику «Розточчя», у НПП «Гомільшанський» і в с. Високе Харківської області. Саме у 2003 році цей вид був опублікований як новий для України (Акулов, Леонтьев, Кузуб, 2003).

За колосальної зовнішньої подібності, види *H. howeanum* і *H. fragiforme*

можуть бути легко розрізнені на основі мікроскопічних ознак – насамперед розмірів сумок і сумкоспор. Так, у *H. fragiforme* сумки 155-175 µ завдовжки й 6,3-8 µ завширшки; спороносна частина сумок 80-90 µ завдовжки, ніжка 70-90 µ завдовжки. Сумкоспори також значно більші, ніж у *H. howeanum*: (10,5) 11-15 × 5-6,5 (7) µ (Ju, Rogers, 1996). Слід зазначити, що *H. fragiforme* – один з найбільш поширених і легко впізнаваних видів роду *Hypoxylon*. Очевидно, *H. howeanum*, що був описаний у 2002 році як новий для України вид, неодноразово траплявся на території України й раніше, однак зразки визначали як *H. fragiforme* (Акулов, Леонтьев, Кузуб, 2003).

Анаморфною стадією гриба *H. howeanum* є гриб з роду *Nodulisporium* (Акулов, Леонтьев, Кузуб, 2003). На цій стадії свого розвитку гриб формує добре розвинені, багатократно галужені конідієносці, зазвичай, зростаються боковими стінками в міцні пучки, від безбарвних до оранжево-коричневих. Конідії голобастичні (Petrini, 1986).

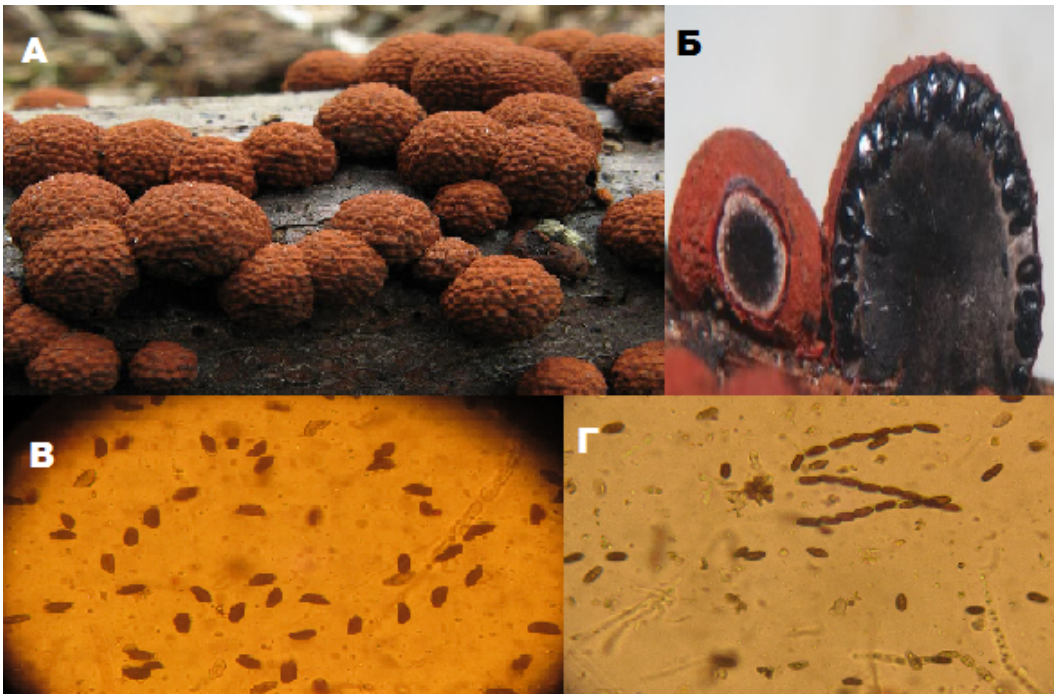

Рис. 3.9. ***Hypoxylon howeanum***: А – загальний вигляд строми; Б – поздовжній переріз через строму; В – темнозабарвлені аллантоїдні спори; Г – восьмиспорові сумки зі спорами.

Субстрат: гілки граба (*Carpinus* L.), дуба (*Quercus* L.), іноді, бука (*Fagus* L.) (Акулов, Леонтьев, Кузуб, 2003; Müller, 1973).

Поширення в Україні: заповідник “Розточчя”, Гірський Крим, НПП “Гомільшанський”, НПП “Сколівські Бескиди”, рідкісний вид на території України (Акулов, Леонтьев, Кузуб, 2003).

Місце збору: Львівська обл., Сколівський р-н, НПП “Сколівські Бескиди”, на схилі г. Корчанка, на корі граба; 20.09.2011 leg. Я. Бублик, det. Я. Бублик, підтвердив О. Акулов.

Наявність на території Карпат значної кількості лісових екосистем, де існують великі запаси деревного субстрату і достатня вологість, які зумовлюють розвиток ксилотрофних аскомікотів, а представники цієї екологічної групи грибів є найактивнішими агентами розкладу мертвої деревини, передбачає значне таксономічне різноманіття грибів у цьому регіоні, що підтверджується результатами досліджень, проведеними нами зокрема на території Сколівських Бескидів.

РОЗДІЛ 4
СПЕЦІАЛІЗАЦІЯ КСИЛОТРОФНИХ АСКОМІКОТІВ ДО ДЕРЕВНИХ СУБСТРАТІВ

Місцем існування і поживним субстратом для ксилотрофних грибів є деревина. Згідно поширеній науковій гіпотезі, спільний розвиток грибів і деревних рослин в процесі еволюції відбувався шляхом від «всеїдності» до вузької спеціалізації – переважному розвитку грибів на деревині певних родів або видів рослин (Ставишенко, Залесов, 2008). Нові дослідження грибів, асоційованих з деревними рослинами, підтверджують той факт, що на кожному виді рослин існує певна кількість притаманних тільки їм видів грибів. Виключенням є гриби-поліфаги, у яких відсутня вузька спеціалізація (Исиков, 2004).

Серед екологічних чинників, що мають вплив на розвиток і поширення ксилотрофних грибів, виділяють дві групи: кліматичні і біотичні (Степанова, Мухин, 1979; Ставишенко, Мухин, 2002). До кліматичних належать такі важливі параметри як температура і вологість, а серед біотичних чинників основними є зв’язки дереворуйнівних грибів і деревних рослин.

За К.А. Ячевським (Ячевский, 1933), спеціалізація грибів до поживного субстрату є «головним законом поширення грибів на земній кулі». Гриби не контролюють запаси своїх ресурсів і їх зв’язок з субстратом можна визначити як контролюючий «донором», оскільки деревина виступає в якості єдиного джерела живлення, місцем існування (Ставишенко, Мухин, 2002). Деревний субстрат є також одним з важливих факторів, який визначає розселення ксилотрофних грибів (Арефьев, 2010).

Саме тому трофічна структура, під якою розуміють вимоги ксилотрофних грибів до субстрату – деревини, є для багатьох з них базовою (Сафонов, 2003). Вивчення цієї структури становить одну з найважливіших складових

дослідження екологічних особливостей ксилотрофних грибів (Бурова, 1988; Мухин, 1993; Бондарцева, 2000).

У більшості випадків під субстратною спеціалізацією ксилотрофних грибів розуміють приуроченість плодових тіл гриба до субстрату певного роду деревних рослин. На сьогоднішній день є кілька основних причин появи субстратної спеціалізації дереворуйнівних грибів – це спосіб поширення, ферментативна система, відношення до складу деревини і кори, а також історично сформований зв'язок з деревом-субстратом (Бурова, 1986; Бондарцева, Свищ, Балтаева, 1992; Сафонов, 2003). Хоча конкретні механізми, які забезпечують субстратну спеціалізацію, до сьогодні не з'ясовані, тим не менш така вибірковість визначена філогенетично як результат коеволюції рослин і грибів (Burdon, Thrall, 1999, Knooge, 1996; Ставишенко, Мухин, 2002; Сафонов, 2003).

Питання про спеціалізацію грибів до рослин-субстратів є одним із маловивчених як в мікології, так і в екології грибів. В науковій літературі існують дві протилежні думки щодо цієї проблеми: 1) гриби – високоспеціалізовані організми; 2) гриби мають широку спеціалізацію. Деякі дослідники розглядають спеціалізацію грибів лише в межах родів та родин рослин (Ісіков, 1997).

На думку М.А. Сафонова (Сафонов, 2003), суть феномена субстратної спеціалізації грибів можна визначити як існування у видів ксилотрофних грибів певного набору ферментів, які комплементарні біохімічному складу деревини певного роду або групи родів деревних рослин, що сформувалась в результаті спряженої еволюції компонентів системи «дерево-гриб». Одним з проявів спеціалізації грибів до субстрату є особливість набору ферментів ксилотрофних грибів, що зумовлює їх здатність до розкладу різного складу деревини (Гарибова, Лекомцева, 2005). У зв'язку з цим ксилотрофні гриби можна розділити на дві фізіологічні групи за деструкцією високомолекулярних

полімерів, з яких складається основна маса деревини: лігнінодеструктори і целюлозодеструктори (Сафонов, 2003; Дьяков, 2013).

Спеціалізація видів ксилотрофних грибів до існування на мертвій деревині певних родів деревних рослин складається з двох складників, один з яких – це наявність і вираженість у видів спеціалізації до місця існування на деревині певного роду деревних рослин, а другий – широта та інші особливості загального спектра деревних рослин, продукуючих субстрат для дереворуйнівних грибів (Сафонов, 2003). Варто зазначити, що у ксилотрофних, або дереворуйнівних грибів також спостерігається спеціалізація не лише до родової чи видової приналежності дерева-субстрату, але й до інших характеристик, таких як розмір та стан деревини.

У Додатку Б наведено розподіл виявлених видів ксилотрофних аскомікотів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів: 1) розподіл грибів за життєвими формами, що є, у свою чергу, їхніми біоморфними екологічними нішами; 2) розподіл грибів за спеціалізацією деревного субстрату, що являє собою їхні топічні екологічні ніші; 3) розподіл грибів за різними типами пагонів та діаметром гілок, що відповідає їхнім просторовим екологічним нішам; 4) розподіл дереворуйнівних грибів за стадіями деструкції деревного субстрату, що є їхніми сапротрофними екологічними нішами.

4.1. Спеціалізація до виду деревного субстрату

Результати проведених досліджень вказують на те, що практично для всіх видів ксилосапротрофних аскомікотів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів характерна спеціалізація до певного набору видів деревних рослин.

Усі ідентифіковані ксилотрофні аскомікоти виявлені на 32 видах деревних субстратів, які представляють 12 родин. Із цього списку типовими для лісових екосистем Сколівських Бескидів можна вважати 28 рослин-субстратів.

Із родини Betulaceae дереворуйнівні сумчасті гриби знайдені на рослинах-субстратах: *Alnus glutinosa* (L.) Gaerth, *A. incana* (L.) Moench., *Betula pendula* Roth., *Carpinus betulus* L., *Corylus avellana* L.; із Cupressaceae – на *Juniperus communis* L.; із Fagaceae – на *Fagus sylvatica*, *Quercus robur* L., *Quercus rubra* L.; родину Oleaceae представляє *Fraxinus excelsior* L.; родину Pinaceae репрезентують 3 рослини-субстрати: *Abies alba*, *Picea abies*, *Pinus sylvestris* L.; родину Rhamnaceae – *Frangula alnus* Mill., родина Rosaceae представлена *Malus sylvestris* (L.) Mill., *Prunus padus* L., *Rosa* sp., *Rubus idaeus* L., *Sorbus aucuparia* L., *Spirea japonica* L.f.; родина Sapindaceae – *Acer platanoides* L. та *A. pseudoplatanus* L.; родина Salicaceae представлена видами-субстратами: *Populus alba* L., *P. nigra* L., *P. tremula* L., *Salix babylonica* L., *Salix caprea* L.; родина Ulmaceae – *Ulmus* sp.

Слід зазначити, що ксилотрофні аскомікоти відмічені й на мертвій деревині рослин, які не типові для лісових екосистем Сколівських Бескидів. До таких дерев-субстратів належать інтродукований інвазивний вид *Acer negundo* L. (Sapindaceae), *Juglans regia* L. (Juglandaceae), а також два види з родини Fabaceae: *Caragana arborescens* Jean-Baptiste Lamark і *Robinia pseudoacacia* L.

Аналіз субстратних уподобань ксилотрофних аскомікотів гірських лісових екосистем показав, що найбільшу кількість видів (133) знайдено на *Fagus sylvatica*. Далі за кількістю видів грибів йдуть *Betula pendula*, *Corylus avellana*, *Acer platanoides* – виявлено 22, 16 та 15 видів відповідно; на *Picea abies* і *Quercus robur* виявлено по 11 видів, на деревині *Alnus glutinosa* і *Fraxinus excelsior* зареєстровано по 10 видів. На *Acer pseudoplatanus* і *Salix babylonica* виявлено по 9 видів; на деревині *Abies alba* і *Populus nigra* – по 8 представників ксилотрофних аскомікотів; мікобіота на деревині *Alnus incana* і *Quercus rubra* налічує по 7 видів. На *Carpinus betulus* і *Populus alba* виявлено по 6 представників дереворуйнівних сумчастих грибів. По 4 види досліджуваних грибів зареєстровано на *Juniperus communis*, *Populus tremula*, *Rubus idaeus* і *Sorbus aucuparia*; 3 види дереворуйнівних грибів знайдено на *Rosa* sp.; по 2

види – на деревині *Malus sylvestris* і *Ulmus* sp. На таких деревних субстратах як *Spirea japonica*, *Pinus sylvestris*, *Frangula alnus*, *Junlans regia*, *Caragana arborescens* і *Robinia pseudoacacia* виявлено лише по 1 виду ксилотрофних аскомікотів. Варто зазначити, що на *Prunus padus* і *Salix caprea* також були зареєстровані аскові гриби, проте їх не вдалось ідентифікувати. Ще 18 видів ксилотрофних аскомікотів виявлено на невідомих відмерлих деревних породах.

Хоча у гірських лісових екосистемах домінантними є хвойні породи дерев, на них виявлено досить бідне видове різноманіття ксилотрофних аскомікотів у порівнянні з листяними породами. Мертва деревина голонасінних більшою мірою колонізується базидієвими ксилотрофами (Basidiomycota), що відомо з багатьох літературних джерел, а також спостерігалося нами під час проведення досліджень.

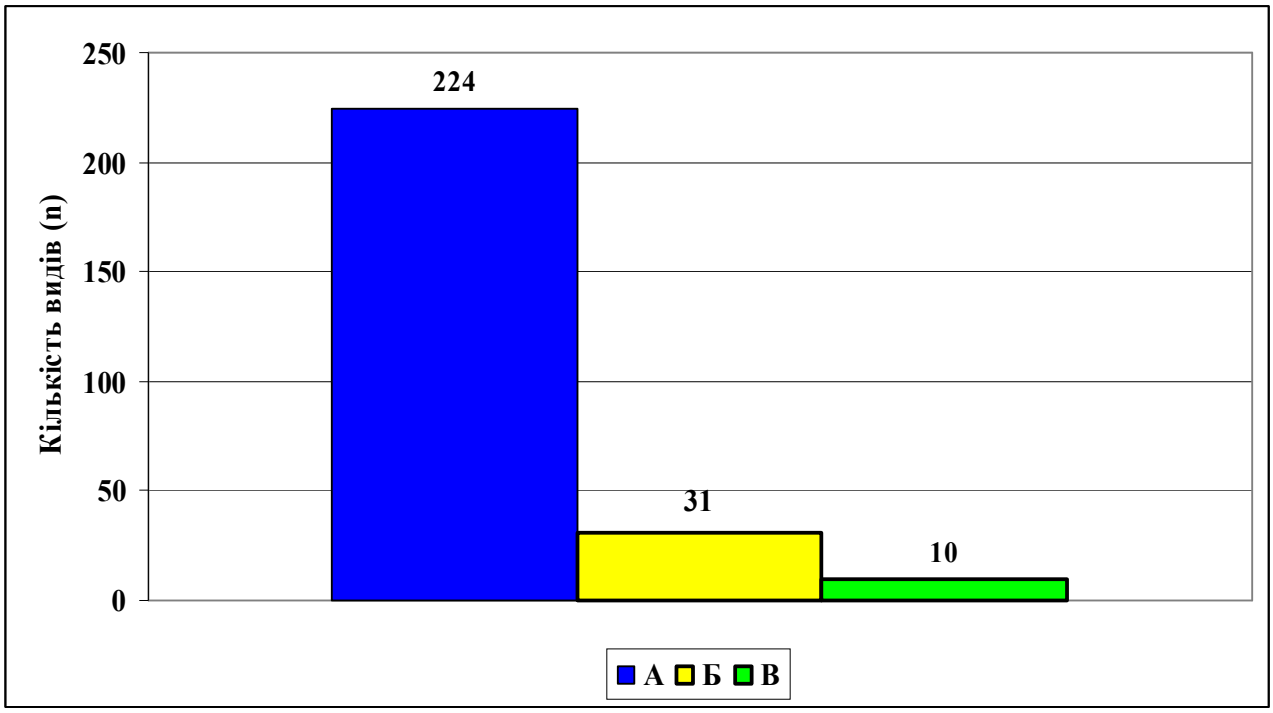

Рис. 4.1. Розподіл кількості видів (n) ксилотрофних аскомікотів Сколівських Бескидів за типами субстратного пререферендуму: А – добре виражений родовий, Б – представлений групою родів; В – пререферендум відсутній.

Як підтвердження наявності у ксилотрофних грибів субстратної спеціалізації, тобто преферендуму до виду деревного субстрату, що фактично характеризує трофічні екологічні ніші, наведемо кілька прикладів.

З мертвою деревиною бука (*Fagus*) у лісових екосистемах Сколівських Бескидів, зокрема й на території Українських Карпат, асоційована досить значна кількість дереворуйнівних аскомікотів, хоча ця порода є субдомінантною на цій території. Варто відзначити такого представника як *Hypoxylon fragiforme* (Xylariaceae, Xylariales), що спеціалізований до зазначеного субстрату. Це дуже поширений первинний сапрофіт, що колонізує гілки і стовбури рослин-субстратів. *H. fragiforme* виявлений в латентній стадії всередині живої деревини, про що свідчать дослідження І. Чапели та Л. Бодді (Chapela & Boddy, 1988a; 1988b). Із цієї родини на субстраті бука часто трапляється *Annulohypoxylon cohaerens*, що є також поширеним сапрофітом деревини у букових лісах, і характеризується чорною подушкоподібною стромою з аннулятними сосочкоподібними остіолями перитеціїв. До цього виду дуже подібний *Annulohypoxylon multiforme*. Ці види легко розрізнити та ідентифікувати за допомогою субстрату, оскільки останній приурочений до мертвої деревини листяних порід із родини Betulaceae, а саме до *Corylus*, *Betula* та *Alnus* (Ju, Rogers, 1996).

В букових лісах Українських Карпат, а також Європи, мертві стовбури або пні колонізуються *Kretzschmaria deusta*, що є монотипним представником цього роду на зазначених територіях. Інші представники роду відомі лише за знахідками в тропіках. Це добре відомий і помітний для неозброєного ока гриб відзначається чорними вуглецевими стромами, які стають порожніми з віком і легко відділяються від деревини. Часто присутній поміж асоціаціями мохів та лишайників на субстраті (Laessøe, Heilmann-Clausen, Christensen, 2000).

Серед діатрипових грибів (Diatrypaceae, Xylariales) в лісових екосистемах Сколівських Бескидів, у тому числі й в усіх Українських Карпатах, з мертвою деревиною бука асоційовані такі ксилотрофні гриби як *Diatrype disciformis* та

D. stigma, *Eutypa spinosa*. Перші два колонізують лише гілки та гілочки, а останній – лише стовбури. На території Європи перелічені види представляються як сапротрофні дереворуйнівні гриби (Chlebicki, 2005; Vasilyeva, Stephenson, 2004), хоча в Каліфорнії (США) було зафіксовано *D. stigma* та *Eutypa spinosa* як збудники захворювань культурного винограду (*Vitis vinifera* L.) (Trouillas, Urbez-Torres, Gubler, 2010). Часто й інший представник аскомікотів можна знайти на гілочках бука, це – *Eutypella quaternata* та її анаморфна стадія *Libertella faginea*.

Серед піреноміцетів із порядку Diaporthales родини Melogrammataceae з деревиною букових гілок асоційована *Melogramma spiniferum*. До цього виду зовні дуже подібна *Melogramma campylosporum*. Ці види легко розрізняти за деревним субстратом. Перший представник присутній виключно на деревині бука (*Fagus*), другий – лише на деревині граба (*Carpinus*). З нектрієвих піреноміцетів (Nectriaceae, Hypocreales) на корі бука утворює колонії *Nectria cinnabarina* та *Neonectria coccinea*. Також на деревині бука часто трапляються й дискоміцети, серед яких є *Ascocoryne cylichnium*, *A. sarcoides* та *Neobulgaria pura*.

Із родини Fagaceae у лісових екосистемах досліджуваної території деревами-субстратами для ксилотрофних аскомікотів є також представники роду *Quercus* L. До зазначеного субстрату спеціалізовані такі дереворуйнівні гриби, як *Diatrypella quercina* та *D. pulvinata* (Diatrypaceae). Перелічені види колонізують лише гілочки бука невеликого діаметру, і їх можна досить просто розрізнити неозброєним оком: у *D. quercina* – із стром виходять невеличкі борозенки, а у *D. pulvinata* – борозенки не присутні або можуть бути злегка нечітко помітні (Vasilyeva, Stephenson, 2004).

На мертвій деревині берези (*Betula*) можна часто знайти такі асоційовані із цією деревиною види, як *Annulohypoxylon multiforme* (Xylariaceae), *Diatrypella decorata* (Diatrypaceae), *Splanchnonema argus* (Pleomassariaceae) та *Pseudovalsa lanciformis* (Pseudovalsaceae).

На таких деревах-субстратах як *Corylus* та *Alnus*, що також належать до родини Betulaceae, часто можна знайти такий поширений вид, як *Hypoxylon fuscum* (Xylariaceae). Зовні буває іноді подібним до *H. fragiforme*, однак другий представник зазначені субстрати не колонізує. За допомогою цього їх можна легко ідентифікувати навіть у польових умовах, а також при проведенні якісної реакції: при поміщенні частини строми гриба *H. fuscum* в 4-10% КОН утворюється пігмент оливкового кольору, а *H. fragiforme* – оранжево-бурого, іноді до коричневого (Ju, Rogers, 1996).

З-під кори *Alnus* часто виступають апотеції *Tympanis alnea* (Tympanidaceae), який за багатьма літературними джерелами асоціюється лише з деревиною вільхи (Черепанова, Черепанов, 2003 та ін.), хоча варто сказати про те, що є кілька даних (ASCOfrance.fr), що його також зібрано на субстраті *Malus* у Нордефелі, Німеччина. Під час нашого дослідження також зареєстровано кілька знахідок цього виду на мертвій деревині *Malus*. Це дає підстави до розширення субстратного преферендуму *T. alnea*. Тому ми його відносимо до видів, у яких субстратний преферендум виявляється лише в групі родів. Також досить часто в гірських регіонах Карпат на гілочках *Alnus* присутні апотеції *Capitotricha bicolor*.

Для переважної більшості видів ксилотрофних аскомікотів у гірських лісових екосистемах важливою є не видова, а саме родова приналежність деревини. До дереворуйнівних сумчастих грибів, у яких добре виражений субстратний преферендум, тобто спеціалізація до деревини певного роду рослин, належить більшість представників – 224 види, що складає 84% від загального складу біоти виявлених грибів (рис. 4.1). Серед таких видів можна зазначити *Splanchnonema siparium*, *Capitotricha rubi*, *Diatrype bullata*, *Diatrypella quercina*, *Quaternaria dissepta*, *Xylaria longipes*, *Valsa salici* та ін.

Значну частку видів мікобіоти складають ксилотрофи, у яких можна виділити групи родів, які мають субстратний преферендум. До таких представників належить 31 вид, що становить 12% від загальної кількості виявленої ксилотрофної мікобіоти (рис. 4.1). В цій групі грибів можна

зазначити такі, як *Annulohypoxylon multiforme*, *Hypoxylon fragiforme*, *Nectria cinnabarina* та її анаморфна стадія *Tubercularia vulgaris* та ін.

Види, у яких відсутній виражений субстратний преферендум, становлять незначну частину, а саме 10 видів, або 4% від загальної кількості досліджуваної мікобіоти. Серед них можна навести, наприклад, *Bisporella citrina*, *Hymenoscyphus calyculus*, *Pseudospiropes simplex*, *Orbilia leucostigma*, *Bertia moriformis*, *Chaetosphaeria preussii* та інші аскові ксилотрофи.

4.2. Спеціалізація до розміру фракцій деревного субстрату

Кожна з фракцій деревного субстрату (за розміром або діаметром деревини) представляє собою певний тип просторової екологічної ніші дереворуйнівних грибів (Бублик, Климишин, 2016). При проведенні аналізу субстратної спеціалізації ксилотрофних аскомікотів у гірських лісових екосистемах встановлено, що мікобіота досліджуваної групи грибів регіону складається з видів, яким притаманний різний ступінь спеціалізації по відношенню до цієї ознаки субстрату (табл. 4.1). Серед ксилотрофних аскомікотів є види, які спеціалізовані до відповідного діаметру гілок, до стовбурів дерев, і є індиферентні види по відношенню до діаметру гілок або до субстрату загалом.

Так, із всього списку встановленої мікобіоти ксилотрофних аскомікотів на гілках та гілочках з d=3-10 мм (пагони IV порядку) виявлено 14 представників сумчастих деструкторів мертвої деревини. Із цього списку можна виділити такі, які трапляються досить часто: *Valsa abietis*, *Diaporthe syngenesia*, *Phacidium* sp., *Capitotricha rubi* та ін.

На гілках з d=10-15 мм (пагони III порядку) ідентифіковано 17 видів. З них найпоширенішими є: *Massaria inquinans*, *Melanomma pulvis-pyrius*, *Splanchnonema argus*, *S. siparium*, *Coniochaeta ligniaria*, *Diaporthe eres* та його анаморфна стадія *Phomopsis oblonga*, *Leucostoma persoonii* та ін.

Мікобіота досліджуваної екологічної групи грибів на гілках з d=15-25 мм (пагони II порядку) презентована 23 видами, серед яких такі поширені види, як *Hysterographium flexuosum*, *Strossmayeria atriseda* в стадії анаморфи *Pseudospiropes nodosus*, *Melanconis alni*, *Coronophora angustata*, *Eutypa spinosa*, *Eutypella tetraploa*.

Таблиця 4.1

Спеціалізація видів ксилотрофних аскомікотів Сколівських Бескидів до фракцій деревного субстрату

Група грибів за відношенням до розміру деревного субстрату		Кількість видів	Загальна кількість видів	%
Види, спеціалізовані до певної фракції субстрату	Гілки та гілочки з d=3-10 мм	14	158	60
	Гілки з d=10-15 мм	17		
	Гілки з d=15-25 мм	23		
	Гілки з d ≥ 25 мм	50		
	Стовбури дерев	50		
	Пні	4		
Індиферентні види по відношенню до діаметру гілок	Гілки та гілочки різних діаметрів	72	72	27
Індиферентні види по відношенню до субстрату загалом	Гілки та гілочки різних діаметрів, стовбури дерев та пні	35	35	13
Всього виявлених видів ксилотрофних аскомікотів:			265	

Серед гілок різного діаметру найбільшу кількість дереворуйнівних грибів (50 видів) зареєстровано на гілках з d ≥ 25 мм (пагони I порядку). До таких

видів належать, зокрема, *Xylaria filiformis*, *Nemania serpens*, *Biscogniauxia repanda*, *Quaternaria dissepta*, *Endophragmiella* spp., *Melanconis stilbostoma*, *Neobulgaria pura* та ін.

Також встановлено, що у списку біоти є й такі види, які спеціалізовані до крупного субстрату, тобто до стовбурів дерев, і вони відсутні на гілках та гілочках. Всього таких видів налічується 50, з них на мертвій деревині у лісових екосистемах досить часто трапляється більшість з виявлених дематіоїдних гіфоміцетів – *Hypocrea* spp., *Neonectria coccinea*, *Ophiostoma polyporicola*, *Ruzenia spermoides* та ін.

Окремо слід зупинитись на видах, які заселяють пні – специфічний тип просторової екологічної ніші, з якою пов'язаний своєрідний комплекс дереворуйнівних грибів. З одного боку, пні можна розглядати як певний вид поваленої мертвої деревини, а з іншого – як нижню частину стовбура (Бублик, Климишин, 2016). До видів, що переважно оселяються на пнях належать чотири види: *Kretzschmaria deusta*, *Xylaria hypoxylon*, *X. longipes* та *X. polymorpha*.

У процесі екологічного аналізу встановлено, що в списку всіх виявлених видів присутні такі, які можуть оселятись на гілках дерев різного діаметру, але вони відсутні на крупній фракції деревини, тобто на стовбурах. Такі види можна вважати індиферентними по відношенню до діаметру гілок. Такий список містить 72 види ксилотрофних сумчастих грибів, це зокрема: *Hypoxylon fuscum*, *H. fragiforme*, *Eutypella quaternata*, *Eutypa leptoplaca*, *Diatrype disciformis*, *Valsa nivea*, *Nectria nigrescens* та ін.

У складі біоти ксилотрофних грибів присутні й 35 індиферентних видів по відношенню до розміру субстрату загалом. До найпоширеніших з них належать: *Mollisia cinerea*, *M. ventosa*, *Ascocoryne sarcoides*, *Bisporella citrina*, *Hymenoscyphus calyculus*, *Chlorociboria aeruginosa*, *C. aeruginascens*, *Nectria cinnabarina* та її анаморфна стадія *Tubercularia vulgaris*, *Bertia moriformis*, представники роду *Chaetosphaeria*, *Annulohypoxylon cohaerens*, *Hypoxylon*

rubiginosum та ін. Перелічені види формують плодові тіла як на стовбурах, так і на гілковому опаді різного діаметру.

Отримані дані про субстратну спеціалізацію ксилотрофних аскових грибів, ймовірно, пов'язані з тим фактом, що деревина з більшим діаметром менше і повільніше висихає у порівнянні з деревиною, яка має менший діаметр, а це сприяє довшому підтримуванню оптимальної вологи для розвитку грибів. Цим частково пояснюється виявлена тенденція до підвищення кількості окремих видів із збільшенням діаметру деревини.

Нами також встановлено, що чим більший діаметр, і відповідно об'єм мертвої деревини, який займає міцелій ксилотрофного гриба, тим утворюється більша кількість плодових тіл. Звідси випливає висновок, що об'єму малих гілок достатньо для розвитку міцелію, який може утворювати невелику кількість плодових тіл. Таким чином, діаметр деревини вказує на те, що він є важливим показником поживного субстрату для дереворуйнівних грибів.

Підбиваючи підсумок, можна стверджувати, що серед виявлених ксилотрофних сумчастих грибів у гірських лісових екосистемах 158 видів, які становлять 60% від загальної кількості видів у мікобіоті, є спеціалізованими, або приуроченими до певного діаметру субстрату; 72 види (27%) становлять групу індиферентних видів по відношенню до діаметру гілок і лише 35 видів від загальної кількості ксилотрофних аскомікотів, або 13%, належать до групи індиферентних по відношенню до субстрату загалом, тобто такі, які можуть траплятись як на стовбурах, так і на гілках різного діаметру мертвої деревини.

4.3. Спеціалізація до стану деревного субстрату

Під субстратною спеціалізацією до стану деревного субстрату тут розуміємо наявність плодових тіл ксилотрофних аскомікотів на різних ступенях, або стадіях деструкції (розкладу) деревини. Це питання тісно пов'язане з

хімізмом перетворення мертвої деревини під мікогенним впливом (Сафонов, 2003).

У процесі розкладу мертвої деревини її перші колонізатори використовують і вичерпують свій потенціальний ресурс, і їм на заміну приходять інші гриби, в яких в ході еволюції сформувались набори ферментів, здатні розкладати лігніноцелюлозні комплекси, що входять до складу деревини. Таким чином, послідовність появи грибів на мертвому деревному субстраті визначається зміною хімічного складу деревини і її фізичних характеристик.

Екологічний аналіз спеціалізації ксилотрофних аскомікотів до стану субстрату за бальною шкалою П. Ренвалла показав, що дереворуйнівні гриби присутні на I-IV-й стадіях деструкції деревного субстрату виявлено. Найбільша кількість видів (103) приурочена до III стадії, на I стадії ідентифіковано 64 видів ксилотрофних аскомікотів, на IV – 46 і на II – 25 видів дереворуйнівних аскових грибів (табл. 4.2).

Варто зазначити, що зареєстровано також види, спеціалізовані до проміжних стадій деструкції деревного субстрату, тобто які формують особливу сапротрофну екологічну мікронішу. Наприклад, на I-II стадіях відомо 5 видів, до яких належать *Capitotricha fagiseda*, *Eutypa leptoplaca*, *Diatrype bullata* та ін. На II-III стадіях деструкції деревини знайдено 11 видів, серед яких найчастіше присутні: *Melanomma fuscidulum*, *Hymenoscyphus calyculus*, *Capitotricha bicolor*, *Propolis farinosa*, *Diatrype stigma, Annulohypoxylon cohaerens*, *A. multiforme* та ін. Тобто, такі види присутні як на корі деревного субстрату, яка ще ледь тримається, так і на вже оголеній деревині. На III-IV стадії також зареєстровано 11 видів досліджуваної екологічної групи грибів. Наприклад, до таких видів відносяться *Ophiostoma polyporicola*, *Urnula craterium* та ін. (табл. 4.2).

Види, які спеціалізовані до I та I-II проміжної стадії розкладу деревини, відносимо до ранніх колонізаторів субстрату, які використовують як поживний субстрат і ферментативно руйнують легкодоступні компоненти (резервні

вуглеводи й інші сполуки). Такі гриби належать до кортикофільних сапротрофів.

Таблиця 4.2

Спеціалізація ксилотрофних аскомікотів Сколівських Бескидів до стану деревного субстрату

Стадія деструкції деревного субстрату за шкалою П. Ренвалла	Кількість видів	%	Тип колонізації деревини грибами	Екологічна група грибів
I	64	24,2	Ранні колонізатори	Кортикофільні сапротрофи
I-II	5	1,9		
II	25	9,4	Проміжні колонізатори	Лігнофільні сапротрофи
II-III	11	4,2		
III	103	38,9		
III-IV	11	4,2		
IV	46	17,4	Пізні колонізатори	
Разом	265	100	-	-

Ксилотрофні аскомікоти, які асоційовані з II та III-IV стадіями деструкції відносимо до проміжних колонізаторів. Такі гриби здатні руйнувати важкодоступні полімери – лігнін і целюлозу. До пізніх колонізаторів належать види, приурочені до IV стадії розкладу, які використовують та розщеплюють структурні полісахариди, залишки лігнінових комплексів та компонентів і дубильні речовини (Антоняк та ін., 2013). Проміжні та пізні колонізатори мертвої деревини відносимо до групи лігнофільних сапротрофів.

На нашу думку, спеціалізація ксилотрофних грибів до стану субстрату пояснюється таким чином: чим більший субстрат, тим більше різноманіття потенційних топічних та сапротрофних екологічних ніш, і відповідно, більша кількість видів, які заселяють субстрат.

Кожна із вищеописаних характеристик мертвого деревного субстрату має різну «цінність» для різних видів грибів. Іншими словами, для одного виду більш значимим є систематична приналежність субстрату, а поширення і існування іншого виду більшою мірою визначають такі характеристики, як розмір або стан деревного субстрату. Таким чином, усі виділені характеристики субстрату відіграють значну роль у формуванні видового складу мікобіоти і, як наслідок, впливають на їх функціонування як складових частин системи редуцентів мертвої деревини у лісових екосистемах.

Вивчення субстратної спеціалізації ксилотрофних грибів дозволить краще оцінити наявність конкурентних взаємовідносин між видами. Трофічна пластичність видів визначає диференціацію їхніх екологічних ніш за рахунок виникнення конкурентних відносин між видами, які є близькими за вимогами до властивостей субстрату.

РОЗДІЛ 5
ОСОБЛИВОСТІ ІДЕНТИФІКАЦІЇ ЕКОЛОГІЧНИХ НІШ КСИЛОТРОФНИХ АСКОМІКОТІВ

На сьогодні під терміном «екологічна ніша» розуміють функціональні взаємозв'язки видів із живими і неживими компонентами середовища, які необхідні для їхньої життєдіяльності. За класичним підходом екологічну нішу зазвичай позначають як просторову нішу, трофічну нішу і багатомірну нішу (або нішу як гіпероб'єм) (Одум, 1886).

Вивчення екологічних ніш дереворуйнівних сумчастих грибів дає можливість точнішої оцінки різноманіття цієї екологічної групи мікобіоти на деревних рослинах, а також висування нових гіпотез щодо їхньої ролі в мінералізації деревини і її залучення до колообігу речовин у лісових екосистемах.

Термін «ніша» з'явився в екології порівняно недавно (в першій чверті XX ст.) і різні вчені вкладали в нього різний зміст. Зазвичай під ***екологічною нішею*** організму розуміють його місце в угрупованні (біоценозі), що включає не лише його положення в просторі і відношення до абіотичних факторів середовища, але і його функціональну роль в угрупованні (передусім трофічний статус). Це поняття значно об'ємніше і змістовніше за поняття «оселище» (місцепроживання), що визначається як просторово обмежена сукупність умов абіотичного і біотичного середовища, яке забезпечує весь цикл розвитку особини або групи особин одного виду. За образним висловлюванням американського еколога Ю. Одума (Одум, 1986), оселище організму – це його «*адреса*», а «екологічна ніша» – його «*професія*». М. Бігон (Begon, Mortimer, 1989) відзначав, що «… екологічна ніша не є чимось таким, що можна побачити очима. Екологічна ніша – абстрактне поняття …». Сьогодні під терміном «ніша» загалом розуміють: функціональні взаємозв'язки видів із живими (об'єкти харчування, вороги) і неживими (температура, властивості ґрунту)

компонентами середовища життя. До складу ніші, на думку відомого фінського еколога І. Ханскі (Хански, 2010), входить також оселище. Тобто ніша, за визначенням Й.В. Царика (Царик, 2014), – це багатомірний простір факторів, які необхідні для функціонування популяції, виду.

5.1. Етапи формування уявлень про екологічну нішу

До уявлення про екологічну нішу підходив вже Е. Геккель, який вказував на першочергове значення необхідних умов існування, що є далеко не завжди, внаслідок чого жоден вид не може існувати повсюдно. Навпаки, для кожного окремого виду в природі є лише певна кількість місць існування. Однак спеціального терміну для комплексу умов, що характеризує такі «певні місця», на противагу іншим, які не підходять для певного виду, Е. Геккель не запровадив.

Вважається, що основними авторами концепції екологічної ніші є четверо вчених. Широке використання терміну «ніша» в екологічній літературі почалося після публікації американського зоолога-натураліста Д. Гріннела у 1914 р. під час опису птахів Каліфорнії (Уиттекер, 1980; Grinnell, 1917). Він розумів її як мікрооселище, розташування видової популяції у просторі (найдрібнішу одиницю її розподілу), тобто застосовував аутекологічний підхід для обґрунтування поняття «екологічна ніша», проте чіткої залежності між нішею і оселищем Дж. Гріннелл не сформулював. Він також стверджував, що не може бути двох видів, які тривалий час займали би абсолютно ідентичну екологічну нішу.

Г.Ф. Гаузе використав це уявлення як основу принципу, який нині має його ім’я. Вираз «принцип Гаузе» з’явився в 40-х роках минулого століття, після того як він експериментами над найпростішими (1931–35 рр.) показав, як відбувається конкурентне витіснення одного виду іншим, як, змінюючи умови досліду, можна змінити наслідок конкуренції і які умови співіснування видів.

Принцип конкурентного виключення Гаузе для близьких за екологією видів можна сформулювати таким чином: два види на одній і тій же території в один і той самий час не в стані займати тривалий час одну й ту саму екологічну нішу. У разі жорсткої обмеженості можливостей просторово-часового розділення один з видів виробляє нову екологічну нішу або зникає. Послаблення міжвидової конкуренції веде до розширення екологічної ніші виду. Вихід із конкуренції за певний ресурс досягається шляхом розходження вимог до середовища (завдяки просторовому (іноді функціональному) або часовому роз'єднанню видів в екосистемі), зміною способу життя, що власне і є розмежуванням екологічних ніш видів. Якщо два види співіснують, то між ними має бути якась екологічна відмінність, а це означає, що кожен із них займає свою особливу нішу. Навіть близькі види ніколи не співпадають за всіма показниками екологічного спектра. У цьому випадку ці види набувають властивості співіснувати в одному біоценозі. Сучасний підхід до проблеми розподілу екологічної ніші декількома видами припускає, що в деяких випадках два види можуть використовувати одну екологічну нішу, а в інших таке суміщення призводить одного із видів до елімінації.

Англійський еколог Ч. Елтон у 1927 р. (Elton, 1927) запропонував функціональне трактування поняття екологічна ніша, призначення якого він вбачав в описі статусу виду в угрупованні, визначенні того, що він «робить», його «професії». Згідно з концепцію Ч. Елтона, екологічна ніша – це місце певного виду в біотичному середовищі, ступінь біологічної спеціалізації певного організму, зокрема його розміщення у трофічних ланцюгах, або функціональний статус організму в угрупованні. У сучасній системній екології поняття функціональної ніші ототожнюється з поняттям функції популяції певного виду як підсистеми в межах цілісної екологічної системи (Федоров, Гильманов, 1980).

Новий підхід у розвитку теорії екологічної ніші почався у 1958 р., коли Дж. Хатчінсон (Hutchinson, 1958) сформулював поняття екологічної ніші, як

усієї суми зв'язків організмів певного виду з абіотичними умовами середовища і з іншими видами живих організмів. Місце виду в природі, що описується, як правило, значною кількістю чинників, представляє собою багатомірний, так званий, «гіпероб'єм» виду всередині біоценозу. Модель «гіпероб'єму» представлена як n-мірний куб, на осях якого відкладені екологічні фактори. Кожна вісь простору, або вектор (вологість, температура, pH тощо), визначається вимогою виду до різних екологічних факторів для забезпечення свого сталого існування. А по кожному фактору у виду є певний діапазон, в якому він може існувати (екологічна валентність). За Дж. Хатчінсоном (Hutchinson, 1965), екологічна ніша може бути ***фундаментальною*** *(потенціальною)*, яку може зайняти популяція за відсутності обмеження конкуренцією з іншими видами, і ***реалізованою***, або, як правило, частиною фундаментальної ніші, в межах якої вид трапляється в природі за наявності біотичних обмежень. Таким чином, реалізована ніша завжди входить до складу фундаментальної або дорівнює їй. Фундаментальна ніша певним чином характеризує екологічний оптимум, а реалізована ніша – синекологічний оптимум популяції.

Ці три аспекти екологічної ніші зручно позначати як **просторову нішу**, **трофічну нішу** і **багатомірну нішу (**або нішу як *гіпероб'єм*) (Одум, 1975; Одум, 1986).

Дж. Вандермеєр (Vandermeer, 1981) значно розширив поняття реалізованої ніші Дж. Хатчінсона, запропонувавши замість «реалізованої ніші» термін «приватна ніша». Так, якщо в межах певного оселища наявні декілька подібних взаємодіючих видів, то їхні реалізовані ніші будуть різними. Це спостереження отримало назву ***принципу Вандермеєра***. У цьому випадку слід вести мову не про одну реалізовану нішу, а про низку приватних ніш, кількість їх залежить від числа потенційних конкурентів.

Р. Мак-Артур, учень Дж. Хатчінсона, обґрунтував ***принцип «щільної упаковки» екологічних ніш***, згідно з яким види, об'єднані в угруповання

(екосистему), прагнуть використати усі можливості для існування, що надаються середовищем і біотичним оточенням, максимізувати біопродуктивність у конкретному біотопі (MacArthur, 1968). Внаслідок процесу «упаковки» екологічних ніш може збільшуватися їхній гіперпростір.

Істотний внесок у розробку теорії екологічної ніші зробив Р. Уіттекер (Уиттекер, 1980), котрий обґрунтував ***принцип диференціації екологічних ніш***. Він визначає екологічну нішу як спеціалізацію популяції виду в угрупованні, маючи на увазі при цьому, що угруповання вже зв'язано з конкретним біотопом, тобто з певним набором фізичних і хімічних параметрів. Р. Уіттекер дослідив процес диференціації екологічних ніш, еволюційні аспекти напрямів їх формування і спеціалізації видів до різних частин градієнту ресурсу, спрямованого на зменшення конкуренції між ними. Угруповання, за Р. Уіттекером, – «це система взаємодіючих, диференційованих за екологічними нішами, частково конкуруючих один з одним видів. Види, які входять до складу одного й того ж угруповання, еволюціонували в напрямку диференціації їх екологічних ніш». Диференціація ніш проявляється у видовому різноманітті.

Розподіл екологічних ніш видами, які спільно проживають, з частковим перекриттям цих ніш є одним з механізмів стійкості природних екосистем. Екологічна ніша ніколи не може бути порожньою. Якщо будь-який вид суттєво знижує свою чисельність або випадає з трофічного ланцюга внаслідок вимирання, то його нішу займають інші види. Чим більше видів входить до складу ценозу, тим нижчою є чисельність кожного з них і тим сильніше виявлена їх екологічна спеціалізація. В цих випадках мова йде про щільнішу «упаковку» екологічних ніш. Ця теза відображає ***правило обов'язкового заповнення екологічної ніші*** (Розенберг, Мозговой, Гелашвили, 1999), а саме правило є наслідком закону константності В.І. Вернадського (Вернадский, 1960). За цим законом кількість живої речовини природи (для певного геологічного періоду) є константою і якщо буде відбуватися процес збіднення

видового різноманіття, то високо розвинуті види і екосистеми частіше за все будуть замінюватися еволюційними об'єктами нижчого рівня, що може супроводжуватися рудералізацією видового складу екосистем.

Отже, екологічна ніша визначається сукупністю факторів середовища, потрібних організму (популяції) для існування з урахуванням обмежень, що накладаються на використання цього середовища міжвидовою конкуренцією і, за В. Грантом (Грант, 1980), ще й міжвидовим добором. Для характеристики екологічної ніші зазвичай використовують два важливих показники: ***ширину ніші*** і ***ступінь перекриття*** з сусідніми нішами. У різних видів або популяцій одного виду екологічні ніші можуть бути різної ширини – розмахом крайніх значень параметрів середовища, що обмежують можливість існування організму, і перекриватися в різному ступені. Екологічні ніші видів мінливі у просторі і в часі. Вони можуть бути різко розмежованими в процесі індивідуального розвитку організмів залежно від стадії онтогенезу. Кожний вид не лише відчуває на собі дію екологічних факторів, але й сам висуває до них свої вимоги. Таким чином, екологічну нішу можна розглядати як той аспект середовища, до якого певний вид має вузьку спеціалізацію.

