

УДК 582. 282 (477. 83:292. 452)

Бублик Я.Ю., Климишин О.С.

ЕКОЛОГІЧНІ НІШІ КСИЛОСАПРОТРОФНИХ АСКОМІКОТІВ ГІРСЬКИХ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ

Проаналізовано історію формування поняття "екологічна ніша". Розглянуто проблему виділення екологічних ніш у грибів. У ксилосапротрофних аскомікотів пропонується виділяти 6 груп екологічних ніш з відповідними типами: 1) просторові з 7 типами (за нагонами різного діаметру і форми галузження та виділенням структурних частин стовбурів, включаючи пеньки); 2) топічні з кортикофільним, лігнофільним і кортико-лігнофільним типами; 3) біоморфні (за життєвими формами) з типами хвойних дерев, листопадних дерев і чагарників; 4) гігروتонні (за умовами зволоження оселищ) з типами посушливих і зволжених (тимчасово або постійно) оселищ; 5) трофічні (за спеціалізацією до певного деревного субстрату) із стенотрофним типом, що властивий аскомікотам без їх чіткої спеціалізації до певного виду деревного субстрату, і еутрофним типом, де гриби чітко спеціалізовані до певної деревної рослини; 6) сапротрофні (за станом розкладання субстрату) з 5 типами на основі шкали деструкції деревного субстрату П. Ренвалла.

*Для прикладу наведено просторові екологічні ніші аскомікотів на мертвій деревині берези повислої (*Betula pendula* Roth.).*

Ключові слова: *екологічна ніша, ксилосапротрофні аскомікоти, мертвий березовий субстрат, гірські лісові екосистеми, Сколівські Бескиди.*

Термін "ніша" з'явився в екології порівняно недавно (в першій чверті ХХ 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 [9], оселище організму – це його "адреса", а "екологічна ніша" – його "професія". М. Бігон [17] 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 [15], входить також оселище. Тобто ніша, за визначенням Й.В. Царика [16], – це багатовимірний простір факторів, які необхідні для функціонування популяції, виду.

Історія формування поняття "екологічна ніша"

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 [13, 22]. Він розумів її як мікрооселище, розташування видової популяції у просторі (найдрібнішу одиницю її розподілу), тобто застосовував аутоекологічний 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. [20] 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 концепцією 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 [14].

Новий підхід у розвитку теорії екологічної ніші почався у 1958 р., коли Дж. Хатчінсон [23] 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 багатовимірний, 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, рН 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 [24], 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 ній. 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 багатовимірну нішу** (або нішу як *гіпероб'єм*) [8, 9].

Дж. Вандермеєр [30] 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 "цільної 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 [26]. Внаслідок процесу "упаковки" екологічних ніш може збільшуватися їхній гіперпростір.

Істотний внесок у розробку теорії екологічної ніші зробив Р. Уїттекер [13], 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. Уїттекер 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. Уїттекером, – "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 їхніх 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** [11], а саме правило є наслідком закону константності В.І. Вернадського [4]. 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 [5], ще й міжвидовим добром. 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 [10].

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 мікотобіоти.

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.

Екологічні ніші 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 [3, 7, 27].

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 [12], оскільки є встановленим той факт, що гриби в кроні деревної рослини розташовуються не хаотично, а в строгому порядку [7].

Мікрогрупування грибів, кожне з яких використовує частину ресурсу субстрату, також можуть займати різні екологічні ніші. У ксилотрофних аскомікот 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.

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 [1] 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, сильно 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 пропонується виділяти **6 груп екологічних ніш** ксилосапротрофних грибів – *просторові, топічні, біоморфні, гігروتопні, трофічні і сапротрофні*, а також в межах груп окремі **типи екологічних ніш**.

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. Для дослідження екологічних ніш аскомікотів за типами наростання розрізняють такі види пагонів: 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 [7], кожен із видів пагонів представляє собою окрему тип екологічну нішу грибів.

Межі екологічних ніш аскомікотів на пагонах зазвичай дуже чітко виражені, і вони відповідають пагонам певного діаметру і типу наростання. В інших випадках 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 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 [12]. 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 екологічні ніші, це: верхня частина стовбура, центральна частина, а також 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 екологічну нішу нижньої частини стовбура, а в інших – як окрему екологічну нішу [6]. 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 пропонуємо використовувати класифікацію В.П. Ісікова [7], адаптовану нами для грибів на мертвій деревині. При цьому у них чітко виділяються 7 типів просторових 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 пеньки.

У групі *топічні екологічні ніші* у них виділяємо 3 типи: кортикофільний, тобто такий, де аскомікоти колонізують кору деревних рослин; лігнофільний, де гриби оселяються на оголеній деревині, а також кортико-лігнофільний, де колонізуються як кора мертвих дерев, так і ділянки без кори.