Основні положення концепції екологічної ніші розвивалися переважно зоологами, однак і в ботаніці, а особливо у фітоценології, визнається, що кожен вид займає в ценозі особливу, лише йому властиву екологічну нішу.

У рослин також має місце перекриття екологічних ніш. Воно підсилюється в окремі періоди при обмеженні ресурсів середовища, але оскільки види використовують ресурси індивідуально, вибірково і з різною інтенсивністю, то конкуренція в сталих фітоценозах послаблюється. Можливість спільного виростання багатьох видів визначається їх екологічною і біологічною своєрідністю, а також просторовою і часовою гетерогенністю екотопу. Види із спільними нішами можуть легше пристосовуватись до мінливих умов середовища існування, тому небезпека їх вимирання є відносно невисокою. Гетерогенність

середовища, крім іншого, зумовлюється різницею у впливі на екотоп окремих видів рослин, оскільки кожний вид (кожна видова популяція) має свою специфічність стосовно середовищеутворення. Крім того, жодний вид не здатен повністю використовувати наявні ресурси середовища (Работнов, 1983).

Принцип конкурентного виключення Г.Ф. Гаузе трактується фітоценологами таким чином: в усталених фітоценозах існує стільки екологічних ніш, скільки видів рослин входить до їхнього складу. При цьому підкреслюється, що чіткого розмежування екологічних ніш видів у наземних фітоценозах немає і не може бути, на відміну від тварин, де екологічні ніші окремих видів часто чітко розмежовані. На багатство екологічних ніш впливають, по-перше, умови середовища, що надаються біотопом – чим різноманітніший і мозаїчніший біотоп, тим більше видів можуть розмежувати в ньому свої екологічні ніші. І, по-друге, різноманіття самих видів, які є ресурсом і які створюють середовище для інших, у тому числі є субстратом для мікобіоти.

Множинність екологічних ніш рослин зумовлена їх різним використанням середовища, розміщенням органів в повітрі і ґрунті, ритмами сезонного розвитку, тривалістю вегетаційного періоду, строками цвітіння і особливостями плодоношення, взаємозв’язками з елементами абіотичного середовища і усіма компонентами біоценозу.

5.1.1. Проблеми виявлення екологічних ніш грибів

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 та методологічних підходів. На сьогоднішній день існує лише декілька досліджень з вивчення екологічних ніш ксилотрофних грибів (Вахмистрова, 1987; Исиков, 2004; Mueller, Bills, Foster, 2004).

Кожний вид або й рід ксилотрофних грибів має свою властиву йому екологічну нішу. Такими екологічними нішами можуть бути деревні субстрати того чи іншого виду або роду чи певних життєвих форм, субстрати різного стану, а саме різного ступеня їх деструкції грибами та іншими організмами, різні за розмірами субстрати, різні органи рослини-субстрату, різні за типом наростання види пагонів тощо (Сафонов, 2003), оскільки є встановленим той факт, що гриби в кроні деревної рослини розташовуються не хаотично, а в строгому порядку (Исиков, 2004).

Мікроугруповання грибів, кожне з яких використовує частину ресурсу субстрату, також можуть займати різні екологічні ніші. У ксилотрофних аскомікотів такі ніші, як правило, дрібномасштабні. Для визначення їх меж прийнято розглядати довільно від 100 до 300 випадків знаходження грибів визначених родів, наприклад, на пагонах певного порядку, діаметру, ступеня деструкції у різних рослин, які ростуть у різних оселищах. Далі гриби групуються за інтенсивністю їх розвитку. Високий ступінь інтенсивності, як правило, відповідає їх екологічному оптимуму і повноті використання популяціями грибів фундаментальної (потенціальної) екологічної ніші.

Як зазначалося вище, екологічна ніша включає в себе як фізичний простір, що займає організм, так і функціональну роль організму та його положення відповідно до градієнтів зовнішніх чинників (вологості, температури тощо). Ці аспекти екологічних ніш, оскільки вони пов’язані з невизначеним числом ознак, обумовлюють фактично необмежене число їхніх варіантів. Виділити, а тим більше дослідити всі екологічні ніші ксилотрофних грибів практично нереально, а їх повний опис дійсно може перетворитися у нескінченний ряд біологічних характеристик і фізичних параметрів. Саме тому було поставлено завдання виявити і класифікувати найбільш поширені екологічні ніші дереворуйнівних сапротрофних грибів, які є перспективними з погляду доступності для досліджень.

5.2. Класифікація екологічних ніш ксилотрофних аскомікотів

Найбільш раціональним у дослідженнях екологічних ніш є виявлення різниці між видами (або в межах виду – між двома або більшим числом оселищ) за одною чи кількома найважливішими ознаками. Так, М.А. Бондарцева (Бондарцева, 2000) запропонувала розділити екологічні ніші грибів, які заселяють деревний субстрат за розміром і типом субстрату, виділяючи такі їх типи: живі дерева, всихаючі живі дерева, сухостій, крупний опад, значно розкладена волога деревина, пні, сухі гілки на стовбурах, вологі середні і малі гілки.

Виходячи з того, що різниця між екологічними нішами дереворуйнівних грибів складається з відмінностей їх реакції на екологічні чинники середовища, особливостей життєвих форм деревних рослин-субстратів, просторового розміщення тощо, тобто відмінностей їх спеціалізації, нами виділяються **6 груп екологічних ніш** ксилосапротрофних грибів – *біоморфні*, *трофічні, просторові*, *гігротопні*, *сапротрофні* і *топічні*, а також у межах цих груп окремі їх **типи** (рис. 5.1).

Екологічними нішами ксилотрофних грибів служать певні типи життєвих форм рослин. В кроні дерев, чагарників, напівчагарників, ліан є свої домінантні роди грибів, які приурочені до тієї чи іншої життєвої форми рослин. Найбагатша мікобіота відзначається у деревних порід, найбідніша – у чагарників. Отже, в групі *біоморфні екологічні ніші* за життєвими формами видів-субстратів виділяємо 2 типи екологічних ніш аскомікотів: листяних дерев і чагарників та хвойних дерев і чагарників.

У групі *трофічні екологічні ніші* за спеціалізацією до певного деревного субстрату виділяємо 2 типи екологічних ніш аскомікотів: еутрофний, що властивий грибам без їх чіткої спеціалізації до певного виду деревного субстрату, і стенотрофний, де у аскомікотів чітко виявляється спеціалізація до певної деревної рослини.

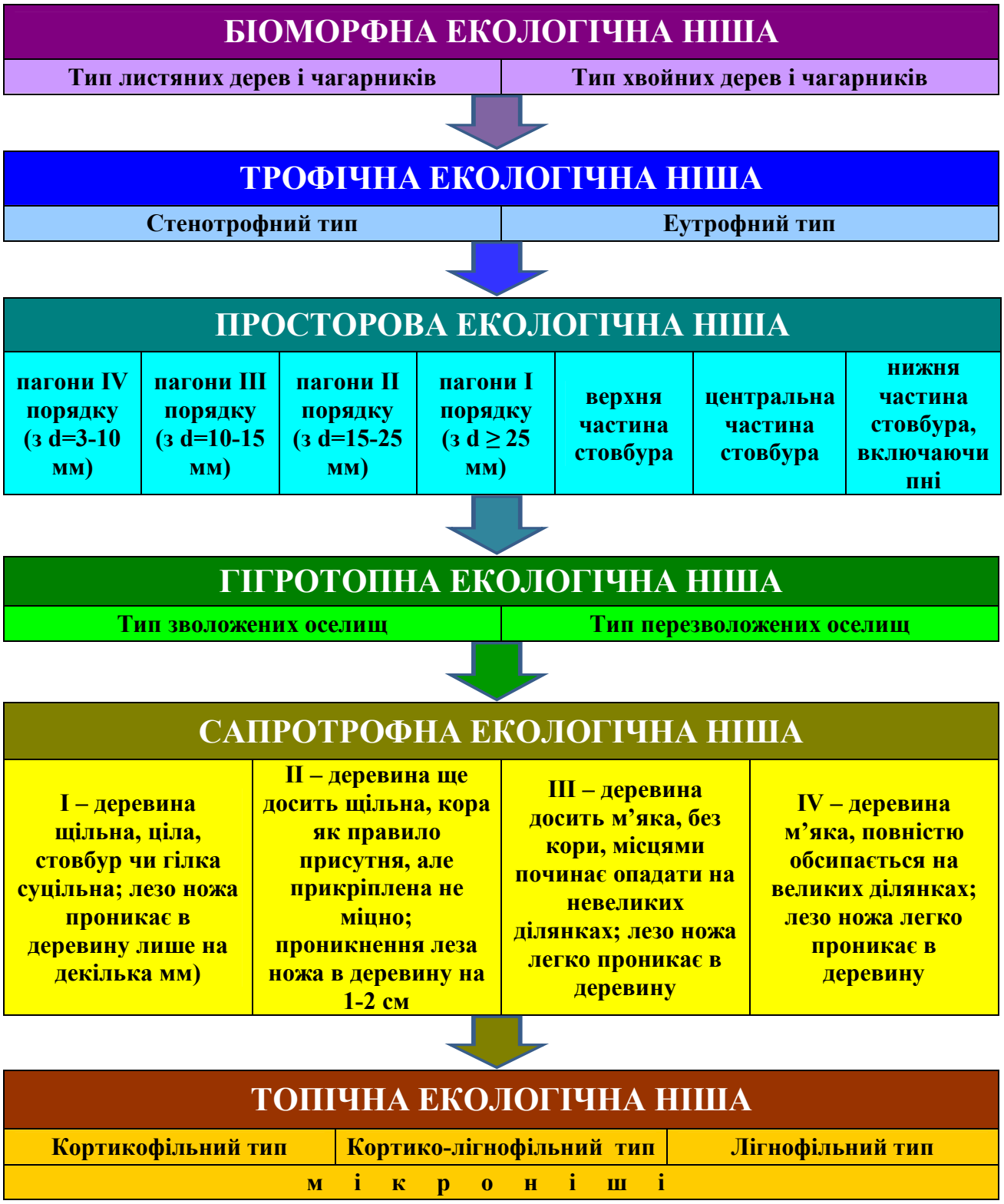

Рис. 5.1. Ієрархія екологічних ніш ксилотрофних аскомікотів.

У більшості випадків під спеціалізацією розуміють приуроченість плодових тіл гриба до субстрату певного виду деревних рослин. Основою появи субстратної спеціалізації грибів є комплекс причин: спосіб поширення, ферментоутворення,

відношення до складу деревини і кори, історично сформований зв’язок з деревом-хазяїном (Бондарцева, 1992). Хоча конкретні механізми, які забезпечують субстратну спеціалізацію, досі не з’ясовані, тим не менш така вибірковість визначена філогенетично, як результат коеволюції рослин і грибів (Burdon, Thrallб 1999; Fritz, Moutia, Newcomb, 1999, Knogge, 1996). Суть феномена субстратної спеціалізації грибів можна визначити як існування у видів ксилотрофних грибів певного набору ферментів, комплементарних біохімічному складу деревини певного роду або групи родів деревних рослин, сформованої в результаті спряженої еволюції компонентів системи "дерево-гриб" (Сафонов, 2003).

Кожен вид деревної рослини, незалежно від її життєвої форми, має спільні для кожного виду головні органи. Їхні морфологічні ознаки є індивідуальними для кожного таксону. Кожен орган, у свою чергу, також є системою, утвореною з дрібніших складових частин. Усі органи рослини, кожна їх частина можуть служити екологічними нішами для асоційованих з ними грибів (Ісіков, 2013). Розподіл просторових екологічних ніш грибів на мертвій деревині рослин добре виявляється, якщо для цього використовувати пагони, оскільки саме на них зосереджено найбільше багатство видового складу грибів. Тут налічується до 70% всіх видів ксилосапротрофних грибів, які виявляються на рослині-субстраті. Відповідно, чим складніша структура органа рослини, тим більше на ньому формується екологічних ніш і тим більше грибів можна при цьому виявити.

Для дослідження екологічних ніш аскомікотів за типами наростання пагонів розрізняють такі їхні види: скелетні пагони I порядку, що відходять від головного стовбура; пагони II порядку, що відходять безпосередньо від скелетних пагонів; пагони III порядку, розташовані між пагонами II і IV порядків; однорічні пагони IV порядку, або поточний приріст. Як з’ясовано попередніми дослідженнями (Исиков, 2004), кожен із видів пагонів представляє собою окремий тип просторової екологічної ніші грибів. Межі екологічних ніш аскомікотів на пагонах зазвичай дуже чітко виражені, і вони відповідають пагонам певного діаметру і типу наростання. В інших випадках в процесі

розкладу деревини межа екологічної ніші часом може проходити на одному пагоні. Тоді вона стає розмитою, не чіткою, і за цих умов інколи можливим є навіть взаємне проникнення сусідніх грибів на невеликій ділянці пагона, що відображає часткове (екотонне) перекриття ніш.

Кожна з фракцій деревного субстрату представляє собою певний тип екологічної ніші дереворуйнівних грибів. Досить зручно виділяти межі екологічних ніш ксилотрофних грибів на відмерлих пагонах за їх діаметром і віком, так як ці показники є достатньо стабільними, мало змінюються і майже однакові у всіх рослин, а, як встановлено, ксилотрофні гриби приурочені до певного розміру фракції мертвої деревини та її віку (Исиков, 1993; Сафонов, 2003). Величина екологічних ніш аскомікотів вимірюються в міліметрах під час ідентифікації гриба під мікроскопом.

Стовбури відмерлих деревних рослин також служать екологічними нішами ксилотрофних грибів. На них виділяються три окремі типи просторових екологічних ніш, це: верхня частина стовбура, центральна частина та нижня частина стовбура. Інколи у окремих видів дерев-субстратів ці три ніші об’єднуються в одну. Пні представляють собою специфічну екологічну нішу, до якої приурочений особливий комплекс ксилотрофних грибів. В одних випадках пні можна розглядати як частину просторової екологічної ніші нижньої частини стовбура, а в інших – як окрему екологічну нішу (Стороженко, Крутова, 2004). Аналіз таких екологічних ніш як пні, невеликі гілки, коріння показує, що з ними пов’язане, як правило, відносно невелике число видів.

Таким чином, для аналізу групи *просторових екологічних ніш* аскомікотів використано класифікацію В.П. Ісікова (Исиков, 2004) за розміром фракцій деревного субстрату та їх розташуванням на рослині, адаптовану нами для грибів на мертвій деревині. При цьому у них чітко виділяються 7 типів екологічних ніш: 1) пагони IV порядку (гілки та гілочки з d=3-10 мм); 2) пагони III порядку з d=10-15 мм; 3) пагони II порядку з d=15-25 мм; 4) пагони I порядку з d $\geq$ 25 мм; 5) верхня частина стовбура; 6) центральна частина стовбура; 7) нижня частина стовбура, включаючи пні.

У групі *гігротопні екологічні ніші* аскомікотів за умовами зволоження виділяємо 2 типи еконіш: зволожені і перезволожені (тимчасово або постійно) оселища.

У групі *сапротрофні екологічні ніші* за станом розкладу субстрату, на основі бальної шкали деструкції деревного субстрату П. Ренвалла (Renvall, 1995), виділяємо 4 типи екологічних ніш аскомікотів: I – деревина щільна, ціла, стовбур чи гілка суцільна; лезо ножа проникає в деревину лише на декілька мм; II – деревина ще досить щільна, кора як правило присутня, але прикріплена не міцно; проникнення леза ножа в деревину на 1-2 см; III – деревина досить м'яка, без кори, місцями починає опадати на невеликих ділянках; лезо ножа легко проникає в деревину; IV – деревина м'яка, повністю обсипається на великих ділянках; лезо ножа легко проникає в деревину. При подальшому розкладі субстрату деревні частки осипаються на землю, де в процес деструкції включаються гумусові та підстилкові сапротрофи, бактерії та безхребетні тварини. Екологічні ніші аскових грибів тут відсутні.

У групі *топічні екологічні ніші* за ступенем покриття деревини корою у аскомікотів виділяємо 3 типи: кортикофільний, тобто такий, де гриби колонізують кору деревних рослин; лігнофільний, де аскові гриби оселяються на оголеній деревині, а також кортико-лігнофільний, де колонізуються як кора мертвих дерев, так і ділянки без кори. У топічних екологічних нішах дереворуйнівних аскових грибів у межах їх типів можуть формуватися також кортикофільні або лігнофільні мікроніші.

Таким чином, різноманіття грибів на деревних рослинах пов'язане з різноманіттям їх екологічних ніш, формування яких, у свою чергу, залежить від життєвої форми рослин-субстратів, спеціалізації грибів до певного деревного субстрату, морфологічної структури головних органів рослин-субстратів, умов зволоження оселищ грибів, стану розкладання субстрату, стану деревини під час її колонізації грибами, а також й від інших менш важливих чинників.

РОЗДІЛ 6
СТРУКТУРНО-ФУНКЦІОНАЛЬНА ОРГАНІЗАЦІЯ ЕКОЛОГІЧНИХ НІШ КСИЛОТРОФНИХ АСКОМІКОТІВ

Екологічні ніші ксилосапротрофних аскомікотів являють собою багаторівневу ієрархічну систему, нижчим елементом структури якої є елементарні екологічні ніші, або мікроніші, які часом вимірюються лише кількома міліметрами. Структура екологічних ніш постійно змінюється, оскільки відбувається безперервний процес деструкційної сукцесії грибів на мертвому деревному субстраті.

Дослідженнями були охоплені екологічні ніші різного рангу листяних (*Fagus sylvatica*, *Betula pendula*, *Alnus glutinosa*) і хвойних (*Picea abies*, *Abies alba*) дерев-субстратів та встановлено видові ряди змін ксилотрофних аскомікотів у процесі деструкційної сукцесії.

6.1. Екологічні ніші на субстраті листяних видів дерев

Тип екологічних ніш листяних дерев, що представляє групу біоморфних екологічних ніш аскомікотів, у зв’язку з особливостями структури крони дерев-субстратів, має більше різноманіття просторових еконіш у порівнянні з типом екологічних ніш хвойних дерев. Це надає більше можливостей грибам для їх існування у разі виникнення конкуренції за субстрат.

Дані щодо закономірності розподілу грибів у біоморфних екологічних нішах дає можливість прогнозувати знаходження певних ксилотрофних аскових грибів вже на етапі встановлення приналежності рослини до тої чи іншої життєвої форми рослини.

6.1.1. Екологічні ніші на мертвому субстраті бука лісового

У лісових екосистемах Сколівських Бескидів у біоморфній екологічній ніші в листяному типі мертвого букового субстрату виявлено 53 види аскомікотів, кожен з яких займає індивідуальні вузькоспеціалізовані екологічні ніші нижчого рангу.

Дереворуйнівні сумчасті гриби в межах трофічної еконіші за спеціалізацією до бука лісового, а також до інших листяних порід – берези повислої та вільхи клейкої, 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); гігротопні (за умовами зволоження) з типами зволожених і перезволожених оселищ; сапротрофні (за станом розкладання деревного субстрату) з чотирма типами деструкції деревного субстрату 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 використано класифікацію В.П. Ісікова (Исиков, 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, в свою чергу, займають декілька більш спеціалізованих ніш нижчого рангу (табл. 6.1). Гігротопну зволожену екологічну нішу займають представники діатрипових

(Diatrypaceae) та ксилярієвих (Xylariaceae) грибів. Зафіксовані види є кортикосапротрофними деструкторами, які заселяють кору гілок.

На початкових етапах заселення гігротопної зволоженої і водночас сапротрофної екологічної ніші I типу утворюються топічні кортикофільні мікроніші ($к_1$-$к_3$), які спочатку колонізує ксилярієвий гриб 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 $к_2$, може колонізувати діатриповий гриб *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 ($к_3$), яку колонізує *Eutypella quaternata* (Pers.) Rappaz, строми якої співіснують з нішею діатрипового гриба *Diatrype disciformis* (Hoffm.) Fr ($к_4$).

Гігротопну зволожену і водночас сапротрофну екологічну нішу II типу займає все ще займають строми *Diatrype disciformis*. Зазначений вид існує на вже майже розкладеній, слабко прикріпленій, злегка струхлявілій корі гілок.

На першому етапі заселення гігротопної перезволоженої і водночас сапротрофної екологічної ніші I типу утворюється топічна кортикофільна мікроніша ($к_1$), яку колонізує нектрієвий гриб: телеоморфа *Nectria cinnabarina* (Tode) Fr. та її анаморфа – *Tubercularia vulgaris* Tode (Nectriaceae, Hypocreales). Далі формування екологічних ніш грибів на всій поверхні пагонів IV порядку відбувається тут у тому ж порядку, що і в гігротопній зволоженій екологічній ніші I і II стадій розкладу деревного субстрату (табл. 6.1).

Перелічені види грибів, займаючи таким чином *топічну кортикофільну екологічну нішу*, головним чином, 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 розкладати 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 гігротопних, сапротрофних і топічних ніш. Так, зволожену гігротопну і в той же час сапротрофну I типу і топічну кортикофільну екологічну мікронішу ($к_1$) займає *Hypoxylon fragiforme* та його анаморфна стадія – *Nodulisporium* sp. Під дією ферментативної системи цього гриба на кору бука остання злегка тріскає, руйнується, гриб отримує і розкладає всі доступні поживні сполуки деревини, формуючи наступну кортикофільну екологічну мікронішу ($к_2$), яку займає *Diatrypella favacea*. Утворення нової кортикофільної екологічної мікроніші ($к_3$) індикує поява стром *Eutypella quaternata* на злегка зруйнованій корі, згодом попередній вид починає витісняти *Diatrype disciformis*. Доволі часто ця мікроніша існує поруч з мікронішою ($к_4$) меланконідіального гриба *Melogramma spiniferum* (Wallr.) De Not (Melanconidaceae, Diaporthales).

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 ще строми вищезазначених піреноміцетів (в мікроніші $к_1$/$к_2$), який згодом, формуючи іншу сапротрофну мікронішу ($к_3$), витісняється дискоміцетом *Capitotricha fagiseda* Baral (Lachnaceae, Helotiales).

На III стадії розкладу субстрату кора, яка місцями відстала від деревини, але ще слабко тримається, утворює топічну кортико-лігнофільну екологічну нішу грибів з кортикофільними мікронішами, які колонізують *Diatrype stigma* або *Eutypa leptoplaca*. Ці види присутні допоки 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 представниками роду *Chaetosphaeria* Tul. & C. Tul., що в сапротрофній екологічній ніші IV типу займають свої топічні лігнофільні мікроніші ($л_1$+$л_2$). Серед хетосферій колонізаторами оголеної деревини гілок є *Ch. pulviscula* (Curr.) C. Booth або *Ch. innumera* Berk. & Broome ex Tul. & C. Tul. (Chaetosphaeriaceae, Chaetosphaeriales) (табл. 6.1).

Таблиця 6.1

Структура екологічних ніш ксилосапротрофних аскомікотів на мертвому буковому субстраті

Групи екологічних ніш					Вид
Просторова	*Гігротопна*	*Сапротрофна*	*Топічна*		
Типи екологічних ніш					
Пагони IV порядку з d=3–10 мм	Зволожені оселища	I	к	$к_1$/$к_2$/ $к_3$ / $к_4$	*Hypoxylon fragiforme* + *Nodulisporium* sp. / *Diatrypella favacea* / *Eutypella quaternata* / *Diatrype disciformis*
		II	к		*Diatrype disciformis*
	Перезволожені оселища	I	к	$к_1$/$к_2$/ $к_3$	*Nectria cinnabarina* + *Tubercularia vulgaris* / *Hypoxylon fragiforme* + *Nodulisporium* sp. / *Eutypella quaternata*
		II	к		*Diatrype disciformis*
Пагони III порядку з d=10–15 мм	Зволожені оселища	I	к	$к_1$/$к_2$/ $к_3$+$к_4$/ $к_5$	*Hypoxylon fragiforme* + *Nodulisporium* sp. / *Diatrypella favacea* / *Eutypella quaternata* + *Diatrype disciformis* / *Melogramma spiniferum*

		II	к	$к_1/к_2/к_3$	*Diatrype disciformis / Melogramma spiniferum / Capitotricha fagiseda*
		III	к-л	$к_1/к_2$	*Diatrype stigma / Eutypa leptoplaca*
			л		*Bertia moriformis*
		IV	л	$л_1+л_2$	*Chaetosphaeria pulviscula / Ch. innumera*
	Перезво-ложені оселища	I	к		*Nectria cinnabarina + Tubercularia vulgaris*
		II	к	$к_1/к_2$	*Diatrype stigma / Eutypa leptoplaca*
		III	л	$л_1/л_2$	*Hymenoscyphus calyculus / Bertia moriformis*
				$л_3+л_4$	*Chaetosphaeria pulviscula / Ch. innumera*
		IV	л		Невизначені аскомікоти
Пагони II порядку з d=15–25 мм	Зволожені оселища	I	к	$к_1+к_2/к_3/к_4$	*Hypoxylon fragiforme / Diatrypella favacea / Eutypella quaternata / Diatrype disciformis*
		II	к	$к_1/к_2$	*Diatrype stigma / Eutypa leptoplaca*
		III	к-л		*Annulohypoxylon cohaerens*
			л	$л_1/л_2$	*Eutypa lata / E. maura*
		IV	л	$л_1$	*Eutypa spinosa*
				$л_2+л_3+л_4$	*Chaetosphaeria pulviscula / Ch. innumera / Ch. inaequalis*
	Перезво-ложені оселища	I	к	$к_1/к_2/к_3$	*Nectria cinnabarina + Tubercularia vulgaris / Neonectria coccinea / N. ditissima*
				$к_4$	*Bulgaria inquinans*
		II	к	$к_1/к_2$	*Diatrype stigma / Eutypa leptoplaca*

			л		*Propolis farinosa*
		III	л	$л_1$+$л_2$/ $л_3$+$л_4$	*Bisporella citrina* / *Hymenoscyphus calyculus* / *Mollisia cinerea* / *M. ventosa*
		IV	л	$л_1$+$л_2$+ $л_3$+$л_4$+ $л_5$	*Ascocoryne cylichnium* / *A. sarcoides* / *Chaetosphaeria pulviscula* / *Ch. innumera* / *Ch. inaequalis* + *Mollisia* spp.
Пагони I порядку з d≥25 мм	Зволожені оселища	I	к	$к_1$/$к_2$	*Hypoxylon fragiforme* / *Diatrypella favacea*
		II	к	$к_1$+$к_2$	*Eutypella tetraploa* / *Eutypa leptoplaca*
		III	к-л		*Annulohypoxylon cohaerens*
			л	$л_1$/$л_2$/ $л_3$	*Eutypa maura*/*E. flavovirens*/ *Nemania serpens*
		IV	л	$л_1$+$л_2$+ $л_3$+$л_4$+ $л_5$	*Xylaria arbuscula* / *X. longipes* / *X. hypoxylon* / *X. polymorpha* / *X. filiformis*
				$л_6$	*Eutypa spinosa*
				$л_7$+$л_8$+ $л_9$+$л_{10}$	*Chaetosphaeria inaequalis* / *Ch. pulviscula* / *Ch. innumera* / *Ch. cupulifera*
				$л_{11}$+$л_{12}$+ $л_{13}$	*Echinosphaeria strigosa* / *Ruzenia spermoides* / *Lasiosphaeria ovina*
				$л_{14}$+$л_{15}$+ $л_{16}$	*Bactrodesmium* sp. / *Pseudospiropes simplex* / *P. nodosus*

	Перезво-ложені оселища	I	к	$к_{1+}к_{2+}к_3/к_{1+}к_2$	*Nectria cinnabarina* / *Neonectria ditissima* / *N. coccinea* / *Diatrype stigma* / *Eutypa leptoplaca*
		II	л		*Propolis farinosa*
		III	л	$л_{1+}л_2/л_3/л_4$	*Bisporella citrina* / *Hymenoscyphus calyculus*/ *Ascocoryne sarcoides* / *A. cylinchium* /
				$л_{5+}л_6$	*Chlorociboria aeruginascens* / *Ch. eruginosa*
				$л_{7+}л_8$	*Mollisia ventosa* / *M. cinerea*
		IV	л	$л_{1+}л_2$	*Scutellinia crinita* / *S. scutellata*
				$л_3/л_4/л_5$	*Ophiostoma* spp. + *Chaethosphaeria* spp. + *Orbilia coccinella*
Верхня частина стовбурів	Зволожені оселища	I	к		*Hypoxylon fragiforme*
		II	к-л		*Annulohypoxylon cohaerens*
		III	л	$л_1/л_2$	*Eutypa lata* / *E. maura*
				$л_3/л_4$	*Lasiosphaeris hirsuta* / *Lasiosphaeria ovina*
		IV	л	$л_1/л_2/л_3$	*Ophiostoma polyporicola* + *Chaetosphaeria preussii* + *Orbilia coccinella*
				$л_{4+}л_5/л_6$	*Bactrodesmium* sp. + *Pseudospiropes simplex* / *P. nodosus*
	Перезво-ложені оселища	I	к	$к_1/к_2$	*Nectria cinnabarina* / *N. ditissima*
		II	к-л		*Annulohypoxylon cohaerens*
		III	л	$л_1/л_{2+}л_3$	*Ascocoryne cylichnium* / *Chaetosphaeria preussii* / *Hypocrea rufa* (Pers.) Fr. + її анаморфна стадія *Trichoderma viride* Pers.

		IV	л		Dematiaceae
Центральна частина стовбурів	Зволожені оселища	I	к		*Hypoxylon fragiforme*
		II	к-л		*Annulohypoxylon cohaerens*
		III	л	$л_1/л_2/л_3$	*Bertia moriformis* / *Hypoxylon rubiginosum* / *Eutypa spinosa*
		IV	л	$л_1/л_{2+}л_3/л_{4+}л_5$	*Lasiosphaeria ovina* / *Nemania serpens* / *N. effuse* / *Xylaria hypoxylon* / *X. polymorpha*
				$л_{6+}л_{7+}л_{8+}л_9$	*Chaetosphaeria* spp. / *Ophiostoma* spp. / *Orbilia* spp. / *Mollisia* spp.
	Перезво-ложені оселища	I	к		*Nectria cinnabarina* + *Tubercularia vulgaris*
		II	к-л		*Annulohypoxylon cohaerens*
		III	л	$л_{1+}л_2/л_3$	*Bisporella citrina* / *Chlorociboria aeruginosa* / *Ascocoryne cylichnium*
		III–IV	л	$л_{1+}л_2$	*Scutellinia crinita* / *S.* scutellata
		IV	л	$л_{1+}л_2/л_3$	*Chaetosphaeria pulviscula* / *Ch. innumera* /
				$л_1/л_2/л_{3+}л_4$	*Chaetosphaeria* spp. + *Ophiostoma* spp.
				$л_{4+}л_{5+}л_{6+}л_7$	*Ophiostoma* spp. / *Mollisia ventosa* / *O. xanthostigma* / *O. faginea* / *O. leucostigma* / *O. coccinella*
Нижня частина стовбурів, включаючи пні	Зволожені оселища	I	к		*Asteromassaria macrospora*
		II	к-л		*Annulohypoxylon cohaerens*
		III	л	$л_1/л_2/л_{3+}л_4$	*Bisporella citrina* / *Eutypa spinosa* / *Xylaria hypoxylon* / *X. polymorpha*
		IV	л	$л_1$	*Kretzschmaria deusta*

				$Л_2+Л_3+$ $Л_4+Л_5+$ $Л_6+Л_7$	*Lasiosphaeria ovina* / *Chaetosphaeria* spp. / *Mollisia ventosa* / *M. cinerea* / *Orbilia coccinella* / *O. leucostigma*
				$Л_8+Л_6+Л_7$	*Ophiostoma* spp. / *Orbilia coccinella* / *O. leucostigma*
	Перезво-ложені оселища	I	к	$к_1+к_2+к_3$	*Nectria cinnabarina* / *Neonectria ditissima* / *N. coccinea*
		II	к-л		*Annulohypoxylon cohaerens*
		III	л	$л_1/л_2+$ $л_3/л_4$	*Bisporella citrina* / *Ascocoryne cylichnium* / *A. sarcoides* / *Xylaria* spp.
		IV	л	$л_1$	*Kretzschmaria deusta*
				$Л_2+Л_3+$ $Л_4+Л_5+$ $Л_6+Л_7$	*Lasiosphaeria ovina* / *Chaetosphaeria* spp. / *Mollisia ventosa* / *M. cinerea* / *Orbilia coccinella* / *O. leucostigma*
				$Л_8+Л_6+Л_7$	*Ophiostoma* spp. / *Orbilia coccinella* / *O. leucostigma*

Примітка: I-IV – типи сапротрофної екологічної ніші; к, л, к-л – кортикофільні, лігнофільні і кортико-лігнофільні типи топічної екологічної ніші; $к_{1\ ...}$, $л_{1\ ...}$ – топічні кортикофільні і лігнофільні екологічні мікроніші.

Топічну кортикофільну екологічну нішу грибів в межах сапротрофної еконіші I типу в перезволожених гігротопах на пагонах III порядку, як і в попередній гігротопній вологій просторовій екологічній ніші аскових ксилотрофів на пагонах IV порядку, займає *Nectria cinnabarina* та її анаморфа *Tubercularia vulgaris.* Зазначений вид присутній тут допоки не утвориться сапротрофна екологічна ніша II типу, яку займає *Diatrype stigma* або *Eutypa leptoplaca*. На наступних стадіях розкладу деревини в межах сапротрофної

екологічної ніші III типу формуються лігнофільні мікроніші ($л_1$-$л_4$), які послідовно колонізують дискоміцети з порядку Helotiales – *Hymenoscyphus calyculus* (Fr.) W. Phillips (Helotiaceae), *Bertia moriformis* та *Chaetosphaeria pulviscula* або *Ch. innumera* ($л_3$). Лігнофільну сапротрофну екологічну нішу IV типу в перезволожених гігротопах на досліджених пагонах III порядку займають наразі не визначені аскомікоти або інші групи ксилосапротрофних грибів (табл. 6.1).

Просторова екологічна ніша на пагонах II порядку з d=15–25 мм. Цю нішу у вологих оселищах зазвичай колонізують 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 ($к_1$), яка заповнюється стромами *Hypoxylon fragiforme*, поряд з яким через деякий час, але не дуже часто, ці пагони колонізує *Diatrypella favacea* ($к_2$). Нову кортикофільну мікронішу ($к_3$) колонізує діатриповий гриб *Eutypella quaternata*, строми якого проникають крізь кору, згодом розростаються і посилюють вплив на щільну кору як механічно, за рахунок тиску міцелію, так і хімічно – за допомогою ферментативного апарату. Коли поверхневі шари кори злегка розкладаються під дією дереворуйнівних ферментів попередніх грибів, і на ній стають помітними незначні тріщини, тут формується мікроніша ($к_4$) іншого діатрипового піреноміцета *Diatrype disciformis*.

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 утворюються топічна кортико-лігнофільна екологічна ніша, яку займає піреноміцет *Annulohypoxylon 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 ($л_1$-$л_2$) 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, в цій просторовій екологічній ніші аскових дереворуйнівних грибів починає формуватися сапротрофна екологічна ніша IV типу, яку займають особини *Eutypa spinosa* (Pers.) Tul. & C. Tul. Після цього виду тут утворюються лігнофільні екологічні мікроніші ($л_2$-$л_4$) 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 (табл. 6.1).

Просторова екологічна ніша на пагонах II порядку в перезволожених оселищах зазвичай колонізується видами таких порядків, як Hypocreales, 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, в порівнянні 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 ($к_4$) дискоміцету *Bulgaria inquinans* (Pers.) Fr. (Bulgariaceae, Leotiales). Під дією ферментів та тиску міцелію зазначених грибів, кора гілок злегка тріскає, руйнується, починає відшаровуватись, в результаті чого утворюється сапротрофна екологічна ніша II типу, мікроніші якої заселяють кортикофільні *Diatrype stigma* або *Eutypa leptoplaca*. Після відділення і опадання кори новоутворену топічну лігнофільну екологічну нішу заселяє *Propolis farinosa* (Pers.) Fr. (Marthamycetaceae).

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 мікроніш, які колонізують темно-сірі, іноді до голубуватого забарвлення 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* довший 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 видами роду *Chaetosphaeria*, серед яких може бути *Ch. pulviscula*, *Ch. innumera* або *Ch. inaequalis*, які займають свої лігнофільні мікроніші ($л_1$-$л_5$) в сапротрофній екологічній ніші IV типу (табл. 6.1).

<u>Просторова екологічна ніша на пагонах I порядку з d≥25 мм</u>. Цю нішу на мертвому субстраті бука лісового (*F. sylvatica*) може колонізувати до 40 видів аскомікотів. На ранніх стадіях розкладу деревини в зволожених оселищах формується сапротрофна екологічна ніша I типу з мікронішами $к_1$, яку колонізує *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 займає *Eutypa leptoplaca*, який спеціалізований 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 ксилярій були знайдені в недозрілому стані, тому вони переважно визначались як *Xylaria* sp. Після ксилярієвих 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 для 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 ласіосферієвими, які згодом ряснішають і розміщуються щільними групами. Серед них найчастіше в цій топічній лігнофільній екологічній ніші ($л_{11}$-$л_{13}$) можуть бути присутніми *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 ($л_{14}$-$л_{16}$). 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 (табл. 6.1).

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 аскових грибів, що часом можуть вимірюватися лише кількома міліметрами.

В гігротопній перезволоженій просторовій екологічній ніші ксилосапротрофних сумчастих грибів найчастіше присутні представники порядків Hypocreales, Helotialet, Pezizales та Xylariales. На I стадії деструкції деревини топічну кортикофільну екологічну нішу колонізують переважно нектрієві гриби ($к_1$-$к_3$), серед яких найчастіше присутні *Nectria cinnabarina, Neonectria ditissima* або *N. coccinea*. Наступними видами-колонізаторами цих ніш є *Diatrype stigma* або *Eutypa leptoplaca*.

В сапротрофній екологічній ніші II типу топічну лігнофільну екологічну нішу колонізує дискоміцет *Propolis farinose.*

На III стадії розкладу субстрату топічну лігнофільну еконішу займають дискоміцети *Bisporella citrina* або *Hymenoscyphus calyculus* ($л_1$-$л_2$), а поява *Ascocoryne sarcoides* чи *A. cylinchium* свідчить про утворення тут нових мікроніш ($л_3$-$л_4$). Інколи в цій сапротрофній екологічній ніші III типу замість вищезазначених видів трапляються 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 займають свої мікроніші ($л_5$-$л_6$). Згодом цю екологічну нішу у своїх мікронішах ($л_7$-$л_8$) заселяють 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 у своїх мікронішах ($л_1$-$л_2$) займають види з роду *Scutellinia*, серед яких зазвичай присутні *S. crinita* (Bull.) Lambotte або *S. scutellata* (L.) Lambotte. Варто звернути увагу на те, що чисельність скутелліній у цій екологічній ніші є незначною у порівнянні 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 ($л_3$-$л_5$). Серед них присутні види родів *Ophiostoma* spp., *Chaethosphaeria* spp., а також поміж ними жовті апотеції *Orbilia coccinella* Fr. (табл. 6.1).

«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. Всього 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 ін. На I стадії деструкції деревини в гігротопних зволожених оселищах топічну екологічну нішу кортикофільного типу колонізує *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 *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* ($л_1$-$л_2$), які з'являються як тільки субстрат стає м'якішим і більша частина деревини залишається без кори. Мікроніші $л_3$-$л_4$ на цьому етапі займають *Lasiosphaeris hirsuta* або *Lasiosphaeria ovina*.

На ранніх етапах IV стадії розкладу деревини ксилотрофними грибами залишки екологічних мікроніш ласіосферієвих грибів частково розміщуються поруч з мікронішами *Ophiostoma polyporicola* та *Chaetosphaeria preussii* які витісняють з часом ласіосферії, розширюючи свої мікроніші, де вже поряд з офіостомами та хетосферіями присутні жовті апотеції *Orbilia coccinella* ($л_3$). Наступні мікроніші ($л_4$-$л_6$), в 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*.

В гігротопних перезволожених оселищах топічна кортикофільна екологічна ніша, або сапротрофна I типу колонізується представниками нектрієвих аскомікотів – *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 у своїй мікроніші ($л_1$) дискоміцет *Ascocoryne cylichnium*. Його нішу заміщують строми *Chaetosphaeria preussii.* Про утворення нової мікроніші ($л_2$) свідчить пом'якшення і потемніння деревини. На цій стадії її розкладу поряд з хетосферією у своїх екологічних нішах ($л_3$-$л_4$) співіснує гіпокреальний гриб *Hypocrea rufa* (Pers.) Fr. та його анаморфна стадія *Trichoderma viride* Pers.

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

<u>Просторова екологічна ніша центральної частини стовбурів</u>. Всього тут зареєстровано 29 видів аскомікотів. В гігротопних сухих оселищах топічну кортикофільну нішу колонізує *Hypoxylon fragiforme*. Сапротрофну екологічну нішу II типу, яка є водночас і топічною кортико-лігнофільною, заселяє інший ксилярієвий 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 присутня *Bertia moriformis*. Коли деревина на цьому етапі починає обсипатись і злегка м'якшати,

тут з'являються строми *Hypoxylon rubiginosum* (Pers.) Fr. Наступну мікронішу на оголених ділянках деревини заселяє *Eutypa spinosa*.

В сапротрофній екологічній ніші дереворуйнівних грибів IV типу першими з'являються строми *Lasiosphaeria ovina*, які заміщують чорні розпростерті строми *Nemania serpens* (Pers.) Gray або *N. effusa* (Nitschke) Pouzar. На пізніших етапах розкладу субстрату свої мікроніші заселяють *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*), одбілій (*Orbilia*) або моллісій (*Mollisia*) (табл. 6.1).

У перезволожених 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 присутній типовий кортико-лігнофільний вид *Annulohypoxylon cohaerens.* В топічній лігнофільній екологічній ніші, яка також є сапротрофною III типу, спочатку свої мікроніші ($л_1$-$л_2$) заповнюють дискоміцети з жовтими (*Bisporella citrina*) або синьо-зеленими (*Chlorociboria aeruginosa*) апотеціями. Коли деревина починає злегка обсипатись, вона стає сприятливою мікронішею для колонізації *Ascocoryne cylichnium*.

При переході з III до IV стадії деструкції деревини, топічна лігнофільна екологічна ніша характеризується наявністю апотеціїв *Scutellinia crinita* або *S. scutellata*. Сапротрофну екологічну нішу IV типу колонізують хетосферієві гриби, серед яких можуть бути три представники: *Chaetosphaeria pulviscula, C. innumera* або *C. preusii*. Пізніше ця сапротрофна екологічна ніша упаковується мікронішами видів роду *Chaetosphaeria* spp. з *Ophiostoma* spp. ($л_4$). На наступному етапі сапротрофна екологічна ніша IV типу упаковується мікронішами представників *Ophiostoma* spp., *Mollisia ventosa*, а також роду

Orbilia, серед яких можуть бути присутні: *O. xanthostigma*, *O. faginea*, *O. leucostigma* або *O. coccinella*.

Просторова екологічна ніша нижньої частини стовбурів, включаючи пні. В цій ніші зареєстровано 23 представники аскомікотобіоти. У гігротопних зволожених оселищах типовим сапротрофом, що займає топічну кортикофільну нішу, є асколокулярний гриб *Asteromassaria macrospora* (Desm.) Höhn. (Pleomassariaceae, Pleosporales). Цей вид колонізує кору допоки на ній не почнуть з'являтись перші ознаки деструкції – невеликі тріщини, окремі відшарування від стовбура, часткове обсипання. Таким чином утворюється топічна кортико-лігнофільна або сапротрофна екологічна ніша II типу, яку колонізує *Annulohypoxylon 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 ($л_1$) займає дискоміцет *Bisporella citrina*. Подальший хід деструкції у сапротротрофній екологічній ніші III типу призводить до утворення мікроніші ($л_2$), 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 (тиском міцелію) впливів на деревину, створюються мікроніші ксилярієвих грибів ($л_3$-$л_4$). 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 ксилярій проростають з тієї частини стовбура, яка ближче до поверхні землі.

Про утворення свідчить наявність іншого ксилярієвого представника (*Kretzschmaria deusta* (Hoffm.) P.M.D. Martin.), строми якого присутні на досить зруйнованій, м'якій, вологій та оголеній деревині поміж синузіями мохів та лишайників. Надалі деревина стає дуже м'якою, повністю обсипається,

трухлявіє на великих ділянках, що свідчить про утворення багатьох нових мікроніш ($л_2$-$л_7$), які щільно упаковують 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 плетеві вищезазначених представників присутні *Mollisia ventosa* або *M. cinerea*. Також свої мікроніші ($л_6$-$л_7$) тут займають види з роду *Orbilia* (*O. coccinella* або *Orbilia leucostigma*).

Згодом утворюється мікроніші представників *Ophiostoma* spp. ($л_8$), які витіснили хетосферії або ласіосферії, але апотеції орбілій все ще присутні. На кінцевих стадіях деструкції субстрату на ділянках деревини, які не колонізовані офіостомами і орбіліями присутні дематіоїдні гіфоміцети.

Як і в попередніх просторових екологічних нішах ксилосапротрофних сумчастих грибів у гігротопних перезволожених оселищах, топічна кортикофільна екологічна ніша може колонізуватись *Nectria cinnabarina* або *Neonectria ditissima* чи *N. coccinea*. Сапротрофну екологічну нішу II типу займає кортико-лігнофільний вид *Annulohypoxylon cohaerens*.

Вже оголену деревину, тобто утворену топічну лігнофільну нішу, на III стадії розкладу субстрату колонізує *Bisporella citrina*, яку заміщають дискоміцети 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 зволоженими оселищами (табл. 6.1).

Результати дослідження структури мікобіоти на мертвій деревині бука лісового вказують на існування у аскомікотів елементарних екологічних ніш, або мікроніш, наявність екотонних ділянок, можливість розширення або звуження окремих типів екологічних ніш, упакування мікроніш в межах спеціалізованих екологічних ніш вищого рангу.

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

6.1.1.1. Видові ряди ксилотрофних аскомікотів в екологічних нішах у процесі деструкційної сукцесії на мертвому буковому субстраті. Оскільки процес розкладу деревного субстрату постійно змінює середовище життєдіяльності аскомікотів (відбуваються сукцесійні зміни), спостерігається співіснування видів у такому розподілі ніш, за яким у стабільних умовах відбувалося би виключення одного з видів. Часом співіснування видів може залежати від дії не облікованих факторів. Як свідчать деякі літературні дані, в екологічній ніші мікроугруповання грибів повторюються на кожному подібному типі ресурсу (Dix, Webster, 1995; Swift, Healey, Hibberd et al., 1976).

По мірі розкладання деревини одні групи грибів витісняються іншими, що підтверджують багато дослідників (Hacheva, 2013; Holec, Kriz, 2013; Jaklitsch, 2014 та ін.). Деструкційна сукцесія відбувається дуже повільно, окремі стадії розкладу деревини можуть тривати роками і навіть десятиліттями. Одні гриби замінюються іншими, які підготовлюють субстрат для розвитку наступних видів. Порядок видових рядів в екологічній ніші єдиний для всіх рослин-субстратів. В залежності від зовнішніх умов можливий розвиток декількох варіантів їх розвитку (Исиков, 2004).

Тому явище видових рядів в загальному і, частково, на окремих органах, в конкретних екологічних нішах залишається до цього часу недостатньо добре вивченим (Исиков, 2004).

У лісових екосистемах Сколівських Бескидів досліджено два варіанти видових рядів у ксилосапротрофних аскових грибів на мертвому буковому субстраті, тобто в зволоженихі тимчасово або постійно перезволожених умовах середовища.

На мертвому буковому субстраті у просторовій екологічній ніші ксилотрофних грибів пагона IV порядку (діаметр 3-10 мм) видовий ряд у зволожених умовах має такий вигляд: *Hypoxylon fragiforme* в стадії анаморфи *Nodulisporium* sp. → *Diatrypella favacea* → *Eutypella quaternata* → *Diatrype disciformis* → *Diatrype stigma* → *Eutypa leptoplaca* → анаморфні гриби. У перезволожених умовах переважно присутні гіпокреальні і діатрипові гриби: *Nectria cinnabarina* в стадії анаморфи *Tubercularia vulgaris* → *Eutypella quaternata* → *Diatrype disciformis* → *Diatrype stigma* → *Eutypa leptoplaca*.

В просторовій екологічній ніші грибів пагона III порядку (діаметром 10-15 мм) можливо також два варіанти видових рядів в залежності від ступеня вологості середовища. Так, при зволожених умовах видовий ряд має такий вигляд: *Nodulisporium* sp. + *Hypoxylon fragiforme* → *Diatrypella favacea* → *Eutypella quaternata* → *Diatrype disciformis* + іноді *Melogramma spiniferum* → *Capitotricha fagiseda* → *Diatrype stigma / Eutypa leptoplaca* → *Bertia moriformis* / іноді представники роду *Chaetosphaeria* → *Chaetosphaeria pulviscula* або *Chaetosphaeria innumera*. При перезволожених умовах видовий ряд набуває такого вигляду: *Tubercularia vulgaris* + *Nectria cinnabarina* → *Eutypella quaternata* → *Hymenoscyphus calyculus* → *Diatrype stigma / Eutypa leptoplaca* → *Bertia moriformis* / іноді представники роду *Chaetosphaeria* → *Chaetosphaeria pulviscula* або *Ch. innumera*.

Видовий ряд при зволожених умовах в екологічній ніші грибів пагона II порядку (діаметр 15-25 мм) має таку послідовність: *Hypoxylon fragiforme* → *Diatrypella favacea* / *Eutypella quaternata* → *Diatrype disciformis* → *Annulohypoxylon cohaerens* → *Diatrype stigma* / *Eutypa leptoplaca* → *Eu. maura* / *Eu. lata* → *Eu. spinosa* / *Chaetosphaeria* spp. → *Xylaria hypoxylon*. Інший варіант перебігу видового ряду, тобто при перезволожених умовах: *Nectria cinnabarina* + іноді *Tubercularia vulgaris* / *Neonectria coccinea* / *N. ditissima* → *Bulgaria inquinans* → *Diatrype stigma / Eutypa leptoplaca* → *Propolis farinosa* → *Bisporella*

citrina / *Hymenoscyphus calyculus* → *Mollisia cinerea* / *M. ventosa* + не дуже рясно *Chaetosphaeria* spp. або *Eutypa spinosa* → *Ascocoryne cylichnium* / *A. sarcoides* + значно рясніше присутні *Chaetosphaeria* spp. або *Eutypa spinosa* → домінування *Chaetosphaeria* spp. / *Eutypa spinosa*.

Зміна видового складу в ході деструкційної сукцесії в екологічній ніші ксилотрофних аскових грибів пагона I порядку (діаметр більше 25 мм) при зволожених умовах виглядатиме так: *Hypoxylon fragiforme* → *Diatrypella favacea* → *Eutypella tetraploa* → *Annulohypoxylon cohaerens* → *Eutypa leptoplaca* – *Eu. maura* → *Eu. flavovirens* → *Nemania serpens* → *Xylaria* spp. → *Eutypa spinosa* → *Chaetosphaeria inaequalis* / *C. pulviscula* / *C. innumera* / *C. cupulifera* → *Echinosphaeria strigosa* / *Ruzenia spermoides* / *Lasiosphaeria ovina* → дематіоїдні гіфоміцети (Dematiaceae). При перезволожених умовах середовища видовий ряд представлений таким чином: *Neonectria cinnabarina* / *N. ditissima* / *N. coccinea* + *Diatrypella favacea* → *Diatrype stigma* / *Eutypa leptoplaca* → *Propolis farinosa* + *Annulohypoxylon cohaerens* → *A. cohaerens* → *Bisporella citrina* / *Hymenoscyphus calyculus* → *Mollisia ventosa* / *M. cinerea* → *Ascocoryne sarcoides* / *A. cylichnium* → *Chlorociboria eruginascens* / *Ch. aeruginosa (рідко може бути Scutellinia crinita* / *S. scutellata)* → *Ophiostoma* spp. + *Chaetosphaeria* spp. + *Orbilia coccinella* Fr.

В просторовій екологічній ніші грибів на верхніх частинах стовбура, в зволожених умовах зростання видовий ряд аскомікотів має таку послідовність: *Hypoxylon fragiforme* → *Annulohypoxylon cohaerens* → *Eutypa spinosa* → *Lasiosphaeris hirsuta* або *Lasiosphaeria ovina* → *Ophiostoma polyporicola* або *Chaetosphaeria preussii* + *Orbilia coccinella* → дематіоїдні гіфоміцети (*Bactrodesmium* sp., *Pseudospiropes simplex* або *P. nodosus* або ін.). У перезволоженій гігротопній екологічній ніші послідовність сумчастих грибів у видовому ряді має такий вигляд: *Nectria cinnabarina* / N. *ditissima* → *Annulohypoxylon cohaerens* → *Ascocoryne cylichnium* → *Chaetosphaeria preussi* +

Hypocrea rufa + її анаморфная стадія *Trichoderma viride* → *Orbilia* spp. + *Chaetosphaeria preussi* + *Lasiosphaeria* spp. / *Ophiostoma* sp. → дематіоїдні гіфоміцети.

В просторовій екологічній ніші ксилотрофних грибів на центральних частинах стовбура в процесі деструкційної сукцесії деревини при зволожених умовах середовища встановлено такий видовий ряд: *Hypoxylon fragiforme* → *Annulohypoxylon cohaerens* → *Bertia moriformis* → *Hypoxylon rubiginosum* → *Eutypa spinosa* → *Lasiosphaeria ovina* + *Nemania serpens* або *N. effusa* → *Xylaria hypoxylon* або *X. polymorpha*. На мертвій деревині бука в перезволоженій гігротопній екологічній ніші видовий ряд виглядає наступним чином: *Nectria cinnabarina* + анаморфна стадія *Tubercularia vulgaris* → *Annulohypoxylon cohaerens* → *Bisporella citrina* або *Hymenoscyphus calyculus* чи *Chlorociboria aeruginosa* → *Ascocoryne cylichnium* → *Scutellinia crinita* або *S. scutellata* → *Chaetosphaeria* spp. (*Ch. pulviscula* / *Ch. innumera* / *Ch. preusii*) → *Ophiostoma* spp. + *Mollisia ventosa* + *Orbilia* spp. (*O. xanthostigma*, *O. faginea*, *O. leucostigma*, *O. coccinella*) + іноді *Lachnum virgineum*.

В просторовій екологічній ніші ксилотрофних сумчастих грибів на нижніх частинах стовбурів, включаючи пні, на деревині бука видовий ряд при сухих умовах зростання існує в такій послідовності: *Asteromassaria macrospora* → *Annulohypoxylon cohaerens* → *Bisporella citrina* → *Eutypa spinosa* → *Xylaria* spp. (*X. hypoxylon* / *X. polymorpha* / *X. longipes* / *X. filiformis*) → *Kretzschmaria deusta* → *Lasiosphaeria ovina* → *Mollisia ventosa* / *M. cinerea* → *Orbilia* spp. (*O. coccinella* / *O. leucostigma* + *Ophiostoma* spp. + дематіоїдні гіфоміцети. На мертвій деревині, яка знаходиться у перезволожених умовах зростання, видовий ряд представлений таким чином: *Nectria cinnabarina* / *Neonectria ditissima* / *N. coccinea* → *Annulohypoxylon cohaerens* + *Bisporella citrina* → *Ascocoryne* spp. (*A. cylichnium* або *A. sarcoides*) + *Annulohypoxylon cohaerens* → *Xylaria* spp. →

Kretzschmaria deusta → *Lasiosphaeria ovina* → *Mollisia ventosa* / *M. cinerea* → *Orbilia* spp. (*O. coccinella* / *O. leucostigma* + *Ophiostoma* spp. + дематіоїдні гіфоміцети.

На прикладі вегетативних пагонів різних порядків, а також трьох частин стовбура доведено, що розташування грибів в кроні деревного субстрату строго впорядковане. Однак, як видно з вищезазначених видових рядів, в деяких екологічних нішах ксилотрофних грибів спостерігаються випадки, коли в екологічній ніші раптом з'являється «чужий» гриб. При тому, що це може бути як близький в систематичному відношенні вид, так і вид з іншої родини чи порядку.

Таким чином, видові ряди ксилотрофних аскових грибів, які спостерігаються в їх екологічних нішах в ході деструкційної сукцесії на деревних породах бука лісового, підтверджують природну закономірність, завдяки якій існує можливість з високою імовірністю прогнозувати знахідки цих грибів в їх конкретних нішах на певних видах деревних рослин.

В процесі деструкції мертвого букового субстрату за участі ксилосапротрофних аскомікотів, що фактично є аналогом сукцесій рослинності, утворюється значна кількість спеціалізованих екологічних ніш дереворуйнівних аскових грибів різного рангу, які відображають на видовому рівні усталений порядок їх просторово-часових змін.

6.1.2. Екологічні ніші на мертвому субстраті берези повислої

У лісових екосистемах Сколівських Бескидів на мертвому субстраті *Betula pendula* трапляються 13 видів аскомікотів. Кожен з цих грибів займає свої екологічні ніші, розділені в просторі – за пагонами різного порядку (I-IV) і діаметру та стовбуром, який, як виявилося, у *B. pendula* представляє одну просторову екологічну нішу, і в часі – за стадіями деструкції мертвої деревини або стадіями деструкційної сукцесії мікобіоти, які між собою не завжди співпадають (табл. 6.2).

Виявлені види є найбільш поширеними у досліджуваному регіоні на деревному субстраті *B. pendula*, проте цей список можуть доповнювати й інші представники ксилосапротрофних аскомікотів. При аналізі розподілу аскомікотів дерев-субстратів з'ясовано, що на стовбурах трапляється менше дереворуйнівних грибів (до 8 видів) у порівнянні з пагонами крони (до 11 видів), яка представляє собою систему екологічних ніш різних видів грибів. Екологічні ніші аскомікотів на пагонах зазвичай чітко виражені, і їх межі відповідають пагонам різного порядку. Інколи ці межі бувають розмитими, проходять на пагонах одного порядку, і в цьому випадку можливе взаємне проникнення грибів різних екологічних ніш на екотонні ділянки пагона (табл. 6.2).

В просторовій екологічній ніші грибів «пагони IV порядку з d=3-10 мм» зареєстровано два кортикосапротрофних види піреноміцетів, які заселяють цю нішу на I етапі розкладу деревного субстрату. На всій поверхні пагонів присутній ксилярієвий гриб *Hypoxylon fragiforme* (Pers.) J. Kickx f. (Xylariaceae, Xylariales), поряд з яким через деякий час, але не дуже часто, ці пагони може колонізувати діатриповий гриб *Diatrypella favacea* (Fr.) Ces. & De Not. (Diatrypaceae, Xylariales).

Перелічені гриби, головним чином, розкладають поверхневі шари деревини і паренхіму кори, займаючи таким чином топічну кортикофільну екологічну нішу. Вони готують субстрат до появи нової екологічної ніші і її заселення представниками відділу Basidiomycota, у яких значно краща ферментоутворююча система, і які здатні розкладати складніші сполуки деревини.

Просторову екологічну нішу ксилотрофних аскових грибів «пагони III порядку з d=10-15 мм» колонізує *Diatrypella favacea*. Під дією ферментативної системи цього гриба на кору берези остання злегка тріскає, руйнується, гриб отримує і розкладає всі доступні поживні сполуки деревини, займаючи топічну кортикофільну і одночасно сапротрофну екологічну нішу I типу. Наступними видами-колонізаторами цих ніш є асколокулярні гриби *Splanchnonema argus*

(Berk. & Broome) Kuntze (=*Myxocyclus polycystis* (Berk. & Broome) Sacc. або *S. siparium* (Berk. & Broome), які заміщують *Diatrypella favacea*, що свідчить про утворення фактично нової мікроніші (табл. 6.2). На наступних стадіях розкладу деревини зазначені екологічні ніші цих видів аскових грибів зникають, натомість активну участь у деструкції субстрату зазвичай беруть аскові гриби, які не вдалось ідентифікувати, або інші групи грибів.

Таблиця 6.2

Структура екологічних ніш ксилосапротрофних аскомікотів на мертвому березовому субстраті

<table>
<tr><td colspan="5">Групи екологічних ніш</td><td rowspan="3">Вид</td></tr>
<tr><td>Просторова</td><td>Гігро-топна</td><td>Сапро-трофна</td><td colspan="2">Топічна</td></tr>
<tr><td colspan="5">Типи екологічних ніш</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Пагони IVпорядку з d=3–10 мм</td><td rowspan="8">Зволожені / перезволожені оселища</td><td rowspan="2">I</td><td rowspan="2">к</td><td>$к_1$</td><td>Hypoxylon fragiforme</td></tr>
<tr><td>$к_2$</td><td>Diatrypella favacea</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Пагони III порядку з d=10–15 мм</td><td rowspan="2">I</td><td rowspan="2">к</td><td>$к_1$</td><td>Diatrypella favacea</td></tr>
<tr><td>$к_2$</td><td>Splanchnonema argus / S. siparium</td></tr>
<tr><td rowspan="5">Пагони II порядку з d=15–25 мм</td><td>I</td><td colspan="2">к</td><td>Diatrypella favacea / D. decorata</td></tr>
<tr><td>II</td><td colspan="2">к</td><td>Pseudovalsa lanciformis</td></tr>
<tr><td>III</td><td colspan="2">к-л</td><td>Annulohypoxylon multiforme</td></tr>
<tr><td>III-IV</td><td colspan="2">л</td><td>Chlorociboria aeruginosa</td></tr>
<tr><td>IV</td><td>л</td><td>$л_1$</td><td>Mollisia cinerea / M. ligni + Tapesia sp.</td></tr>
</table>

				$л_2$	*Tapesia sp.*
Пагони I порядку з d=≥ 25 мм		I	к		*Diatrypella favacea / D. decorata*
		II	к		*Pseudovalsa lanciformis*
		III	к-л		*Annulohypoxylon multiforme*
		III-IV	л		*Chlorociboria aeruginosa*
		IV	л	$л_1$	*Mollisia cinerea / M. ligni* + *Tapesia* sp.
				$л_2$	*Tapesia* sp.
Верхня, центральна та нижня частини стовбура		I	к		*Diatrypella decorata / D. melaena*
		II	к		*Diatrypella decorata / D. melaena*
		II-III	к		*Melanconis stilbostoma*
		III	к-л		*Annulohypoxylon multiforme*
			л		*Mollisia cinerea / M. ligni*
		IV	л	$л_1$	*Tapesia* sp.
				$л_2$	*Ascocoryne solitaria*

Примітка: I-IV – типи сапротрофної екологічної ніші; к, л, к-л – кортикофільні, лігнофільні та кортико-лігнофільні типи топічної екологічної ніші; $к_{1 ...}$, $л_{1 ...}$ – топічні кортикофільні та лігнофільні екологічні мікроніші.

Мікобіота просторової екологічної ніші дереворуйнівних грибів «пагони II порядку з d=15-25 мм» у *B. pendula* налічує сім видів. На ранніх стадіях розкладу деревини тут формується сапротрофна екологічна ніша I типу, яку колонізують *Diatrypella favacea* або *D. decorata*. 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 витісняє діапортальний гриб *Pseudovalsa lanciformis* (Fr.) Ces. & De Not. (Pseudovalsaceae, Diaporthales). Після руйнування поверхневих шарів кори і паренхіми і появи оголених ділянок деревини починає формуватися топічна кортико-лігнофільна, або сапротрофна екологічна ніша III типу, лігнофільна мікроніша якої колонізується стромами піреноміцета *Annulohypoxylon multiforme* (Fr.) Y.M. Ju, J.D. Rogers & H.M. Hsieh (Xylariaceae, Xylariales), деструктивна здатність якого доволі значна.

При переході з III до IV стадії деструкції деревини в цій просторовій екологічній ніші формується еконіша дискоміцетів, які витісняють строми *Annulohypoxylon multiforme*. Серед апотеціальних грибів найчастіше трапляються представники родин Chlorociboriaceae Baral & P.R. Johnst., Dermateaceae Fr. та Helotiaceae Rehm. Ще досить тверду оголену деревину колонізує *Chlorociboria aeruginosa* (Oeder) Seaver (Chlorociboriaceae, Helotiales), займаючи таким чином лігнофільну екологічну нішу. Коли деревина стає м’якою і починає місцями осипатися, це є ознакою формування сапротрофної екологічної ніші IV типу, що супроводжується витісненням попереднього виду такими грибами, як *Mollisia cinerea* (Batsch) P. Karst. або *M. ligni* (Desm.) P. Karst. (Dermateaceae). На цій стадії розкладу деревини в зазначених екологічних нішах грибів роду *Mollisia* часто з’являються представники роду *Tapesia* (Pers.) Fuckel, які поступово ці ніші колонізують, повністю витісняючи види роду *Mollisia*.

Просторова екологічна ніша аскових дереворуйнівних грибів «пагони I порядку з d≤25 мм» представлена аналогічним чином як і попередня ніша – "пагони II порядку з d=15-25 мм" (табл. 6.2).

«Стовбур» B. pendula представляє одну просторову екологічну нішу ксилотрофних сумчастих грибів, що об’єднує його верхню, центральну та нижню частини, оскільки тут виявлено однаковий склад грибів, однаковий хід

деструкційної сукцесії мікобіоти і формування протягом цього процесу однакових новоутворених ніш.

На I і II стадіях деструкції деревини досліджена просторова екологічна ніша водночас є топічною екологічною нішею кортикофільного типу і сапротрофною екологічною нішею I типу. На цьому етапі сукцесійних змін її колонізують переважно діатрипові гриби, серед яких найчастіше присутні *Diatrypella decorata* або *D. melaena* Nitschke. Строми особин зазначених видів проникають крізь кору, згодом розростаються і посилюють вплив на щільну кору як механічно, за рахунок тиску міцелію, так і хімічно – за допомогою ферментативного апарату. Коли поверхневі шари кори злегка розкладаються під дією дереворуйнівних ферментів попередніх грибів і на ній стають помітними незначні тріщини, тут формується мікроніша діапортового гриба *Melanconis stilbostoma* (Fr.) Tul. & C. Tul. (Melanconidaceae).

На III стадії розкладу деревини після руйнування поверхневих шарів кори і паренхіми утворюються топічна кортико-лігнофільна екологічна ніша і водночас з нею на оголених ділянках стовбура – сапротрофна екологічна ніша III типу. Спершу топічну кортико-лігнофільну нішу колонізує піреноміцет *Annulohypoxylon multiforme,* а коли субстрат стає м’якішим і більша частина стовбура залишається без кори, на мертвій деревині формується *лігнофільна екологічна ніша* дискоміцетів, яку займають *Mollisia cinerea* (Batsch) P. Karst. або *M. ligni* (Desm.) P. Karst.

При переході до IV стадії деструкції, коли деревина стає повністю м’якою, осипається на великих ділянках і трухлявіє, в просторовій екологічній ніші аскових дереворуйнівних грибів починає формуватися сапротрофна екологічна ніша IV типу, яку займають види з роду *Tapesia* (Pers.) Fuckel. Також тут часто присутні апотеціоїдні плодові тіла гелотієвого гриба – *Ascocoryne solitaria* (Rehm) Dennis (Helotiaceae, Helotiales) (табл. 6.2).

На V стадії розкладу березового субстрату зазначені екологічні ніші аскових грибів відсутні. Деревні частки осипаються на землю, де в процес деструкції включаються гумусові та підстилкові сапротрофи, бактерії та безхребетні тварини.

6.1.2.1. Видові ряди ксилотрофних аскомікотів в екологічних нішах у процесі деструкційної сукцесії на мертвому березовому субстраті. Як показали дослідження, структура і послідовність сукцесійних змін видів ксилотрофних аскомікотів на мертвій деревині берези повислої (*Betula pendula*) у лісових екосистемах Сколівських Бескидів не залежать від ступеня вологості умов середовища. Тому видові ряди на цьому субстраті однакові як у зволожених, так і у перезволожених оселищах.

На мертвому березовому субстраті у просторовій екологічній ніші ксилотрофних грибів пагона IV порядку (діаметр 3-10 мм) видовий ряд у вологих і у тимчасово або постійно перезволожених умовах має такий вигляд: *Hypoxylon fragiforme* → *Diatrypella favacea*.

У просторовій екологічній ніші грибів на пагонах III порядку деревини березового субстрату видовий ряд ксилотрофних аскових грибів виглядає таким чином: *Diatrypella favacea* → *Splanchnonema argus / S. siparium.*

На пагонах II порядку з d=15-25 мм, які являють собою просторову екологічну нішу дереворуйнівних аскомікотів, зареєстровано такий видовий ряд грибів: *Diatrypella favacea / D. decorata* → *Pseudovalsa lanciformis* → *Annulohypoxylon multiforme* → *Chlorociboria aeruginosa* → *Mollisia cinerea / M. ligni* + *Tapesia* sp.

Встановлено, що видовий ряд просторової екологічної ніші дереворуйнівних аскових грибів на пагонах I порядку з d ≥ 25 мм ряд відбувається аналогічним чином, як і в просторовій ніші грибів пагонів II порядку.

Так як стовбур *Betula pendula* являє собою одну просторову екологічну нішу ксилотрофних сумчастих грибів (що описано в підрозділі 6.1.2), яка об’єднує його верхню, центральну та нижню частини, оскільки тут виявлено

однаковий склад грибів, тому й характер видових рядів мікобіоти на цій деревині також однаковий. Видовий ряд має такий вигляд: *Diatrypella decorata / D. melaena* → *Melanconis stilbostoma* → *Annulohypoxylon multiforme* + *Mollisia cinerea / M. ligni* → *Tapesia* sp. → *Ascocoryne solitaria*.

6.1.3. Екологічні ніші на мертвому субстраті вільхи клейкої

Ксилотрофні аскомікоти на мертвому деревному субстраті вільхи клейкої (*Alnus glutinosa*) у лісових екосистемах Сколівських Бескидів представлені 16 видами, які розділені в часі та просторі, займаючи свої конкретні ніші. Виявлені таксони є найпоширенішими на цьому деревному субстраті, проте цей список можуть доповнювати й інші представники дереворуйнівних сумчастих грибів. В результаті проведеного аналізу розподілу аскомікотів за екологічними нішами встановлено, що на гілках та гілочках різного порядку галуження сумчастих представників дещо більше (11 видів) у порівнянні зі стовбурами, який можуть колонізувати 9 видів.

Виявлені ксилотрофні аскомікоти на мертвій деревини вільхи клейкої займають гігротопну перезволожену екологічну нішу, оскільки ця деревна порода росте переважно в долинах річок, на їх перезволожених берегах або в інших заболочених місцях.

Мікобіота типу просторової екологічної ніші дереворуйнівних грибів «пагони IV порядку з d=3-10 мм» у вільхи клейкої налічує лише два види. На ранніх стадіях розкладу деревини тут формується сапротрофна екологічна ніша I типу, яку колонізує *Brachysporiella gayana* (incertae sedis Sordariales). Коли кора субстрату злегка тріскає, а місцями починає опадати або відшаровуватись, то це свідчить про утворення сапротрофної екологічної ніші II типу, в якій деструкцію мертвої деревини здійснює дискоміцет *Tympanis alnea* (Tympanidaceae, Helotiales), апотеції якого виступають з-під відшарованої кори. Виявлені гриби займають кортикофільний тип топічної екологічної ніші

(табл. 6.3). У наступних типах сапротрофної екологічної ніші у кортикофільних та лігнофільних типах топічних ніш досліджуваних грибів не виявлено.

Таблиця 6.3

Структура екологічних ніш ксилосапротрофних аскомікотів на мертвому субстраті вільхи клейкої

Групи екологічних ніш					Вид
Просторова	*Гігро-топна*	*Сапро-трофна*	*Топічна*		
Типи екологічних ніш					
Пагони IV порядку з d=3-10 мм	Перезволожені оселища	I	к		*Brachysporiella gayana*
		II	к		*Tympanis alnea*
Пагони III порядку з d=10-15 мм		I	к	$к_1/к_2$	*Hypoxylon fuscum / Melanomma pulvis-pyrius*
		II	к	$к_1/к_2$	*Tympanis alnea / Eutypella alnifraga*
Пагони II порядку з d=15-25 мм		I	к		*Hypoxylon fuscum*
		II	к		*Melanconis alni*
Пагони I порядку з d ≥ 25 мм		I	к		*Hypoxylon fuscum*
		II	к		*Melanconis stilbostoma*
		II-III	к-л		*Annulohypoxylon multiforme*
		III	л		*Lophiostoma rugulosum*
		IV	л	$л_1/л_2$	*Tubeufia cerea / Lasiosphaeris hirsuta*
Верхня частина		II-III	к-л		*Annulohypoxylon multiforme*
		III	л		*Annulohypoxylon multiforme*

стовбурів		IV	$л_1/л_2$		*Lasiosphaeris hirsuta / Pseudospiropes simplex*
Центральна частина стовбурів		II-III	к-л		*Annulohypoxylon multiforme*
		III	л	$л_1$	*Annulohypoxylon multiforme*
				$л_2$	*Iodosphaeria* sp. в стадії анаморфи *Ceratosporium gracile*
				$л_3$	*Chaetosphaerella fusca* в стадії анаморфи *Oedemium didymium*
		IV	л	$л_1/л_2$	*Bactrodesmium biformatum / B. longisporum + Pseudospiropes simplex*

Примітка: I-IV – типи сапротрофної екологічної ніші; к, л, к-л – кортикофільні, лігнофільні та кортико-лігнофільні типи топічної екологічної ніші; $к_{1 ...}$, $л_{1 ...}$ – топічні кортикофільні та лігнофільні екологічні мікроніші.

Первинним колонізатором типу просторової екологічної ніші ксилотрофних аскових грибів «пагони III порядку з d=10-15 мм» є ксилярієвий гриб *Hypoxylon fuscum* (Xylariaceae, Xylariales). Таким чином зазначений вид займає топічну кортикофільну мікронішу ($к_1$), яка водночас є сапротрофною екологічною нішею I типу. Поява у цій ніші асколокулярного виду *Melanomma pulvis-pyrius* (Melanommataceae, Pleosporales) свідчить про формування мікроніші $к_2$. Наступним видом-колонізатором є дискоміцет *Tympanis alnea* з темно-сірими до чорного кольору апотеціями, які заміщують попередній вид, освоюючи вже сапротрофну екологічну нішу II типу і водночас кортикофільну мікронішу ($к_1$). Коли на корі починає утворюватись все більші тріщини, кора ще більше обсипається, а місцями трухлявіє, то це характеризує утворення

мікроніші $к_2$, яку колонізують строми діатрипового дереворуйнівного піреноміцета *Eutypella alnifraga* (Diatrypaceae, Xylariales). У топічних лігнофільних екологічних нішах, які водночас є сапротрофними нішами III та IV типів, досліджуваної екологічної групи грибів не виявлено (табл. 6.3).

У типі просторової екологічної ніші грибів «пагони II порядку з d=15-25 мм» зареєстровано два кортикосапротрофних види піреноміцетів, які заселяють цю нішу на I та II етапах розкладу деревного субстрату вільхи клейкої. На всій поверхні пагонів присутній ксилярієвий гриб *Hypoxylon fuscum*. Сапротрофну екологічну нішу II типу займає меланкодіальний ксилотроф *Melanconis alni* (Melanconidaceae, Diaporthales) (табл. 6.3).

На ранніх етапах деструкції вільхового субстрату тип просторової екологічної ніші аскових грибів «пагони I порядку з з d ≥ 25 мм» загалом представлений аналогічним чином як і в попередньому описі типу просторової еконіші грибів «пагони II порядку». Раннім колонізатором кори є *Hypoxylon fuscum*. Кортикофільний тип топічної ніші, який є сапротрофною еконішею II типу заселяє також меланкодіальний ксилотроф, але не *Melanconis alni*, як в попередній просторовій ніші, а інший вид – *Melanconis stilbostoma*. Наступним розклад деревини здійснює кортико-сапротрофний вид *Annulohypoxylon multiforme* (Xylariaceae, Xylariales).

На III етапі деструкції деревини топічну лігнофільну нішу, яка є водночас сапротрофною екологічною нішею III типу, утворює плеоспоральний локулоаскоміцет *Lophiostoma rugulosum* (Lophiostomataceae, Pleosporales). Зазначений вид присутній, поки не настає IV стадія розкладу деревного субстрату вільхи. На цьому етапі колонізація мертвої деревни здійснюється стромами *Tubeufia cerea* (Tubeufiaceae, Tubeufiales). Про утворення мікроніші в цьому IV типі сапротрофної, і одночасно топічної лігнофільної ніші, свідчить поява плодових тіл піреноміцета *Lasiosphaeris hirsuta* (Lasiosphaeriaceae, Sordariales) (табл. 6.3).

В просторовій екологічній ніші аскомікотів верхніх частин стовбурів на I та II стадіях розкладу деревини досліджуваних грибів не виявлено. При

переході з II до III стадії типовим кортико-лігнофільним колонізатором є *Annulohypoxylon multiforme*, строми якого наявні протягом III стадії деструкції. В сапротрофній екологічній ніші IV типу мікронішу утворює спершу *Lasiosphaeris hirsuta*, через деякий час поряд з'являються дематіоїдні гіфоміцети, які спочатку співіснують з плодовими тілами хетосферіса, поступово повністю витісняючи їх. Серед дематіоїдних грибів найчастіше присутній *Pseudospiropes simplex* (табл. 6.3).

Як і в попередній просторовій екологічній ніші, в типі еконіші грибів вільхи клейкої «центральна частина стовбурів» на I та II стадіях розкладу субстрату дереворуйнівні аскові гриби відсутні. Аскомікоти беруть учать у деструкції вже на переході з II до III стадії, з яких найчастіше колонізатором виступає *Annulohypoxylon multiforme*. Строми вищезазначеного виду присутні також в сапротрофній екологічній ніші III типу, яка водночас є топічною лігнофільною нішею. Про появу мікроніші в цьому типі сапротрофної екологічної ніші свідчить наявність *Iodosphaeria* sp. в стадії анаморфи *Ceratosporium gracile* (Xylariaceae, Xylariales).

На III стадії розкладу деревини після руйнування поверхневих шарів кори і паренхіми утворюються топічна лігнофільна екологічна ніша і одночасно з нею на оголених ділянках стовбура – сапротрофна екологічна ніша III типу, яка є топічною лігнофільною мікронішею $л_3$. Таку нішу колонізує піреноміцет *Chaetosphaerella fusca* в стадії анаморфи *Oedemium didymium* (Chaetosphaerellaceae, Coronophorales).

Коли субстрат стає м'якішим і більша частина стовбура залишається без кори, що свідчить про утворення сапротрофної екологічної ніші IV типу, на мертвій деревині формується лігнофільна топічна екологічна ніша дематіоїдних гіфоміцетів, яку можуть займати декілька видів одночасно, мікроніші яких при цьому частково перекриваються. Серед них часто трапляються *Bactrodesmium biformatum* або *B. longisporum*, а також *Pseudospiropes simplex* (табл. 6.3).

На V стадії розкладу деревини зазначені екологічні ніші аскових грибів відсутні.

В типі просторової екологічної ніші дереворуйнівних грибів вільхи клейкої «нижня частина стовбурів» аскомікоти, як виявилося, також повністю відсутні.

6.1.3.1. Видові ряди ксилотрофних аскомікотів в екологічних нішах у процесі деструкційної сукцесії на мертвому вільховому субстраті. На мертвому субстраті вільхи клейкої (*Alnus glutinosa*) при встановленні видових рядів ксилотрофних аскомікотів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів, під час дослідження встановлено, що ксилотрофні аскомікоти колонізують деревину у перезволожених оселищах.

На мертвому вільховому субстраті у типі просторової екологічної ніші ксилотрофних грибів «пагони IV порядку (діаметр 3-10 мм)» видовий ряд має такий вигляд: *Brachysporiella gayana* → *Tympanis alnea*.

В типі просторової екологічної ніші грибів «пагони III порядку (діаметр 10-15 мм)» деревини вільхи клейкої видовий ряд ксилотрофних аскових грибів виглядає таким: *Hypoxylon fuscum / Melanomma pulvis-pyrius* → *Tympanis alnea / Eutypella alnifraga*.

Видовий ряд при перезволожених умовах в типі просторової екологічної ніші грибів «пагони II порядку (діаметр 15-25 мм)» набуває такого вигляду: *Hypoxylon fuscum* → *Melanconis alni*.

Видовий ряд в типі просторової екологічної ніші дереворуйнівних аскових грибів «пагони I порядку з d ≥ 25 мм» є наступним: *Hypoxylon fuscum* → *Melanconis stilbostoma* → *Annulohypoxylon multiforme* → *Lophiostoma rugulosum* → *Tubeufia cerea* / *Lasiosphaeris hirsuta*.

В просторовій екологічній ніші грибів на верхніх частинах стовбура, в перезволожених умовах виростання видовий ряд аскомікотів має таку

послідовність: *Annulohypoxylon multiforme* → *Lasiosphaeris hirsuta* / *Pseudospiropes simplex*.

В просторовій екологічній ніші ксилотрофних грибів на центральних частинах стовбура в процесі деструкції встановлено такий видовий ряд: *Annulohypoxylon multiforme* → *Iodosphaeria* sp. в стадії анаморфи *Ceratosporium gracile* → *Chaetosphaerella fusca* в стадії анаморфи *Oedemium didymium* → *Bactrodesmium biformatum* / *B. longisporum* + *Pseudospiropes simplex*.

В останньому типі просторової екологічної ніші ксилотрофних сумчастих грибів на деревині вільхи клейкої видовий ряд не встановлений.

6.2. Екологічні ніші на субстраті хвойних видів дерев

Тип екологічних ніш хвойних дерев, що представляє групу біоморфних екологічних ніш аскомікотових деструкторів мертвої деревини, являє собою систему індивідуальних вузькоспеціалізованих екологічних ніш нижчого рангу, різноманіття яких менше за аналогічне в типі екологічних ніш листяних дерев, що пов’язане з моноподіальним способом наростання у хвойних, а також зі значно складнішим хімічним складом деревини, значною конкуренцією з боку інших представників цієї екологічної групи грибів.

6.2.1. Екологічні ніші на мертвому субстраті ялини європейської

На мертвому ялиновому субстраті нами виділено чотири групи екологічних ніш ксилосапротрофних грибів (Бублик, Климишин, 2016): 1) просторові з трьома типами (за пагонами різного діаметру і формою галуження та виділенням структурних частин стовбурів, включаючи пні); 2) гігротопні з типом зволоженості оселищ; 3) сапротрофні з 4 типами (за

станом розкладання деревного субстрату); 4) топічні з кортикофільним, лігнофільним і кортико-лігнофільним типами.

У результаті дослідження в лісових екосистемах Сколівських Бескидів на мертвій деревині *Picea abies* зареєстровано 11 представників ксилосапротрофних аскомікотів, які тут найбільш поширені на цьому деревному субстраті, проте цей список можуть доповнювати і інші представники дереворуйнівних сумчастих грибів.

В просторовій екологічній ніші ксилосапротрофних аскомікотів на пагонах IV порядку з діаметром гілок d=3-10 мм зареєстровано піреноміцет *Valsa abietis* Fr., який колонізує кору, тобто топічну кортикофільну і водночас сапротрофну екологічну нішу I типу. Цей вид присутній на I і II стадіях деструкції деревини до опадання кори і утворення таким чином топічної лігнофільної екологічної ніші, проте вже для інших груп ксилосапротрофних грибів на наступних стадіях розкладу деревини, оскільки тут аскомікотів вже не було виявлено (табл. 6.4).

На пагонах III і II порядків з діаметрами гілок d=10-15 мм і d=15-25 мм відповідно були присутні лише неідентифіковані представники аскових ксилотрофів.

Мікобіота просторової екологічної ніші дереворуйнівних аскових грибів на пагонах I порядку з d ≥ 25 мм налічує два види. На I і II стадіях розкладу деревини тут формується сапротрофна екологічна ніша, яку займає кортикофільний *Valsa abietis*. Після опадання кори, коли в сапротрофній екологічній ніші III типу з’являється топічна лігнофільна екологічна ніша, її колонізує *Bertia moriformis* (Tode) De Not., займаючи свою мікронішу.

На пізнішому етапі III стадії деструкції деревного субстрату, для якого характерним є обсипання і трухлявіння деревини, а також її незначне потемніння, формується лігнофільна екологічна мікроніша, яку займає *Pesotum piceae* J.L.

Crane & Schokn. Подальшу участь у розкладі мертвого субстрату ялини європейської беруть інші представники дереворуйнівних грибів (табл. 6.4). Стовбур *Picea abies* являє собою одну просторову екологічну нішу ксилотрофних сумчастих грибів, що об'єднує його верхню, центральну та нижню частини, оскільки тут виявлено однаковий склад грибів, однаковий процес сукцесійних змін мікобіоти і формування протягом цього процесу однакових нових ніш (табл. 6.4).

Таблиця 6.4

Структура екологічних ніш ксилосапротрофних аскомікотів на мертвому ялиновому субстраті

<table>
<tr><td colspan="5">Групи екологічних ніш</td><td rowspan="3">Вид</td></tr>
<tr><td>Просторова</td><td>Гігро-топна</td><td>Сапро-трофна</td><td colspan="2">Топічна</td></tr>
<tr><td colspan="5">Типи екологічних ніш</td></tr>
<tr><td rowspan="2">Пагони IVпорядку з d=10–15 мм</td><td rowspan="8">Зволожені оселища</td><td>I</td><td>к</td><td>$к_1$</td><td>Valsa abietis</td></tr>
<tr><td>II</td><td colspan="2">к-л</td><td>Valsa abietis</td></tr>
<tr><td rowspan="4">Пагони I порядку з d ≥ 25 мм</td><td>I</td><td>к</td><td>$к_1$</td><td>Valsa abietis</td></tr>
<tr><td>II</td><td colspan="2">к-л</td><td>Valsa abietis</td></tr>
<tr><td rowspan="2">III</td><td rowspan="2">л</td><td>$л_1$</td><td>Bertia moriformis</td></tr>
<tr><td>$л_2$</td><td>Pesotum piceae</td></tr>
<tr><td rowspan="3">Верхня, центральна і нижня частина стовбурів</td><td>I</td><td colspan="2">к</td><td>Pezicula livida</td></tr>
<tr><td>II</td><td colspan="2">к-л</td><td>Hypocrea schweinitzii + анаморфна стадія Trichoderma citrinoviride</td></tr>
<tr><td>III</td><td>л</td><td>$л_1$</td><td>Bertia moriformis</td></tr>
</table>

		IV	л	$л_1/л_2$	*Hypocrea citrina* / *H. pulvinata*
				$л_3$	*Pesotum piceae*
				$л_4/л_5$+ $л_6/л_7$	*Orbilia coccinella* Fr./ *O. xanthostigma* + *Tapesia* spp. / *Scutellinia nigrohirtula*

Примітка: I-IV – типи сапротрофної екологічної ніші; к, л, к-л – кортикофільні, лігнофільні та кортико-лігнофільні типи топічної екологічної ніші; $к_{1 ...}$, $л_{1 ...}$ – топічні кортикофільні та лігнофільні екологічні мікроніші.

На I і II стадіях деструкції деревини досліджена просторова екологічна ніша водночас є топічною екологічною нішею кортикофільного типу і сапротрофною екологічною нішею I типу. На цьому етапі сукцесійних змін її колонізує дерматієвий представник *Pezicula livida* (Berk. & Broome) Rehm з жовто-оранжевими апотеціями. Плодові тіла зазначеного виду заселяють кору, згодом розростаються і посилюють вплив на щільну кору як механічно, за рахунок тиску міцелію, так і хімічно – за допомогою ферментів (Schmidt, 2006). Коли поверхневі шари кори злегка розкладаються під дією дереворуйнівних ферментів цей вид все ще присутній у цій екологічній ніші.

Про формування топічної лігнофільної екологічної ніші, яка є водночас і сапротрофною еконішею II типу, свідчить оголена, тверда і світла деревина. Спершу таку нішу колонізує гіпокреальний представник *Hypocrea schweinitzii* (Fr.) Sacc. разом з його анаморфною стадією *Trichoderma citrinoviride* Bissett, займаючи свою мікронішу. Наступним видом-колонізатором виступає *Bertia moriformis,* строми якої заміщують попередній гіпокреальний вид, що характеризує утворення тут нової лігнофільної мікроніші (табл. 6.4).

На IV стадії деструкції ялинового субстрату, коли деревина більше обсипається, стає м’якою, темнішою, тут формується топічна лігнофільна, або сапротрофна екологічна ніша III типу з *Hypocrea citrina* De Not. або *H. pulvinata*

Fuckel. Внаслідок впливу на деревину попередніх ксилосапротрофних аскових грибів нову екологічну мікронішу колонізують напівзанурені, які згодом виступають, чорні, кулясті, з довгим хоботком плодові тіла *Pesotum piceae*. Екологічна ніша попереднього виду часто перекривається з дискоміцетами *Orbilia coccinella* Fr. або *O. xanthostigma* (Fr.) Fr., іноді можуть бути присутні апотеції *Tapesia* spp. та *Scutellinia nigrohirtula* (Svrček) Le Gal. (табл. 6.4). На V стадії розкладу деревини зазначені екологічні ніші аскових грибів зникають. Деревні частки осипаються на землю, де в процес деструкції включаються гумусові та підстилкові сапротрофи, бактерії та безхребетні тварини.

Отримані дані дають змогу з високою імовірністю прогнозувати знахідки ксилосапротрофних грибів з відділу Ascomycota в різних типах їх екологічних ніш на мертвому ялиновому субстраті у лісових екосистемах Сколівських Бескидів.

6.2.1.1. Видові ряди ксилотрофних аскомікотів в екологічних нішах у процесі деструкційної сукцесії на мертвому ялиновому субстраті. На мертвій деревині ялини європейської (*Picea abies*) при встановленні видових рядів сумчастих дереворуйнівних грибів на мертвій деревині, залежності розвитку рядів від ступеня вологості умов середовища не спостерігалось, на відміну від деревини бука. Це, ймовірно, пояснюється тим, що на хвойних деревних породах мікологічне різноманіття аскових представників досить бідне, і тому таку залежність простежити складно. У зв’язку з низьким видовим різноманіттям досліджуваної екологічної групи грибів видові ряди є досить короткими.

В екологічній ніші ксилотрофних грибів пагона IV порядку (діаметр 3–10 мм), у видовому ряді серед аскових грибів присутня лише *Valsa abietis*. На подальших стадіях деструкції деревини участь в її розкладі беруть інші гриби.

Видовий ряд просторової екологічної ніші дереворуйнівних аскових грибів на пагонах I порядку з d ≥ 25 мм ряд виглядає так: *Valsa abietis* →

неідентифіковані аскові і базидієві ксилотрофи → *Bertia moriformis* → *Pesotum piceae* → дематіоїдні гіфоміцети.

Оскільки на верхній, центральній та нижній частинах стовбуру *Picea abies* виявлено однаковий склад грибів, то можна вважати, що це один тип просторової екологічної ніші ксилотрофних аскомікотів (це обгрунтовано в підрозділі 6.2.1), а тому тут й відбувається однаковий процес деструкційних сукцесійних змін мікобіоти. Видовий ряд на цій деревині набуває такого вигляду: *Pezicula livida* → *Hypocrea schweinitzii* плюс її анаморфна стадія *Trichoderma citrinoviride* → *Bertia moriformis* → *Hypocrea citrina* De Not. / *H. pulvinata* → *Pesotum piceae* + *Orbilia coccinella* / *O. xanthostigma* + іноді *Tapesia* spp. та *Scutellinia* spp. → дематіоїдні гіфоміцети.

6.2.2. Екологічні ніші на мертвому субстраті ялиці білої

В результаті дослідження ксилосапротрофних грибів у лісових екосистемах Українських Карпат у їхній біоморфній екологічній ніші в листяному типі мертвого ялицевого субстрату (*Abies alba*) і одному типі гігротопної екологічній ніші (зволожених оселищ) виділяємо такі групи еконіш з відповідними типами (Бублик, Климишин, 2016): 1) просторові з 7 типами (за пагонами чотирьох порядків і відповідного діаметру та трьома структурними частинами стовбурів); 2) сапротрофні з 4 типами (за станом розкладання деревного субстрату); 3) топічні з 3 типами (кортикофільним, лігнофільним та кортико-лігнофільним). Всього тут зареєстровано 7 видів аскомікотів, кожен з яких займає індивідуальні вузькоспеціалізовані екологічні ніші. Варто зауважити, що дереворуйнівні сумчасті гриби в екологічних нішах на хвойних

породах представлені значно меншим різноманіттям порівняно з еконішами на листяних породах, що підтверджує попередні літературні дані.