Екологічними нішами ксилотрофних грибів є і 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 і кущів. Отже, у групі *біоморфні екологічні ніші* за життєвими формами видів-субстратів можна виділяти 3 типи екологічних ніш аскомікотів: хвойних дерев, листопадних дерев і чагарників.

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

У групі *трофічні екологічні ніші* за спеціалізацією до певного деревного субстрату виділяємо 2 типи екологічних ніш аскомікотів: стенотрофний, що властивий грибам без їх чіткої спеціалізації до певного виду деревного субстрату, і еутрофний, де у аскомікотів чітко виявляється спеціалізація до певної деревної рослини. У більшості випадків під спеціалізацією розуміють приуроченість плодових тіл гриба до субстрату певного роду 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 [2]. Хоча конкретні механізми, які забезпечують субстратну спеціалізацію, досі не з'ясовані, тим не менш така вибірковість визначена філогенетично, як результат коеволуції рослин і грибів [18, 21, 25]. 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" [12].

У групі *сапротрофні екологічні ніші* за станом розкладу субстрату, на основі п'ятибальної шкали деструкції деревного субстрату П. Ренвалла [28], виділяємо 5 типів 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 обсыпається на великих ділянках; лезо ножа легко проникає в деревину; V – деревина дуже м'яка, повністю розкладається і без зусиль розпадається між пальцями.

Екологічні ніші ксилосапротрофних аскомікотів мертвого березового субстрату

Для прикладу розглянемо деякі структурно-функціональні особливості біоморфної екологічної ніші мікобіоти, сформованої на мертвій деревині берези повислої (*Betula pendula* Roth.), яка частково перекривається стенотрофними і еутрофними трофічними нішами і одночасно вміщує просторові, топічні і сапротрофні екологічні ніші.

У лісових екосистемах Сколівських Бескидів на мертвому субстраті *B. 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 виявилось, у *B. pendula* представляє одну просторову екологічну нішу, і в часі – за стадіями деструкції мертвої деревини або стадіями сукцесії мікобіоти, які між собою не завжди співпадають.

Виявлені види є найбільш поширеними у досліджуваному регіоні на деревному субстраті *B. pendula*, проте цей список можуть доповнювати і інші представники ксилосапротрофних аскомікотів. При аналізі розподілу аскомікотів дерев-субстратів нами було 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.

В просторовій екологічній ніші грибів "пагони I 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 діатриповий гриб *Diatrypella favacea* (Fr.) Ces. & De Not. (Diatrypaceae, Xylariales), поряд з яким через деякий час, але не дуже часто, ці пагони може колонізувати ксиларієвий гриб *Huroxylon fragiforme* (Pers.) J. Kickx f. (Xylariaceae, 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 ферментотворююча система, і які здатні розкладати складніші сполуки деревини.

Просторову екологічну нішу ксилотрофних аскових грибів "пагони II 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 (= *Muxocyclus polycystis* (Berk. & Broome) Sacc. або *S. siparium* (Berk. & Broome), які заміщують *Diatrypella favacea*, що свідчить про утворення фактично нової мікроніші. 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.

Мікобіота просторової екологічної ніші дереворуйнівних грибів "пагони III 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 *Pseudovalsalsalanciformis* (Fr.) Ces. & De Not. (Pseudovalsalsaceae, 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 *Annulohyphoxylon 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 екологічна ніша дискміцетів, які витісняють строми *Annulohyphoxylon 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 IV порядку з $d \leq 25$ мм" представлена аналогічним чином як і попередня ніша – "пагони III порядку з $d = 15-25$ мм".

"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 процес сукцесійних змін мікобіоти і формування протягом цього процесу однакових нових 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 одночасно з нею на оголених ділянках стовбура – сапротрофна екологічна ніша III типу. Спершу

топічну кортико-лігнофільну нішу колонізує піреноміцет *Annulohyphoxylon multiforme*, а коли субстрат стає м'якшим 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 апотеціодні плоді тіла гелотієвого гриба – *Ascocoryne solitaria* (Rehm) Dennis (Helotiaceae, Helotiales).