В просторовій екологічній ніші дереворуйнівних грибів пагонів IV порядку, тобто гілочок та гілок з діаметром 3-10 мм, присутній *Valsa abietis*, проте лише на I та II стадіях деструкції деревини. На подальших стадіях розкладу ялицевого субстрату в цій просторовій екологічній ніші грибів і в еконішах грибів на пагонах III і II порядків представників аскових визначити не вдалося (табл. 6.5).

В просторовій екологічній ніші грибів на пагонах I порядку в топічній кортикофільній ніші, яка водночас є і сапротрофною I типу, присутні строми *Valsa abietis* Fr. на I та II стадіях деструкції деревини. Після опадання кори тут формується топічна лігнофільна еконіша, яку колонізує *Bertia moriformis* (Tode) De Not. Про утворення нової мікроніші у цьому типі екологічної ніші свідчить витіснення стром бертії *Camarops tubulina* (Alb. & Schwein.) Shear.

В просторовій екологічній ніші грибів верхньої частини стовбура в топічній кортикофільній екологічній ніші досліджуваних грибів не виявлено. Аскомікоти займають еконішу на III стадії розкладу деревини, тобто в топічній лігнофільній екологічній ніші. Спершу мікронішу формує *Bertia moriformis*, а наступним колонізатором оголеної деревини виступає *Chaetosphaeria preussii* W. Gams & Hol.-Jech.

При переході від III до IV стадії деструкції деревини, сапротрофну еконішу цього типу колонізує *Lasiosphaeria punctata* Munk в стадії анаморфи *Endophragmiella biseptata* (Peck) S. Hughes. В наступних типах екологічних ніш ксилотрофних грибів представників аскових не виявлено (табл. 6.5).

Таблиця 6.5

Структура екологічних ніш ксилосапротрофних аскомікотів на мертвому ялицевому субстраті

Групи екологічних ніш					Вид
Просторова	*Гігро-топна*	*Сапро-трофна*	*Топічна*		
Типи екологічних ніш					
Пагони IVпорядку з d=10–15 мм	Зволожені оселища	I	К		*Valsa abietis*
		II	к-л		*Valsa abietis*
Пагони I порядку з d ≥ 25 мм		I	К		*Valsa abietis*
		II	к-л		*Valsa abietis*
		III	л	$л_1$	*Bertia moriformis*
				$л_2$	*Camarops tubulina*
Верхня частина стовбурів		III	л	$л_1$	*Bertia moriformis*
				$л_2$	*Chaetosphaeria preussii*
		III–IV	Л		*Lasiosphaeria punctata* в стадії анаморфи *Endophragmiella biseptata*
Центральна частина стовбурів		I	К		*Lophium mytilinum*
		II	к-л		*Lophium mytilinum*
		III	л	$л_1$	*Mytilinidion mytilinellum*
				$л_2$	*Bertia moriformis*
				$л_3$	*Chaetosphaeria preussii*
Нижня частина стовбурів		III	Л		*Chaetosphaeria preussii*

Примітка: I-IV – типи сапротрофної екологічної ніші; к, л, к-л – кортикофільні, лігнофільні та кортико-лігнофільні типи топічної екологічної ніші; $л_{1 ...}$ – топічні лігнофільні екологічні мікроніші.

В просторовій екологічній ніші аскомікотів центральної частини стовбура типовим кортикофільним сапротрофом на I та II стадіях деструкції дерева-субстрату є асколокулярний гриб *Lophium mytilinum* (Pers.) Fr. В топічній лігнофільній еконіші, яка в той же час є сапротрофною нішею III типу, присутній *Mytilinidion mytilinellum* (Fr.) H. Zogg. Утворення мікроніші в цьому типі екологічної ніші підтверджує поява стром *Bertia moriformis*, згодом про появу наступної мікроніші свідчить присутність тут *Chaetosphaeria preussii*.

В просторовій екологічній ніші грибів нижньої частини стовбура ялицевого субстрату виявлено лише *Chaetosphaeria preussii*, який колонізує топічну лігнофільну еконішу на III стадії деструкції деревини.

Таким чином, результати дослідження вказують на те, що в досліджених екологічних нішах дереворуйнівних аскомікотових грибів відбувається перекриття в просторі або звуження окремих екологічних ніш, формування екотонних ділянок між окремими екологічними нішами, упакування мікронішами екологічних ніш вищого рангу, у зв’язку із наявністю більшого різноманіття різних типів ніш аскомікотів.

Наведені матеріали щодо екологічних ніш ксилосапротрофних аскомікотів створюють передумови прогнозування появи цих грибів на деревних рослинах навіть без їх попереднього мікологічного обстеження, а також дозволяють цілеспрямовано проводити пошук конкретного виду гриба на мертвій деревині за його точною «адресою».

6.2.2.1. Видові ряди ксилотрофних аскомікотів в екологічних нішах у процесі деструкційної сукцесії на мертвому ялицевому

субстраті. При встановленні видових рядів сумчастих дереворуйнівних грибів на мертвій деревині ялиці білої, залежності розвитку рядів від вологості умов середовища не спостерігалось, як і у випадку ялинового субстрату.

В екологічній просторовій ніші ксилотрофних грибів пагона IV порядку (діаметр 3–10 мм), видовий ряд має такий вигляд: *Valsa abietis* → інші аскомікотові представники → ксилотрофні гриби із відділу Basidiomycota.

В просторовій екологічній ніші грибів на пагонах I порядку деревини ялицевого субстрату (*Abies alba* Mill.) видовий ряд ксилотрофних аскових грибів буде таким: *Valsa abietis* → *Bertia moriformis* → *Camarops tubulina*.

Видовий ряд сумчастих дереворуйнівних грибів в просторовій екологічній ніші грибів верхньої частини стовбура має такий вигляд: *Bertia moriformis* → *Chaetosphaeria preussii* → *Lasiosphaeria punctata* → дематіоїдні гіфоміцети.

Зміна мікологічного різноманіття в ході видового ряду в екологічній ніші ксилотрофних аскових грибів центральної частини стовбура виглядатиме так: *Lophium mytilinum* → *Mytilinidion mytilinellum* → *Bertia moriformis* → *Chaetosphaeria preussii*.

Для просторової екологічної ніші грибів нижньої частини стовбура ялицевої породи, виявлено такий ряд: невідомі сумчасті гриби + бази дієві ксилотрофи → *Chaetosphaeria preussii* → дематіоїдні гіфоміцети.

Таким чином, у процесі деструкції мертвого деревного субстрату за участі дереворуйнівних аскових грибів, що фактично є аналогом сукцесій рослинності, утворюється значне різноманіття спеціалізованих екологічних ніш аскомікотів, що відображає на видовому рівні усталений порядок їх просторово-часових змін. У аскомікотів, внаслідок перекриття в просторі їх екологічних ніш, виявлено наявність екотонних ділянок, а також встановлено здатність до розширення або звуження окремих типів екологічних ніш та упакування мікронішами спеціалізованих екологічних ніш вищого рангу.

РОЗДІЛ 7
ПОРІВНЯЛЬНИЙ АНАЛІЗ КСИЛОТРОФНОЇ АСКОМІКОБІОТИ ОБ'ЄКТІВ ПЗФ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Карпатські ліси суттєво різняться за ступенем антропогенного навантаження та історією господарської діяльності, що робить їх дуже привабливими для проведення екологічних досліджень (Stokland, Larsson, 2011). Тут розташовані найбільші в Європі масиви букових пралісів, які внесені до переліку об'єктів всесвітньої культурної спадщини ЮНЕСКО, а також великі території, зайняті ялиновими та ялиново-ялицевими пралісами (Commarmot, Brändli, 2013). Значні площі лісових екосистем Українських Карпат належать до природно-заповідного фонду (далі ПЗФ), на частині з яких ксилотрофні гриби певною мірою досліджені, у тому числі й аскомікоти, що дозволяє нам провести порівняльний аналіз результатів вивчення ксилотрофних сумчастих грибів, незважаючи на деяку нерівномірність і фрагментарність цих досліджень.

Загалом, вивчення грибів має тут понад столітню історію (Pilát, 1940; Küffer, Lovas, Senn-Irlet, 2004; Tsykun, Rigling, 2011), але лише в останні роки здійснені системні дослідження ксилотрофної аскомікобіоти, в тому числі й сумчастих деструкторів мертвої деревини, переважно мікологами кафедри мікології та фітоімунології Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна (Гуков, 2013, 2015; Ординець, Надєїна, 2013; Акулов, Гуков, 2015; Акулов, 2013, 2015, 2016; Ordynets, Nadyeina, 2013; Tuholukova, Ordynets, Dykyi et al., 2013 та ін.), а також науковцями відділу мікології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного (Гайова та ін., 2011; Hayova, 2011, 2012 та ін.) та Київського національного університету ім. Т.Г. Шевченка (Джаган, Щербакова, 2012; Dzhagan, Scherbakova, 2013 та ін.).

Для порівняння були обрані п'ять національних природних парків (далі НПП) та два заповідники: НПП «Синевир», Карпатський НПП, НПП

«Гуцульщина», Ужанський НПП та НПП «Сколівські Бескиди», а також Карпатський біосферний заповідник (далі КБЗ) та природний заповідник (далі ПЗ) «Ґорґани». Перелічені об'єкти ПЗФ розташовані у різних регіонах Українських Карпат в межах Львівської, Івано-Франківської та Закарпатської областей. Варто зазначити, що 75% усього біотичного різноманіття України зберігається на територіях ПЗФ, фундаментом якого є заповідники та національні природні парки (Шеляг-Сосонко, 2003). Зважаючи на дотримання відповідних режимів охорони, тут слід сподіватися менших втрат природного біорізноманіття, нижчого ступеня синантропізації, більшої стійкості екосистем до антропогенного впливу, поширених на суміжних територіях, а відтак, і вищого рівня збереження структурно-функціональної організації грибів, у тому числі й ксилосапротрофних аскомікотів.

7.1. Варіабельність таксономічного складу і біологічних груп ксилотрофної аскомікобіоти

7.1.1. Таксономічне різноманіття аскомікобіоти

В результаті дослідження різноманіття мікобіоти в лісових екосистемах Українських Карпат харківськими науковцями виявлено 665 видів грибів, зокрема в ПЗ «Ґорґани» – 246, КБЗ – 297, Карпатському НПП – 141, НПП «Гуцульщина» – 256, НПП «Синевир» – 124 та НПП «Сколівські Бескиди» – 295 видів. Проте їхніми дослідженнями не були охоплені певні групи грибів, зокрема більшість шапинкових, борошнисторосяних та іржастих, без яких неможливо оцінити реальне різноманіття грибів Карпат та ступінь його вивченості. Такі дослідження проведені нещодавно на території ПЗ «Ґорґани» колективом мікологів Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. Ними було зареєстровано ще 413 видів грибів, які не були виявлені мікологами Харківського університету. Враховуючи усі наявні на сьогодні

матеріали, загальний список грибів природоохоронних територій Українських Карпат нараховує щонайменше 1078 видів, з яких ксилосапротрофні аскомікоти становлять 389 видів, або 36%.

Територія *ПЗ «Ґорґани»* знаходиться в діапазоні висот від 710 до 1754 м н.р.м. у межах трьох висотних рослинних поясів: широколистяних лісів, хвойних лісів та субальпійському. Лісова рослинність заповідника займає 85% його площі (4570,5 га) (в т. ч. лісові культури – 32,5 % (1486,3 га), незалісені ділянки – 12,9% (687 га) (Клімук, Міскевич, Якушенко та ін., 2006).

Лісова рослинність представлена переважно хвойними лісами (4524,8 га), широколистяні займають приблизно 1% лісовкритих територій (45,7 га). У деревному ярусі домінують бук лісовий (*Fagus sylvatica*), ялиця біла (*Abies alba*), ялина європейська (*Picea abies*), клен-явір (*Acer pseudoplatanus*) та береза повисла (*Betula pendula*) (Чернявський, Шпільчак, 2011).

У долинах річок формуються ліси з домінуванням вільхи сірої (*Alnus incana*). Серед дерев і кущів по всій території заповідника на вирівняних підмоклих ділянках уздовж потоків, на алювії нижніх терас переважають вільха сіра (*Alnus incana*), ялина європейська (*Picea abies*), верба козяча (*Salix caprea*), верба попеляста (*S. cinerea*), горобина звичайна (*Sorbus aucuparia*), ліщина (*Corylus avellana*) (Онищенко, Андрієнко, 2012 а).

На території ПЗ «Ґорґани» виявлено 176 видів ксилотрофних сумчастих грибів. Ідентифіковані види належать до 106 родів, 38 родини, 21 порядок, 8 підкласів (Chaetothyriomycetidae, Leotiomycetidae, Pezizomycetidae, Hypocreomycetidae, Sordariomycetidae, Xylariomycetidae, Orbiliomycetetidae, Dothideomycetidae), 6 класів (Eurotiomycetes, Leotiomycetes, Pezizomycetes, Sordariomycetes, Orbiliomycetes, Dothideomycetes), підвідділ Pezizomycotina, відділ Ascomycota, а також до анаморфних грибів incertae sedis різних рангів.

КБЗ є одним із найбільших природоохоронних об’єктів України. Він розміщений у Закарпатській області на південно-західному макросхилі Українських Карпат. Сьогодні площа КБЗ становить 58035,8 га, з яких 39485 га

знаходиться у його постійному користуванні, а 18550,8 га увійшли до складу заповідника без вилучення від землекористувачів. Масиви біосферного заповідника розташовані у межах Рахівського, Тячівського, Хустського та Виноградівського районів Закарпатської області, займають 4,53% її території і репрезентують біогеографічне різноманіття Українських Карпат від передгір'я до субальпійського та альпійського поясів (Карпатський біосферний заповідник. Офіційний сайт. [Електронний ресурс]).

В КБЗ ліси займають 44,1 тис. га (82,3% від загальної площі заповідника). Середній вік лісів заповідника – 110-115 років. Приблизно дві третини від площі лісів заповідника мають вік понад 100 років. Приблизно три чверті – належить до природних лісів і пралісів, а одну чверть – становлять лісові культури ялини європейської, дуба скельного, граба звичайного та інших видів дерев (Онищенко, Андрієнко, 2012 а).

В лісових масивах заповідника росте 48 видів дерев, з яких лісоутворюючими є 22. Згідно лісовпорядкувальних даних за домінантами деревостану найбільш поширеними є чисті і мішані букові деревостани з переважанням бука лісового (*Fagus sylvatica*) – 22,6 тис. га. Ліси з домінуванням інших порід займають менші площі. Хвойні ліси представлені в основному мішаними і чистими ялиновими (*Picea abies*) деревостанами – 17,82 тис. га, лісами з переважанням ялиці білої (*Abies alba*) – 0,93 тис. га та сосни гірської (*Pinus mugo*) – 0,63 тис. га (Онищенко, Андрієнко, 2012 а).

Мікологічне різноманіття дереворуйнівних сумчастих грибів у лісових екосистемах КБЗ налічує 95 видів, які представляють 67 родів, 27 родин, 15 порядків, 8 підкласів (Chaetothyriomycetidae, Leotiomycetidae, Pezizomycetidae, Hypocreomycetidae, Sordariomycetidae, Xylariomycetidae, Orbiliomycetetidae, Dothideomycetidae), 6 класів (Eurotiomycetes, Leotiomycetes, Pezizomycetes, Sordariomycetes, Orbiliomycetes, Dothideomycetes), підвідділ Pezizomycotina, відділ Ascomycota, а також анаморфні гриби incertae sedis різних рангів (табл. 7.1).

Попри велике значення дереворуйнівних грибів, дослідженню їх різноманіття у східноєвропейських букових лісах дотепер було приділено недостатньо уваги. Певною мірою це стосується і найбільшого в Європі букового пралісу, що розташований на території Угольсько-Широколужанського масиву КБЗ (Ódor, 2006). Оскільки цей масив визнано еталонним для досліджень стану збереження та динаміки букових лісів Європи (Commarmot et al., 2013), належне вивчення такого компонента його біоти як дереворуйнівні гриби має велике значення. Наразі ж для нього відомості про гриби значно поступаються даним по структурі та динаміці деревної рослинності (Commarmot et al., 2013).

КНПП – найстаріший національний парк України, що розташований у Надвірнянському і Верховинському районах Івано-Франківської області та на землях м. Яремче. В західній і південній частинах парк межує із Закарпатською областю (Карпатський національний природний парк. Офіційний сайт. [Електронний ресурс]).

Вкрита лісом площа в межах земель у постійному користуванні парку становить 34267 га (близько 89%). У складі земель, вкритих лісовою рослинністю, переважають хвойні ліси. Серед них основну площу займають ліси з домінуванням ялини (*Picea abies*) – 27,2 тис. га, значно меншу площу – з переважанням ялиці (*Abies alba*) – 1,3 тис. га, а також сосни звичайної (*Pinus sylvestris*) (576 га), яка має тут реліктовий характер. В субальпійському поясі смугу криволісся формують угруповання сосни гірської (*Pinus mugo*) – 1417 га, які віднесені до лісів. Ліси з переважанням бука лісового (*Fagus sylvatica*) зосереджені в поясі ялицево-букових лісів і мають площу близько 3,5 тис. га. Невеликі площі займають ліси з переважанням берези повислої (*Betula pendula*) – 131 га та вільхи сірої (*Alnus incana*) – 132 га. Лише фрагментарно відмічені ліси з домінуванням граба звичайного (*Carpinus betulus*), клена-явора (*Acer pseudoplatanus*), вільхи чорної (*Alnus glutinosa*) (Онищенко, Андрієнко, 2012 а).

Біота ксилотрофних аскомікотів у лісових екосистемах КНПП становить 67 видів. Виявлені представники належать до 56 родів, 23 родин, 15 порядків, 8 підкласів (Chaetothyriomycetidae, Leotiomycetidae, Pezizomycetidae, Hypocreomycetidae, Sordariomycetidae, Xylariomycetidae, Orbiliomycetetidae, Dothideomycetidae), 6 класів (Eurotiomycetes, Leotiomycetes, Pezizomycetes, Sordariomycetes, Orbiliomycetes, Dothideomycetes), підвідділ Pezizomycotina, відділ Ascomycota, а також до анаморфних грибів incertae sedis різних рангів (табл. 7.1).

До складу *НПП «Гуцульщина»* включені лише землі лісового фонду. Ліси та інші лісовкриті площі займають 98,8% (Онищенко, Андрієнко, 2012 b). У рівнинній частині парку переважають листяні ліси, здебільшого дубові. Низькогірні пасма вкриті буковими лісами з домішками ялиці, ялини, клена-явора, берези. Вищі пасма вкриті ялинниками. Серед основних лісоутворюючих порід на бук припадає 44,4%, ялину – 34,2%, ялицю – 6,9%, дуб – 6,1%, граб – 2,9%, вільху – 2,6% лісових територій. Листяні ліси займають 62% території, на хвойні ліси припадає 33,3%. Молодняки і середньовікові деревостани займають відповідно 28,7% та 53,8% лісових площ. Стиглі і перестійні деревостани, які відзначаються стійкістю та значним біорізноманіттям займають лише 6% лісової території (Онищенко, Андрієнко, 2012 b).

Мікобіота ксилотрофних аскомікотів у лісових екосистемах НПП «Гуцульщина» налічує 61 вид, що представляють 50 родів, 24 родини, 14 порядків, 8 підкласів (Chaetothyriomycetidae, Leotiomycetidae, Pezizomycetidae, Hypocreomycetidae, Sordariomycetidae, Xylariomycetidae, Orbiliomycetetidae, Dothideomycetidae), 6 класів (Eurotiomycetes, Leotiomycetes, Pezizomycetes, Sordariomycetes, Orbiliomycetes, Dothideomycetes), підвідділ Pezizomycotina, а також анаморфні гриби incertae sedis різних рангів, відділ Ascomycota (табл. 7.1).

На території *Ужанського НПП* переважає лісова рослинність. За даними лісового впорядкування вона займає 26844,4 га, або 68,5% всієї території. Лісовпорядкувальні дані узагальнені лише для території, переданої у постійне користування (14904,6 га). В межах цієї площі лісова рослинність складає

14063,9 (95,9%). Ліси з домінуванням бука лісового (*Fagus sylvatica*) займають 10718,2 га, з домінуванням ялини європейської (*Picea abies*) – 827,3 га, ялиці білої (*Abies alba*) – 780,8 га, граба звичайного (*Carpinus betulus*) – 477,2 га, берези повислої (*Betula pendula*) – 435,8 га, вільхи сірої (*Alnus incana*) – 364,9 га, дуба звичайного (*Quercus robur*) – 107,3 га, ясена звичайного (*Fraxinus excelsior*) – 69,5 га, клена-явора (*Acer pseudoplatanus*) – 44,1 га, дуба скельного (*Quercus petraea*) – 18,3 га, осики (*Populus tremula*) – 3,8 га. Лише в культурах трапляються сосна звичайна (*Pinus sylvestris*) – 16,3 га, модрина європейська (*Larix decidua*) – 25,5 га, дуб північний (*Quercus borealis*) – 97,7 га. Середньовікові деревостани складають 66%, молодняки – 15%, стиглі і перестійні 13%, пристигаючі – 6% (Онищенко, Андрієнко, 2012 b).

Для лісових екосистем НПП «Ужанський» наведено 47 видів ксилотрофних сумчастих грибів, що належать до 39 родів, 16 родин, 10 порядків, 7 підкласів (Leotiomycetidae, Pezizomycetidae, Hypocreomycetidae, Sordariomycetidae, Xylariomycetidae, Orbiliomycetetidae, Dothideomycetidae), 5 класів (Leotiomycetes, Pezizomycetes, Sordariomycetes, Orbiliomycetes, Dothideomycetes), підвідділу Pezizomycotina, відділу Ascomycota (табл. 7.1). Анаморфні гриби incertae sedis на даний час не відзначені.

Територія <u>*НПП «Синевир»*</u> розташована у північно-східній частині Міжгірського району Закарпатської області. До неї належать землі лісового фонду та населених пунктів Слобода, Синевирська Поляна, Синевир, Негровець, Горб, Колочава, Мерешор (Природно-заповідний фонд України. Офіційний сайт. [Електронний ресурс]).

Хвойні ліси парку становлять 18170 га, а листяні та мішані – 11545 га. За віковими групами ліси розподіляються так: хвойні молодняки – 2988 га, середньовікові – 10845 га, пристигаючі – 2516 га, стиглі і перестиглі – 1821 га (Онищенко, Андрієнко, 2012 b).

Широколистяні ліси тут представлені лісами з домінуванням бука лісового (*Fagus sylvatica*), які займають на цій території порівняно невеликі

площі (близько 15%). Хвойні ліси НПП представлені ялиновими та ялицевими ценозами. Ліси з домінуванням ялини європейської (*Picea abies*), включаючи й ялинове рідколісся, займають в парку найбільші площі (близько 65%). Чисті ялинові ліси поширені переважно у верхній частині гір, а нижче 1200 м н.р.м. ялина європейська (*Picea abies*) росте разом з ялицею (*Abies alba*), буком (*Fagus sylvatica*), явором (*Acer pseudoplatanus*) та ясеном звичайним (*Fraxinus excelsior*). Тому значні площі на території НПП зайняті мішаними ялиново-ялицево-буковими та буково-ялицево-ялиновими лісами, що поширені до верхньої межі лісу (Онищенко, Андрієнко, 2012 b).

На території НПП «Синевир» у лісових екосистемах визначено 71 вид дереворуйнівних аскових грибів. Ці види належать до 46 родів, 18 родин, 14 порядків, 7 підкласів (Leotiomycetidae, Pezizomycetidae, Hypocreomycetidae, Sordariomycetidae, Xylariomycetidae, Orbiliomycetetidae, Dothideomycetidae), 5 класів (Leotiomycetes, Pezizomycetes, Sordariomycetes, Orbiliomycetes, Dothideomycetes), підвідділу Pezizomycotina, відділу Ascomycota (табл. 7.1). Анаморфні гриби, які знаходяться в ранзі Pezizomycotina incertae sedis на даний час не відмічені.

Площа *НПП «Сколівські Бескиди»* складає 35 684 га (Матолич, Ковальчук, Іванов та ін., 2009; Стойко, Матолич, Шемелинець та ін., 2006). Лісові екосистеми тут займають 88,4% від загальної площі парку. Основними лісотвірними породами є *Fagus sylvatica*, *Picea abies* та *Abies alba*. Найбільші площі займають хвойні деревостани (55,6% від загальної кількості лісів) з переважанням в них *Picea abies* (72,6% від загальної кількості хвойних лісів) та *Abies alba* (26,3% від загальної кількості хвойних лісів). Листяні ліси займають 43,4% від загальної кількості лісів з домінуванням у них *Fagus sylvatica* (98,3%).

Букові ліси трапляються як у вигляді чистих деревостанів, так і з утворенням мішаних ялицево-ялиново-букових лісів. Невеликі площі займають лісові культури *Pinus sylvestris* (83 га) *Larix decidul*a (49 га). Переважають ліси з домінуванням *Fagus sylvatica* (9307 га) – 98,3% від площі твердолистяних порід.

Незначні площі займають *Acer pseudoplatanus* (122 га), *Quercus robur* (24 га), *Carpinus betulus* (14 га), *Fraxinus excelsior* (2 га). М'яколистяні породи займають площу лише 217 га (4,6% від загальної площі лісів). Серед них домінують насадження *Alnus incana* та *A. glutinosa* – 139 га (64,0% від площі насаджень м'яколистяних порід). Деревостани з перевагою у складі *Betula pendula* займають 77 га (35,5%) (Воронцов, 2009).

На гірських схилах поширені ялицево-букові та буково-ялицеві ліси, трапляються вторинні чисті яличини. На північному мегасхилі Бескидів існують найбільш сприятливі кліматичні й ґрунтові умови для ялиці білої (*Abies alba*). Ялицеві ліси трапляються, як правило, у вигляді мішаних із буком та ялиною (Онищенко, Андрієнко, 2012 b).

В результаті наших польових досліджень, роботи із зразками у фунгарії кафедри мікології та фітоімунології ХНУ ім. В.Н. Каразіна, а також за літературними джерелами для лісових екосистем НПП «Сколівські Бескиди» наводимо 275 таксони (з яких 265 у ранзі видів) ксилотрофних аскомікотів. Виявлені види належать до 140 родів, 56 родин, 23 порядків, дев'яти підкласів, шести класів та одного підвідділу (Pezizomycotina), а також до анаморфних грибів incertae sedis (які відносяться до різних таксономічних груп аскомікотів), які належать до відділу Ascomycota (табл. 7.1.).

Детальніше вивчені території ПЗФ представлені значно багатшим видовим складом дослідженої групи грибів. Ці обставини дозволяють передбачати, що при проведенні подальших мікологічних досліджень варто очікувати більшого різноманіття аскомікобіоти у кожному із зазначених заповідників і парків. З іншого боку, на кожному з перелічених вище об'єктів ПЗФ при проведенні ретельних польових досліджень на мертвій деревині у лісових екосистемах потенційно слід очікувати подібний видовий склад ксилосапротрофних аскомікотів, оскільки тут наявний подібний склад основних лісотвірних порід дерев, а це, у свою чергу, передбачає існування усіх груп і типів екологічних ніш (Бублик, Климишин, 2016), що є головним фактором поширення та існування цієї групи грибів.

Таблиця 7.1

Варіабельність таксономічного складу ксилотрофних аскомікотів у лісових екосистемах об'єктів ПЗФ Українських Карпат

Установа ПЗФ	Кількість родів	Кількість родин	Кількість порядків	Кількість підкласів	Кількість класів	Кількість видів
ПЗ «Ґорґани»	106	38	21	8	6	176
КБЗ	67	27	15	8	6	95
КНПП	56	23	15	8	6	67
НПП «Гуцульщина»	50	24	14	8	6	61
Ужанський НПП	39	16	10	7	5	47
НПП «Синевир»	46	18	14	7	5	71
НПП «Сколівські Бескиди»	140	56	23	9	6	265

Таким чином, на сьогоднішній день мікобіота ксилотрофних сумчастих грибів лісових екосистем на природно-заповідних територіях Українських Карпат загалом становить 406 таксонів, з яких 389 у ранзі виду. Всі виявлені дереворуйнівні аскові гриби належать до 190 родів, 66 родин, 26 порядків, 10 підкласів, 6 класів, підвідділу Pezizomycotina відділу Ascomycota, а також до

анаморфних грибів incertae sedis Pezizomycotina. Детальна інформація про розподіл видів по територіях ПЗФ Українських Карпат наводиться в Додатку 3.

7.1.2. Розподіл аскомікобіоти за стадіями розмноження

У багатьох видів аскових грибів спостерігаються два етапи розвитку – анаморфи та телеоморфи, пов'язаних з їх розмноженням: нестатевим і статевим. Майже всі представники сумчастих, зокрема й екологічна група ксилосапротрофних грибів, проходять стадію анаморфи, яка лише у певного числа видів завершується утворенням телеоморфи (Ісіков, 1997).

Аналіз кількісного розподілу аскомікобіоти за стадіями розмноження у ПЗ «Ґорґани» показав, що 154 види виявлені в стадії телеоморфи (статевого розмноження), 22 – як в стадії анаморфи, так і телеоморфи. Грибів, які знаходились лише в стадії нестатевого розмноження (анаморфи), не було зареєстровано.

Із всього списку видів у КБЗ 71 ксилотрофних аскових грибів відомо за телеоморфною стадією, а 6 – за анаморфною. У стадії анаморфи та телеоморфи знайдено 18 аскомікотів (рис. 7.1).

Аналіз досліджуваної екологічної групи грибів за кількісним розподілом стадій нестатевого та статевого розмноження у лісових екосистемах КНПП встановив, що 43 види присутні лише в стадії телеоморфи, 14 – в обох стадіях (анаморфи і телеоморфи) та 10 видів визначені в стадії анаморфи (з яких 7 видів із Pezizomycotina incertae sedis), це: *Hypocrea rufa* в стадії анаморфи *Trichoderma viride*, *Cryptadelphia groenedalensis* в стадії анаморфи *Brachysporium nigrum* та *C. polyseptata* в стадії анаморфи *B. polyseptatum*, (= *B. bloxamii*) (рис. 7.1).

На території НПП «Гуцульщина» із списку дереворуйнівних грибів у лісових екосистемах 43 види представників аскових знайдені в стадії телеоморфи, 2 види зареєстровані в стадії анаморфи, 16 – в обох стадіях, тобто на статевому та нестатевому етапах розмноження.

Із всього виявленого різноманіття цієї екологічної групи грибів в Ужанському НПП 11 видів знайдені як у стадії анаморфи, так і телеоморфи, решта 36 – відомі лише за знахідками телеоморф.

При аналізі даних розподілу ксилотрофних аскомікотів за стадіями розвитку на території НПП «Синевир» встановлено, що 45 видів знайдені в стадії телеоморфи, 15 – в стадії анаморфи і телеоморфи, а 11 видів (з яких 8 дереворуйнівних грибів належать до Pezizomycotina incertae sedis) в стадії анаморфи, це: *Carpoligna pleurothecii* в стадії анаморфи *Pleurothecium recurvatum*, *Chaetosphaerella phaeostroma* в стадії анаморфи *Oedemium minus* та *Cryptadelphia groenedalensis* в стадії анаморфи *Brachysporium nigrum*.

Із визначених 265 видів ксилотрофних аскомікотів у НПП «Сколівські Бескиди» 197 видів знайдені у стадії телеоморфи, а 52 – у стадії анаморфи (з них 13 представників належать до Pezizomycotina incertae sedis). З усіх визначених видів лише 16 видів було знайдено в обох стадіях (рис. 7.1).

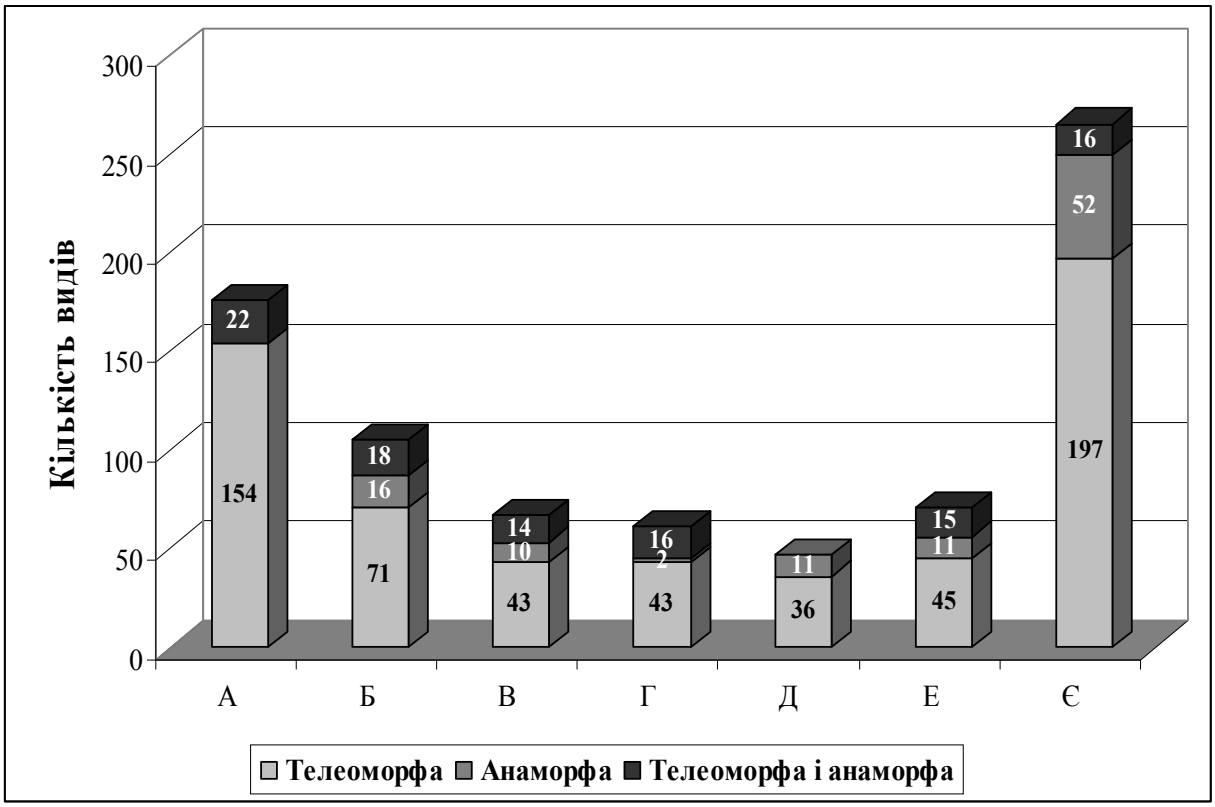

Рис. 7.1. Співвідношення ксилотрофної аскомікобіоти за стадіями розмноження у лісових екосистемах об’єктів ПЗФ Українських Карпат. Умовні позначення до рисунка: А – природний заповідник «Горгани»; Б – Карпатський біосферний заповідник; В – Карпатський НПП; Г– НПП «Гуцульщина»; Д – Ужанський НПП; Е – НПП «Синевир»; Є – НПП «Сколівські Бескиди».

Отриманий розподіл ксилотрофних сумчастих грибів за кількістю виявлених видів у стадії анаморфи і телеоморфи на територіях ПЗФ Українських Карпат на сьогоднішній день з повною впевненістю пояснити неможливо, оскільки умови, за яких формується телеоморфа, науці досі ще остаточно невідомі. Висловлюються різні припущення про те, що сумчаста стадія формується внаслідок несприятливих погодних умов або різких змін режиму живлення гриба. В науковій літературі відсутні вичерпні дані для багатьох аскомікотів про зв'язки анаморфи з телеоморфою, і ця проблема породжує багато теоретичних та практичних питань (Ісіков, 1997).

Нашими дослідженнями виявлено, що розвиток анаморфної й телеоморфної стадій у ксилотрофних грибів залежить від віку пагонів (на молодих відмерлих пагонах значно частіше присутня анаморфна стадія гриба, а на старіших – телеоморфна стадія) та від типу просторової екологічної ніші (наприклад, на пагонах IV-го порядку буде частіше наявний гриб у стадії нестатевого розмноження, у той час як на пагонах I-III порядків та стовбурі – стадії статевого розмноження).

Помічено також, що телеоморфи формуються переважно в зоні оптимуму екологічної ніші. Так, нами встановлено, що гриби роду *Xylaria* знаходяться на стадії статевого розмноження у просторовій екологічній ніші на нижній частині стовбура, у той час як на пагонах I порядку вони лише на стадії нестатевого розмноження). Часто телеоморфна стадія гриба повністю витісняє анаморфну стадію. Так, у топічній екологічній ніші бука (*Fagus sylvatica*) просторова еконіша на центральній частині стовбуру зайнята телеоморфою *Nectria cinnabarina*, яка повністю витісняє анаморфну стадію *Tubercularia vulgaris*. Різке розмежування анаморфи і телеоморфи (тобто ці стадії гриба не присутні одночасно на мертвому деревному субстраті) спостерігається в зволожених оселищах гігротопних екологічних ніш, а в умовах перезволожених екотопів анаморфа і телеоморфа трапляються одночасно на межі з екологічними нішами інших ксилосапротрофних аскових грибів (наприклад, у листяному типі

біоморфної екологічної ніші грибів на *Fagus sylvatica* у просторових нішах на пагонах IV-го порядку, водночас і в топічній лігнофільній еконіші, присутні аскоми *Ascocoryne sarcoides* (Jacq.) J.W. Groves & D.E. Wilson та його анаморфа *Coryne sarcoides* (Jacq.) Tul. & C. Tul. разом, які перекриваються з еконішею плодових тіл *Chaetosphaeria* spp. та *Mollisia* spp.).

Більшість ксилотрофних аскомікотів на відмерлій деревині розвиваються лише в стадії телеоморфи, що, ймовірно, пов'язано із дуже високою конкуренцією за поживний субстрат. Сумчасті гриби витримують конкуренцію в екологічних нішах не лише з іншими ксилотрофними грибами, а й з боку ксилофагових комах. Формуючи лише стадію телеоморфи, аскомікоти таким чином різко скорочують цикл свого розвитку, завдяки чому може бути забезпечене збереження виду, що в принципі можливе лише статевим шляхом, тобто аскоспорами.

7.1.3. Порівняння аскомікобіоти за морфотипами плодових тіл

За ступенем відкритості аском (плодових тіл) дереворуйнівних грибів на території ПЗ «Ґорґани», найбільшу кількість (93 види) становлять піреноміцети, дещо меншу (41 видів) кількість налічують дискоміцети, 25 – представляють асколокулярні гриби (локулоаскоміцети), клейстоміцети – 5 видів (табл. 7.2). Інші 12 видів належать до грибів із невизначеним положенням, тобто до Pezizomycota incertae sedis.

У КБЗ розподіл видів ксилотрофних аскомікотів за групами, який виділено згідно зі ступенем відкритості та типом формування плодових тіл, показує, що найчисельнішою (53 види) є група піреноміцетів, удвічі меншою кількістю видів (27 видів) представлена група дискоміцетів, асколокулярні гриби налічують 6 видів і найменше число видів (2) – у клейстоміцетів (табл. 7.2). Решта 7 видів належать до Pezizomycotina incertae sedis.

За морфотипами аском на території лісових екосистем КНПП встановлено, що аскові гриби, у яких справжні аскоми, представлені піреноміцетами, дискоміцетами і клейстоміцетами, що відповідно налічують 32, 20 та 2 види. До ксилотрофних аскомікотів, у яких несправжні плодові тіла, тобто псевдотеції, що становлять групу асколокулярних грибів або локулоаскоміцетів, належать 6 видів (табл. 7.2). Інші 7 видів відносяться до анаморфних грибів з Pezizomycota incertae sedis.

Аналіз розподілу видів, виявлених у НПП «Гуцульщина» за морфологічними ознаками, тобто за ступенем відкритості плодових тіл, показав, що серед 61 видів мікобіоти 34 види є піреноміцетами, тобто такими, у яких плодові тіла перитеції (напіввідкриті плодові тіла), 6 видів – асколокулярними грибами, для яких характерні несправжні плодові тіла (псевдотеції), 13 – дискоміцетами, у яких відкриті плодові тіла (апотеції), і лише один вид (*Capronia pilosella*) представляє групу плектоміцетів, або клейстоміцетів, для яких характерні закриті плодові тіла (табл. 7.2). 7 видів мають невизначене таксономічне положення (Pezizomycotina incertae sedis).

В Ужанському НПП за розподілом морфотипів плодових тіл біота дереворуйнівних грибів представлена піреноміцетами, дискоміцетами та локулоаскоміцетами, що нараховують 31, 14 та 2 види відповідно.

Розподіл кількості видів ксилотрофних аскомікотів за групами, який виділено згідно зі ступенем відкритості та типом формування плодових тіл, показує, що найчисельнішою (49 видів) на території НПП «Синевир» є група піреноміцетів, далі за кількістю (9 видів) слідує група дискоміцетів, асколокулярні гриби налічують 3 види і найменшим числом представлені клейстоміцети – лише 2 видами (табл. 7.2). Інші 8 представників належать до Pezizomycotina incertae sedis.

За морфологічним розподілом типів аском ксилотрофні піреноміцети у виявленої нами мікобіоти в лісових екосистемах НПП «Сколівські Бескиди» налічують 150 видів, дискоміцети у списку аскомікобіоти представлені 66 видами,

а клейстоміцети – найменшою кількістю ксилотрофних аскомікотів, лише двома видами. Група асколокулярних грибів у списку біоти налічує 45 видів.

Аналіз розподілу ксилосапротрофних аскомікотів за морфотипами плодових тіл на територіях ПЗФ показав, що для більшості піреноміцетів, клейстоміцетів та локулоаскоміцетів сприятливими є гігротопні екологічні ніші з зволоженими оселищами, а для дискоміцетів – перезволоженими. На території Українських Карпат більшість ксилотрофних сумчастих грибів належать до морфологічної групи піреноміцетів, у зв'язку з більшою різноманітністю екологічних ніш, які вони можуть займати.

Таблиця 7.2

Розподіл біологічних груп ксилотрофної аскомікобіоти за морфотипами плодових тіл у лісових екосистемах об'єктів ПЗФ Українських Карпат

Група порядків		Установи ПЗФ						
		1	2	3	4	5	6	7
		Кількість видів						
Справжні плодові тіла	Дискоміцети	41	27	20	13	14	9	66
	Піреноміцети	93	53	32	34	31	48	150
	Клейстоміцети	5	2	2	1	-	2	2
Несправжні плодові тіла	Локулоаскоміцети (асколокулярні гриби)	25	6	6	6	2	3	45

Умовні позначення: 1 – ПЗ «Ґорґани»; 2 – КБЗ; 3 – КНПП; 4 – НПП «Гуцульщина»; 5 – Ужанський НПП; 6 – НПП «Синевир»; 7 – НПП «Сколівські Бескиди».

Також наявний розподіл залежить від співвідношення кількості видів у різних морфологічних групах сумчастих грибів: найбільшу кількість серед

сумчастих грибів складають піреноміцети, меншу чисельність становлять інші групи (Kirk et al., 2010). Таке співвідношення утворилося в ході ускладнення еволюції грибів, що пов'язано з функціями різних типів плодових тіл, а саме – забезпеченням продукування та поширення спор, а також пристосуваннями до умов існування (Кутафьева, 2003).

7.2. Порівняння ксилотрофної аскомікобіоти за використанням біоморфних, трофічних і просторових екологічних ніш

Розподіл видів ксилосапротрофних аскомікотів за деревами-субстратами, які являють собою біоморфні і трофічні екологічні ніші, головним чином залежить від життєвих форм та видового різноманіття дерев (табл. 3). Загалом, у лісових екосистемах Українських Карпат деревними субстратами для більшості ксилотрофних аскомікотів є 34 таксони рослин (з яких 33 у ранзі виду). Найбільша кількість видів дерев-субстратів для дереворуйнівних грибів спостерігається в НПП «Сколівські Бескиди» (28 видів та плюс ще 4 види, які не є типовими для лісових екосистем цієї території), дещо менша чисельність видів дерев-субстратів (25 видів) – у ПЗ «Ґорґани», ще менша – в КБЗ (16 видів), по 15 видів дерев-субстратів є на територіях Карпатського НПП та НПП «Гуцульщина», 13 видів – в Ужанському НПП і 12 видів – в НПП «Синевир».

У біоморфних екологічних нішах ксилотрофні аскомікоти спеціалізовані переважно до мертвого субстрату листяних дерев і чагарників (349 видів), у той час як на субстратах хвойних дерев і чагарників спостерігається на порядок менше різноманіття цієї екологічної групи грибів (40 видів).

Аналіз ксилотрофних аскомікотів за спеціалізацією до певних видів деревного субстрату у лісових екосистемах на різних територіях ПЗФ Українських Карпат показав, що з досить незначною кількістю видів переважають ксилотрофні аскомікоти, яким не властива чітка субстратна спеціалізація, тобто вони є еутрофами. Дещо меншою кількістю представлені стенотрофні види, тобто у яких чітко виявляється спеціалізація до певної

деревної рослини. Таким чином, чисельність та розподіл трофічних екологічних ніш дереворуйнівних аскових грибів на зазначених територіях ПЗФ Українських Карпат залежить від чисельності та співвідношення стенотрофних і еутрофних видів аскомікотів у складі біоти деревних рослин-субстратів.

Детальніша інформація про розподіл ксилотрофних сумчастих грибів за деревами-субстратами на різних територіях ПЗФ Українських Карпат наведена в таблиці 7.3.