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

Оскільки процес розкладу деревного субстрату постійно змінює середовище життєдіяльності аскомікотів (відбуваються сукцесійні зміни), то тут спостерігаємо співіснування видів у такому розподілі ніш, за яким у стабільних умовах відбувалося би виключення одного з видів. Часом співіснування видів може пояснюватися дією не облікованих факторів. Як свідчать деякі літературні дані, в екологічній ніші мікрогруповання грибів повторюються на кожному подібному типі ресурсу. Так, у 1976 р. М. Свіфтом [29] шляхом відбору проб міцелію на гілках бука європейського було показано, що кількість видів грибів, які займають цю екологічну нішу, як правило, становить 4, але це число може коливатись від 1 до 9. Н. Діксом [19] також було встановлено, що видова структура мікрогруповання грибів на одному й тому ж субстраті є кількісно однаковою.

Висновки

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 багатовимірну нішу (або нішу як гіпероб'єм).

У ксилосапротрофних аскомікотів гірських лісових екосистем пропонується виділяти 6 груп екологічних ніш з відповідними типами: 1) *просторові* з 7 типами (за пагонами різного діаметру і наростання та виділенням структурних частин стовбурів, включаючи пеньки); 2) *топічні*: з кортикофільним типом, де аскомікоти колонізують кору деревних рослин; лігнофільним, де гриби оселяються на оголеній деревині, і кортико-лігнофільним типом; 3) *біоморфні* (за життєвими формами) з типами хвойних дерев, листопадних дерев і чагарників; 4) *гігротопні* (за умовами зволоження оселища) з типами посушливих і зволжених (тимчасово або постійно) оселищ; 5) *трофічні* (за спеціалізацією до певного деревного субстрату) із типом, що властивий аскомікотам без їх чіткої спеціалізації до певного виду деревного субстрату, і еутрофним типом, де чітко простежується спеціалізація до певної деревної рослини; 6) *сапротрофні* (за станом розкладання субстрату) з 5 типами на основі шкали деструкції деревного субстрату П. Ренвалла.

Результати дослідження мікобіоти на деревному субстраті берези повислої (*Betula pendula* Roth.) вказують на можливість перекриття в просторі або звуження окремих типів екологічних ніш дереворуйнівних грибів, формування "мікроніш" в межах окремих типів, існування екотонних ділянок екологічних ніш, формування нових екологічних ніш аскомікотів в процесі сукцесійних змін мікобіоти внаслідок деструкції деревини.

1. Бондарцева М.Л. Эколого-биологические закономерности функционирования ксилотрофных базидиомицетов в лесных экосистемах // Грибные сообщества лесных экосистем. Москва-Петрозаводск: Карельский НЦ РАН, 2000. – С. 9-25.
2. Бондарцева М.Л., Свищ Л.Г., Балтаева Г.М. Некоторые закономерности распространения трутовых дереворазрушающих грибов // Микология и фитопатология. – 1992. – Т. 26. – Вып. 6. – С. 442-447.
3. Вахмистрова Т.В. Специализация настоящего и окаменного трутовиков к диаметру древесного субстрата // Микология и фитопатология. – 1987. – Т. 21. – Вып. 6. – С. 503-508.
4. Вернадский В.И. Избранные сочинения. – М.: АН СССР, 1960. – Т. 5. – 422 с.
5. Грант В. Эволюция организмов. – М.: Мир, 1980. – 408 с.
6. Грибные сообщества лесных экосистем. Том 2 / Под ред. В.Г. Стороженко, В.И. Крутова. – Москва-Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2004. – 311 с.
7. Исиков В.П., Конопля Н.И. Дендромикология. – Луганск: Альма-Матер, 2004. – 347 с.
8. Одум Ю. Основы экологии. – М.: Мир, 1975. – 740 с.
9. Одум Ю. Экология. – М.: Мир, 1986. – 376 с. – (т. 2).
10. Работнов Т.А. Фитоценология. – М.: Изд-во Моск. ун-та, 1983. – 296 с.
11. Розенберг Г.С., Мозговой Д.П., Гелашвили Д.Б. Экология. Элементы теоретических конструкций современной экологии (учебное пособие). – Самара: Самарский научный центр РАН, 1999. – 369 с.
12. Сафонов М.А. Структура сообществ ксилотрофных грибов. – Екатеринбург: УрО РАН, 2003. – 271 с.
13. Уиттекер Р. Сообщества и экосистемы. – М.: Прогресс, 1980. – 328 с.
14. Федоров В.Д., Гильманов Т.Г. Экология. – М.: Изд-во МГУ, 1980. – 464 с.
15. Хански И. Ускользящий мир: экологические последствия утраты местообитаний. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 342 с.
16. Царик Й.В. Рецензия на книгу "Илкка Хански. Ускользящий мир: экологические последствия утраты местообитаний. – М.: Товарищество научных изданий КМК, 2010. – 342 с." // Біологічні Студії. – 2014. – Том 8, № 2. – С. 217-220.
17. Begon M., Mortimer M. Population Ecology. A Unified Study of Animals and Plants, 2nd edn. – Blackwell, Oxford, 1989. – 220 p.
18. Burdon J.J., Thrall P.H. Spatial and temporal patterns in coevolving plant and pathogen associations // Am. Nat. – 1999. – V. 153. – P. 515-533.
19. Dix N.J., Webster J. Fungal ecology. – Wallington, Surrey: Springer-Science+Business Media, B.V., 1995. – 549 p.
20. Elton Ch. Animal Ecology. – New York: MacVillan Company, 1927. – 260 p.
21. 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.
22. Grinnell J. The niche-relationships of the California thrasher // "Auk". – 1917, vol. 34. – P. 427-433.
23. Hutchinson G.E. Concluding remarks // Cold Spring Harbor Symp. Quant. Biol. – 1958, vol. 22. – P. 415-427.
24. 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.
25. Knogge W. Fungal infection of plants // The Plant Cell. – 1996. – Vol. 8. – No. 10. – P. 1711-1722.
26. MacArthur R.H. The theory of the niche // Population Biology and Evolution. – Syracuse, New York: Syracuse University Press. – 1968. – P. 159-176.

27. Mueller G.M., Bills G.F., Foster M.S. Biodiversity of fungi. Inventory and Monitoring Methods / Gregory M. Mueller, Gerald F. Bills, Mercedes S. Foster. – ELSEVIER Academic Press, 2004. – 762 p.
28. Renvall P. Community structure and dynamics of wood-rooting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in Northern Finland // *Karstenia*. – 1995. – № 3. – P. 1-51.
29. 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. – No. 26. – P. 139-149.
30. Vandermeer J.H. *Elementary Mathematical Ecology*. – New York: Wiley-Interscience, 1981. – 294 p.

Державний природознавчий музей НАН України, м. Львів
 e-mail: bublykyaroslav1302fungi@gmail.com
 e-mail: trilobit6@gmail.com

Бублик Я.Ю., Климишин А.С.

Экологические ниши ксилосапротрофных аскомицетов горных лесных экосистем

Проанализирована история формирования понятия "экологическая ниша". Рассмотрена проблема выделения экологических ниш у грибов. У ксилосапротрофных аскомицетов предлагается выделять 6 групп экологических ниш с соответствующими типами: 1) пространственные с 7 типами (по побегам разного диаметра и наростания и выделением структурных частей стволов, включая пеньки); 2) топические с кортикофильным, лигнофильным и кортико-лигнофильным типами; 3) биоморфные (по жизненным формам) с типами хвойных деревьев, листопадных деревьев и кустарников; 4) гигротопные (по условиям увлажнения экотопа) с типами засушливых и влажных (временно или постоянно) экотопов; 5) трофические (по специализации к определенному древесному субстрату) с стенотрофным типом, который присущ аскомицетам без их четкой специализации к определенному виду древесного субстрата, и эутрофным типом, где грибы четко специализированы к определенному древесному растению; 6) сапротрофные (по состоянию разложения субстрата) с 5 типами на основе шкалы деструкции древесного субстрата П. Ренвалла.

Для примера приведены пространственные экологические ниши аскомицетов на мертвой древесине березы повислой (*Betula pendula* Roth.).

Ключевые слова: экологическая ниша, ксилосапротрофные аскомицеты, мертвый березовый субстрат, горные лесные экосистемы, Сколевские Бескиды.

Bublyk Ya., Klymyshyn O.

Ecological niches of xylosaprotrophic ascomycetes of mountain forest ecosystems

Analyzes the history of the formation of the concept of "ecological niche". The problem of allocation of ecological niches in fungi. In xylosaprotrophic ascomycetous proposed to allocate 6 groups of ecological niches with relevant types: 1) space with 7 types (by shoots of different diameter and shape of the branch and the allocation of the structural parts of trunks, including hemp); 2) with topical kortykofilnym, lihnofilnym and cortico-lihnofilnym types; 3) biomorphical (with life forms) types of conifers, deciduous trees and shrubs; 4) higrotropical (in terms of wetting habitat) types of dry and wet (temporarily or permanently) habitats; 5) trophical (specialization to a wood substrate) of stenotrophical type that is characteristic ascomycetous without their explicit specialization to a certain type of wood substrate, and eutrophical type where ascomycetous are clearly specialized to a certain woody plants; 6) saprotrophical (as expansion substrate) with 5 types based on the scale of destruction wood substrate by P. Renvall.

For example, given the spatial ecological niches ascomycetous on dead wood of *Betula pendula* Roth.

Key words: ecological niche, xylosaprotrophic ascomycetous, dead birches substrate, mountain forest ecosystem, Skolivski Beskydy.