Таблиця 7.3

Розподіл ксилотрофних аскомікотів за їх спеціалізацією до дерев-субстратів у лісових екосистемах об'єктів ПЗФ Українських Карпат

№	Дерева-субстрати ксилотрофних аскомікотів	Установи ПЗФ						
		1	2	3	4	5	6	7
		Кількість видів ксилотрофних аскомікотів						
1	***Abies alba***	4/3	0/3	0/3	0/3	0/3	-	4/4
2	*Acer platanoides*	-	-	-	-	-	-	4/11
3	*Acer pseudoplatanus*	8/8	2/5	0/3	0/7	0/4	0/6	4/5
4	*Alnus glutinosa*	0/4	0/2	0/3	0/3	0/3	0/3	3/7
5	*Alnus incana*	19/20	6/14	2/12	2/12	1/8	0/11	3/4
6	*Alnus viridis*	0/3	1/3	0/2	0/3	1/4	2/4	-
7	*Betula obscura*	4/2	0/4	1/3	-	-	0/2	-
8	*Betula pendula*	10/4	0/3	0/3	0/5	0/2	1/3	8/12
9	*Carpinus betulus*	0/8	0/6	0/4	0/5	0/2	0/7	3/3
10	*Corylus avellana*	3/9	0/8	0/8	0/8	0/6	0/8	4/12
11	*Fagus sylvatica*	33/40	44/34	19/24	21/24	18/16	33/25	61/72
12	*Frangula alnus*	-	-	-	-	-	-	1/0
13	*Fraxinus excelsior*	2/0	-	-	1/0	-	-	3/7
14	***Juniperus communis***	2/1	-	-	-	-	-	2/2
15	***Juniperus sibirica***	1/0	-	-	-	-	-	-

16	*Malus sylvestris*	-	-	-	-	-	-	0/2
17	*Padus avium*	1/1	0/1	-	0/1	-	-	-
18	***Picea abies***	9/11	6/5	6/6	6/4	1/5	3/4	6/5
19	***Pinus sylvestris***	1/0	-	-	-	-	-	1/1
20	*Populus alba*	-	-	-	-	-	-	2/4
21	*Populus nigra*	-	-	-	-	-	-	5/4
22	*Populus tremula*	3/3	0/2	0/3	-	0/2	-	4/0
23	*Quercus robur*	1/3	1/3	1/2	2/3	1/2	-	3/8
24	*Quercus borealis*	1/0	-	-	-	-	-	3/4
25	*Rosa* sp.	4/1	-	-	-	-	-	2/1
26	*Rubus idaeus*	6/0	2/0	2/0	1/0	-	-	3/1
27	*Salix alba*	0/1	1/1	0/1	1/1	-	2/3	-
28	*Salix babylonica*	-	-	-	-	-	-	3/6
29	*Salix caprea*	2/2	0/2	0/1	1/2	1/2	0/1	-
30	*Salix elaeagnos*	2/0	-	-	-	-	-	-
31	*Sambucus racemosa*	1/0	-	-	-		-	-
32	*Sorbus aucuparia*	4/0	-	-	-	-	-	4/0
33	*Spirea japonica*	1/0	1/0	1/0	-	-	-	1/0
34	*Ulmus* sp.	-	-	-	-	-	-	1/1

Умовні позначення: 1 – ПЗ «Ґорґани»; 2 – КБЗ; 3 – КНПП; 4 – НПП «Гуцульщина»; 5 – Ужанський НПП; 6 – НПП «Синевир»; 7 – НПП «Сколівські Бескиди»; в чисельнику – кількість стенотрофних видів аскомікотів, у знаменнику – кількість еутрофних видів аскомікотів; жирним курсивом позначені види хвойних деревних рослин, звичайним курсивом – види листяних деревних рослин.

Аналіз спеціалізації дереворуйнівних сумчастих грибів до фракції деревного субстрату у лісових екосистемах на територіях ПЗФ Українських Карпат показав, що досліджувані гриби розподіляються за різними типами

просторових екологічних ніш – на крупному субстраті, тобто на стовбурах і пнях, на дрібному субстраті, тобто на гілках і гілочках різного порядку галуження, та приурочені як до дрібного, так і до крупного розміру деревини (рис. 7.2).

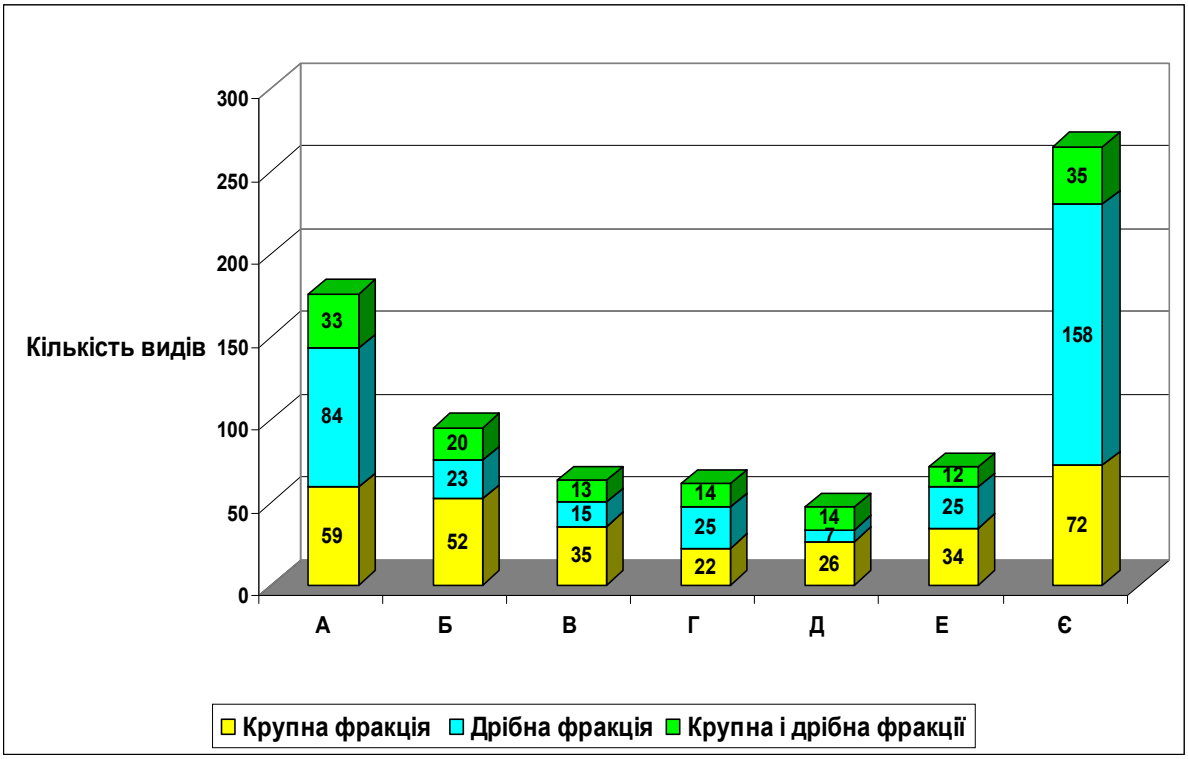

Рис. 7.2. Розподіл ксилотрофних аскомікотів за різними типами просторових екологічних ніш в лісових екосистемах ПЗФ Українських Карпат. Умовні позначення до рисунка: А – природний заповідник «Горгани»; Б – Карпатський біосферний заповідник; В – Карпатський НПП; Г– НПП «Гуцульщина»; Д – Ужанський НПП; Е – НПП «Синевир»; Є – НПП «Сколівські Бескиди».

Як видно із представлених у цьому розділі таблиць і рисунків, різноманіття біоти ксилотрофних аскових грибів у різних природоохоронних об’єктах Українських Карпат значно варіює за усіма показниками – таксономічним складом, розподілом за стадіями розмноження, за морфотипами плодових тіл, а також за використанням біоморфних, трофічних і просторових

екологічних ніш. Частково це пов’язано з регіональною специфікою природних умов та наявністю чи відсутністю відповідних деревних субстратів для сапротрофних грибів. Проте наведені вище цифри відображають і стан вивченості аскомікотів на тій чи іншій території. Основними колонізаторами мертвих дерев-субстратів на об’єктах ПЗФ Українських Карпат є фонові, тобто звичайні види, які займають подібні екологічні ніші. Відповідно до цього відмінності у складі біоти ксилосапротрофних грибів будуть незначними і пов’язаними, в першу чергу, із виявленими на цих територіях рідкісними і новими таксонами різної категорії, як це мало місце при дослідженні аскомікотів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів.

Загалом, зазначена різниця у різноманітті біоти ксилосапротрофних сумчастих грибів на різних територіях ПЗФ Українських Карпат обумовлюється низкою чинників, зокрема: 1) різним ступенем вивчення ксилотрофних грибів; 2) часом проведення досліджень на конкретній території; 3) незавершеністю опрацювання всіх гербарних матеріалів; 4) різним віком та станом лісових екосистем; 5) співвідношенням площ хвойних, листяних та мішаних лісів, а також різним складом видів дерев-субстратів і відповідно нерівномірністю наявності різних екологічних ніш; 6) рівнем ступеня господарської діяльності на зазначених територіях; 7) різними гіпсометричними рівнями розташування лісових екосистем і відповідно різними мікрокліматичними умовами. Також слід враховувати явище «метеорності», тобто сезонної динаміки, коли нерідко ксилотрофні аскомікоти з’являються лише спорадично, з інтервалами в кілька років. Це, у свою чергу, гарантує можливість нових знахідок дереворуйнівних грибів навіть на порівняно добре вивчених територіях.

ВИСНОВКИ

У дисертації представлені результати комплексних досліджень біоти ксилотрофних аскомікотів лісових екосистем Сколівських Бескидів. Розроблено класифікацію екологічних ніш дереворуйнівних сумчастих грибів, з'ясовано структурно-функціональну організацію екологічних ніш ксилотрофних аскомікотів на мертвому субстраті домінуючих видів листяних і хвойних дерев, встановлено таксономічний склад і біологічні групи аскомікобіоти, виявлено субстратну спеціалізацію грибів, досліджено видові ряди змін ксилотрофних аскомікотів у процесі деструкційної сукцесії деревного субстрату, проведено созологічну оцінку аскомікобіоти, узагальнено дослідження еколого-біологічних особливостей ксилотрофної аскомікобіоти у лісових екосистемах об'єктів ПЗФ Українських Карпат.

1. Для лісових екосистем Сколівських Бескидів встановлено 275 таксонів ксилотрофних сумчастих грибів, з яких 265 у ранзі видів. Ідентифіковано 252 таксонів (242 у ранзі видів), решта встановлена за літературними даними, з яких 15 підтверджені нашими знахідками.

Виявлені види належать до 140 родів, 56 родин, 23 порядків, 9 підкласів, 6 класів (Dothideomycetes, Eurotiomycetes, Leotiomycetes, Orbiliomycetes Pezizomycetes, Sordariomycetes) та одного підвідділу (Pezizomycotina), а також до анаморфних грибів incertae sedis (які належать до груп порядків аскомікотів), що входять до відділу Ascomycota.

2. Із визначених 265 видів, за етапами розвитку 197 видів ксилотрофних аскомікотів (74%) знайдені у стадії телеоморфи, 52 (20%) – у стадії анаморфи та 16 видів (6%) – в обох стадіях.

3. За типом формування плодових тіл ксилотрофна аскомікобіота представлена морфологічними групами піреноміцетів – 150 видів (57%);

дискоміцетів – 66 видів (25%), з яких оперкулятних – 52, а іноперкулятних – 14 видів; клейстоміцетів – 2 види (1%) та локулоаскоміцетів – 45 видів (17%).

4. Визначені індекси різноманіття біоти вказують на високе різноманіття, значну вирівняність видового спектра і низький рівень домінування ксилотрофних аскомікотів. Отримані дані щодо міри вивченості таксономічного складу цієї групи грибів свідчать про достатньо високу повноту зібраних матеріалів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів.

5. Серед виявлених видів ксилотрофних аскомікотів два є новими для території України, а саме *Nectria dematiosa* (Schwein.) Berk. та *Lopadostoma polynesium* (Berk. & Curtis) F. Rappaz. Новим для території України є дуже рідкісний різновид *Bertia moriformis* (Tode) De Not, а саме *Bertia moriformis* (Tode) De Not var. *latispora* Corlett & Krug *f. tetraspora*. Для Карпатського регіону України вперше виявлено *Rosellinia subsimilis* Karsten & Starb. У Сколівських Бескидах знайдено рідкісний на території України вид *Hypoxylon howeanum* Peck.

6. Практично для всіх видів ксилосапротрофних аскомікотів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів характерна спеціалізація до певного набору видів деревних рослин. Усі ідентифіковані ксилотрофні аскомікоти виявлені на 32 видах деревних субстратів, які представляють 12 родин. Із цього списку типовими для лісових екосистем Сколівських Бескидів можна вважати 28 рослин-субстратів. Хоча у гірських лісових екосистемах домінантними є хвойні породи дерев, на них виявлено досить бідне видове різноманіття ксилотрофних аскомікотів у порівнянні з листопадними породами. Так, найбільшу кількість видів (133) знайдено на мертвому субстраті *Fagus sylvatica*, у той час як на *Picea abies* виявлено 11 видів, а на деревині *Abies alba* – лише 8 представників ксилотрофних аскомікотів.

7. Для переважної більшості видів ксилотрофних аскомікотів у гірських лісових екосистемах важливою є не видова, а саме родова приналежність деревини. До дереворуйнівних сумчастих грибів, у яких добре виражений

субстратний преферендум, тобто спеціалізація до деревини певного роду рослин, належить більшість представників – 224 види, що складає 84% від загального складу біоти виявлених грибів Значну частку видів мікобіоти складають ксилотрофи, у яких можна виділити групи родів, які мають субстратний преферендум. До таких представників належить 31 вид, що становить 12% від загальної кількості виявленої ксилотрофної мікобіоти. Види, у яких відсутній виражений субстратний преферендум, становлять незначну частину, а саме 10 видів, або 4% від загальної кількості досліджуваної мікобіоти.

8. Спеціалізація до певних фракцій деревного субстрату (за розміром або діаметром деревини) виявлена у 158 видів, або 60%, натомість 72 види (27%) індиферентні по відношенню до діаметру гілок і лише 35 видів, або 13%, належать до групи індиферентних по відношенню до фракцій субстрату загалом, тобто такі, які трапляться як на стовбурах, так і на гілках різного діаметру.

9. Екологічний аналіз спеціалізації ксилотрофних аскомікотів до стану деревного субстрату показав, що в процесі деструкційної сукцесії дереворуйнівні гриби присутні на I-IV-й стадіях розкладу деревини. Найбільша кількість видів (103) приурочена до III стадії, на I стадії ідентифіковано 64 видів ксилотрофних аскомікотів, на IV – 46 і на II – 25 видів дереворуйнівних аскових грибів.

10. У ксилосапротрофних аскомікотів виділено шість груп екологічних ніш: *біоморфні* – за життєвими формами видів-субстратів з 2 типами еконіш; *трофічні* – за спеціалізацією до певного деревного субстрату з 2 типами еконіш; *просторові* – за розміром фракцій деревного субстрату та їх розташуванням на рослині з 7 типами еконіш; *гігротопні* – за умовами зволоження з 2 типами еконіш; *сапротрофні* – за станом розкладу деревного субстрату з 4 типами еконіш; *топічні* – за ступенем покриття деревини корою з 3 типами екологічних ніш. Екологічні ніші ксилосапротрофних аскомікотів

являють собою багаторівневу ієрархічну систему, нижчим елементом структури якої є елементарні екологічні ніші, або мікроніші.

11. Досліджено структурно-функціональні особливості екологічних ніш дереворуйнівних аскових грибів на мертвому субстраті листяних видів дерев (бука лісового, берези повислої, вільхи клейкої) і хвойних дерев (ялини європейської, ялиці білої) та встановлено видові ряди змін ксилотрофних аскомікотів у процесі деструкційної сукцесії.

12. В топічних екологічних нішах аскомікотів внаслідок перекриття в просторі кортикофільних і лігнофільних ділянок поверхні деревного субстрату виявлені екотонні ділянки, на яких формуються мікроніші. Це, у свою чергу, сприяє повнішому використанню грибами деревного субстрату шляхом упакування мікронішами екологічних ніш вищого рангу.

13. Аналіз біоти ксилотрофних аскомікотів у різних об’єктах ПЗФ Українських Карпат виявив її значну варіабельність за усіма досліджуваними показниками – таксономічним різноманіттям, розподілом за етапами розвитку і морфотипами плодових тіл, а також за використанням біоморфних, трофічних і просторових екологічних ніш. Це пов’язано з різноманіттям їх екологічних ніш, формування яких залежить від життєвої форми рослин-субстратів, спеціалізації грибів до певного деревного субстрату, наявності чи відсутності необхідних деревних субстратів для ксилосапротрофних грибів, морфологічної структури головних органів рослин-субстратів, регіональної специфіки природних умов, стадії деструкційної сукцесії субстрату, а також певною мірою відображає стан вивченості аскомікотів на тій чи іншій території ПЗФ.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Акулов А.Ю. *Hypoxylon howeanum* Peck – новый для Украины вид ксиляриевых грибов (Xylariales) / А.Ю. Акулов, Д.В. Леонтьев, В.В. Кузуб // Научные исследования на территориях природно-заповедного фонда Харьковской области. Под ред. Атемасова А.А. – Харьков : ХНУ, 2003. – С. 11–15.
2. Акулов О.Ю. Нові відомості про гриби Мармароського масиву Карпатського біосферного заповідника / О.Ю. Акулов // Матеріали Міжнар. наук.-практ. конф. «Екологічні, соціально-економічні та історико-культурні аспекти розвитку прикордонних територій Марморощини» (Рахів, 2-4 вересня 2016 р.). – Хмельницький : ФОП Петришин, 2016. – С. 5–12.
3. Акулов О.Ю. Нові відомості про гриби національного природного парку «Ужанський» / О.Ю. Акулов // Літопис природи національного природного парку «Ужанський». Рукопис. – Великий Березний, 2015. – 17 с.
4. Акулов О.Ю. Нові відомості про гриби природного заповідника «Горгани» / О.Ю. Акулов // Літопис природи природного заповідника «Горгани», т. 31. Рукопис. – Івано-Франківськ, 2013. – 36 с.
5. Акулов О.Ю. Попередні відомості про гриби НПП «Сколівські Бескиди» / О.Ю. Акулов // Літопис природи національного природного парку «Сколівські Бескиди». Рукопис. – Сколе, 2011. – 15 с.
6. Акулов О.Ю. Таблиця для визначення видів роду *Neonectria* Wollenw. / О.Ю. Акулов. – Рукопис [Table Excel]. – Харків, 2012. a
7. Акулов О.Ю. Таблиця для визначення видів роду *Xylaria* Hill ex Schrank / О.Ю. Акулов. – Рукопис [Table Excel]. – Харків, 2012. b
8. Акулов О.Ю. Нові відомості про аскомікотові гриби Карпатського біосферного заповідника / О.Ю. Акулов, В.С. Гуков // Матеріали наук. конф. «Історичні і сучасні аспекти вивчення біоти Карпат» присвяченої

60-річчю Високогірного біологічного стаціонару Львівського національного університету імені Івана Франка (27–30 липня 2015 р.). – Львів : ЛНУ, 2015. – С. 53–55.

9. Альгология и микология. Учеб. пособие / А.С. Шуканов, А.І. Стефанович, В.Д. Поликсенова, А.К. Храмцов. – Минск : БГУ, 2009. – 423 с.
10. Андріанова Т.В., Гайова В.П., Гелюта В.П., Дудка І.О., Ісиков В.П., Кондратюк С.Я., Кривомаз Т.І., Кузуб В.В., Мінтер Д.В., Мінтер Т.Дж., Придюк М.П., Тихоненко Ю.Я. (2006). Гриби України. www.cybertruffle.org.uk/ukrafung/ukr [веб-сайт, версія 1.00].
11. Антоняк Г.Л. та ін. Екологія грибів : монографія / Г.Л. Антоняк, З.І. Калинець-Мамчур, І.О. Дудка, І.О. Бабич, Н.Є. Панас. – Львів : ЛНУ ім. І. Франка, 2013. – 628 с.
12. Арефьев С.П. Системный анализ биоты дереворазрушающих грибов / С.П. Арефьев. – Новосибирск : Наука, 2010. – 260 с.
13. Биогеоценотический покров Бескид и его динамические тенденции / Под общей ред. М.А. Голубца. – Киев : Наук. думка, 1983. – 240 с.
14. Блінкова О.І. Стан дослідження коадаптивної системи деревних рослин і ксилотрофних грибів / О.І. Блінкова, О.М. Іваненко // Наук. вісник НЛТУ України. – 2013. – Вип. 23. – С. 137–144.
15. Бондарцева М.А. Эколого-биологические закономерности функционирования ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах / М.А. Бондарцева, В.Г. Стороженко, В.И. Крутова, Н.Н. Селочник // Грибные сообщества лесных экосистем. – Петрозаводск, 2000. − С. 9–25.
16. Бондарцева М.А. Адаптация к субстрату как один из факторов эволюции афиллофороидных грибов / М.А. Бондарцева // Грибные сообщества лесных экосистем. – Петрозаводск : Изд-во Карельского НЦ РАН. – 2004. – Т. 2. – С. 9–21.

17. Бондарцева М.Л. Некоторые закономерности распространения трутовых дереворазрушающих грибов / М.Л. Бондарцева, Л.Г. Свищ, Г.М. Балтаева // Микология и фитопатология. – 1992. – Т. 26. – Вып. 6. – С. 442–447.
18. Брендлі У.Б. Праліси в центрі Європи / У.Б. Брендлі, Я. Довганич // Путівник по лісах Карпатського біосферного заповідника. – Бірменсдорф : Швейцарський федеральний ін-т дослідження лісу, снігу і ландшафтів (WSL). – Рахів : Карпатський біосферний заповідник, 2003. – 192 с.
19. Бублик Я.Ю. Екологічні ніші ксилосапротрофних аскомікотів гірських лісових екосистем / Я.Ю. Бублик, О.С. Климишин // Наук. зап. Держ. природозн. музею. – Львів, 2016. – Вип. 32. – С. 49–60.
20. Бурова Л.Г. Роль грибов в биодеструкции органических веществ в природных экосистемах // Тез. докл. IV Всесоюзн. конф. «Изучение грибов в біогеоценозах» (Пермь, 1988. 12–16 сент.). – Свердловск., 1988. – С. 9.
21. Бурова Л.Г. Экология грибов макромицетов / Л.Г. Бурова. – Москва : Наука, 1986. – 223 с.
22. Васильева Л.Н. Пиреномицеты и локулоаскомицеты севера Дальнего Востока / Л.Н. Васильева. – Ленинград : Наука, 1987. – 257 с.
23. Васильева Л.Н. Пиреномицеты и локулоаскомицеты / Л.Н. Васильева. – Санкт-Петербург : Наука, 1998. – 419 с.
24. Васягина М.П. Флора споровых растений Казахстана / М.П. Васягина, З.М. Бызова, М.А. Тартенова. – Алма-Ата : Наука, 1987. – Т. 12. Кн. 2. Сумчатые грибы. 2. Локулоаскомицеты (Loculoascomycetes) – 296 с.
25. Вахмистрова Т.В. Специализация настоящего и окамленного трутовиков к диаметру древесного субстрата // Микология и фитопатология. – 1987. – Т. 21. – Вып. 6. – С. 503-508.
26. Вернадский В.И. Избранные сочинения. – М. : АН СССР, 1960. – Т. 5. – 422 с.

27. Визначник грибів України / Під ред. С.Ф. Морочковського. Київ : Наук. думка, 1969. – Т.2. Аскоміцети. – 515 с.
28. Визначник грибів України в п'яти томах / відп. редактор Зеров Д.К. – Київ : Наук. думка, 1971. – Т. 2. Незавершені гриби – 696 с.
29. Воронцов Д.П. Синтаксономічне і видове різноманіття рослинного покриву національного природного парку «Сколівські Бескиди» і його созологічна оцінка : Автореф. дис. … канд. біол. наук : Київ, 2009. – 20 с.
30. Гайова В.П. Сумчасті гриби (Ascomycota) природного заповідника «Ґорґани» / В.П. Гайова // Укр. ботан. журн. – 2012. – Т. 69. – № 2. – С. 255–264.
31. Гарибова Л.В. Основы микологии : морфология и систематика грибов и грибоподобных организмов / Л.В. Гарибова, С.Н. Лекомцева. − Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2005. – 220 с.
32. Гелюта В.П. Флора грибов Украины. Мучнисторосяные грибы / В.П. Гелюта – Киев : Наук. думка, 1989. – 256 с.
33. Гелюта В.П. Грибы природного заповідника «Горганы» / В.П. Гелюта, В.П. Гаевая, Ю.Я. Тихоненко, В.Б. Маланюк, О.М. Слободян // Природа Західного Полісся та прилеглих територій. – Розділ ІІ. Біологія. – 2011. – № 8. – С. 88–108.
34. Горова Т.Л. Макроміцети букових лісів Українських Карпат / Т.Л. Горова // Укр. ботан. журн., 1979. – Т. 36. – № 5. – С. 431–437.
35. Грант В. Эволюция организмов. – М. : Мир, 1980. – 408 с.
36. Грибные сообщества лесных экосистем. Том 2 / Под ред. В.Г. Стороженко, В.И. Крутова. – Москва-Петрозаводск : Карельський научный центр РАН, 2004. – 311 с.
37. Гуков В.С. *Bertia moriformis* (Tode: Fr.) De Not. та її різновиди в Україні / В.С. Гуков // Матеріали VIII Міжнар. наук. конф. молодих учених «Біологія: від молекули до біосфери» (3-6 грудня 2013 р., м. Харків), 2013. – Харків : ФОП Шаповалова. – С. 265–266.

38. Гуков В.С. Нові відомості про ксилярієві гриби (Xylariaceae Tul. et C. Tul.) Українських Карпат / В.С. Гуков // Матеріали X міжнар. наук. конф. молодих науковців «Біологія: від молекули до біосфери» (2-4 грудня 2015 р., м. Харків), 2015. – Харків : ФОП Шаповалова Т.М., 2015. – С. 192–193.
39. Держипільський Л.М. та ін. Національний природний парк «Гуцульщина». Рослинний світ // Л.М. Держипільський, М.В. Томич, С.В. Юсип, В.П. Лосюк, Д.М. Якушенко, І.М. Данилик, І.І. Чорней, В.В. Буджак, С.Я. Кондратюк, С.О. Нипорко, В.М. Вірченко, Т.І. Михайлюк, Т.М. Дарієнко, В.А. Соломаха, В.В. Пророчук, Ю.П. Стефурак, С.І. Фокшей, Т.Д. Соломаха, А.І. Токарюк. – Природно-заповідні території України. Рослинний світ. – Вип. 9. – Київ : Фітосоціоцентр, 2011. – 360 с.
40. Джаган В.В. Нові для України види сумчастих грибів (Ascomycota) зі Свидовецького масиву Карпатського біосферного заповідника / В.В. Джаган, Ю.В. Щербакова // Укр. ботан. журн. – 2012. – Т. 69. – № 5. – С. 721–728.
41. Дорожкин Н.А. Изучение микофлоры ракових образований ели обыкновенной / Н.А. Дорожкин, В.Н. Федоров // Микология и фитопатология. – 1987. – Т. 21. – Вып. 4. – С. 347–352.
42. Дудка И.А. Грибы. Справочник миколога и грибника / И.А. Дудка, С.П. Вассер. – Киев : Наук. думка, 1987. – 535 с.
43. Дудка І.О. та ін. Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України / І.О. Дудка, В.П. Гелюта, Т.В. Андріанова, В.П. Гайова, Ю.Я. Тихоненко, М.П. Придюк, Ю.І. Голубцова, Т.І. Кривомаз, В.В. Джаган, Д.В. Леонтьєв, О.Ю. Акулов, О.В. Сивоконь / Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. – Київ, 2009. – Т. 2. – 428 с. а
44. Дудка І.О. та ін. Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України / І.О. Дудка, В.П. Гелюта, Т.В. Андріанова, В.П. Гайова, Ю.Я. Тихоненко, М.П. Придюк, Ю.І. Голубцова, Т.І. Кривомаз,

В.В. Джаган, Д.В. Леонтьєв, О.Ю. Акулов, О.В. Сивоконь. – Київ : Арістей, 2009. – Т. 1. – 306 с. b

45. Дьяков Ю.Т. Занимательная микология / Ю.Т. Дьяков. – Москва : Книжный дом «Либроком», 2013. – 240 с.
46. Зикова М.О. Екологічні групи дискоміцетів Західного Полісся України / М.О. Зикова // Природа Західного Полісся та прилеглих територій. – 2014. – Розділ ІІ. Біологія. – № 11. – С. 167–171.
47. Исиков В.П. Дендромикология / В.П. Исиков, Н.И. Конопля. − Луганск : Альма-Матер, 2004. − 347 с.
48. Исиков В.П. Экологичесие ниши грибов на древесных растениях / В.П. Исиков // Микология и фитопатология, 1993. – Т. 27. – № 4. – С. 17–23.
49. Ісіков В.П. Видова різноманітність грибів деревних рослин на прикладі Криму / В.П. Ісіков // Укр. ботан. журн., 1997. – Т 54, № 6. – С. 578–588.
50. Ісіков В.П. Мікологічні карти деревних рослин / В.П. Ісіков // Наук. праці Лісівничої академії наук України: зб. наук. праць. – Львів : РВВ НЛТУ. – 2013. – Вип. 11. – С. 220–225.
51. Ісіков В.П. Особливості формування анаморфи і телеоморфи аскових грибів на деревних рослинах Криму / В.П. Ісіков // Укр. ботан. журн. – 1997. – Т. 54. – № 1. – С. 13–21.
52. Калинець-Мамчур З.І. Словник-довідник з альгології та мікології / З.І. Калинець-Мамчур. – Львів : ЛНУ ім. І. Франка, 2011. – 399 с.
53. Карпатський біосферний заповідник. Офіційний сайт. [Електронний ресурс]. Режим доступу: http://cbr.nature.org.ua/
54. Карпатський національний природний парк. Офіційний сайт. [Електронний ресурс]. Режим доступу: http://cnnp.if.ua/
55. Климова С.А. Новые для Украины виды Xylariaceae / С.А. Климова, А.Ю. Акулов // Труды Междунар. конф. «Грибы в природных и антропогенных экосистемах» (Санкт-Петербург, 24–28 апреля 2005 г.) – Санкт-Петербург : Ботан. ин-т им. В.Л. Комарова РАН. – 2005. – Т. 1. – С. 259–263.

56. Клімова С.А. Гриби роду *Biscogniauxia* Kuntze в Україні / С.А Клімова, О.Ю. Акулов. – Харків : ХНУ. – 2003. – 22 с.
57. Клімова С.А. Гриби роду *Biscogniauxia* Kuntze в Україні // Й.К. Пачоський та сучасна ботаніка. – Херсон : Айлант. − 2004. − С. 398–409.
58. Клімук Ю.В. та ін.. Природний заповідник «Ґорґани». Рослинний світ // Ю.В. Клімук, У.Д. Міскевич, Д.М. Якушенко, І.І. Чорней, В.В. Буджак, А.І. Токарюк, Т.М. Олексів, Я.Я. Тимчук, В.А. Соломаха, Т.Д. Соломаха, Р.В. Майор. – Природно-заповідні території України. Рослинний світ. – Вип. 6. – Київ : Фітосоціоцентр, 2006. – 400 с.
59. Клюшник П.И. Определитель дереворазрушающих грибов / П.И. Клюшник. – Москва, Ленинград : Гослесбумиздат, 1957. – 140 с.
60. Козій Г.В. Флора, рослинність західних областей України // Праці ботан. саду Львів. ун-ту. – Львів : Вид-во Львів. ун-ту, 1963. – С. 7–20.
61. Куллман Б.Б. Критический обзор рода *Scutellinia* (Pezizales) в Советском Союзе / Б.Б. Куллман. – Таллин : «Валгус», 1982. – 157 с.
62. Кутафьева Н.П. Морфология грибов / Н.П. Кутафьева. – Новосибирск : Сиб. унив. изд-во, 2003 – 215 с.
63. Леонтьев Д.В. Загальна мікологія / Д.В. Леонтьев, О.Ю. Акулов. − Харків : Основа, 2007. − 228 с.
64. Леонтьєв Д.В. Флористичний аналіз у мікології: підручник / Д.В. Леонтьєв. – Харків : Вид. група «Основа», 2007. – 160 с.
65. Літопис природи національного природного парку «Сколівські Бескиди». Рукопис. – Т. 12. – Сколе, 2012. – 286 с.
66. Матолич Б.М., Ковальчук І.П., Іванов Є.А. Природні ресурси Львівщини / Б.М. Матолич, І.П. Ковальчук, Є.А. Іванов, І.Л. Шемелинець, І.З. Федик, О.Я. Шпак, О.З. Ковальчук, Т.І. Кобак – Львів : ПП Лукащук В.С., 2009. – 120 с.
67. Мельник В.А. Определитель грибов России. Класс Hyphomycetes. Вып. 1. Сем. Dematiaceae / В.А. Мельник. – СПб : Наука, 2000. – 371 с.

68. Мельник В.А. Несовершенные грибы на древесных и кустарниковых породах: атлас / В.А. Мельник, И.С. Попушной. – Кишинев : Штиинца, 1992. – 368 с.
69. Мережко Т.А. Флора грибов Украины. Диапортальные грибы / Т.А. Мережко, Л.В. Смык. – Киев : Наук. думка, 1990. – 216 с.
70. Методы экспериментальной микологии / под ред. В.И. Билай. – Киев : Наук. думка, 1992. – 560 с.
71. Мухин В.А. Биота ксилотрофных базидиомицетов Западно-Сибирской низменности / В.А. Мухин. – Екатеринбург : УИФ «Наука», 1993. – 232 с.
72. Мэгарран Э. Экологическое разнообразие и его измерение / Э. Мэгарран. – Москва : Мир, 1992. – 184 с.
73. Мюллер Э. Микология / Э. Мюллер, В. Лёффлер. – Москва : Мир, 1995. – 343 с.
74. Національний природний парк «Гуцульщина». Офіційний сайт. [Електронний ресурс]. Режим доступу: http://nnph.if.ua/
75. Національний природний парк «Синевир». Офіційний сайт. [Електронний ресурс]. Режим доступу: http://www.npp-synevyr.net.ua/
76. Одум Ю. Основы экологии. – М. : Мир, 1975. – 740 с.
77. Одум Ю. Экология. – М. : Мир, 1986.– 376 с. – (т. 2).
78. Ординець О.В. Різноманіття та екологічні особливості дереворуйнівних грибів Угольсько-Широколужанського масиву Карпатського біосферного заповідника (Закарпатська область, Україна) / О.В. Ординець, О.В. Надєїна // Букові праліси та давні букові ліси Європи: проблеми збереження та сталого використання: Матеріали Міжнар. наук.-практ. конф. (Україна, м. Рахів, 16–22 вересня 2013 року). – Ужгород : КП «Ужгородська міська друкарня», 2013. – С. 256–261.
79. Офіційний сайт національного природного парку «Сколівські Бескиди» [Електронний ресурс]. Режим доступу: http://skole.org.ua/

80. Положення про Карпатський біосферний заповідник (нова редакція). – 2015. – 15 с.
81. Природно-заповідний фонд України. Офіційний сайт. [Електронний ресурс]. Режим доступу: http://pzf.menr.gov.ua/
82. Прохоров В.П. Определитель грибов России / В.П. Прохоров. – Москва : Товарищество научных изданий КМК, 2004. – Вып. 1. Дискомицеты. – 258 с.
83. Работнов Т.А. Фитоценология. – М. : Изд-во Моск. ун-та, 1983. – 296 с.
84. Райтвийр А.Г. Порядок Helotiales / А.Г. Райтвийр // Низшие растения, грибы и мохообразные Советского Дальнего Востока. – Ленинград : Наука. – 1991. – Т. 2. Грибы. – С. 254–362.
85. Розенберг Г.С. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (учебное пособие) / Г.С. Розенберг, Д.П. Мозговой, Д.Б. Гелашвили. – Самара : Самарский научный центр РАН, 1999. – 369 с.
86. Сафонов М.А. Структура сообществ ксилотрофных грибов / М.А. Сафонов. – Екатеринбург : УрО РАН, 2003. – 271 с.
87. Ситник К.М., Дудка І.О. Спільний англо-український проект «Дарвінська ініціатива з біологічної різноманітності грибів України» / К.М. Ситник, І.О. Дудка // Укр. ботан. журн. – 1995. – Т. 52. – № 1. – С. 114–119.
88. Смицкая М.Ф. Определитель пиреномицетов УССР / М.Ф. Смицкая, Л.В. Смык, Т.А. Мережко. – Киев : Наук. думка, 1986. – 364 с.
89. Смицкая М.Ф. Флора грибов Украины. Оперкулятные дискомицеты / М.Ф. Смицкая. – Киев : Наук. думка, 1980. – 224 с.
90. Смык Л.В. Новые и редкие виды аскомицетов на территории Украины / Л.В. Смык // Тез. докл. VI симпоз. микологов и лихенологов Прибалт. республ., 1971. – С. 130–132.
91. Соломаха В.А. та ін. Національний природний парк «Сколівські Бескиди». Рослинний світ / В.А. Соломаха, Д.М. Якушенко, В.О. Крамарець, Л.І. Мілкіна, Д.П. Воронцов, Є.О. Воробйов, Б.Ю. Войтюк, Т.С. Вінченко, М.І.

Коханець, І.В. Соломаха, Т.Д. Соломаха. – Київ : Фітосоціоцентр, 2004. – 240 с.

92. Ставишенко И.В. Флора и фауна природного парка «Самаровский чугас». Ксилотрофые базидиальные грибы / И.В. Ставишенко, С.В. Залесов. – Екатеринбург : Урал. гос. лесотехн. ун-т, 2008. – 104 с.

93. Ставишенко И.В. Ксилотрофые макромицеты Юганского заповідника / И.В. Ставишенко, В.А. Мухин. – Екатеринбург : Изд-во «Екатеринбург», 2002. – 176 с.

94. Степанова Н.Г. Основы экологии дереворазрушающих грибов / Н.Г. Степанова, В.А. Мухин. – Москва : Наука, 1979. – 100 с.

95. Стойко С.М. Дубові ліси Українських Карпат: екологічні особливості, відтворення, охорона / С.М. Стойко. – Львів : Інститут екології Карпат, 2009. – 220 с.

96. Стойко С.М. Праліси як екологічні моделі для ренатуралізації вторинних фітоценозів / С.М. Стойко // Укр. ботан. журн. – 2006. – Т. 63, № 3. – С. 358–368.

97. Стойко С.М. та ін. Заповідні території Львівщини / С.М. Стойко, Б.М. Матолич, І.Л. Шмелинець, О.М. Зінчук, І.В. Великий, Я.І. Дубина, С.В. Трохимчук, С.Д. Татух, О.З. Ковальчук, О.В. Геник. – Львів: ЗУКЦ, 2006. – 128 с.

98. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М. : Прогресс, 1980. – 328 с.

99. Федоров В.Д. Экология / В.Д. Федоров, Т.Г. Гильманов. – М. : Изд-во МГУ, 1980. – 464 с.

100. Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч.1. Біосферні заповідники. Природні заповідники / Кол. авторів під ред. В.А. Онищенка і Т.Л. Андрієнко. – Київ : Фітосоціоцентр, 2012. – 406 с. а

101. Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч.2. Національні природні парки / Кол. авторів під ред. В.А. Онищенка і Т.Л. Андрієнко. – Київ : Фітосоціоцентр, 2012. – 580 с. b

102. Флора грибов Украины. Гипокреальные грибы / М.Ф. Смицкая. – Киев : Наук. думка, 1991. – 88 с.

103. Флора грибов Украины. Сферопсидальные грибы / Т.А. Мережко. – Киев : Наук. думка, 1980. – 208 с.

104. Хански И. Ускользающий мир: экологические последствия утраты местообитаний / И. Хански. – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 342 с.

105. Царик Й.В. Рецензія на книгу «Илкка Хански. Ускользающий мир: экологические последствия утраты местообитаний». – М. : Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 342 с. // Біологічні студії. – 2014. – Том 8, № 2. – С. 217–220.

106. Черепанова Н.П. Сумчатые грибы на представителях семейства Betulaceae северо-запада Европейской части России / Н.П. Черепанова, П.С. Черепанов // Вест. СПбГУ. – 2003. – Вып. 1 (№ 3). – С. 20–25.

107. Чернявський М. Відмерла деревина у букових пралісах як комплекс мікросередовищ існування грибів / М. Чернявський, Г. Іжик // Вісн. Львів. ун-ту. Серія географ. – 2014. – Вип. 45. – С. 144–149.

108. Чернявський М.В. Природний заповідник «Ґорґани» / М.В. Чернявський, М.Б. Шпільчак. – Івано-Франківськ : Фоліант, 2010. – 2-ге видання, доповнене. – 76 с.

109. Шамрай С.Н. Основы полевых исследований в фитопатологии и фитоиммунологии / С.Н. Шамрай, В.И. Глущенко. – Харьков : ХНУ им. В.Н. Каразина, 2006. – 64 с.

110. Шварцман С.Р. Флора споровых растений Казахстана / С.Р. Шварцман, Н.Т. Кажиева. – Алма-Ата : Наука КазССР. – 1976. – Т. 9. Дискомицеты (Discomycetes). – 328 с.

111. Шеляг-Сосонко Ю.Р. Роль біорізноманіття, його стан та загрози / Ю.Р. Шеляг-Сосонко // Збереження і невиснажене використання біорізноманіття України: стан та перспективи. – Київ : Хімджест, 2003. – С. 3–17.

112. Ячевский А.А. Основы микологии / А.А. Ячевский. – Москва, Ленинград : Гос. изд-во колхоз. и совхоз. лит., 1933. – 1036 с.

113. Abrego N. Wood-inhabiting fungal communities: Effects of beech forests management and conservation // Doctoral Thesis. – Spain. – Universidad del Pais Vasco, 2014. – 179 p.

114. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. 10th ed. / Ed. P.M. Kirk, P.F. Cannon, D.W. Minter. – Wallingford (UK) : CAB International, 2008. – 485 p.

115. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the fungi. 9th ed. / P.M. Kirk, P.F. Cannon, J.C. David, J.A. Stalpers – Egham : CABI Bioscience, 2001. – 624 p.

116. Alexopoulos C. J. Introductory mycology / Alexopoulos C. J., Mims C. W., Blackwell M. − New York : Wiley, 1996. − 4th ed., 868 p.

117. Anderson R. *Hypoxylon* in Britain and Ireland. 3. *Hypoxylon* other than the *H. rubiginosum* group / Roy Anderson // Field mycology, 2009. – Vol. 9 (3). – P. 97– 103.

118. ASCOfrance.fr. [Electronic resource]. Mode of access: www.ascofrance.com

119. Ascomecete Systematics. The Luttrellian Concept / Ed. Don R. Reynolds. – Springer-Verlag, 1981. – 242 p.

120. Ascomecete Systematics. The Luttrellian Concept / Ed. Don R. Reynolds. – Springer-Verlag, 1981. – 242 p.

121. Barnett H.L., Hunter B.B. Genera of Imperfect Fungi. 4th edition / H.L. Barnett, Barry B. Hunter. – St. Paul, Minesota : APS Press, 1999. –219 p.

122. Barr M.E. North American Flora. Melanommatales (Loculoascomycetes) / M.E. Barr. – New York : The New York Botanical Garden, 1990. – 130 p.

123. Barr M.E. Some Dictyosporous Genera and species of Pleosporales in North America / M.E. Barr. – New York : The New York Botanical Garden, 1990. – 83 p.

124. Barr M.E. The Diaporthales in North America. With Emphasis on *Gnomonia* and its segregates / M.E. Barr. – New York : The New York Botanical Garden, 1978. – 232 p.

125. Begon M., Mortimer M. Population Ecology. A Unified Study of Animals and Plants, 2nd edn. – Blackwell, Oxford, 1989. – 220 p.

126. Bills G.F. Analyses of microfungal diversity from a user's perspective / G.F. Bills // Canadian Journal of Botany, 1995. – N. 73 (Suppl. 1). – P. 33–41.

127. Bills G.F. Analyses of microfungal diversity from a user's perspective // Canadian Journal of Botany. – 1995. – N. 73. – P. 33–41.

128. Biodiversity of Fungi. Inventory and Monitoring Methods / G.M. Mueller, G.F. Bills, M.S. Foster. – Elsevier Academic Press, 2004. – 762 p.

129. Brazze N.J. et al. Wood-inhabiting, polyporoid fungi in aspen-dominated forests managed for biomass in the U.S. Lake States / N.J. Brazee, D.L. Lindner, Sh. Fraver, A.W. D'Amato, A.M. Milo // Fungal ecology. – 2012. – Vol. 5. — P. 600–609.

130. Burdon J.J., Thrall P.H. Spatial and temporal patterns in coevolving plant and pathogen associations // Am. Nat. – 1999. – V. 153. – P. 515–533.

131. Cannon P.F., Hawksworth D.L. The diversity of fungi associated with vascular plants: the known, the unknown, and the need to bridge the knowledge gap // Plant Pathology. – 1995. – N 11.– P. 277–302.

132. Cannon P.M., Kirk P.M. Fungal Families of the Word / Paul F. Cannon, Paul M. Kirk. – Egham, Surrey : CABI UK Centre, 2007. – 456 p.

133. Cannon P.M., Kirk P.M. Fungal Families of the Word / Paul F. Cannon, Paul M. Kirk. – Egham, Surrey : CABI UK Centre, 2007. – 456 p.

134. Carlile M.J. The Fungi, 2nd Edition. / M.J. Carlile, S.C. Watkinson, G.W. Gooday. – London : Academic Press, 2001. – 588 p.

135. Chacon S., Medel R. Ascomycetes lignicolas de Mexico, I: Diatrypales / Santiago Chacon. Rosario Medel // Rev. Mex. Mic., 1988. – N 4. – P. 323–331.

136. Chapela I.H., Boddy L. Fungal colonization of attached beech branches. I. Early stages of development of fungal communities / I.H. Chapela, L. Boddy // New Phytol. – 1988a. – Vol. 110. – P. 39–45.

137. Chapela I.H., Boddy L. Fungal colonization of attached beech branches. II. Spatial and temporal organization of communities arising from latent invaders in bark and functional sapwood, under different moisture regimes / I.H. Chapela, L. Boddy // New Phytol. – 1988b. – Vol. 110. – P.47–57.

138. Chlebicki A. Some species of the genus Diatrype from the Czech Republic preserved in PRM, BRNM and KRAM / A. Chlebicki // Czech Mycol. – 2005. – Vol. 57. – 117–138.

139. Chmielewski S. Szkodniki i choroby ziemiopodów w Galicyi roku 1912 / S. Chmielewski // Tygodnik rolniczy, 1913. – S. 51–55.

140. 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.

141. Commarmot B., Brändli U.-B., Hamor F. & Lavnyy V. Inventory of the Largest Primeval Beech Forest in Europe – A Swiss-Ukrainian scientific adventure. Swiss Federal Research Institute WSL, Birmensdorf, Switzerland, 2013.

142. Corlet M., Krug J.C. *Bertia moriformis* and its varieties / M. Corlet, J.C. Krug // Can. J. Bot. – Toronto, 1984. – № 62. – P. 2561–2569.

143. Deacon J. Fungal Biology. 4th edition / Jim Deacon. – Blackwell Publishing, 2006. – 380 p.

144. Declerq D. The Dothideomycetes (Ascomycota) of Western Europe. Key to the species / D. Declerq. – Wachtebeke, 2010. – 206 p.

145. Declerq D. The Sordariomycetes (Ascomycota) of Western Europe. Key to the species / D. Declerq. – Wachtebeke, 2011. – 230 p.

146. Dennis R.W.G. British Ascomycetes. 2nd edition. – Vaduz : J. Cramer, 1978. – 485 p.

147. Dix N.J., Webster J. Fungal ecology. – Wallington, Surrey : Springer-Science+Business Media, B.V., 1995. – 549 p.

148. Dzhagan V.V., Scherbakova Yu.V. New for Ukraine species of *Scutellinia* (Pyronemataceae, Pezizales) from the Svydovets mountain range (Carpathian biosphere reserve) // V.V. Dzhagan, Yu.V. Scherbakova // Укр. ботан. журн. – 2013. – Т. 70. – № 3. – С. 405–409.

149. Ellis M.B. Dematiaceous Hyphomycetes / M.B. Ellis. – Kew, Surrey : Commonwealth Agricultural Bureaux, 1971. – 609 p.

150. Ellis M.B. More Dematiaceous Hyphomycetes / M.B. Ellis. – Kew, Surrey : Commonwealth Agricultural Bureaux, 1976. – 508 p.

151. Ellis M.B., Ellis P. Microfungi on land plants. An identification handbook. New enlarged edition / M.B. Ellis, J.P. Ellis. – Berkshire : The Richmond Publ. Co., Ltd, 1997. – 869 p.

152. Ellis M.B., Ellis P. Microfungi on miscellaneous substrates. An identification handbook. New enlarged edition / M.B. Ellis, J.P. Ellis. – The Richmond Publ. Co., Ltd, 1988. – 247 p.

153. Elton Ch. Animal Ecology. – New York : MacVillan Company, 1927. – 260 p.

154. Eriksson O.E. The non-lichenized ascomycetes of Sweden / O.E. Eriksson. – Umea University, 2009. – 361 p.

155. Fournier J. Update on European species of Xylaria. – 2014. – 120 p.

156. Fritz R.S., Moutia C., Newcomb G. Resistance of hybrid plants and animals to herbivores, pathogens and parasites // Annu. Rev. Ecol. Syst. – 1999. – № 30. – P. 565–591.

157. Fungi of Switzerland / Ed. J. Breitenbach, F. Kranzlin. – Luzern : Mycologia, 1984. – Vol. 1. Ascomycetes. – 310 p.

158. Fungi, Algae, and Protists / Ed. Kara Rogers. – Britannica Educational Publishing, 2011. – 209 p.

159. Glawe D.A., Rogers J.D. Diatrypaceae in the Pacific Northwest / Dean A. Glawe, Jack D. Rogers // Mycotaxon. – 1984. – Vol. 20 (2). – P. 401–460.

160. Grinnell J. The niche-relationships of the California thrusher // «Auk», 1917, vol. 34. – P. 427–433.

161. Gulden G. et al. Arctic and Alpine Fungi – 1 / Gro Gulden, Kolbjorn Mohn Jenssen, Jens Stordal. – Oslo : Soppkonsulenten, 1985. – 67 p.

162. Gutierrez C.J.V. Setas de Salamanca / Capriano J. Valle Gutierrez. – Salamanca, 2005. – 462 p.

163. Hacheva S.I., Yupina G.A. Succession of xylotrophic fungi on oak deadwood in Pitsunda-Myussersky Reserve (the Republic of Abkhazia) / S.I. Hacheva, G.A. Yupina // Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матеріали міжнар. конф. молодих учених (Щолкіне, 18–22 червня 2013 р.). – Київ : Фітосоціоцентр, 2013. – 355 с.

164. Haling R.T. Illustrated genera of Ascomycetes / R.T. Haling – Minesota : The American Phytopathological Society St. Paul, 1990. – Vol. 1. – 136 p.

165. Haling R.T. Illustrated genera of Ascomycetes. / R.T. Haling – Minesota : The American Phytopathological Society St. Paul, 1998. – Vol. 2. – 134 p.

166. Hawksworth D.L. The magnitude of fungal diversity: the 1,5 million species estimate revisted // Mycol. Res. – 2001. Vol. 105. – P. 1422–1432.

167. Hawksworth D.L., Kalin-Arroyo M.T. Magnitude and distribution of biodiversity // V.H. Heywood (ed.). Global Biodiversity Assessment. – Cambridge : Cambridge University Press, 1995. – P. 107–191.

168. Hawksworth D.L., Kirk P.M., Sutton B.C., Pegler D.N. Dictionary of Fungi. Cambridge Univ. Press, 1995. – 650 p.

169. Hayova V.P. New for Ukraine records of fungi (Ascomycota) from the Gorgany nature reserve // V.P. Hayova // Укр. ботан. журн. – 2011. – Т. 68. – № 6. – С. 855–873.

170. Hibbet D.S., Binder M., Bischoff J.F. et al. A higher-level phylogenetic classification of the Fungi // Mycol. Res. – 2007. – Vol. 100, Pt. 5. – P. 509–547.

171. Hirooka Y. et al. A monograph of *Allantonectria*, *Nectria*, and *Pleonectria* (Nectriaceae, Hypocreales, Ascomycota) and their pycnidial, sporodochial, and synnematous anamorphs / Y. Hirooka, A.Y. Rossman, G.J. Samuels, C. Lechat. P. Chavezzi // Studies in Mycology, 2012. – Vol. 71. – P. 1–210.

172. Hirooka Y. A morphological and phylogenetics revision of the *Nectria cinnabarina* species complex / Y. Hirooka, A.Y. Rossman, P. Chavezzi // Studies in Mycology. – Vol. 68. – 2011. – P. 35–51.

173. Holec J., Beran M. Distribution, ecology and fructification of a rare ascomycete, *Pseudorhizina sphaerospora*, in the Czech Republic and its habitats in Europe / J. Holec, M. Beran // Chech Mycol. – 2007. – Vol. 59, N 1. – P. 51–66.

174. Holec J., Kriz M. Current occurrence of *Pseudoplectania melaena* (Fungi, Ascomycota) in the Boubínský Prales National Nature Reserve // Jan Holec, Martin Kříž // Silva Gabreta. – 2013. – Vol. 19, N 2.– P. 73–80.

175. Home of the Xylariaceae [Electronic resource]. Mode of access: www.mycology.sinica.edu.tw

176. Hopkins A. et al. Successional pathways in the development of wood decay in Tasmanian *Eucalyptus obliqua*: from living tree to rotten log / A. Hopkins, S. Grove, K. Harrison, M. Yee, T. Wardlaw, C. Mohammed // Long term ecological research. – Australia : Warra. – 2008. – 1 p.

177. Hotta Jenni. Communities of wood-inhabiting fungi: Ecological requirements and responses to forest management and fragmentation: Academic dissertation / Jenni Hottola. – Helsinki, 2009. – 23 p.

178. Hutchinson G.E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. – 1958, vol. 22. – P. 415–427.

179. Hutchinson G.E. The niche: An abstractly inhabited hyper-volume // The Ecological Theater and the Evolutionary Play. – New Haven: Yale University Press. – 1965. – P. 26–78.

180. Hyde K. et al. Diversity of saprobic microfungi // K.D. Hyde, B. Bussaban, B. Paulus, P.W. Crous, S. Lee, E.H.C. Mckenzie, W. Photita, S. Lumyong // Biodivers Conserv. – 2007. – N 16. – P. 7–35.

181. Index of Fungi // CABI Bioscience databases. 2016. [Electronic resource]. Mode of access: http:// www.indexfungorum.org.

182. Ingold C.T., Hudson H.J. The Biology of Fungi. 6 th edition / C.T. Ingold, H.J. Hudson. – Springer-Science+business Media, B.V., 1993. – 227 p.

183. Jaklitsch W. The rise and fall of *Sarawakus* (Hypocreaceae, Ascomycota) / Walter M. Jaklitsch, Christian Lechat, Hermann Voglmayr // Mycologia. – 2014. – Vol. 106, N 1.– P. 133–144.

184. Jaklitsch W.M. Phylogenetic and taxonomic revision of *Lopadostoma* / W.M. Jaklitsch, J. Fournier, J.D. Rogers, H. Voglmayr // Persoonia, 2014. – Vol. 32. – P. 52–82.

185. Johnova M. Diversity and ecology of selected lignicolous Ascomycetes in the Bohemian Switzerland National Park (Czech Republic) / M. Johnova // Chech Mycol. – 2009. – Vol. 59, N 1. – P. 81–97.

186. Ju Y.-M. 1996. A revision of the genus *Hypoxylon* / Y.-M. Ju, J.D. Rogers // Mycologia memoir. – 1996. – N 20. – APS Press, St. Paul, MN. – 365 p.

187. Ju Y.-M. A revision of the genus *Hypoxylon* / Y.-M. Ju, J.D. Rogers. – St. Paul, Minnesota : APS Press, 1996. – 382 p.

188. Kiffer E. The Deuteromycetes. Mitosporic Fungi. Classification and Gereric Keys / E. Kiffer, M. Morelet. – Science Publishers, 2000. – 275 p.

189. Kirk P.M. et al. Dictionary of the fungi. 10th ed. / P.M. Kirk, P.F. Cannon, D.W. Minter, J.A. Stalpers. – CABI Europe : UK, 2008. – 770 p.

190. Knogge W. Fungal infection of plants // The Plant Cell. – 1996. – Vol. 8. – N 10. – P. 1711–1722.

191. Krupa J. Zapiski mycologiczne z okolic Lwowa i z Karpat stryjskich / J. Krupa // Sprawozdanie Komisyi Fiziograficznej, 1889. – Vol. 23. – N 2. – S. 141–169.

192. Krupa J. Zapiski mycologiczne z okolic Lwowa i z Podtatrza / J. Krupa // Sprawozdanie Komisyi Fiziograficznej, 1888, N 22. – S. 12–47.

193. Krupa J. Zapiski mykologiczne przewaznie z okolic Lwowa i Tatr / J. Krupa // Kosmos, 1886, N 20. – S. 34–39.

194. Küffer N., Lovas P. S., Senn-Irlet B. Diversity of wood-inhabiting fungi in natural beech forests in Transcarpathia (Ukraine): a preliminary survey // Mycologia Balcanica. – 2004. – Vol. 1. – P. 129– 134.

195. Laessøe T., Heilmann-Clausen J., Christensen M. Slægterne Nemania, Euepixylon og Kretzschmaria in Danmark / T. Laessøe, J. Heilmann-Clausen, M. Christensen // Svampe. – 2000. – Vol. 42. – P. 17–29.

196. Lu B.S. World Monograph of *Anthostomella* / B.S. Lu, K.D. Hyde. – Fungal Diversity Press, 200. – 376 p.

197. Lu B.S. World Monograph of *Anthostomella* / B.S. Lu, K.D. Hyde. – Fungal Diversity Press, 200. – 376 p.

198. Lumbsch H.T. Part One. Outline of Ascomycota – 2009. Part Two. Notes on Ascomycete Systematics. Nos. 4751–5113 / H.T. Lumbsch, S.M. Huhndorf // Life and Earth Sciences. – Field Museum of Natural History, 2010. – Vol. 14., N 1. – 64 p.

199. MacArthur R.H. The theory of the niche // Population Biology fnd Evolution. – Syracuse, New York : Syracuse University Press. – 1968. – P. 159–176.

200. Matsushima T. Icones Microfungorum a Matsushima lectorum / Takashi Matsushima. – Japan, Kobe : Published by the Author, 1975. – 209 p.

201. Medardi G. Atlante fotografico degli Ascomiceti d'Italia / Gianfranco Medardi. – Centro Studi Micologici, 2006. – 455 p.

202. Merganičová K. et al. Deadwood in Forest Ecosystems / K. Merganičová, J. Merganič, M. Svoboda1, R. Bače, V. Šebeň // Forest Ecosystems – More than Just Trees / Edited by Dr. Juan A. Blanco. – 2012. – P. 81–110.

203. Minter D.W. Fungi of Ukraine. A Preliminary Checklist / D.W. Minter, I.O. Dudka. – Egham, Surrey, UK & Kiev, Ukraine; International Mycological Institute & M.G. Kholodny Institute of Botany, 1996. – P. 1–361.

204. Mirsa J.K. Fungi From Different Substrates / J.K. Misra, Jalpa P. Tewari, Sunil Kumar Deshmukh, Csaba Vágvölgyi. – CRC Press, 2014. – 486 p.

205. Mosyakin S.L. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist / S.L. Mosyakin, M.M. Fedoronchuk; ed. S.L. Mosyakin. – Kiev : M.G. Kholodny Inst. of Botany, 1999. – 345 p.

206. Mueller G.M. et al. Biodiversity of Fungi. Inventory and Monitoring Methods / Gregory G. Mueller, Gerald F. Bills, Mercedes S. Foster. – ELSEVIER Academic Press, 2004. – 762 p.

207. Munk A. Danish Pyrenomycetes. A Prelininary Flora / Anders Munk. – Copenhagen : Dansk Botanisk Forening, 1957. – 498 p.

208. MycoBank Database. Fungal Databases, Nomenclature & Species Banks // International Mycological Association (IMA). 2016. [Electronic resource]. Mode of access: http://www.mycobank.org/

209. Namyslowski B. Sluzowce i grzyby Galicyi i Bukowiny / B. Namyslowski // Pamietnik Fizyograficzny. – Warszawa : Botanika, 1914. – T. 22, N 4. – S. 1–151.

210. Norden B. Wood-decay fungi in hazel wood: species richness correlated to stand age and dead wood features / Bjorn Norden, Heidi Paltto // Biological Conservation. – № 101. – 2001. – P. 1–8.

211. Nordén B., Paltto H., Götmark F., Wallin K. Indicators of biodiversity, what do they indicate? – Lessons for conservation of cryptogams in oak-rich forest // Biological Conservation. – 2007. – Vol. 135, Iss. 3. – P. 369–379.

212. Nordic Macromycetes / Ed. L. Hansen, H. Knudsen. – Denmark, 2000. – Vol. 1. Ascomycetes. – 308 p.

213. Odor P. et al. Diversity and composition of dead wood inhabiting fungal and bryophyte communities in semi-natural beech forests in Europe / P. Odor, J. Heilmann-Clausen, M. Christensen, E. Aude, K. W. van Dort, A. Piltaver, I. Siller, M. T. Veerkamp, R. Walleyn, T. Standovar, A. F. M. van Hees, J. Kosec, N. Matocec, H. Kraigher, T. Grebenc // Nat-Man Working Report 32, 2005. – 61 p.

214. Ordynets O. Wood-inhabiting Fungi of Uholka-Shyrokyi Luh (Carpathian Mountains, Ukraine): Current Knowledge and Research Perspectives / O. Ordynets, O. Nadyeina // Primeval Beech Forests: Reference Systems for the Management and Conservation of Biodiversity, Forest Resources and Ecosystem Services : Abstracts of International Conference (June 2-9, 2013 Lviv, Ukraine) / Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL. – Birmensdorf : Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL. – P. 18.

215. Outline of Ascomycota / Eds. H.T. Lumbsch, S.M. Huhndorf // Myconet. – 2007. – Vol. 13. – P. 1–58.

216. Paletto et al. Ecological and Environmental Role of Deadwood in Managed and Unmanaged Forests / A. Paletto, F. Ferretti, I. De Meo, P. Cantiani, M. Focacci // Sustainable Forest Management – Current Research / Edited by Dr. Julio J. Diez, 2012. – P. 219–238.

217. Pegler D.N. The larger Fungi of Borneo / David N. Pegler. – Kota Kinabalu : Natural History Publications, 1997. – 98 p.

218. Pegler D.N. The larger Fungi of Borneo / David N. Pegler. – Kota Kinabalu : Natural History Publications, 1997. – 98 p.

219. Petrak F. Beiträge zur Pilzflora Südost-Galiziens und der Zentralkarpathen / F. Petrak // Hedwigia, 1925. – Vol. 65, N 6. – S. 179–330.

220. Petrini L.E. *Rosellinia* species of the temperate zone / L.E. Petrini // Sydowia, 1992. – N 44. – P. 169–281.

221. Petrini L.E. *Rosellinia* species of the temperate zone // Sydovia. – 1992. – Vol. 41. – P. 169–281.

222. Petrini L.E. Haupt- und nebenfruchtformen europäischer *Hypoxylon*-Arten (Xylariaceae, Sphaeriales) und verwandter pilze / L.E. Petrini, E. Müller // Mycologia Helv, 1986. – № 1. – P. 501 –627.

223. Petrini L.E. On *Rosellinia mammaeformis* and other related species / L.E. Petrini, O. Petrini, S.M. Francis // Sydowia,1989. – Vol. 41. – P. 257–276.

224. Phylogenetic revision of taxonomic concepts in the Hypocreales and other Ascomycota. A tribute to Gary J. Samuels / Ed. Amy Rossman, Keith Seifert // Studies in Mycology, 2011. – Vol. 68. – P. 1–257.

225. Pilát A. Hymenomycetes novi vel minus cogniti Čechoslovakiae 2 // Sborn. Nár. Mus. Praha. – 1953. – Ser. 9 (B), Vol. 2, Iss.1. – P. 3–109.

226. Poonyth A., Hyde K., Aptroot A., Peerally. *Mauritiana rhizophorae* gen. et sp. novo (Ascomycetes, *Requienellaceae*), with a list of terrestrial saprobic mangrove Fungi // Fungal diversity. – 2000. – Vol. 4. – P. 101–116.

227. Prongue J-P. et al. Die Pilze des Furstentums Liechtenstein / Jean-Pierre Prongue, Rudolf Wiederin, Brigitte Wolf. – Vaduz : Amtlicher Lehrmittelverlag, 2004. – 592 p.

228. Pyrenenomycetes from southwestern France [Electronic resource]. Mode of access: http://pyrenenomycetes.free.fr/.

229. Raciborski M. Mycotheca Polonica / M. Raciborski // Kosmos, 1910. – T. 35. – N 4. – S. 151–200.

230. Raitviir A. Revised synopsis of the Hyaloscyphaceae / A. Raitviir. – Institute of Zoology and Botany of the Estonian Academy of Science, 2004. – 133 p.

231. Rajala T. et al. Fungal community dynamics in relation to substrate quality of decaying Norway spruce (*Picea abies* (L.) Karst) logs in boreal forests / Tiina Rajala, Mikko Peltoniemi, Taina Pennanen, Raisa Makipaa // FEMS Microbiol. Ecol. –2012. – № 81. – P. 494–505.

232. Rappaz F. *Anthostomella* and related xylariaceous fungi on hardwoord from Europe and North America / F. Rappaz // Mycologia Helvetica, 1995. – Vol. 7. – P. 99–168.

233. Rappaz F. Taxonomie et nomenclature des Diatrypacees a ascques octospores / Francois Rappaz // Mycologia Helvetica, 1987. – Vol. 2. – N 3. – P. 285–648.

234. Reblova M. The genus *Chaetosphaeria* and its anamorphs / Martina Reblova // Studies in Mycology. – 2000. – N 45. – P. 149–168.

235. Renvall P. Community structure and dynamics of wood-rooting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in Northern Finland / P. Renvall // Karstenia. – 1995. – № 3. – P. 1–51.

236. Rossman A.Y. A strategy for an all-taxa inventory of fungal biodiversity // Biodiversity and Terrestrial Ecosystems. Peng. C.L., Chou C.H. (eds.). Taipei : Academia Sinica, 1994. – P. 169–194.

237. Sadaka N. Fungal Colonization Of Phyllosphere And Litter Of *Quercus rotundifolia* Lam. In A Holm Oak Forest (High Atlas, Morocco) / N. Sadaka, J.-F. Ponge. – France, 2000. – 23 p.

238. Samuels G.J. Pyrenomycetes – Fungi with Perithecia / Gary J. Samuels, Meredith Blackwell // The Mycota. – Vol. VII, Part A/ – 2001 (Systematics and evolution). – P. 221–255.

239. Samuels G.S. Identification Workshop on the Hypocreales / Gary S. Samuels. – Mycological Society of Japan, 2007. – 110 p.

240. Schmid I. Ascomyceten im Bild / I. Schmid, H. Schmid. – IHW–Verlag : 1990. – 1. Serie, Tafel 1–50.

241. Schmid I. Ascomyceten im Bild / I. Schmid,.H. Schmid. – IHW–Verlag : 1991. – 2. Serie, Tafel 51–100.

242. Schmidt O. Wood and Tree Fungi: Biology, Damage, Protection, and Use / O. Schmidt. – Berlin, Heidelberg : Springer, 2006. – 334 p.

243. Seephueak P. Diversity of saprobic fungi on decaying branch litter of the rubber tree (*Hevea brasiliensis*) / P. Seephueak, S. Phongpaichit, K.D. Hyde, V. Petcharat // Mycosphaere. – 2011 – Vol. 2, N 4. – P. 307–330.

244. Seifert K. et al. The Genera of Hyphomycetes / Keith Seifert, Gareth Morgan-Jones, Walter Gams, Bryce Kendrick. – Utrecht : CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre, 2011. – 997 p.

245. Sivanesan A. The Bitunicate Ascomyceyes and their anamorphs / A. Sivanesan. – Vaduz : J. Cramer. – 1984. – 701 p.

246. Sivanesan, A. *Lasiobertia africana* gen. et sp. nov. and a new variety of *Bertia moriformis* / A. Sivanesan // Transactions of the British Mycological Society, 1978. – Vol. 70 (3). – P. 383–387.

247. Spielman L.J. A monograph of Valsa on hardwoods in North America / Linda J. Spielman / Can. J. Bot, 1985. – N 63. – P. 1355–1378.

248. Stadler M. Metabolomic studies on the chemical ecology of the Xylariaceae (Ascomycota) / M. Stadler, J. Fournier, D.N. Quang, A.Yu. Akhulov // Natural Product Communications. – 2007. – Vol. 2, N 3. – P. 287–305.

249. Stokland J. N., Larsson K.-H. Legacies from natural forest dynamics: different effects of forest management on wood-inhabiting fungi in pine and spruce forests // Forest Ecology and Management. – 2011. – Vol. 261, Iss. 11. – P. 1707–1721.

250. Stoycov D.Y. Fungi of Bulgaria / Dimitar Y. Stoykov. – Sofia : Institute of Biodiversity and Ecosysstem Research Bulgarian Academy of Sciences, 2012. – Vol. 8. Diaporthales. – 220 p.

251. Swift M.J., Healey I.N., Hibberd J.K. et al.The decomposition of branch-wood in the canopy and floor of mixed deciduous woodland // Oecologia. – 1976. – N 26. – P. 139–149.

252. Takhtajan A. Floristic Regions of the World. – University of California Press, 1986. – 523 p.

253. The Botryosphaeria Site/ 2010. [Electronic resource]. – Mode of access: http://www.crem.fct.unl.pt/ botryosphaeria_ site/

254. Tibuhva D.D. Morphology and taxonomy of *Sarcoscypha ololosokwaniensis* sp. nov.: A new Ascomycota species from Serengeti National Park-Tanzania / Donatha Damian Tibuhwa // Journal of Yeast and Fungal Research. – 2011. – Vol. 2 (1). – P. 1–6.

255. Trouillas F.P. Diversity of diatrypaceous fungi asscociated with grapevine canker diseases in California / Florent P. Trouillas, Jose R. Urbez-Torres, Walter G. Gubler // Mycologia. – 2010. – Vol. 102 (2). – P. 319–336.

256. Tsykun T., Rigling, Nikolaychuk V. Prospero S. Diversity and ecology of *Armillaria* species in virgin forests in the Ukrainian Carpathians // Mycological Progress. – 2011. – P. 1–12.

257. Tuholukova K. et al. The First Contribution to the Research of Forest Management and Landscape Fragmentation Impact on Wood-Inhabiting Fungi of the Ukrainian Carpathians / K. Tuholukova, O. Ordynets, O. Dykyi, M. Pavlovska, J. Nordén, O. Ovasksinen // Primeval Beech Forests: Reference Systems for the Management and Conservation of Biodiversity, Forest Resources and Ecosystem Services : Abstracts of International Conference (June 2-9, 2013 Lviv, Ukraine) / Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL. – Birmensdorf : Swiss Federal Institute for Forest, Snow and Landscape Research WSL. – P. 68.

258. Tuor U. Enzymes of white-rot fungi involved in lignin degradation and ecological determinants for wood decay // J. Biotechnol. – Vol. 41. – 1995. – P. 1–17.

259. Vandermeer J.H. Elementary Mathematical Ecology. – New York : Wiley-Interscience, 1981. – 294 p.

260. Vasilyeva L.N. Pyrenomycetes of the Great Smoky Mountains National Park. III. *Cryptosphaeria*, *Eutypa* and *Eutypella* (Diatrypaceae) / L.N. Vasilyeva, S.L. Stephenson // Fungal Diversity, 2006. – N 22. – P. 243–254.

261. Verlag F.B. *Rosellinia* species of the temperatezones/ F.B Verlag, S.H Ges, L.E. Detrini. – Sydowia. – Vol. 44, (2). – 1992. – P. 169–181.

262. Webster J. Introduction to Fungi / J. Webster, R. Weber – 3 edition. – Edinburgh : Cambridge University Press, 2007. – 863 p.

263. Wehmeyer L.E. A revision of *Melanconis*, *Pseudovalsa*, *Prostecium*, and *Titania* / Lewis E. Wehmeyer. – Lehre : Verlag Von J. Cramer, 1973. – 166 p.

264. Wu W. *Sporidesmium*, *Endofragmiella* and related genera from China / Wenping Wu, Wenying Zhuang. – Fungal Diversity Resesrch. – 2005. – 353 p.

265. Xingliang W. et al. Fungi of Tropical China / W. Xingliang, D. Yucheng, L. Taihui, Y. Zhuliang, S. Bin. – Beijing : Science Press, 2011. – 526 p.

266. Zhang Y. et al. Pleosporales / Ying Zhang, Pedro W. Crous, Conrad L. Schoch, Kevin D. Hyde // Fungal Diversity, 2012. – Vol. 53 (1). – P. 1–221.

ДОДАТОК А
КОНСПЕКТ БІОТИ КСИЛОТРОФНИХ АСКОМІКОТІВ У ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМАХ СКОЛІВСЬКИХ БЕСКИДІВ

Усі ідентифіковані таксони ксилотрофних аскових грибів (Ascomycota), які виявлені у лісових екосистемах Сколівських Бескидів, подано нижче у систематичному порядку за системою Hibbett S.D. et al. (2007) та за алфавітом. Скорочення прізвищ авторів таксонів у номенклатурних цитатах наведено згідно з П. Кірком та А. Анселлом (Kirk et al., 2008).

У списку для окремих видів наведено назву анаморфи у тому випадку, коли в стадії телеоморфи вид не виявлений. Якщо вид знайдено у стадії анаморфи і телеоморфи, то в списку першою зазначено назву телеоморфи + назву анаморфи.

При складанні конспекту біоти використані такі умовні скорочення:

[1] – власні знахідки;

[2] – знахідки Й. Крупи (1888 р.);

[3] – знахідки Й. Крупи (1889 р.);

[4] – знахідки Б. Намісловського (1909 р.);

[5] – знахідки М. Раціборського (1910 р.);

[6] – знахідки З. Хмілевського (1913 р.);

[7] – знахідки Б. Намісловського (1914 р.);

[8] – знахідки Ф. Петрака (1925 р.);

[9] – знахідки Л. Смик (1971 р.);

[10] – знахідки Т. Горової (1979 р.);

[11] – знахідки І. Дудки та Т. Горової (1983 р.);

[12] – дані за електронним ресурсом «Гриби України»;

[13] – знахідки О.Ю. Акулова (2011 р.).

ЦАРСТВО FUNGI Engl.

ВІДДІЛ ASCOMYCOTA Caval.-Sm.

ПІДВІДДІЛ PEZIZOMYCOTINA O.E. Erikss. & Winka

КЛАС DOTHIDEOMYCETES O.E. Erikss. & Winka

ПІДКЛАС DOTHIDEOMYCETIDAE P.M. Kirk, P.F. Cannon, J.C. David & Stalpers ex C.L. Schoch, Spatafora, Crous & Shoemaker

Порядок Capnodiales Woron.

Родина Cladosporiaceae Nann.

Рід *Acroconidiella* J.C. Lindq. & Alippi

1. *Acroconidiella tropaeoli* (T.E.T. Bond) J.C. Lindq. & Alippi [1]

Рід *Cladosporium* Link

2. *Cladosporium colocasiae* Sawada [1]
3. *Cladosporium nigrellum* Ellis & Everh. [1]

Родина Mycosphaerellaceae Lindau

Рід *Helicomina* L.S. Olive

4. *Helicomina trichophila* (F. Stevens) M.B. Ellis [1]

Рід *Mycosphaerella* Johanson

5. *Mycosphaerella pyri* (Auersw.) Boerema [1; 13]

Порядок Botryosphaeriales C.L. Schoch, Crous & Shoemaker

Родина Botryosphaeriaceae Theiss. & Syd.

Рід *Botryosphaeria* Ces. & De Not.

6. *Botryosphaeria dothidea* (Moug.) Ces. & De Not. [1]

Рід *Diplodia* Fr.

7. *Diplodia atrata* (Desm.) Sacc. [1;13]
8. *Diplodia melaena* Lév. [8]

Рід *Microdiplodia* Tassi

9. *Microdiplodia coryli* Died. [8]

Порядок Dothideales Lindau

Родина Saccotheciaceae Bonord.

Рід *Saccothecium* Fr.

10. *Saccothecium sepincola* (Fr.) Fr. [1]

Порядок Hysteriales Lindau

Родина Hysteriaceae Chevall.

Рід *Hysterobrevium* E. Boehm & C.L. Schoch

11. *Hysterobrevium smilacis* (Schwein.) E. Boehm & C.L. Schoch [1; 4; 13]

Порядок Mytilinidiales E. Boehm, C.L. Schoch & Spatafora

Родина Mytilinidiaceae Kirschst.

Рід *Lophium* Fr.

12. *Lophium mytilinum* (Pers.) Fr. [1; 7]

Рід *Mytilinidion* Duby

13. *Mytilinidion mytilinellum* (Fr.) H. Zogg [1]

Рід *Taeniolella* S. Hughes

14. *Taeniolella stilbospora* (Corda) S. Hughes [1; 13]

Порядок Patellariales D. Hawksw. & O.E. Erikss.

Родина Patellariaceae Corda

Рід *Patellaria* Hoffm.

15. *Patellaria atrata* (Hedw.) Fr. [1]

ПІДКЛАС PLEOSPOROMYCETIDAE Schoch, Spatafora, Crous & Schoemaher

Порядок Pleosporales Luttr. ex M.E. Barr

Родина Cucurbitariaceae G. Winter

Рід *Cucurbitaria* Gray

16. *Cucurbitaria acervata* (Fr.) Ces. & De Not. [1]
17. *Cucurbitaria caraganae* P. Karst. [1]
18. *Cucurbitaria occulta* Fuckel [1]

Родина Didymosphaeriaceae Munk

Рід *Didymosphaeria* Fuckel

19. *Didymosphaeria conoidea* Niessl [1; 13]
20. *Didymosphaeria oblitescens* (Berk. & Broome) Fuckel [1; 13]

Родина Massariaceae Nitschke

Рід *Massaria* De Not.

21. *Massaria inquinans* (Tode) De Not. [1; 8; 13]

Родина Massarinaceae Munk

Рід *Helminthosporium* Link

22. *Helminthosporium velutinum* Link [1; 13]

Рід *Vaginatispora* K.D. Hyde

23. *Vaginatispora fuckelii* (Sacc.) Thambugala, Wanasinghe, Kaz. Tanaka & K.D. Hyde (=*Lophiostoma fuckelii* Sacc.) [1]

Родина Melanommataceae G. Winter

Рід *Melanomma* Nitschke ex Fuckel

24. *Melanomma fuscidulum* Sacc. [1; 13]
25. *Melanomma pulvis-pyrius* (Pers.) Fuckel [1; 13]

Рід *Pseudotrichia* Kirschst.

26. *Pseudotrichia viburnicola* (P. Crouan & H. Crouan) Rossman [1]

Родина Lophiostomataceae Sacc.

Рід *Lophiostoma* Ces. & De Not.

27. *Lophiostoma rugulosum* Ying Zhang, J. Fourn. & K.D. Hyde [1]
28. *Lophiostoma viridarium* Cooke (= *Lophiostoma desmazieri* Sacc. & Speg.) [1]

Рід *Lophiotrema* Sacc.

29. *Lophiotrema* sp. [1]

Родина Pleomassariaceae M.E. Barr

Рід *Asteromassaria* Höhn.

30. *Asteromassaria macrospora* (Desm.) Höhn. + стадія анаморфи *Scolicosporium macrosporium* (Berk.) B. Sutton [1; 13]

Рід *Splanchnonema* Corda

31. *Splanchnonema argus* (Berk. & Broome) Kuntze (= *Myxocyclus polycystis* (Berk. & Broome) Sacc.) [1]

32. *Splanchnonema siparium* (Berk. & Broome) M.E. Barr [1]

Pleosporales Incertae sedis

Рід *Periconia* Tode

33. *Periconia cambrensis* E.W. Mason & M.B. Ellis [1]

Порядок Tubeufiales Boonmee, Rossman & K.D. Hyde

Родина Tubeufiaceae M.E. Barr

Рід *Helicoma* Corda

34. *Helicoma fumosum* (P. Karst.) G.Z. Zhao, Xing Z. Liu & W.P. Wu (= *Troposporella fumosa* P. Karst.) [1; 13]

Рід *Tubeufia* Penz. & Sacc.

35. *Tubeufia cerea* (Berk. & M.A. Curtis) Höhn. [1; 13]

PLEOSPOROMYCETIDAE INCERTAE SEDIS

Рід *Hysterographium* Corda

36. *Hysterographium flexuosum* (Schwein.) Sacc. [1]
37. *Hysterographium fraxini* (Pers.) De Not. [1]

Рід *Sporidesmium* Link

38. *Sporidesmium folliculatum* (Corda) E.W. Mason & S. Hughes [1; 13]
39. *Sporidesmium fusiforme* Nees & T. Nees [1]
40. *Sporidesmium pedunculatum* (Peck) M.B. Ellis [1; 13]
41. *Sporidesmium trigonellum* Sacc. [1]

DOTHIDEOMYCETES INCERTAE SEDIS

Рід *Bactrodesmium* Cooke

42. *Bactrodesmium biformatum* (Höhn.) S. Hughes [1; 13]
43. *Bactrodesmium longisporum* M.B. Ellis [1; 13]

Рід *Catinella* Kirschst.

44. *Catinella olivacea* (Batsch) Boud. [1]

Рід *Septoidium* G. Arnaud

45. *Septoidium cinerescens* (Syd. & P. Syd.) M.B. Ellis [1]

КЛАС EUROTIOMYCETES O.E. Erikss. & Winka

ПІДКЛАС CHAETOTHYRIOMYCETIDAE Doweld

Порядок Chaetothyriales M.E. Barr

Родина Herpotrichiellaceae Munk

Рід *Capronia* Sacc.

46. *Capronia pilosella* (P. Karst.) E. Müll., Petrini, P.J. Fisher, Samuels & Rossman [1; 13]

CHAETOTHYRIOMYCETIDAE INCERTAE SEDIS

Рід *Glyphium* Nitschke ex F. Lehm.

47. *Glyphium elatum* (Grev.) H. Zogg [1]

КЛАС LEOTIOMYCETES O.E. Erikss. & Winka

ПІДКЛАС LEOTIOMYCETIDAE O.E. Erikss. & Winka

Порядок Helotiales Nannf. ex Korf & Lizoň

Родина Bulgariaceae Fr.

Рід *Bulgaria* Fr.

48. *Bulgaria inquinans* (Pers.) Fr. [1; 10; 11; 13]

Родина Dermateaceae Fr.

Рід *Mollisia* (Fr.) P. Karst.

49. *Mollisia cinerea* (Batsch) P. Karst. [1; 13]
50. *Mollisia ligni* (Desm.) P. Karst. [1]
51. *Mollisia submelaena* (Rehm) Declercq [1]
52. *Mollisia ventosa* P. Karst. [1; 13]
53. *Mollisia vulgaris* (Fr.) Gillet [1]

Рід *Pezicula* Tul. & C. Tul.

54. *Pezicula livida* (Berk. & Broome) Rehm [1]

Родина Helotiaceae Rehm

Рід *Ascocoryne* J.W. Groves & D.E. Wilson

55. *Ascocoryne cylichnium* (Tul.) Korf [1; 13]

56. *Ascocoryne sarcoides* (Jacq.) J.W. Groves & D.E. Wilson + анаморфа *Coryne sarcoides* (Jacq.) Tul. & C. Tul. [1; 13]
57. *Ascocoryne solitaria* (Rehm) Dennis [1]

Рід *Bisporella* Sacc.

58. *Bisporella citrina* (Batsch) Korf & S.E. Carp. [1; 13]
59. *Bisporella pallescens* (Pers.) S.E. Carp. & Korf [1]
60. *Bisporella sulfurina* (Quél.) S.E. Carp. [1]

Рід *Chlorociboria* Seaver ex C.S. Ramamurthi, Korf & L.R. Batra

61. *Chlorociboria aeruginosa* (Oeder) Seaver ex C.S. Ramamurthi, Korf & L.R. Batra [1; 13]
62. *Chlorociboria aeruginascens* (Nyl.) Kanouse + анаморфа *Dothiorina tulasnei* (Sacc.) Höhn. [1; 13]

Рід *Hymenoscyphus* Gray

63. *Hymenoscyphus calyculus* (Fr.) W. Phillips [1; 13]
64. *Hymenoscyphus fraxineus* (T. Kowalski) Baral, Queloz & Hosoya [1]
65. *Hymenoscyphus procerus* (P. Karst.) Dennis [1]

Рід *Phaeohelotium* Kanouse

66. *Phaeohelotium vernum* (Boud.) Declercq [1]

Рід *Pseudospiropes* M.B. Ellis

67. *Pseudospiropes obclavatus* M.B. Ellis [1; 13]
68. *Pseudospiropes simplex* (Kunze) M.B. Ellis [1; 13]

Рід *Strossmayeria* Schulzer

69. *Strossmayeria basitricha* (Sacc.) Dennis [1; 13]
70. *Strossmayeria atriseda* (Saut.) Iturr. в стадії анаморфи *Pseudospiropes nodosus* (Wallr.) M.B. Ellis [1]

Родина Helicogoniaceae Baral

Рід *Eleutheromyces* Fuckel

71. *Eleutheromyces subulatus* (Tode) Fuckel [1; 13]

Родина Hyaloscyphaceae Nannf.

Рід *Calycellina* Höhn.

72. *Calycellina aspera* (Piroz. & Hodges) Rossman в стадії анаморфи *Chaetochalara aspera* Piroz. & Hodges [1]
73. *Calycellina guttulifera* Svrček [1; 13]

Рід *Dematioscypha* Svrček

74. *Dematioscypha dematiicola* (Berk. & Broome) Svrček в стадії анаморфи *Lauriomyces catenatus* (Preuss) R.F. Castañeda & W.B. Kendr. [1; 13]

Рід *Pezizella* Fuckel

75. *Pezizella subtilissima* (J. Schröt.) Sacc. [1]

Рід *Polydesmia* Boud.

76. *Polydesmia pruinosa* (Berk. & Broome) Boud. [1; 13]

Родина Godroniaceae Baral

Рід *Godronia* Moug. & Lév.

77. *Godronia cassandrae* Peck [1]

Родина Lachnaceae Raitv.

Рід *Capitotricha* (Raitv.) Baral

78. *Capitotricha bicolor* (Bull.) Baral [1]
79. *Capitotricha fagiseda* Baral [1; 13]
80. *Capitotricha rubi* (Bres.) Baral [1; 13]

Рід *Neobulgaria* Petr.

81. *Neobulgaria pura* (Pers.) Petr. [1; 13]

Рід *Lachnum* Retz.

82. *Lachnum virgineum* (Batsch) P. Karst. [1]

Родина Marthamycetaceae Baral, Lantz, Hustad & Minter

Рід *Propolis* (Fr.) Corda

83. *Propolis farinosa* (Pers.) Fr. [1; 12; 13]

Родина Phacidiaceae Fr.

Рід *Phacidium* Fr.

84. *Phacidium* sp. [1]

Родина Rutstroemiaceae Holst-Jensen, L.M. Kohn & T. Schumach.

Рід *Rutstroemia* P. Karst.

85. *Rutstroemia firma* (Pers.) P. Karst. [1]

Родина Tympanidaceae Tympanidaceae Baral & Quijada

Рід *Dendrostilbella* Höhn.

86. *Dendrostilbella mycophila* (Pers.) Seifert [1; 13]

Рід *Tympanis* Tode

87. *Tympanis alnea* (Pers.) Fr. [1; 4]

Helotiales incertae sedis

Рід *Monostichella* Höhn.

88. *Monostichella salicis* (Westend.) Arx (=*Gloeosporium salicis* Westend.) [6]

Рід *Tapesia* (Pers.) Fuckel

89. *Tapesia* sp. [1]

Порядок Rhytismatales M.E. Barr ex Minter

Родина Ascodichaenaceae D. Hawksw. & Sherwood

Рід *Ascodichaena* Butin

90. *Ascodichaena rugosa* Butin [1; 13]

Родина Rhytismataceae Chevall.

Рід *Tryblidiopsis* P. Karst.

91. *Tryblidiopsis pinastri* (Pers.) P. Karst. (=*Tympanis pinastri* (Pers.) Tul. & C. Tul.) [6]

LEOTIOMYCETES INCERTAE SEDIS

Рід *Sarea* Fr.

92. *Sarea resinae* (Fr.) Kuntze [1; 13]

КЛАС ORBILIOMYCETES O.E. Erikss. & Baral

ПІДКЛАС ORBILIOMYCETETIDAE O.E. Erikss. & Baral

Порядок Orbiliales Baral, O.E. Erikss., G. Marson & E. Weber

Родина Orbiliaceae Nannf.

Рід *Hyalorbilia* Baral & G. Marson

93. *Hyalorbilia inflatula* (P. Karst.) Baral & G. Marson [1;13]

Рід *Orbilia* Fr.

94. *Orbilia aurantiorubra* Boud. [1]
95. *Orbilia coccinella* Fr. [1;13]
96. *Orbilia faginea* Velen. [1]
97. *Orbilia leucostigma* (Fr.) Fr. [1; 13]
98. *Orbilia xanthostigma* (Fr.) Fr. [1; 13]
99. *Orbilia* sp. [1]

КЛАС PEZIZOMYCETES O.E. Erikss. & Winka

ПІДКЛАС PEZIZOMYCETIDAE Locq.

Порядок Pezizales J. Schröt.

Родина Pezizaceae Dumort.

Рід *Peziza* Dill. ex Fr.

100. *Peziza apiculata* Cooke [1]
101. *Peziza echinospora* P. Karst. [1]
102. *Peziza micropus* Pers. [1]
103. *Peziza varia* (Hedw.) Alb. & Schwein. [1]
104. *Peziza* sp. [1]

Родина Pyronemataceae Corda

Рід *Humaria* Fuckel

105. *Humaria hemisphaerica* (F.H. Wigg.) Fuckel [1; 13]

Рід *Scutellinia* (Cooke) Lambotte

106. *Scutellinia barlae* (Boud.) Maire [1]
107. *Scutellinia crinita* (Bull.) Lambotte [1; 13]
108. *Scutellinia nigrohirtula* (Svrček) Le Gal [1; 13]
109. *Scutellinia scutellata* (L.) Lambotte [1; 13]
110. *Scutellinia umbrorum* (Fr.) Lambotte [12]

Родина Sarcoscyphaceae Le Gal ex Eckblad

Рід *Sarcoscypha* (Fr.) Boud.

111. *Sarcoscypha coccinea* (Gray) Boud. [1; 8]

Родина Sarcosomataceae Kobayasi

Рід *Urnula* Fr.

112. *Urnula craterium* (Schwein.) Fr. [1]

113. *Urnula* sp. [1]

КЛАС SORDARIOMYCETES O.E. Erikss. & Winka

ПІДКЛАС HYPOCREOMYCETIDAE O.E. Erikss. & Winka

Порядок Hypocreales Lindau

Родина Hypocreaceae De Not

Рід *Gliocladium* Corda

114. *Gliocladium album* (Preuss) Petch [1; 13]

Рід *Hypocrea* Fr.

115. *Hypocrea citrina* (Pers.) Fr. [1]

116. *Hypocrea pulvinata* Fuckel [1; 13]

117. *Hypocrea rufa* (Pers.) Fr. + стадія анаморфи *Trichoderma viride* Pers. [1]

118. *Hypocrea schweinitzii* (Fr.) Sacc. + стадія анаморфи *Trichoderma citrinoviride* Bissett [1]

Родина Nectriaceae Tul. & C. Tul.

Рід *Cyanonectria* Samuels & P. Chaverri

119. *Cyanonectria buxi* (Fuckel) Schroers [1]

Рід *Gibberella* Sacc.

120. *Gibberella cyanea* (Sollm.) Wollenw. [1]

Рід *Nectria* (Fr.) Fr.

121. *Nectria cinnabarina* (Tode) Fr. + стадія анаморфи *Tubercularia vulgaris* Tode [1; 2; 3; 13]

122. *Nectria dematiosa* (Schwein.) Berk. [1]

123. *Nectria nigrescens* Cooke + стадія анаморфи [1; 13]

Рід *Neonectria* Wollenw.

124. *Neonectria coccinea* (Pers.) Rossman & Samuels [1; 13]

125. *Neonectria ditissima* (Tul. & C. Tul.) Samuels & Rossman [1]

126. *Neonectria galligena* (Bres.) Rossman & Samuels в стадії анаморфи *Cylindrocarpon heteronema* (Berk. & Broome) Wollenw. [1; 13]

Рід *Mariannaea* G. Arnaud ex Samson

127. *Mariannaea elegans* G. Arnaud [1; 13]

Рід *Pleonectria* Sacc.

128. *Pleonecrtia* sp. в стадії анаморфи *Tubercularia* sp. [1]

Рід *Thyronectria* Sacc.

129. *Thyronectria coryli* (Fuckel) Jaklitsch & Voglmayr (=*Nectria coryli* Fuckel) [1]

Hypocreales incertae sedis

Рід *Calcarisporium* Preuss

130. *Calcarisporium arbuscula* Preuss [1; 13]

Порядок Microascales Luttr. ex Benny & R.K. Benj.

Родина Halosphaeriaceae E. Müll. & Arx ex Kohlm.

Рід *Cirrenalia* Meyers & R.T. Moore

131. *Cirrenalia lignicola* P.M. Kirk [1]

ПІДКЛАС SORDARIOMYCETIDAE O.E. Erikss. & Winka

Порядок Boliniales P.F. Cannon

Родина Boliniaceae Rick

Рід *Camarops* P. Karst.

132. *Camarops tubulina* (Alb. & Schwein.) Shear [1; 13]

Порядок Coniochaetales Huhndorf, A.N. Mill. & F.A. Fernández

Родина Coniochaetaceae Malloch & Cain

Рід *Coniochaeta* (Sacc.) Cooke

133. *Coniochaeta ligniaria* (Grev.) Cooke [1]

134. *Coniochaeta velutina* (Fuckel) Cooke [1]

Порядок Diaporthales Nannf.

Родина Diaporthaceae Höhn. ex Wehm.

Рід *Diaporthe* Nitschke

135. *Diaporthe eres* Nitschke + анаморфна стадія *Phomopsis oblonga* (Desm.) Traverso [1; 13]
136. *Diaporthe syngenesia* (Fr.) Fuckel [1]
137. *Diaporthe pustulata* Sacc. [1; 8; 13]
138. *Diaporthe* sp. в стадії анаморфи *Phomopsis juniperivora* G.G. Hahn [1; 13]
139. *Diaporthe trinucleata* Niessl [9]
140. *Diaporthe* sp. [1; 13]

Родина Gnomoniaceae G. Winter

Рід *Mamianiella* Höhn.

141. *Mamianiella coryli* (Batsch) Höhn. (= *Mamiania coryli* De Not.) [3]

Родина Melanconidaceae G. Winter

Рід *Melanconis* Tul. & C. Tul.

142. *Melanconis alni* Tul. & C. Tul. [1; 2]
143. *Melanconis carthusiana* Tul. & C. Tul. [1; 13]
144. *Melanconis stilbostoma* (Fr.) Tul. & C. Tul. [1]

Рід *Melogramma* Fr.

145. *Melogramma campylosporum* Fr. [1; 13]
146. *Melogramma cylindrosporum* Rabenh. [1]
147. *Melogramma spiniferum* (Wallr.) De Not. [1]
148. *Melogramma* sp. [1]

Рід *Melanconium* Link

149. *Melanconium juglandinum* Kunze [1]

Рід *Prosthecium* Fresen.

150. *Prosthecium pyriforme* Jaklitsch & Voglmayr в стадії анаморфи *Stegonsporium pyriforme* (Hoffm.) Corda [1; 13]

Родина Pseudovalsaceae M.E. Barr

Рід *Pseudovalsa* Ces. & De Not.

151. *Pseudovalsa bicornis* (Cooke) Sacc. (=*Melanconis bicornis* Cooke) [1]
152. *Pseudovalsa lanciformis* (Fr.) Ces. & De Not. + стадія анаморфи *Coryneum lanciforme* (Fr.) Voglmayr & Jaklitsch [1]

Родина Valsaceae Tul. & C. Tul.

Рід *Leucostoma* (Nitschke) Höhn.

153. *Leucostoma persoonii* (Nitschke) Höhn. [1]
154. *Leucostoma translucens* (De Not.) Höhn. [1]
155. *Leucostoma* sp. [1]

Рід *Valsa* Fr.

156. *Valsa abietis* Fr. [1]
157. *Valsa ambiens* (Pers.) Fr. в стадії анаморфи *Cytospora ambiens* Sacc. [1]
158. *Valsa ceratosperma* (Tode) Maire [1]
159. *Valsa nivea* (Hoffm.) Fr. [1]
160. *Valsa populina* (Pers.) Fuckel в стадії анаморфи *Cytospora populina* (Pers.) Rabenh. [1]
161. *Valsa salicina* (Pers.) Fr. [1]

Порядок Ophiostomatales Benny & Kimbr.

Родина Ophiostomataceae Nannf.

Рід *Ophiostoma* Syd. & P. Syd.

162. *Ophiostoma polyporicola* Constant. & Ryman + стадія анаморфи [1; 13]
163. *Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannf. [1]

Рід *Pesotum* J.L. Crane & Schokn.

164. *Pesotum piceae* J.L. Crane & Schokn. [1; 13]

Порядок Phyllachorales M.E. Barr

Родина Phyllachoraceae Theiss. & P. Syd.

Рід *Polystigma* DC.

165. *Polystigma fulvum* Pers. ex DC. [2; 3; 5]

Порядок Sordariales Chadef. ex D. Hawksw. & O.E. Erikss.

Родина Bertiaceae Smyk

Рід *Bertia* De Not.

166. *Bertia moriformis* (Tode) De Not. [1; 13]
167. *Bertia moriformis* (Tode) De Not. var. *latispora* Corlett & Krug f. *tetraspora* [1; 13]

Родина Chaetosphaeriaceae Réblová, M.E. Barr & Samuels

Рід *Chaetosphaeria* Tul. & C. Tul.

168. *Chaetosphaeria aterrima* (Fuckel) Réblová (= *Melanomma aterrima* Fuckel) [1]
169. *Chaetosphaeria cupulifera* (Berk. & Broome) Sacc. [1; 13]
170. *Chaetosphaeria innumera* Berk. & Broome ex Tul. & C. Tul. [1]
171. *Chaetosphaeria preussii* W. Gams & Hol.-Jech. [1]
172. *Chaetosphaeria pulviscula* (Curr.) C. Booth + стадія анаморфи *Menispora caesia* Preuss [1; 13]
173. *Chaetosphaeria* sp. в стадії анаморфи *Gonytrichum macrocladum* (Sacc.) S. Hughes [1; 13]

Рід *Melanochaeta* E. Müll., Harr & Sulmont

174. *Melanochaeta aotearoae* (S. Hughes) E. Müll., Harr & Sulmont в стадії анаморфи *Sporoschisma mirabile* Berk. & Broome [1]

Рід *Menispora* Pers.

175. *Menispora manitobaensis* B. Sutton [1]

Родина Chaetosphaerellaceae Huhndorf, A.N. Mill. & F.A. Fernández

Рід *Chaetosphaerella* E. Müll. & C. Booth

176. *Chaetosphaerella fusca* (Fuckel) E. Müll. & C. Booth в стадії анаморфи *Oedemium didymum* (J.C. Schmidt) S. Hughes [1; 13]
177. *Chaetosphaerella phaeostroma* (Durieu & Mont.) E. Müll. & C. Booth [1; 13]

Родина Coronophoraceae Höhn.

Рід *Coronophora* Fuckel

178. *Coronophora angustata* Fuckel [1]

Рід *Nitschkia* G.H. Otth ex P. Karst.

179. *Nitschkia confertula* (Schwein.) Nannf. [1]
180. *Nitschkia cupularis* (Pers.) P. Karst. [1]

Родина Helminthosphaeriaceae Samuels, Cand. & Magni

Рід *Diplococcium* Grove

181. *Diplococcium lawrencei* B. Sutton [1]

Рід *Echinosphaeria* A.N. Mill. & Huhndorf

182. *Echinosphaeria canescens* (Pers.) A.N. Mill. & Huhndorf [1]
183. *Echinosphaeria strigosa* (Alb. & Schwein.) Declercq [1; 13]

Рід *Endophragmiella* B. Sutton

184. *Endophragmiella cesatii* (Mont.) S. Hughes [1]
185. *Endophragmiella ellisii* S. Hughes [1; 13]
186. *Endophragmiella fagicola* P.M. Kirk [1]
187. *Endophragmiella oblonga* (Matsush.) S. Hughes [1; 13]

Родина Lasiosphaeriaceae Nannf.

Рід *Lasiosphaeria* Ces. & De Not.

188. *Lasiosphaeria ovina* (Pers.) Ces. & De Not. [1; 13]
189. *Lasiosphaeria phyllophila* Mouton [1]
190. *Lasiosphaeria punctata* Munk + стадія анаморфи *Endophragmiella biseptata* (Peck) S. Hughes [1; 13]
191. *Lasiosphaeria sorbina* (Nyl.) P. Karst. [1]

Рід *Lasiosphaeris* Clem.

192. *Lasiosphaeris hirsuta* (Fr.) A.N. Mill. & Huhndorf [1; 13]

Рід *Ruzenia* O. Hilber

193. *Ruzenia spermoides* (Hoffm.) O. Hilber [1; 13]

Sordariales incertae sedis

Рід *Brachysporiella* Bat.

194. *Brachysporiella dennisii* J.L. Crane & Dumont [1]

195. *Brachysporiella gayana* Bat. [1; 13]

196. *Brachysporiella setosa* (Berk. & M.A. Curtis) M.B. Ellis [1; 13]

ПІДКЛАС XYLARIOMYCETIDAE O.E. Erikss. & Winka

Порядок Xylariales Nannf.

Родина Amphisphaeriaceae G. Winte

Рід *Amphisphaeria* Ces. & De Not.

197. *Amphisphaeria* sp. [1]

Рід *Iodosphaeria* Samuels, E. Müll. & Petrini

198. *Iodosphaeria* sp. в стадії анаморфи *Ceratosporium gracile* Matsush [1; 13]

Родина Diatrypaceae Nitschke

Рід *Anthostoma* Höhn.

199. *Anthostoma gastrinum* (Fr.) Sacc. [1]

200. *Anthostoma turgidum* (Pers.) Nitschke [1; 13]

Рід *Diatrype* Fr.

201. *Diatrype bullata* (Hoffm.) Fr. [1; 13]

202. *Diatrype disciformis* (Hoffm.) Fr. [1; 12; 13]

203. *Diatrype stigma* (Hoffm.) Fr. [1; 12; 13]

Рід *Diatrypella* (Ces. & De Not.) De Not.

204. *Diatrypella decorata* Nitschke [1]

205. *Diatrypella favacea* (Fr.) Ces. & De Not. [1; 12; 13]

206. *Diatrypella quercina* (Pers.) Cooke [1]

207. *Diatrypella melaena* Nitschke [1]

208. *Diatrypella persicae* Rick [7]

209. *Diatrypella pulvinata* Nitschke [1]

Рід *Eutypa* Tul. & C. Tul.

210. *Eutypa flavovirens* (Pers.) Tul. & C. Tul. [1; 13]

211. *Eutypa lata* (Pers.) Tul. & C. Tul. [1; 13]
212. *Eutypa leioplaca* (Fr.) Cooke [1; 13]
213. *Eutypa leptoplaca* (Durieu & Mont.) Rappaz [1; 13]
214. *Eutypa maura* (Fr.) Sacc. [1; 13]
215. *Eutypa rivulosa* (Schwein.) Ellis & Everh. [1]
216. *Eutypa sparsa* Romell [1; 13]
217. *Eutypa spinosa* (Pers.) Tul. & C. Tul. [1; 13]
218. *Eutypa velutina* (Westend. & Wallays) Sacc. [1]

Рід *Eutypella* (Nitschke) Sacc.

219. *Eutypella alnifraga* (Wahlenb.) Sacc. [1]
220. *Eutypella quaternata* (Pers.) Rappaz + анаморфна стадія *Libertella faginea* Desm. [1; 13]
221. *Eutypella sorbi* (Alb. & Schwein.) Sacc. [1; 13]
222. *Eutypella tetraploa* (Berk. & M.A. Curtis) Sacc. [1]

Рід *Libertella* Desm.

223. *Libertella aucupariae* Oudem. [1; 13]
224. *Libertella disciformis* Höhn. [1; 13]

Рід *Quaternaria* Tul. & C. Tul. [1]

225. *Quaternaria dissepta* (Fr.) Tul. & C. Tul. [1]

Родина Xylariaceae Tul. & C. Tul.

Рід *Annulohypoxylon* Y.M. Ju, J.D. Rogers & H.M. Hsieh

226. *Annulohypoxylon cohaerens* (Pers.) Y.M. Ju, J.D. Rogers & H.M. Hsieh [1; 13]
227. *Annulohypoxylon minutellum* (Syd. & P. Syd.) Y.M. Ju, J.D. Rogers & H.M. Hsieh [1]
228. *Annulohypoxylon multiforme* (Fr.) Y.M. Ju, J.D. Rogers & H.M. Hsieh + анаморфна стадія [1; 12; 13]

Рід *Biscogniauxia* Kuntze

229. *Biscogniauxia nummularia* (Bull.) Kuntze [1]

230. *Biscogniauxia repanda* (Fr.) Kuntze [1; 13]

Рід *Daldinia* Ces. & De Not.

231. *Daldinia childiae* J.D. Rogers & Y.M. Ju [1]
232. *Daldinia concentrica* (Bolton) Ces. & De Not. [1]
233. *Daldinia fissa* Lloyd [1]

Рід *Hypoxylon* Bull.

234. *Hypoxylon fragiforme* (Pers.) J. Kickx f. + анаморфна стадія [1; 11; 13]
235. *Hypoxylon fuscum* (Pers.) Fr. [1; 13]
236. *Hypoxylon howeanum* Peck [1]
237. *Hypoxylon macrocarpum* Pouzar [1; 13]
238. *Hypoxylon perforatum* (Schwein.) Fr. [1]
239. *Hypoxylon porphyreum* Granmo [1]
240. *Hypoxylon rubiginosum* (Pers.) Fr. [1; 13]
241. *Hypoxylon rutilum* Tul. & C. Tul. [1]

Рід *Kretzschmaria* Fr.

242. *Kretzschmaria deusta* (Hoffm.) P.M.D. Martin [1; 13]

Рід *Nemania* Gray

243. *Nemania confluens* (Tode) Læssøe & Spooner [1]
244. *Nemania effusa* (Nitschke) Pouzar [1]
245. *Nemania serpens* (Pers.) Gray [1; 13]

Рід *Lopadostoma* (Nitschke) Traverso

246. *Lopadostoma fagi* Jaklitsch, J. Fourn. & Voglmayr [1; 13]
247. *Lopadostoma polynesium* (Berk. & M.A. Curtis) Rappaz + анаморфна стадія [1]

Рід *Rosellinia* De Not.

248. *Rosellinia aquila* (Fr.) Ces. & De Not. [1]
249. *Rosellinia britannica* L.E. Petrini, Petrini & S.M. Francis [1]
250. *Rosellinia corticium* (Schwein.) Sacc. [1]
251. *Rosellinia mammiformis* (Pers.) Ces. & De Not. [1]

252. *Rosellinia subsimilis* Sacc. [1; 13]

Рід *Xylaria* Hill ex Grev.

253. *Xylaria arbuscula* Sacc. [1]
254. *Xylaria carpophila* (Pers.) Fr. [1; 11]
255. *Xylaria corniformis* (Fr.) Fr. [1]
256. *Xylaria bulbosa* (Pers.) Berk. & Broome [1]
257. *Xylaria filiformis* (Alb. & Schwein.) Fr. [1]
258. *Xylaria hypoxylon* (L.) Grev. [1; 10; 11; 13]
259. *Xylaria longipes* Nitschke [1; 13]
260. *Xylaria polymorpha* (Pers.) Grev. + анаморфна стадія [1; 10; 11; 13]

SORDARIOMYCETES INCERTAE SEDIS

Порядок Trichosphaeriales M.E. Barr

Родина Trichosphaeriaceae G. Winter

Рід *Cryptadelphia* Réblová & Seifert

261. *Cryptadelphia polyseptata* Réblová & Seifert в стадії анаморфи *Brachysporium polyseptatum* (Preuss.) S. Hughes [1; 13]
262. *Cryptadelphia* sp. в стадії анаморфи *Brachysporium obovatum* (Berk.) Sacc. [1; 13]

Рід *Fluviostroma* Samuels & E. Müll.

263. *Fluviostroma wrightii* Samuels & E. Müll. [1]

PEZIZOMYCOTINA INCERTAE SEDIS

Рід *Acrodictys* M.B. Ellis

264. *Acrodictys septosporioides* Matsush. [1]

Рід *Actinocladium* Ehrenb.

265. *Actinocladium rhodosporum* Ehrenb. [1; 13]

Рід *Bactrodesmiella* M.B. Ellis

266. *Bactrodesmiella masonii* (S. Hughes) M.B. Ellis [1]

Рід *Bispora* Corda

267. *Bispora antennata* (Pers.) E.W. Mason [1; 13]

268. *Bispora betulina* (Corda) S. Hughes [1; 13]

Рід *Cacumisporium* Preuss

269. *Cacumisporium capitulatum* (Corda) S. Hughes [1; 13]

Рід *Camposporium* Harkn.

270. *Camposporium pellucidum* (Grove) S. Hughes [1]

Рід *Cryptocoryneum* Fuckel

271. *Cryptocoryneum condensatum* (Wallr.) E.W. Mason & S. Hughes [1; 13]

Рід *Excipularia* Sacc.

272. *Excipularia fusispora* (Berk. & Broome) Sacc. [1; 13]

Рід *Lylea* Morgan-Jones

273. *Lylea tetracoila* (Corda) Hol.-Jech. [1; 13]

Рід *Nematogonum* Desm.

274. *Nematogonum ferrugineum* (Pers.) S. Hughes [1; 13]

Рід *Phragmotrichum* Kunze

275. *Phragmotrichum rivoclarinum* (Peyronel) B. Sutton & Piroz. [1]

ДОДАТОК Б
ЕКОЛОГО-БІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ КСИЛОТРОФНИХ АСКОМІКОТІВ

В таблиці 1 додатку Б подається розподіл усіх виявлених представників ксилотрофних аскомікотів у лісових екосистемах Сколівських Бескидів в конкретних типах біоморфних, топічних, просторових, сапротрофних, трофічних та гігротопних екологічних ніш (*без зазначення мікроніш*).

В колонці «Топічна екологічна ніша» наводиться назва роду рослини, оскільки, субстратною спеціалізацією ксилотрофних грибів, у першу чергу, є приуроченість плодових тіл гриба до субстрату певного роду деревної рослини. У випадку, коли в певній просторовій чи сапротрофній екологічній ніші не було виявлено досліджуваної групи деревних деструкторів або нішу займають гриби з інших відділів ставили знак «-».

Види, які були знайдені та визначені на невідомій деревині наводяться у таблиці 2. Цих видів стосується інформація лише про ті екологічні ніші грибів, які були отримані в результаті проведених досліджень.

Примітки до таблиць 1 та 2: **I-IV** – типи сапротрофної екологічної ніші; **к, л, к-л** – кортикофільні, лігнофільні та кортико-лігнофільні типи топічної екологічної ніші; з**в, пз** – типи гігротопної екологічної ніші, де **зв** – тип зволожених оселищ, **пз** – тип перезволожених оселищ.

Таблиця 1

Розподіл ксилотрофних аскомікотів за типами біоморфних, трофічних, просторових, сапротрофних, топічних і гігротопних екологічних ніш

№	ГРУПИ ЕКОЛОГІЧНИХ НІШ						НАЗВА ВИДУ / ТАКСОНА КСИЛОТРОФНОГО ГРИБА
	Біоморфна	*Трофічна*	*Просторова*	*Сапротрофна*	*Топічна*	*Гігротопна*	
	ТИПИ ЕКОЛОГІЧНИХ НІШ						
1	Листяний	*Fagus*	гілки та гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)	I	к	пв	*Nectria cinnabarina*
					к	зв	*Diaporthe pustulata*
					к	зв	*Amphisphaeria* sp.
					к	зв	*Diatrype disciformis*
					к	зв, пв	*Diatrypella favacea*
					к	зв	*Eutypella quaternata*
					к	зв	*Libertella disciformis*
					к	зв	*Hypoxylon fragiforme*
					к	зв	*Lopadostoma fagi*
					к	зв	*Lopadostoma polynesium*
				I-II	к	зв	*Eutypa leptoplaca*
				II	-	-	-
				II-III	л	зв	*Diatrype stigma*
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=10-15 мм	I	к	зв	*Hypoxylon fragiforme*
					к	пв	*Nectria cinnabarina*

		(пагони III порядку)		к	зв	*Diaporthe pustulata*
				к	зв	*Anthostoma gastrinum*
				к	зв	*Anthostoma turgidum*
				к	зв	*Diatrype disciformis*
				к	зв, пв	*Diatrypella favacea*
				к	зв	*Eutypella quaternata*
			I-II	к	зв	*Capitotricha fagiseda*
				к	зв	*Eutypa lejoplaca*
				к	зв	*Eutypa leptoplaca*
			II	к	g	*Diaporthe eres*
				к	зв	*Eutypa leioplaca*
			II-III	л	пв	*Hymenoscyphus calyculus*
				л	зв	*Diatrype stigma*
			III	л	зв, пв	*Mollisia cinerea*
				л	зв	*Coniochaeta ligniaria*
				л	зв	*Coniochaeta velutina*
				л	зв	*Bertia moriformis*
				л	зв	*Eutypa lata*
				л	зв	*Eutypa rivulosa*
				л	зв	*Rosellinia subsimilis*
			III-IV	л	зв	*Urnula craterium*
			IV	л	зв, пв	*Mollisia cinerea*
				л	зв, пв	*Mollisia ventosa*
		гілки з d=15-25 мм (пагони II порядку)	I	к	пв	*Nectria cinnabarina*
				к	зв	*Melogramma spiniferum*
				к	зв	*Valsa ambiens*
				к	зв	*Diatrype disciformis*
				к	зв, пв	*Diatrypella favacea*

				к	зв	*Eutypella quaternata*
				к	зв	*Eutypella tetraploa*
				к	зв	*Hypoxylon fragiforme*
			II-III	к	зв	*Eutypa leptoplaca*
				к-л	зв	*Annulohypoxylon minutellum*
			II	к	зв	*Periconia cambrensis*
				к	пв	*Bisporella citrina*
				к	зв	*Eutypa leioplaca*
			II-III	л	пв	*Hymenoscyphus calyculus*
				л	зв, пв	*Propolis farinosa*
				л	зв	*Diatrype stigma*
			III	л	зв, пв	*Mollisia cinerea*
				л	зв, пв	*Mollisia ventosa*
				л	пв	*Ascocoryne cylichnium*
				л	пв	*Ascocoryne sarcoides*
				л	пв	*Bisporella citrina*
				л	зв	*Strossmayeria atriseda*
				л	зв	*Dendrostilbella mycophila*
				л	зв	*Bertia moriformis*
				л	зв	*Bertia moriformis* var. *latispora* f. *tetraspora*
				л	зв, пв	*Chaetosphaeria innumera*
				л	зв	*Eutypa lata*
				л	зв	*Eutypa velutina*
			IV	л	зв, пв	*Mollisia cinerea*
				л	зв, пв	*Mollisia ventosa*
		гілки з d ≥ 25 мм	I	к	пв	*Bulgaria inquinans*
				к	пв	*Neobulgaria pura*

			(пагони I порядку)		к	пв	*Nectria cinnabarina*
					к	зв	*Melogramma spiniferum*
					к	зв	*Valsa ceratosperma*
					к	зв	*Hypoxylon fragiforme*
				I-II	к	пв	*Bulgaria inquinans*
					к	пв	*Neonectria ditissima*
				II	к	пв	*Bisporella citrina*
					к	зв	*Diaporthe* sp.
				II-III	л	пв	*Hymenoscyphus calyculus*
					л	зв, пв	*Propolis farinosa*
					л	зв	*Annulohypoxylon cohaerens*
					л	зв	*Hypoxylon porphyreum*
				III	л	зв	*Helicomina trichophila*
					л	зв	*Diplodia atrata*
					л	зв, пв	*Mollisia ligni*
					л	зв, пв	*Mollisia ventosa*
					л	зв, пв	*Mollisia vulgaris*
					л	пв	*Ascocoryne cylichnium*
					л	пв	*Ascocoryne sarcoides*
					л	пв	*Ascocoryne solitaria*
					л	пв	*Bisporella citrina*
					л	пв	*Chlorociboria aeruginosa*
					л	пв	*Chlorociboria aeruginascens*
					л	зв	*Dendrostilbella mycophila*
					л	зв, пв	*Orbilia coccinella*
					л	зв, пв	*Orbilia faginea*
					л	зв, пв	*Orbilia leucostigma*
					л	зв, пв	*Orbilia* sp.

					л	зв	*Calcarisporium arbuscula*
					л	зв	*Bertia moriformis*
					л	зв	*Chaetosphaeria aterrima*
					л	зв	*Chaetosphaeria cupulifera*
					л	зв	*Chaetosphaeria innumera*
					л	зв	*Chaetosphaeria pulviscula*
					л	зв	*Chaetosphaeria* sp. пв стадії анаморфи *Gonytrichum macrocladum*
					л	зв	*Nitschkia cupularis*
					л	зв	*Echinosphaeria canescens*
					л	зв	*Quaternaria dissepta*
				III-IV	л	зв	*Strossmayeria basitricha*
					л	зв, пв	*Orbilia xanthostigma*
					л	зв	*Endophragmiella fagicola*
				IV	л	зв	*Helicoma fumosum*
					л	зв	*Sporidesmium folliculatum*
					л	зв	*Sporidesmium fusiforme*
					л	зв, пв	*Mollisia ligni*
					л	пв	*Mollisia ventosa*
					л	пв	*Scutellinia crinita*
					л	зв	*Xylaria arbuscula*
					л	зв	*Xylaria carpophila*
			верхня частина стовбура	I	к	пв	*Pseudotrichia viburnicola*
					к	пв	*Nectria cinnabarina*
					к	пв	*Neonectria coccinea*
					к	пв	*Neonectria ditissima*
				II	к-л	зв, пв	*Ophiostoma polyporicola*

				II-III	к-л	зв	*Annulohypoxylon cohaerens*
					к-л	зв	*Polydesmia pruinosa*
					к-л	зв	*Daldinia concentrica*
				III	л	зв	*Acroconidiella tropaeoli*
					л	пв	*Calycellina guttulifera*
					л	зв	*Dendrostilbella mycophila*
					л	пв	*Orbilia faginea*
					л	пв	*Peziza apiculata*
					л	пв	*Peziza micropus*
					л	зв	*Hypocrea citrina*
					л	зв	*Hypocrea pulvinata*
					л	зв	*Hypocrea rufa*
					л	зв	*Bertia moriformis*
					л	зв	*Chaetosphaeria innumera*
					л	зв	*Chaetosphaeria pulviscula*
					л	зв	*Echinosphaeria canescens*
					л	зв	*Endophragmiella oblonga*
					л	зв	*Lasiosphaeria ovina*
					л	зв	*Lasiosphaeria punctata*
					л	зв	*Eutypa spinosa*
					л	зв, пв	*Hypoxylon rubiginosum*
					л	зв	*Actinocladium rhodosporum*
					л	зв	*Bactrodesmiella masonii*
					л	зв	*Camposporium pellucidum*
				III-IV	л	зв	*Brachysporiella dennisii*
					л	зв	*Brachysporiella setosa*
					л	зв	*Cryptadelphia* sp. пв стадії анаморфи *Brachysporium*

							obovatum
					л	зв	*Fluviostroma wrightii*
					л	зв	*Acrodictys septosporioides*
				IV	л	зв	*Sporidesmium fusiforme*
					л	зв	*Septoidium cinerescens*
					л	пв	*Capronia pilosella*
					л	зв	*Pseudospiropes obclavatus*
					л	пв	*Peziza echinospora*
					л	зв	*Ruzenia spermoides*
			центральна частина стовбура	I	к	пв	*Nectria cinnabarina*
					к	пв	*Neonectria coccinea*
					к	пв	*Neonectria ditissima*
					к	зв	*Daldinia childiae*
				II	к-л	пв	*Bisporella citrina*
				II-III	к-л	пв	*Hymenoscyphus calyculus*
					к-л	пв	*Cirrenalia lignicola*
					к-л	зв	*Annulohypoxylon cohaerens*
					к-л	пв	*Polydesmia pruinosa*
				III	л	зв	*Mycosphaerella pyri*
					л	зв	*Helminthosporium velutinum*
					л	зв, пв	*Catinella olivacea*
					л	пв	*Bisporella citrina*
					л	пв	*Chlorociboria aeruginosa*
					л	пв	*Chlorociboria aeruginascens*
					л	пв	*Calycellina aspera*
					л	пв	*Lachnum virgineum*
					л	пв	*Orbilia xanthostigma*
					л	пв	*Scutellinia barlae*

					л	пв	*Scutellinia crinita*
					л	пв	*Scutellinia scutellata*
					л	зв, пв	*Hypocrea citrina*
					л	зв, пв	*Hypocrea pulvinata*
					л	зв	*Bertia moriformis*
					л	зв	*Chaetosphaeria innumera*
					л	зв	*Chaetosphaeria pulviscula*
					л	зв	*Lasiosphaeria ovina*
					л	зв	*Biscogniauxia nummularia*
					л	зв, пв	*Hypoxylon rubiginosum*
					л	зв	*Xylaria corniformis*
					л	зв	*Xylaria hypoxylon*
					л	зв	*Xylaria polymorpha*
					л	зв	*Acrodictys septosporioides*
					л	зв	*Bactrodesmiella masonii*
					л	зв	*Cacumisporium capitulatum*
					л	зв	*Excipularia fusispora*
					л	зв	*Nematogonum ferrugineum*
				III-IV	л	зв	*Brachysporiella dennisii*
					л	зв	*Brachysporiella setosa*
					л	зв	*Cryptadelphia polyseptata* пв стадії анаморфи *Brachysporium polyseptatum*
					л	пв	*Mollisia submelaena*
				IV	л	зв	*Pseudospiropes obclavatus*
					л	пв	*Hyalorbilia inflatula*
					л	зв	*Menispora manitobaensis*
			нижня	I	к	зв, пв	*Ascodichaena rugosa*

		частина стовбура, включаючи пеньки	II	-	-	-
			II-III	к-л	пв	*Hymenoscyphus calyculus*
				к-л	зв	*Annulohypoxylon cohaerens*
				к-л	пв	*Polydesmia pruinosa*
			III	л	пв	*Mollisia cinerea*
				л	пв	*Mollisia ligni*
				л	пв	*Mollisia ventosa*
				л	пв	*Mollisia vulgaris*
				л	пв	*Ascocoryne cylichnium*
				л	пв	*Ascocoryne sarcoides*
				л	пв	*Ascocoryne solitaria*
				л	пв	*Bisporella citrina*
				л	пв	*Bisporella pallescens*
				л	пв	*Chlorociboria aeruginosa*
				л	пв	*Chlorociboria aeruginascens*
				л	пв	*Orbilia coccinella*
				л	пв	*Orbilia leucostigma*
				л	пв	*Scutellinia crinita*
				л	зв, пв	*Hypocrea citrina*
				л	зв, пв	*Hypocrea pulvinata*
				л	зв	*Eutypa spinosa*
				л	зв, пв	*Hypoxylon rubiginosum*
				л	зв	*Xylaria hypoxylon*
				л	зв	*Xylaria polymorpha*
			III-IV	л	зв	*Brachysporiella dennisii*
				л	зв	*Brachysporiella setosa*
				л	зв, пв	*Kretzschmaria deusta*

				IV	л	пв	*Mollisia cinerea*
					л	пв	*Mollisia ligni*
					л	пв	*Mollisia vulgaris*
					л	пв	*Mollisia ventosa*
					л	пв	*Humaria hemisphaerica*
					л	зв	*Urnula* sp.
					л	зв, пв	*Kretzschmaria deusta*
					л	зв	*Xylaria bulbosa*
2	Листяний	*Quercus*	гілки та гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)	I	к	зв	*Diatrypella pulvinata*
					к	зв	*Diatrypella quercina*
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=10-15 мм (пагони III порядку)	I	к	зв	*Diatrypella pulvinata*
					к	зв	*Diatrypella quercina*
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=15-25 мм (пагони II порядку)	I	к	зв	*Diatrypella pulvinata*
					к	зв	*Diatrypella quercina*
				II	-	-	-
				III	л	зв, пв	*Chaetosphaeria innumera*
				IV	-	-	-
			гілки з d ≥ 25 мм (пагони I порядку)	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	пв	*Strossmayeria basitricha*
					л	пв	*Orbilia leucostigma*

					л	пв	*Orbilia xanthostigma*
					л	зв, пв	*Chaetosphaeria cupulifera*
					л	зв, пв	*Chaetosphaeria innumera*
					л	зв	*Nemania confluens*
					л	зв	*Rosellinia aquila*
				III-IV	л	зв	*Endophragmiella cesatii*
					л	зв	*Endophragmiella ellisii*
				IV	л	зв	*Echinosphaeria strigosa*
					л	зв	*Nemania serpens*
			верхня частина стовбура	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	зв	*Chaetosphaeria innumera*
				IV	-	-	-
			центральна частина стовбура	I	-	-	-
				II	к-л	пв	*Cirrenalia lignicola*
				III	л	пв	*Orbilia leucostigma*
					л	пв	*Orbilia xanthostigma*
					л	зв	*Nemania confluens*
				IV	-	-	-
			нижня частина стовбура, включаючи пеньки	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
3	Листяний	*Alnus*	гілки та гілочки з d=3-10 мм	I	к	пв	*Brachysporiella gayana*
				II	к	пв	*Tympanis alnea*
				III	-	-	-

		(пагони IV порядку)	IV	-	-	-
		гілки з d=10-15 мм (пагони III порядку)	I	к	зв	*Melanomma pulvis-pyrius*
				к	пв	*Hypoxylon fuscum*
			II	к-л	пв	*Eutypella alnifraga*
				к	пв	*Tympanis alnea*
			III	-	-	-
			IV	-	-	-
		гілки з d=15-25 мм (пагони II порядку)	I	к	пв	*Hypoxylon fuscum*
			II	к	пв	*Melanconis alni*
			III	-	-	-
			IV	-	-	-
		гілки з d ≥ 25 мм (пагони I порядку)	I	к	зв	*Melanconis stilbostoma*
				к	пв	*Hypoxylon fuscum*
			I-II	к-л	пв	*Annulohypoxylon multiforme*
			II	-	-	-
			III	л	пв	*Lophiostoma rugulosum*
			IV	л	пв	*Tubeufia cerea*
				л	зв, пв	*Lasiosphaeris hirsuta*
		верхня частина стовбура	I	-	-	-
			I-II	к-л	зв, пв	*Annulohypoxylon multiforme*
			II	-	-	-
			III	-	-	-
			IV	л	зв, пв	*Pseudospiropes simplex*
				л	зв, пв	*Lasiosphaeris hirsuta*
		центральна частина стовбура	I	-	-	-
			I-II	к-л	зв, пв	*Annulohypoxylon multiforme*
			II	к	зв	*Iodosphaeria* sp. пв стадії

							анаморфи *Ceratosporium gracile*
					к-л	зв, пв	*Hypoxylon rutilum*
				III	л	зв	*Chaetosphaerella fusca* пв стадії анаморфи *Oedemium didymum*
				IV	л	зв	*Bactrodesmium biformatum*
					л	зв	*Bactrodesmium longisporum*
					л	зв	*Pseudospiropes simplex*
			нижня частина стовбура, включаючи пеньки	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
4	Листяний	*Carpinus*	гілки та гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=10-15 мм (пагони III порядку)	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=15-25 мм (пагони II порядку)	I	к	зв	*Melogramma campylosporum*
					к	зв	*Hypoxylon howeanum*
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d ≥ 25 мм	I	к	зв	*Melogramma campylosporum*
				II	к	зв	*Hysterobrevium smilacis*

			(пагони I порядку)	III	л	зв	*Cryptocoryneum condensatum*
				IV	-	-	-
			верхня частина стовбура	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	зв	*Cryptocoryneum condensatum*
				IV	-	-	-
			центральна частина стовбура	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	зв	*Cryptocoryneum condensatum*
					л	зв	*Phragmotrichum rivoclarinum*
				IV	-	-	-
			нижня частина стовбура, включаючи пеньки	I	к	зв, пв	*Asteromassaria macrospora*
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
5	Листяний	*Betula*	гілки та гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)	I	к	зв, пв	*Diatrypella favacea*
					к	зв	*Hypoxylon fragiforme*
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=10-15 мм (пагони III порядку)	I	к	зв	*Splanchnonema argus*
					к	зв	*Splanchnonema siparium*
					к	зв	*Pseudovalsa bicornis*
					к	зв, пв	*Diatrypella favacea*
					к	зв	*Hypoxylon fragiforme*
				II	-	-	-

			III	-	-	-
			IV	-	-	-
		гілки з d=15-25 мм (пагони II порядку)	I	к	зв	*Pseudovalsa lanciformis*
				к	зв	*Diatrypella favacea*
				к	зв	*Hypoxylon fragiforme*
				к	зв	*Diatrypella decorata*
			II	-	-	-
			III	л	зв	*Strossmayeria atriseda* пв стадії анаморфи *Pseudospiropes nodosus*
			IV	-	-	-
		гілки з d ≥ 25 мм (пагони I порядку)	I	к	зв	*Melogramma cylindrosporum*
				к	зв, пв	*Melanconis carthusiana*
				к	зв	*Hypoxylon fragiforme*
				к	зв	*Diatrypella decorata*
			I-II	к-л	зв, пв	*Annulohypoxylon multiforme*
			II	-	-	-
			III	л	пв	*Ascocoryne sarcoides*
				л	пв	*Ascocoryne solitaria*
				л	пв	*Chlorociboria aeruginosa*
				л	пв	*Chlorociboria aeruginascens*
				л	пв	*Orbilia coccinella*
				л	пв	*Orbilia leucostigma*
				л	пв	*Orbilia xanthostigma*
				л	зв	*Bispora betulina*
			IV	-	-	-
		верхня частина стовбура	I	к	зв	*Diatrypella melaena*
			I-II	к-л	зв, пв	*Annulohypoxylon multiforme*
			II	-	-	-

				III	л	пв	*Mollisia submelaena*
					л	пв	*Chlorociboria aeruginosa*
					л	пв	*Chlorociboria aeruginascens*
					л	пв	*Orbilia coccinella*
					л	пв	*Orbilia leucostigma*
				IV	-	-	-
			центральна частина стовбура	I	к	зв	*Diatrypella melaena*
				I-II	к-л	зв, пв	*Annulohypoxylon multiforme*
				II	-	-	-
				III	л	пв	*Mollisia submelaena*
					л	пв	*Orbilia xanthostigma*
				IV	-	-	-
			нижня частина стовбура, включаючи пеньки	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	пв	*Ascocoryne sarcoides*
					л	пв	*Ascocoryne solitaria*
					л	пв	*Chlorociboria aeruginosa*
					л	пв	*Chlorociboria aeruginascens*
					л	пв	*Orbilia coccinella*
					л	пв	*Orbilia leucostigma*
				IV	-	-	-
6	Листяний	*Corylus*	гілки та гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з	I	к	зв	*Daldinia fissa*

		d=10-15 мм (пагони III порядку)		к	пв, зв	*Hypoxylon fuscum*
			II	к	зв	*Thyronectria coryli*
			III	к	зв	*Hypoxylon macrocarpum*
			IV	-	-	-
		гілки з d=15-25 мм (пагони II порядку)	I	к	зв, пв	*Hypoxylon fuscum*
			II	к-л	пв	*Bisporella citrina*
				к	зв	*Thyronectria coryli*
			III	л	пв	*Bisporella citrina*
				л	пв	*Rutstroemia firma*
				л	пв	*Sarcoscypha coccinea*
				л	зв	*Coronophora angustata*
				л	пв	*Rosellinia mammiformis*
			IV	-	-	-
		гілки з d ≥ 25 мм (пагони I порядку)	I	к	зв, пв	*Hypoxylon fuscum*
			II	к-л	пв	*Bisporella citrina*
			II-III	к-л	зв, пв	*Annulohypoxylon multiforme*
			III	л	пв	*Bisporella citrina*
				л	зв	*Chaetosphaeria preussii*
				л	зв	*Nemania confluens*
			IV	-	-	-
		верхня частина стовбура	I	-	-	-
			II	-	-	-
			II-III	к-л	зв	*Annulohypoxylon multiforme*
			III	л	зв	*Chaetosphaeria preussii*
			IV	л	зв	*Pseudospiropes simplex*
		центральна частина стовбура	I	-	-	-
			II	к-л	пв	*Bisporella citrina*
			II-III	к-л	зв	*Annulohypoxylon multiforme*

				III	л	пв	*Bisporella citrina*
					л	зв	*Chaetosphaeria preussii*
					л	зв	*Hypoxylon macrocarpum*
					л	зв	*Nemania confluens*
				IV	л	зв	*Pseudospiropes simplex*
					л	зв	*Diplococcium lawrencei*
			нижня частина стовбура, включаючи пеньки	I	-	-	-
				II	к-л	пв	*Bisporella citrina*
				III	л	пв	*Bisporella citrina*
					л	зв	*Chaetosphaeria preussii*
				IV	-	-	-
7	Листяний	*Acer*	гілки та гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)	I	к	пв	*Nectria nigrescens*
					к	пв	*Pleonecrtia* sp. пв стадії анаморфи *Tubercularia* sp.
					к	пв	*Nectria cinnabarina*
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=10-15 мм (пагони III порядку)	I	к	зв, пв	*Massaria inquinans*
					к	пв	*Nectria dematiosa*
					к	пв	*Nectria nigrescens*
				II	-	-	-
				III	л	зв	*Eutypa maura*
				IV	-	-	-
			гілки з d=15-25 мм	I	к	пв	*Nectria nigrescens*
				II	-	-	-

		(пагони II порядку)	II-III	л	зв, пв	*Propolis farinosa*
			III	л	пв	*Strossmayeria atriseda* пв стадії анаморфи *Pseudospiropes nodosus*
				л	зв	*Chaetosphaeria innumera*
				л	зв	*Eutypa maura*
			IV	-	-	-
		гілки з d ≥ 25 мм (пагони I порядку)	I	л	пв	*Nectria nigrescens*
			I-II	л	зв	*Prosthecium pyriforme* пв стадії анаморфи *Stegonsporium pyriforme*
			II	-	-	-
			II-III	л	зв,пв	*Propolis farinosa*
			III	л	зв	*Chaetosphaeria innumera*
				л	зв	*Chaetosphaeria preussii*
				л	зв	*Chaetosphaeria pulviscula*
			IV	л	зв	*Lophiostoma viridarium*
				л	зв	*Lasiosphaeris hirsuta*
				л	зв	*Eutypa flavovirens*
		верхня частина стовбура	I	к	пв	*Neonectria coccinea*
			II	-	-	-
			III	л	зв	*Chaetosphaeria innumera*
				л	зв	*Chaetosphaeria preussii*
				л	зв	*Chaetosphaeria pulviscula*
				л	зв	*Excipularia fusispora*
			IV	л	зв	*Pseudospiropes simplex*
				л	зв	*Lasiosphaeris hirsuta*
				л	зв	*Eutypa flavovirens*
			центральна	I	к	пв	*Neonectria coccinea*

			частина стовбура	II	-	-	-
				III	л	зв	*Chaetosphaeria innumera*
					л	зв	*Chaetosphaeria preussii*
					л	зв	*Chaetosphaeria pulviscula*
					л	зв	*Eutypa flavovirens*
					л	зв	*Xylaria longipes*
					л	зв	*Xylaria polymorpha*
				IV	л	зв	*Pseudospiropes simplex*
			нижня частина стовбура, включаючи пеньки	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	зв	*Chaetosphaeria preussii*
					л	зв	*Xylaria longipes*
					л	зв	*Xylaria polymorpha*
				IV	-	-	-
8	Листяний	*Populus*	гілки та гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)	I	к	зв	*Leucostoma translucens*
					к	зв	*Valsa nivea*
				I-II	к	зв	*Valsa populina*
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=10-15 мм (пагони III порядку)	I	к	зв	*Valsa nivea*
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=15-25 мм	I	к	зв	*Valsa nivea*
				II	-	-	-

			(пагони II порядку)	III	л	пв	*Mollisia ventosa*
					л	пв	*Mollisia cinerea*
					л	зв	*Eutypa sparsa*
					л	зв	*Rosellinia corticium*
				IV	-	-	-
			гілки з d ≥ 25 мм (пагони I порядку)	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	пв	*Mollisia ligni*
					л	пв	*Mollisia ventosa*
					л	пв	*Mollisia cinerea*
				IV	л	зв	*Lasiosphaeria phyllophila*
					л	зв	*Nemania effusa*
			верхня частина стовбура	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	л	зв	*Lasiosphaeria phyllophila*
			центральна частина стовбура	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	пв	*Catinella olivacea*
				IV	л	зв	*Sporidesmium pedunculatum*
			нижня частина стовбура, включаючи пеньки	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	пв	*Mollisia ligni*
					л	пв	*Mollisia ventosa*
					л	пв	*Mollisia cinerea*
				IV	-	-	-
9	Листяний	*Salix*	гілки та	I	к	пв	*Glyphium elatum*

		гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)		к	пв	*Neonectria* sp.
			I-II	к	пв	*Diatrype bullata*
				к	пв	*Valsa salicina*
			II	к-л	пв	*Glyphium elatum*
			III	-	-	-
			IV	-	-	-
		гілки з d=10-15 мм (пагони III порядку)	I	к	пв	*Glyphium elatum*
				к	пв	*Bisporella sulfurina*
			I-II	к	пв	*Diatrype bullata*
			II	к-л	пв	*Glyphium elatum*
			III	-	-	-
			IV	-	-	-
		гілки з d=15-25 мм (пагони II порядку)	I	к	пв	*Glyphium elatum*
			I-II	к	пв	*Diatrype bullata*
			II	к-л	пв	*Glyphium elatum*
			III	-	-	-
			IV	л	пв	*Hysterographium flexuosum*
		гілки з d ≥ 25 мм (пагони I порядку)	I	к	пв	*Lophiotrema* sp.
			II	-	-	-
			III	л	пв	*Orbilia coccinella*
				л	пв	*Orbilia leucostigma*
				л	пв	*Orbilia xanthostigma*
			IV	-	-	-
		верхня частина стовбура	I	-	-	-
			II	-	-	-
			III	л	пв	*Orbilia coccinella*
				л	пв	*Echinosphaeria canescens*

				IV	-	-	-
			центральна частина стовбура	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	пв	*Orbilia leucostigma*
					л	пв	*Orbilia xanthostigma*
					л	зв, пв	*Chaetosphaerella phaeostroma*
				IV	-	-	-
			нижня частина стовбура, включаючи пеньки	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	пв	*Orbilia coccinella*
				IV	-	-	-
10	Листяний	*Fraxinus*	гілки та гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=10-15 мм (пагони III порядку)	I	к	зв	*Hysterographium fraxini*
				II	-	-	-
				III	л	зв, пв	*Hymenoscyphus calyculus*
				IV	-	-	-
			гілки з d=15-25 мм (пагони II порядку)	I	к		*Hysterographium fraxini*
				II	-	-	-
				II-III	л	пв	*Bisporella citrina*
					л	пв	*Hymenoscyphus calyculus*
				III	л	пв	*Bisporella citrina*
					л	пв	*Hymenoscyphus calyculus*
					л	зв	*Strossmayeria atriseda* пв стадії

						анаморфи *Pseudospiropes nodosus*
				л	зв	*Eutypa lata*
			IV	-	-	-
		гілки з d ≥ 25 мм (пагони I порядку)	I	-	-	-
			II	-	-	-
			II-III	л	пв	*Bisporella citrina*
				л	пв	*Hymenoscyphus calyculus*
				л	пв	*Hymenoscyphus fraxineus*
			III	л	пв	*Bisporella citrina*
				л	пв	*Hymenoscyphus calyculus*
				л	зв	*Eutypa lata*
			IV	л	пв	*Sporidesmium folliculatum*
		верхня частина стовбура	I	-	-	-
			II	-	-	-
			III	л	зв	*Nitschkia confertula*
			IV	-	-	-
		центральна частина стовбура	I	-	-	-
			II	-	-	-
			II-III	л	пв	*Bisporella citrina*
				л	пв	*Hymenoscyphus calyculus*
			III	л	пв	*Bisporella citrina*
				л	пв	*Hymenoscyphus calyculus*
			IV	-	-	-
		нижня частина стовбура, включаючи	I	-	-	-
			II	-	-	-
			II-III	л	пв	*Hymenoscyphus calyculus*
			III	л	зв, пв	*Patellaria atrata*

			пеньки		л	пв	*Bisporella citrina*
					л	пв	*Bisporella pallescens*
					л	пв	*Hymenoscyphus calyculus*
				IV	-	-	-
11	Листяний	*Rubus*	гілки та гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)	I	к	зв	*Didymosphaeria oblitescens*
					к	зв	*Phacidium* sp.
				I-II	к-л	зв	*Capitotricha rubi*
				II	к-л	зв	*Vaginatispora fuckelii*
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
12	Листяний	*Rosa*	гілки та гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)	I	к	зв	*Cucurbitaria occulta*
				I-II	к	зв	*Cucurbitaria occulta*
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=10-15 мм (пагони III порядку)	I	-	-	-
				II	к	зв	*Saccothecium sepincola*
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=15-25 мм (пагони II порядку)	I		зв	*Didymosphaeria conoidea*
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
13	Листяний	*Sorbus*	гілки та гілочки з	I	к	зв	*Leucostoma persoonii*
					к	зв	*Libertella aucupariae*

			d=3-10 мм (пагони IV порядку)	II	к-л	зв	*Eutypella sorbi*
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=10-15 мм (пагони III порядку)	I	к	зв	*Leucostoma persoonii*
					к	зв	*Libertella aucupariae*
				II	к-л	зв	*Eutypella sorbi*
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=15-25 мм (пагони II порядку)	I	-	-	-
				I-II	к-л	зв	*Eutypella sorbi*
				II	к-л	зв	*Eutypella sorbi*
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d ≥ 25 мм (пагони I порядку)	I	-	-	-
				I-II	к-л	зв	*Eutypella sorbi*
				II	к-л	зв	*Eutypella sorbi*
				III	л	зв	*Lasiosphaeria sorbina*
				IV	л	зв	*Lasiosphaeria sorbina*
14	Листяний	*Spirea*	гілки та гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)	I	к	пв	*Godronia cassandrae*
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
15	Листяний	*Malus*	гілки та гілочки з d=3-10 мм	I	к	зв, пв	*Tympanis alnea*
				I-II	к	зв, пв	*Tympanis alnea*
				II	-	-	-

			(пагони IV порядку)	III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=10-15 мм (пагони III порядку)	I	к	зв, пв	*Tympanis alnea*
				I-II	к	зв, пв	*Tympanis alnea*
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=15-25 мм (пагони II порядку)	I	к	зв, пв	*Tympanis alnea*
				I-II	к	зв, пв	*Tympanis alnea*
				II	-	-	-
				II-III	к	зв	*Propolis farinosa*
				III	к	зв	*Propolis farinosa*
				IV	-	-	-
			гілки з d ≥ 25 мм (пагони I порядку)	I	-	-	-
				I-II	к	зв	*Cucurbitaria acervata*
				II	к	зв	*Cucurbitaria acervata*
				II-III	л	зв	*Propolis farinosa*
				III	л	зв	*Propolis farinosa*
				IV	-	-	-
16	Листяний	*Frangula*	гілки та гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)	I	к	пв	*Diaporthe syngenesia*
				I-II	к	пв	*Diaporthe syngenesia*
				II	к	пв	*Diaporthe syngenesia*
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
17	Листяний	*Ulmus*	гілки з d ≥ 25 мм (пагони I	I	-	-	-
				II	-	-	-

			порядку)	III	л	пв	*Orbilia aurantiorubra*
				IV	л	пв	*Orbilia aurantiorubra*
			центральна частина стовбура	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	зв	*Ophiostoma ulmi*
				IV	л	зв	*Ophiostoma ulmi*
			нижня частина стовбура, включаючи пеньки	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	зв	*Ophiostoma ulmi*
				IV	л	зв	*Ophiostoma ulmi*
18	Листяний	*Caragana*	гілки з d=15-25 мм (пагони II порядку)	I	-	-	-
				I-II	к	зв	*Cucurbitaria caraganae*
				II	к	зв	*Cucurbitaria caraganae*
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
19	Листяний	*Robinia*	гілки з d ≥ 25 мм (пагони I порядку)	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	зв	*Cladosporium nigrellum*
				IV	-	-	-
20	Листяний	*Juglans*	гілки з d=10-15 мм (пагони III порядку)	I	к	зв	*Melanconium juglandinum*
				I-II	к	зв	*Melanconium juglandinum*
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
21	Хвойний	*Abies*	гілки та гілочки з	I	к	зв, пв	*Valsa abietis*
				I-II	к	зв, пв	*Valsa abietis*

			d=3-10 мм (пагони IV порядку)	II	к	зв, пв	*Valsa abietis*
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d ≥ 25 мм (пагони I порядку)	I	к	зв, пв	*Valsa abietis*
				I-II	к	зв, пв	*Valsa abietis*
				II	к	зв, пв	*Valsa abietis*
				III	л	зв	*Bertia moriformis*
					л	зв	*Camarops tubulina*
				IV	-	-	-
			верхня частина стовбура	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	зв	*Chaetosphaeria preussii*
					л	зв	*Bertia moriformis*
				III- IV	л	зв	*Lasiosphaeria punctata*
				IV	-	-	-
			центральна частина стовбура	I	к	зв	*Lophium mytilinum*
				I-II	к	зв	*Lophium mytilinum*
				II	к	зв	*Lophium mytilinum*
				III	л	зв	*Mytilinidion mytilinellum*
					л	зв	*Bertia moriformis*
					л	зв	*Chaetosphaeria preussii*
				IV	-	-	-
			нижня частина стовбура, включаючи пеньки	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	зв	*Chaetosphaeria preussii*
				IV	-	-	-

22	Хвойний	*Picea*	гілки та гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)	I	к	зв, пв	*Valsa abietis*
				I-II	к	зв, пв	*Valsa abietis*
					к	зв, пв	*Sarea resinae*
				II	к	зв, пв	*Valsa abietis*
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d ≥ 25 мм (пагони I порядку)	I	к	зв, пв	*Valsa abietis*
				I-II	к	зв, пв	*Valsa abietis*
				II	к	зв, пв	*Valsa abietis*
				III	л	зв, пв	*Bertia moriformis*
					л	зв, пв	*Pesotum piceae*
				IV	-	-	-
			верхня частина стовбура	I	к	зв, пв	*Pezicula livida*
				II	л	зв, пв	*Hypocrea schweinitzii*
				III	л	зв, пв	*Bertia moriformis*
				IV	л	зв, пв	*Hypocrea citrina*
					л	зв, пв	*Hypocrea pulvinata*
					л	зв, пв	*Pesotum piceae*
					л	пв	*Orbilia coccinella*
					л	пв	*Orbilia xanthostigma*
					л	пв	*Tapesia* sp.
					л	пв	*Scutellinia nigrohirtula*
			центральна частина стовбура	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	зв	*Cladosporium colocasiae*
				IV	-	-	-
23	Хвойний	*Juniperus*	гілки та	I	к	зв	*Diaporthe* sp. пв стадії анаморфи

			гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)				*Phomopsis juniperivora*
					к	зв	*Leucostoma* sp.
					к	зв	*Valsa abietis*
				I-II	к-л	зв, пв	*Capitotricha bicolor*
				II	к-л	зв, пв	*Capitotricha bicolor*
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=10-15 мм (пагони III порядку)	I	к	зв	*Leucostoma* sp.
					к	зв	*Valsa abietis*
				I-II	к-л	зв, пв	*Capitotricha bicolor*
				II	к-л	зв, пв	*Capitotricha bicolor*
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
24	Хвойний	*Pinus*	центральна частина стовбура	I	-	-	-
				I-II	к	зв	*Botryosphaeria dothidea*
				II	к	зв	*Botryosphaeria dothidea*
				III	л	пв	*Orbilia* sp.
				IV	л	пв	*Orbilia* sp.

Таблиця 2

Розподіл ксилотрофних аскомікотів в типах сапротрофних екологічних ніш на невідомій деревині

№	ГРУПИ ЕКОЛОГІЧНИХ НІШ						НАЗВА ВИДУ / ТАКСОНУ КСИЛОТРОФНОГО ГРИБА
	Біоморфна	*Трофічна*	*Просторова*	*Сапротрофна*	*Топічна*	*Гігротопна*	
	ТИПИ ЕКОЛОГІЧНИХ НІШ						
1	Листяний	Невідома деревина	гілки та гілочки з d=3-10 мм (пагони IV порядку)	I	к	п	*Cyanonectria buxi*
					к	п	*Melogramma* sp.
				II	-	-	-
				III	-	-	-
				IV	-	-	-
			гілки з d=10-15 мм (пагони III порядку)	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	п	*Taeniolella stilbospora*
					л	в	*Hymenoscyphus procerus*
					л	п	*Eleutheromyces subulatus*
				IV	-	-	-
			гілки з d=15-25 мм (пагони II порядку)	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	в	*Pezizella subtilissima*
					л	в	*Peziza varia*
					л	в	*Peziza* sp.
					л	п	*Gliocladium album*
					л	п	*Mariannaea elegans*
					л	п	*Biscogniauxia repanda*

					л	п	*Rosellinia britannica*
				IV	-	-	-
			гілки з d ≥ 25 мм (пагони I порядку)	I	-	-	-
				II	-	-	-
				III	л	п	*Sporidesmium trigonellum*
					л	в	*Phaeohelotium vernum*
					л	п	*Melanochaeta aotearoae* в стадії анаморфи *Sporoschisma mirabile*
					л	п	*Bispora antennata*
				IV	-	-	-

ДОДАТОК В
ПІДТВЕРДЖЕНА ПРИСУТНІСТЬ КСИЛОТРОФНИХ АСКОМІКОТІВ НА ТЕРИТОРІЯХ ПРИРОДНО-ЗАПОВІДНОГО ФОНДУ УКРАЇНСЬКИХ КАРПАТ

Усі відомі на сьогоднішній день таксони ксилотрофних аскових грибів, які виявлені у лісових екосистемах ПЗФ Українських Карпат подано нижче у зведеній таблиці в систематичному порядку. Усі таксони пронумеровані та розміщені в алфавітному порядку без скорочень авторів таксонів.

У таблиці для окремих видів було наведено назви анаморф у тому випадку, коли не було виявлено виду у стадії телеоморфи, тоді вказується, що вид знайдений у стадії анаморфи. У тому випадку, коли було знайдено вид у стадії анаморфи і телеоморфи, то в списку ставили перше назву телеоморфи + назва анаморфи.

Для деяких назв видів в дужках вказується синонім, який часто використовується, або назва за якою спочатку було здійснено ідентифікацію.

В колонках 1–7 плюсом («+») позначається знахідка виду або таксону на конкретній території.

До таблиці наведено такі умовні позначення: 1 – Природний заповідник «Горгани»; 2 – Карпатський біосферний заповідник; 3 – національний природний парк «Сколівські Бескиди»; 4 – Караптський національний природний парк; 5 – національний природний парк «Гуцульщина»; 6 – національний природний парк «Ужанський»; 7 – національний природний парк «Синевир».

Таблиця

Підтверджена присутність ксилотрофних аскомікотів на територіях природно-заповідного фонду Українських Карпат

№	НАЗВА ТАКСОНІВ	НАЗВА ПЗФ ТЕРИТОРІЇ						
		1	2	3	4	5	6	7
	ЦАРСТВО FUNGI							
	ВІДДІЛ ASCOMYCOTA							
	ПІДВІДДІЛ PEZIZOMYCOTINA							
	КЛАС DOTHIDEOMYCETES							
	ПІДКЛАС DOTHIDEOMYCETIDAE							
	Порядок Botryosphaeriales							
	Родина Botryosphaeriaceae							
	Рід *Botryosphaeria*							
1	*Botryosphaeria dothidea*			+				
	Рід *Diplodia*							
2	*Diplodia atrata*			+				
3	*Diplodia melaena*			+				
4	*Diplodia rubi*	+						
	Рід *Microdiplodia*							
5	*Microdiplodia coryli*			+				
	Порядок Capnodiales							
	Родина Cladosporiaceae							
	Рід *Acroconidiella*							
6	*Acroconidiella tropaeoli*			+				
	Рід *Cladosporium*							
7	*Cladosporium colocasiae*			+				
8	*Cladosporium macrocarpum*					+		
9	*Cladosporium nigrellum*			+				
	Родина Mycosphaerellaceae							
	Рід *Helicomina*							
10	*Helicomina trichophila*			+				
	Рід *Mycosphaerella*							
11	*Mycosphaerella pyri*			+				
	Рід *Rhabdospora*							
12	*Rhabdospora inaequalis*	+						

	Порядок Dothideales							
	Родина Saccotheciaceae							
	Рід *Saccothecium*							
13	*Saccothecium sepincola*			+				
	Порядок Hysteriales							
	Родина Hysteriaceae							
	Рід *Hysterobrevium*							
14	*Hysterobrevium smilacis*			+				
	Порядок Mytilinidiales							
	Родина Mytilinidiaceae							
	Рід *Lophium*							
15	*Lophium mytilinum*	+	+	+	+			
	Рід *Mytilinidion*							
16	*Mytilinidion mytilinellum*			+				
	Рід *Taeniolella*							
17	*Taeniolella alta*	+			+			
18	*Taeniolella faginea*	+						
19	*Taeniolella stilbospora*	+	+	+				
20	*Taeniolella stricta*	+						
	Порядок Patellariales							
	Родина Patellariaceae							
	Рід *Patellaria*							
21	*Patellaria atrata*			+				
	ПІДКЛАС PLEOSPOROMYCETIDAE							
	Порядок Pleosporales							
	Родина Corynesporascaceae							
	Рід *Corynespora*							
22	*Corynespora cassiicola*	+						
	Родина Cucurbitariaceae							
	Рід *Cucurbitaria*							
23	*Cucurbitaria acervata*			+				
24	*Cucurbitaria caraganae*			+				
25	*Cucurbitaria occulta*			+				
	Родина Didymosphaeriaceae							
	Рід *Didymosphaeria*							
26	*Didymosphaeria conoidea*			+				
27	*Didymosphaeria oblitescens*			+				
	Родина Massariaceae							
	Рід *Massaria*							
28	*Massaria aucupariae*	+						

29	*Massarina eburnea*		+					
30	*Massaria inquinans*	+		+				
	Родина Massarinaceae							
	Рід *Helminthosporium*							
31	*Helminthosporium velutinum*			+		+		
	Рід *Vaginatispora*							
32	*Vaginatispora fuckelii* (=*Lophiostoma fuckelii*)			+				
	Родина Melanommataceae							
	Рід *Melanomma*							
33	*Melanomma fuscidulum*	+		+	+		+	
34	*Melanomma pulvis-pyrius*	+		+	+			
35	*Melanomma spiniferum* (= *Capronia spinifera*)		+					
	Рід *Pseudotrichia*							
36	*Pseudotrichia viburnicola*			+				
	Родина Leptosphaeriaceae							
	Рід *Leptosphaeria*							
37	*Leptosphaeria coniothyrium* (= *Kalmusia coniothyrium*)	+						
	Родина Lophiostomataceae							
	Рід *Lophiostoma*							
38	*Lophiostoma rugulosum*			+				
39	*Lophiostoma viridarium* (= *Lophiostoma desmazieri*)			+				
	Рід *Lophiotrema*							
40	*Lophiotrema* sp.			+				
	Родина Pleomassariaceae							
	Рід *Asteromassaria*							
41	*Asteromassaria macrospora* + стадія анаморфи *Scolicosporium macrosporium*		+	+				
	Рід *Splanchnonema*							
42	*Splanchnonema argus* (= *Myxocyclus polycystis*)			+				
43	*Splanchnonema siparium*			+				
	Родина Pleosporaceae							
	Рід *Kirschsteiniothelia*							
44	*Kirschsteiniothelia aethiops* + стадія анаморфи *Dendryphiopsis atra*	+	+			+		+

	Рід *Thaxteriella*							
45	*Thaxteriella pezizula* в стадії анаморфи *Helicoma curtisii*				+			
	Pleosporales Incertae sedis							
	Рід *Periconia*							
46	*Periconia cambrensis*			+				
	Родина Trematosphaeriaceae							
	Рід *Trematosphaeria*							
47	*Trematosphaeria hydrella*	+				+		
48	*Trematosphaeria pertusa*	+				+		
	Порядок Tubeufiales							
	Родина Tubeufiaceae							
	Рід *Acanthostigma*							
49	*Acanthostigma scopulum*		+					
50	*Acanthostigma* sp. + стадія анаморфи *Helicosporium* sp.	+						
	Рід *Helicoma*							
51	*Helicoma fumosum* (= *Troposporella fumosa*)	+		+				
	Рід *Tubeufia*							
52	*Tubeufia cerea*	+		+	+	+		+
	Pleosporales insertae sedis							
	Рід D*ictyosporium*							
53	*Dictyosporium elegans*							+
	PLEOSPOROMYCETIDAE INCERTAE SEDIS							
	Рід *Hysterographium*							
54	*Hysterographium flexuosum*			+				
55	*Hysterographium fraxini*			+				
	Рід *Sporidesmium*							
56	*Sporidesmium folliculatum*	+		+				
57	*Sporidesmium fusiforme*			+				
58	*Sporidesmium pedunculatum*	+		+	+			
59	*Sporidesmium rubi*	+						
60	*Sporidesmium trigonellum*			+				
61	*Sporidesmium vagum*	+						
	DOTHIDEOMYCETES INCERTAE SEDIS							
	Рід *Bactrodesmium*							
62	*Bactrodesmium betulicola*	+						

63	*Bactrodesmium biformatum*			+				
64	*Bactrodesmium longisporum*			+				
65	*Bactrodesmium spilomeum*					+		
	Рід *Catinella*							
66	*Catinella olivacea*			+			+	
	Рід *Fenestella*							
67	*Fenestella salicis*	+						
	Рід *Phoma*							
68	*Phoma spiraeina*	+						
	Рід *Septoidium*							
69	*Septoidium cinerescens*			+				
	Рід *Thyridaria*							
70	*Thyridaria macrostomoides* (=*Lophiostoma macrostomoides*)	+						
	КЛАС EUROTIOMYCETES							
	ПІДКЛАС CHAETOTHYRIOMYCETIDAE							
	Порядок Chaetothyriales							
	Родина Herpotrichiellaceae							
	Рід *Capronia*							
71	*Capronia pilosella*	+	+	+	+	+		+
72	*Capronia pulcherrima*	+						+
73	*Capronia semiimmersa*				+			
	CHAETOTHYRIOMYCETIDAE INCERTAE SEDIS							
	Рід *Glyphium*							
74	*Glyphium elatum*			+				
	ПІДКЛАС MYCOCALICIOMYCETIDAE							
	Порядок Mycocaliciales							
	Родина Mycocaliciaceae							
	Рід *Stenocybe*							
75	*Stenocybe pullatula*	+						
	КЛАС LEOTIOMYCETES							
	ПІДКЛАС LEOTIOMYCETIDAE							
	Порядок Helotiales							
	Родина Bulgariaceae Fr.							
	Рід *Bulgaria* Fr.							
76	*Bulgaria inquinans*		+	+	+	+		
	Родина Dermateaceae							

	Рід *Encoelia*							
77	*Encoelia fascicularis*	+					+	
	Рід *Mollisia*							
78	*Mollisia cinerea*	+		+			+	
79	*Mollisia ligni*			+				
80	*Mollisia submelaena*			+				
81	*Mollisia ventosa*			+				
82	*Mollisia vulgaris*			+				
	Рід *Ocellaria*							
82	*Ocellaria ocellata*	+						
	Рід *Pezicula*							
84	*Pezicula cinnamomea*	+						
85	*Pezicula livida*			+				
	Родина Helotiaceae							
	Рід *Ascocoryne*							
86	*Ascocoryne cylichnium*	+		+	+		+	+
87	*Ascocoryne sarcoides* + анаморфа *Coryne sarcoides*	+	+	+		+	+	+
88	*Ascocoryne solitaria*			+				
	Рід *Bisporella*							
89	*Bisporella citrina*	+	+	+	+	+	+	
90	*Bisporella claroflava*	+						
91	*Bisporella pallescens*			+				
92	*Bisporella sulfurina*			+				
	Рід *Chlorociboria*							
93	*Chlorociboria aeruginosa*		+	+				
94	*Chlorociboria aeruginascens* + анаморфа *Dothiorina tulasnei*	+	+	+	+	+	+	
	Рід *Cyathicula*							
95	*Cyathicula cyathoidea*	+						
	Рід *Durella*							
96	*Durella connivens*	+						
	Рід *Hymenoscyphus*							
97	*Hymenoscyphus albidus*	+						
98	*Hymenoscyphus calyculus*			+				
99	*Hymenoscyphus fraxineus*			+				
100	*Hymenoscyphus procerus*			+				
	Рід *Phaeohelotium*							
101	*Phaeohelotium vernum*			+				
	Рід *Pseudospiropes*							
102	*Pseudospiropes obclavatus*	+		+				

103	*Pseudospiropes simplex*			+	+			
	Рід *Strossmayeria*							
104	*Strossmayeria basitricha*	+	+	+	+		+	
105	*Strossmayeria atriseda* в стадії анаморфи *Pseudospiropes nodosus*	+		+				
	Родина Helicogoniaceae							
	Рід *Eleutheromyces*							
106	*Eleutheromyces subulatus*		+	+	+	+		
	Родина Hyaloscyphaceae							
	Рід *Arachnopeziza*							
107	*Arachnopeziza aurelia*	+						
	Рід *Calycellina*							
108	*Calycellina aspera* в стадії анаморфи *Chaetochalara aspera*			+				
109	*Calycellina guttulifera*			+				
	Рід *Dematioscypha* Svrček							
110	*Dematioscypha dematiicola* в стадії анаморфи *Lauriomyces catenatus*	+	+	+				+
	Рід *Hyalopeziza*							
111	*Hyalopeziza millepunctata* (=*Olla millepunctata*, = *O. scrupulosa*)		+					
	Рід *Hyaloscypha*							
112	*Hyaloscypha aureliella*	+			+			
	Рід *Lachnellula*							
113	*Lachnellula suecica*				+			
114	*Lachnellula subtilissima*	+			+			
	Рід *Lachnum*							
115	*Lachnum impudicum*	+						
116	*Lachnum papyraceum*	+						
	Рід *Neodasyscypha*							
117	*Neodasyscypha cerina*	+	+			+	+	
	Рід *Pezizella*							
118	*Pezizella subtilissima*			+				
	Рід *Polydesmia*							
119	*Polydesmia pruinosa*	+	+	+	+	+	+	+
	Родина Godroniaceae							
	Рід *Godronia*							
120	*Godronia cassandrae*	+		+				
121	*Godronia cassandrae* f. *spiraeicola*		+		+			
	Родина Lachnaceae							
	Рід *Capitotricha*							

122	*Capitotricha bicolor*		+	+				
123	*Capitotricha fagiseda*	+	+	+				
124	*Capitotricha rubi*	+	+	+	+	+		
	Рід *Neobulgaria*							
125	*Neobulgaria pura*		+	+	+		+	+
	Рід *Lachnum*							
126	*Lachnum virgineum*			+				
	Родина Marthamycetaceae							
	Рід *Propolis*							
127	*Propolis farinosa*	+	+	+	+	+	+	
	Родина Phacidiaceae							
	Рід *Phacidium*							
128	*Phacidium* sp.			+				
	Родина Rutstroemiaceae							
	Рід *Rutstroemia*							
129	*Rutstroemia firma*			+				
	Родина Tympanidaceae							
	Рід *Dendrostilbella*							
130	*Dendrostilbella mycophila*			+	+			+
	Рід *Tympanis*							
131	*Tympanis alnea*			+				
	Helotiales incertae sedis							
	Рід *Monostichella*							
132	*Monostichella salicis* (=*Gloeosporium salicis*)			+				
	Рід *Scytalidium*							
133	*Scytalidium lignicola*				+			+
	Рід *Tapesia*							
134	*Tapesia fusca*		+				+	
135	*Tapesia rosae*	+						
136	*Tapesia* sp.			+				
	Рід *Therrya*							
137	*Therrya pini*	+						
	Рід *Trimmatostroma*							
138	*Trimmatostroma betulinum*	+						
139	*Trimmatostroma salicis*					+		
140	*Trimmatostroma scutellare*	+						
	Порядок Rhytismatales							
	Родина Ascodichaenaceae							
	Рід *Ascodichaena*							
141	*Ascodichaena rugosa*	+	+	+		+		

	Родина Rhytismataceae							
	Рід *Coccomyces*							
142	*Coccomyces dentatus*	+						
143	*Coccomyces leptideus*	+						
	Рід *Colpoma*							
144	*Colpoma crispum*	+	+		+			
145	*Colpoma quercinum*					+		
146	*Colpoma juniperi*	+						
	Рід *Hypoderma*							
147	*Hypoderma virgultorum* (=*Hypoderma rubi*)	+	+		+	+		
	Рід *Tryblidiopsis*							
148	*Tryblidiopsis pinastri* (=*Tympanis pinastri*		+	+				
	LEOTIOMYCETES INCERTAE SEDIS							
	Рід *Sarea*							
149	*Sarea resinae*			+				
	КЛАС ORBILIOMYCETES							
	ПІДКЛАС ORBILIOMYCETETIDAE							
	Порядок Orbiliales							
	Родина Orbiliaceae							
	Рід *Hyalorbilia*							
150	*Hyalorbilia fagi*	+	+					
151	*Hyalorbilia fusispora*	+			+			
152	*Hyalorbilia inflatula*	+	+	+	+	+	+	+
	Рід *Orbilia*							
153	*Orbilia aurantiorubra*			+				
154	*Orbilia crenatomarginata*	+						
155	*Orbilia coccinella*			+				
156	*Orbilia epipora*	+						
157	*Orbilia faginea*			+				
158	*Orbilia leucostigma*	+	+	+	+	+	+	+
159	*Orbilia xanthostigma*	+	+	+	+	+	+	+
160	*Orbilia* sp.			+				
	КЛАС PEZIZOMYCETES							
	ПІДКЛАС PEZIZOMYCETIDAE							
	Порядок Pezizales							
	Родина Pezizaceae							

	Рід *Peziza*							
161	*Peziza apiculata*			+				
162	*Peziza echinospora*			+				
163	*Peziza micropus*			+				
164	*Peziza varia*			+				
165	*Peziza* sp.			+				
	Родина Pyronemataceae							
	Рід *Humaria*							
166	*Humaria hemisphaerica*	+	+	+	+	+	+	+
	Рід *Scutellinia*							
167	*Scutellinia barlae*			+				
168	*Scutellinia cejpii*		+					
169	*Scutellinia crinita*	+	+	+			+	
170	*Scutellinia nigrohirtula*		+	+				
171	*Scutellinia scutellata*			+				
172	*Scutellinia umbrorum*			+				
	Родина Sarcoscyphaceae							
	Рід *Sarcoscypha*							
173	*Sarcoscypha coccinea*			+				
	Родина Sarcosomataceae							
	Рід *Urnula*							
174	*Urnula craterium*			+				
175	*Urnula* sp.			+				
	КЛАС SORDARIOMYCETES							
	ПІДКЛАС HYPOCREOMYCETIDAE							
	Порядок Hypocreales							
	Родина Bionectriaceae							
	Рід *Hydropisphaera*							
176	*Hydropisphaera peziza*						+	
	Родина Hypocreaceae							
	Рід *Gliocladium*							
177	*Gliocladium album*			+				
	Рід *Hypocrea*							
178	*Hypocrea citrina*			+			+	+
179	*Hypocrea lutea*					+		
180	*Hypocrea* cf. *neorufa*					+		
181	*Hypocrea pulvinata*	+	+	+	+	+	+	+
182	*Hypocrea rogersonii*					+		
183	*Hypocrea rufa* + стадія анаморфи *Trichoderma viride*			+	+			

184	*Hypocrea schweinitzii* + стадія анаморфи *Trichoderma citrinoviride*			+				
185	*Hypocrea sinuosa*		+					
186	*Hypocrea strictipilosa*		+			+	+	+
187	*Hypocrea thelephoricola*					+	+	+
188	*Hypocrea tremelloides*					+		+
189	*Hypocrea viridescens*		+					+
	Родина Nectriaceae							
	Рід *Cyanonectria*							
190	*Cyanonectria buxi*			+				
	Рід *Gibberella*							
191	*Gibberella cyanea*			+				
	Рід *Nectria*							
192	*Nectria cinnabarina* + стадія анаморфи *Tubercularia vulgaris*	+		+	+		+	+
193	*Nectria dematiosa*			+				
194	*Nectria nigrescens* + стадія анаморфи			+				
	Рід *Neonectria*							
195	*Neonectria coccinea*	+	+	+	+	+	+	+
196	*Neonectria ditissima*			+				
197	*Neonectria galligena* в стадії анаморфи *Cylindrocarpon heteronema*			+				
	Рід *Mariannaea*							
198	*Mariannaea elegans*			+				+
	Рід *Pleonectria* Sacc.							
199	*Pleonecrtia* sp. в стадії анаморфи *Tubercularia* sp.			+				
	Рід *Thyronectria*							
200	*Thyronectria coryli*			+				
	Hypocreales incertae sedis							
	Рід *Calcarisporium*							
201	*Calcarisporium arbuscula*			+		+		+
	Порядок Microascales							
	Родина Ceratocystidaceae							
	Рід *Ceratocystis*							
202	*Ceratocystis* sp.	+						
	Родина Halosphaeriaceae							
	Рід *Cirrenalia*							

203	*Cirrenalia lignicola*			+				
	Родина Microascaceae							
	Рід *Graphium*							
204	*Graphium calicioides* (=*Exophiala calicioides*)	+	+		+			+
	ПІДКЛАС SORDARIOMYCETIDAE							
	Порядок Boliniales							
	Родина Boliniaceae							
	Рід *Camarops*							
205	*Camarops tubulina*	+		+				
	Порядок Coniochaetales							
	Родина Coniochaetaceae							
	Рід *Coniochaeta*							
206	*Coniochaeta ligniaria*			+				
207	*Coniochaeta velutina*			+			+	+
	Порядок Calosphaeriales							
	Родина Calosphaeriaceae							
	Рід *Calosphaeria*							
208	*Calosphaeria* cf. *pusilla*	+						
	Порядок Diaporthales							
	Родина Diaporthaceae							
	Рід *Diaporthe*							
209	*Diaporthe eres* + анаморфна стадія *Phomopsis oblonga*	+		+				
210	*Diaporthe fagi*					+		
211	*Diaporthe impulsa*	+						
212	*Diaporthe larseniana*	+						
213	*Diaporthe syngenesia*			+				
214	*Diaporthe pustulata*			+				
215	*Diaporthe* sp. в стадії анаморфи *Phomopsis juniperivora*	+		+				
216	*Diaporthe sp.* в стадії анаморфи *Phomopsis tinea*	+						
217	*Diaporthe trinucleata*			+				
218	*Diaporthe* sp.			+				
	Родина Gnomoniaceae							
	Рід *Cryptosporella*							
219	*Cryptosporella betulae*	+						
220	*Cryptosporella suffusa*	+						
	Рід *Gnomonia*							

221	*Gnomonia rostellata*	+						
	Рід *Mamianiella*							
222	*Mamianiella coryli*. (= *Mamiania coryli*)			+				
	Родина Melanconidaceae							
	Рід *Allantoporthe*							
223	*Allantoporthe tessella*	+						
	Рід *Melanconis*							
224	*Melanconis alni*			+				
225	*Melanconis carthusiana*			+				
226	*Melanconis stilbostoma*	+		+				
	Рід *Melogramma*							
227	*Melogramma campylosporum*		+	+				+
228	*Melogramma cylindrosporum*			+				
229	*Melogramma spiniferum*		+	+	+	+		+
230	*Melogramma* sp.			+				
	Рід *Melanconium*							
231	*Melanconium juglandinum*			+				
	Рід *Prosthecium*							
232	*Prosthecium platanoidis*	+						
233	*Prosthecium pyriforme* в стадії анаморфи *Stegonsporium pyriforme*	+		+				
	Родина Pseudovalsaceae							
	Рід *Pseudovalsa*							
234	*Pseudovalsa bicornis* (=*Melanconis bicornis*)			+				
235	*Pseudovalsa lanciformis* + стадія анаморфи *Coryneum lanciforme*	+		+				
	Рід *Pseudovalsella*							
236	*Pseudovalsella thelebola* + анаморфна стадія *Hendersoniopsis thelebola*	+						
	Родина Valsaceae							
	Рід *Cryptodiaporthe*							
237	*Cryptodiaporthe lebiseyi*	+						
	Рід *Leucostoma*							
238	*Leucostoma auerswaldii* + анаморфна стадія *Cytospora personata*	+						
239	*Leucostoma massarianum* в стадії анаморфи *Cytospora massariana*	+						

240	*Leucostoma persoonii*			+				
241	*Leucostoma translucens*			+				
242	*Leucostoma* sp.			+				
	Рід *Valsa*							
243	*Valsa abietis*	+		+				
244	*Valsa ambiens* в стадії анаморфи *Cytospora ambiens*	+	+	+				
245	*Valsa ceratosperma*	+		+				
246	*Valsa cypri* (= *Valsa pruinosa*)	+						
247	*Valsa friesii* + анаморфна стадія *Cytospora pinastri*	+						
248	*Valsa malicola* + анаморфна стадія *Cytospora schulzeri*	+						
249	*Valsa melanodiscus* + анаморфна стадія *Cytospora melanodiscus*	+						
250	*Valsa nivea*	+		+				
251	*Valsa populina* в стадії анаморфи *Cytospora populina*			+				
252	*Valsa salicina*	+		+				
	Diaporthales insertae sedis							
	Рід *Anisogramma*							
253	*Anisogramma virgultorum*	+						
	Рід *Sirococcus*							
254	*Sirococcus conigenus*	+				+	+	
	Порядок Ophiostomatales Benny & Kimbr.							
	Родина Ophiostomataceae							
	Рід *Ophiostoma*							
255	*Ophiostoma polyporicola* + стадія анаморфи	+		+	+	+		+
256	*Ophiostoma ulmi*			+				
257	*Ophiostoma* sp. в стадії анаморфи *Sporothrix* sp.		+					
	Рід *Pesotum*							
258	*Pesotum piceae*	+		+				+
	Порядок Sordariales							
	Родина Bertiaceae							
	Рід *Bertia*							
259	*Bertia moriformis* var. *moriformis*	+	+	+	+		+	+
260	*Bertia moriformis* var. *latispora* f. *tetraspora*			+				+

261	*Bertia moriformis* var. *multiseptata*	+	+					+
	Родина Chaetosphaeriaceae							
	Рід *Chaetosphaeria*							
262	*Chaetosphaeria aterrima* (= *Melanomma aterrima*)			+				
263	*Chaetosphaeria callimorpha*	+						
264	*Chaetosphaeria cupulifera*		+	+				
265	*Chaetosphaeria* cf. *fuegiana*		+					
266	*Chaetosphaeria innumera*	+		+				
267	*Chaetosphaeria* cf. *longiseta*	+			+			
268	*Chaetosphaeria myriocarpa* + анаморфна стадія *Chloridium lignicola*	+						
269	*Chaetosphaeria preussii*			+		+		
270	*Chaetosphaeria pulviscula* + стадія анаморфи *Menispora caesia*	+	+	+	+			+
271	*Chaetosphaeria sp.* в стадії анаморфи *Gonytrichum caesium*				+			
272	*Chaetosphaeria* sp. в стадії анаморфи *Gonytrichum macrocladum*			+				
	Рід *Melanochaeta*							
273	*Melanochaeta aotearoae* в стадії анаморфи *Sporoschisma mirabile*			+	+			
	Рід *Menispora*							
274	*Menispora manitobaensis*			+				
	Рід *Sporoschisma*							
275	*Sporoschisma juvenile*				+			
	Родина Chaetosphaerellaceae							
	Рід *Chaetosphaerella*							
276	*Chaetosphaerella fusca* в стадії анаморфи *Oedemium didymum*			+				
277	*Chaetosphaerella phaeostroma* + стадія анаморфи *Oedemium minus*			+				+
	Родина Coronophoraceae							
	Рід *Coronophora*							
278	*Coronophora angustata*			+				
	Рід *Nitschkia*							
279	*Nitschkia collapsa*	+						
280	*Nitschkia confertula*	+		+	+	+		
281	*Nitschkia cupularis*			+				

282	*Nitschkia grevillei*		+					
	Родина Helminthosphaeriaceae							
	Рід *Diplococcium*							
283	*Diplococcium lawrencei*			+				
	Рід *Echinosphaeria*							
284	*Echinosphaeria canescens*	+	+	+				
285	*Echinosphaeria strigosa*			+				
	Рід *Endophragmiella*							
286	*Endophragmiella cesatii*			+				
287	*Endophragmiella ellisii*			+				
288	*Endophragmiella fagicola*			+				
289	*Endophragmiella oblonga*	+		+	+			
	Рід *Spadicoides*							
290	*Spadicoides sp.*							
	Родина Lasiosphaeriaceae							
	Рід *Lasiosphaeria*							
291	*Lasiosphaeria hispida*	+	+		+			
292	*Lasiosphaeria ovina*	+	+	+	+	+	+	
293	*Lasiosphaeria phyllophila*			+				
294	*Lasiosphaeria punctata* + стадія анаморфи *Endophragmiella biseptata*	+		+				
295	*Lasiosphaeria rhacodium*		+					
296	*Lasiosphaeria sorbina*			+				
	Рід *Lasiosphaeris*							
297	*Lasiosphaeris hirsuta*	+	+	+	+	+	+	
	Рід *Ruzenia*							
298	*Ruzenia spermoides*		+	+		+	+	
	Порядок Phyllachorales							
	Родина Phyllachoraceae							
	Рід *Polystigma*							
299	*Polystigma fulvum*			+				
	Sordariales incertae sedis							
	Рід *Brachysporiella*							
300	*Brachysporiella dennisii*			+				
301	*Brachysporiella gayana*			+				
302	*Brachysporiella setosa*			+				+
	Рід *Carpoligna*							
303	*Carpoligna pleurothecii* в стадії анаморфи *Pleurothecium recurvatum*		+					+

	ПІДКЛАС XYLARIOMYCETIDAE							
	Порядок Amphisphaeriales							
	Родина Amphisphaeriaceae							
	Рід *Amphisphaeria*							
304	*Amphisphaeria millepunctata*	+						
305	*Amphisphaeria* sp.			+				
	Родина Discosiaceae							
	Рід *Discostroma*							
306	*Discostroma corticola* + анаморфна стадія *Seimatosporium lichenicola*	+						
	Рід *Iodosphaeria*							
307	*Iodosphaeria* sp. в стадії анаморфи *Ceratosporium gracile*			+				
	Порядок Xylariales							
	Родина Diatrypaceae							
	Рід *Anthostoma*							
308	*Anthostoma amoenum*	+						
309	*Anthostoma gastrinum*			+				+
310	*Anthostoma turgidum*		+	+				
	Рід *Diatrype*							
311	*Diatrype bullata*	+		+		+	+	
312	*Diatrype decorticata*	+						
313	*Diatrype disciformis*	+	+	+	+	+	+	+
314	*Diatrype stigma*	+	+	+	+	+	+	+
	Рід *Diatrypella*							
315	*Diatrypella decorata*			+				
316	*Diatrypella favacea*	+	+	+	+	+	+	+
317	*Diatrypella quercina*			+	+	+		
318	*Diatrypella melaena*			+				
319	*Diatrypella melaleuca*				+			
320	*Diatrypella persicae*			+				
321	*Diatrypella pulvinata*			+				
	Рід *Eutypa*							
322	*Eutypa flavovirens*			+				+
323	*Eutypa lata*	+		+				
324	*Eutypa laevata*	+						
325	*Eutypa leioplaca*			+				
326	*Eutypa leptoplaca*			+				
327	*Eutypa maura*	+	+	+				

328	*Eutypa rivulosa*			+				
329	*Eutypa sparsa*	+		+				
330	*Eutypa spinosa*	+	+	+	+	+	+	+
331	*Eutypa velutina*			+				
	Рід *Eutypella*							
332	*Eutypella alnifraga*			+				
333	*Eutypella cerviculata*	+	+					
334	*Eutypella leprosa*	+	+					
335	*Eutypella quaternata* + анаморфна стадія *Libertella faginea*	+	+	+	+	+	+	+
336	*Eutypella stellulata*	+						
337	*Eutypella sorbi*			+				
338	*Eutypella tetraploa*	+		+				
	Рід *Libertella*							
339	*Libertella aucupariae*			+				
340	*Libertella disciformis*	+	+	+				
	Рід *Quaternaria*							
341	*Quaternaria dissepta*			+				
	Родина Xylariaceae							
	Рід *Annulohypoxylon*							
342	*Annulohypoxylon cohaerens*	+	+	+	+	+	+	+
343	*Annulohypoxylon minutellum*			+				
344	*Annulohypoxylon multiforme* + анаморфна стадія	+	+	+		+	+	
	Рід *Biscogniauxia*							
345	*Biscogniauxia nummularia*	+	+	+			+	+
346	*Biscogniauxia repanda*	+		+				
	Рід *Daldinia*							
347	*Daldinia childiae*	+	+	+		+		
348	*Daldinia concentrica*			+				
349	*Daldinia fissa*	+		+		+	+	+
350	*Daldinia loculata*	+						
	Рід *Hypoxylon*							
351	*Hypoxylon crocopeplum*		+					
352	*Hypoxylon fragiforme* + анаморфна стадія	+		+	+	+	+	+
353	*Hypoxylon fuscum*	+		+		+	+	+
354	*Hypoxylon howeanum*	+	+	+				
355	*Hypoxylon macrocarpum*	+		+				+
356	*Hypoxylon perforatum*			+				

357	*Hypoxylon porphyreum*			+				
358	*Hypoxylon rubiginosum*	+	+	+	+	+	+	+
359	*Hypoxylon rutilum*			+				+
360	*Hypoxylon* cf. *submonticulosum*							+
	Рід *Kretzschmaria*							
361	*Kretzschmaria deusta*	+	+	+	+	+	+	+
	Рід *Nemania*							
362	*Nemania confluens*			+				
363	*Nemania effusa*			+				
364	*Nemania serpens*	+	+	+	+			+
	Рід *Lopadostoma*							
365	*Lopadostoma fagi*		+	+	+			
366	*Lopadostoma polynesium* + анаморфна стадія			+				
	Рід *Rosellinia*							
367	*Rosellinia aquila*			+				
368	*Rosellinia britannica*			+				
369	*Rosellinia corticium*			+				
370	*Rosellinia mammiformis*			+				
371	*Rosellinia subsimilis*		+	+				
372	*Rosellinia thelena*	+						
	Рід *Xylaria*							
373	*Xylaria arbuscula*		+	+				
374	*Xylaria bulbosa*			+				
375	*Xylaria carpophila*		+	+		+		+
376	*Xylaria corniformis*		+	+				
377	*Xylaria filiformis*			+				
378	*Xylaria hypoxylon*	+	+	+	+	+	+	+
379	*Xylaria longipes*	+	+	+				+
380	*Xylaria polymorpha* + анаморфна стадія	+	+	+		+	+	+
	Xylariales incertae sedis							
	Рід *Phomatospora*							
381	*Phomatospora dinemasporium* J. Webster (=*Dinemasporium strigosum*)							+
	SORDARIOMYCETES INCERTAE SEDIS							
	Порядок Trichosphaeriales							
	Родина Trichosphaeriaceae							

	Рід *Cryptadelphia*							
382	*Cryptadelphia brevior* в стадії анаморфи *Brachysporium brevius*	+	+					
383	*Cryptadelphia groenedalensis* в стадії анаморфи *Brachysporium nigrum*	+	+		+			
384	*Cryptadelphia polyseptata* в стадії анаморфи *Brachysporium polyseptatum*			+	+	+		+
385	*Cryptadelphia* sp. в стадії анаморфи *Brachysporium obovatum*	+		+				
	Рід *Fluviostroma*							
386	*Fluviostroma wrightii*			+				
	PEZIZOMYCOTINA INCERTAE SEDIS							
	Рід *Acrodictys*							
387	*Acrodictys septosporioides*			+				
	Рід *Actinocladium*							
388	*Actinocladium rhodosporum*	+		+				
	Рід *Asterosporium* Kunze							
389	*Asterosporium asterospermum*	+	+		+			
	Рід *Bactridium*							
390	*Bactridium flavum*	+	+			+		
	Рід *Bactrodesmiella*							
391	*Bactrodesmiella masonii*			+				
	Рід *Bispora*							
392	*Bispora antennata*	+		+				+
393	*Bispora betulina*	+		+				
	Рід *Cacumisporium*							
394	*Cacumisporium capitulatum*			+				
	Рід *Camposporium*							
395	*Camposporium cambrense*		+					
396	*Camposporium pellucidum*			+				
	Рід *Cryptocoryneum*							
397	*Cryptocoryneum condensatum*	+	+	+	+	+		+
	Рід *Excipularia*							
398	*Excipularia fusispora*			+		+		
	Рід *Lylea*							
399	*Lylea tetracoila*	+	+	+	+	+		+
	Рід *Monodictys*							

	Monodictys paradoxa	+						
400	*Monodictys spiraeae*	+						
	Рід *Monotosporella*							
401	*Monotosporella setosa*							+
	Рід *Nematogonum*							
402	*Nematogonum ferrugineum*			+				
	Рід *Paradendryphiopsis*							
403	*Paradendryphiopsis laxa*				+			
	Рід *Phragmocephala*							
404	*Phragmocephala stemphylioides* (= *Endophragmia stemphylioides*)		+					
	Рід *Phragmotrichum*							
405	*Phragmotrichum rivoclarinum*			+				
	Рід *Taeniolina*							
406	*Taeniolina scripta*	+	+		+	+		+
Кількість таксонів		**176**	**95**	**275**	**67**	**61**	**47**	**71**