

Ярослав БУБЛИК, Олександр КЛИМИШИН

## СПЕЦІАЛІЗАЦІЯ КСИЛОТРОФНИХ АСКОМІКОТІВ ДО ДЕРЕВНОГО СУБСТРАТУ (НА ПРИКЛАДІ ГІРСЬКИХ ЛІСОВИХ ЕКОСИСТЕМ СКОЛІВСЬКИХ БЕСКИДІВ)

У лісових екосистемах Сколівських Бескидів на 32 видах деревних рослин-субстратів, що представляють 12 родин, виявлено 275 таксонів ксилотрофних аскомікотів, з яких 265 у ранзі видів. Найбільша кількість видів (133) приурочена до деревини бука (*Fagus sylvatica* L.), субстратний преферendum, або спеціалізація до деревини певного роду рослин, притаманний більшості представників аскомікотів — 224 види (84%). Ксилотрофи, для яких можна виділити групи родів, які є субстратним преферendumом, належить 31 вид (12%). Види, у яких відсутній виражений субстратний преферendum, становлять незначну частину, а саме 10 видів (4%).

Серед гілок різного діаметра найбільшу кількість (50 видів) дереворуйнівних грибів зареєстровано на гілках з  $d \geq 25$  мм. Встановлено, що у списку біоти є й такі види, які спеціалізовані до великого субстрату (50 видів), тобто до стовбурів дерев. Найменше мікологічне розмаїття (14 видів) зафіксовано на гілках з  $d=3-10$  мм. У списку всіх виявлених ксилотрофних сумчастих грибів 72 види є індиферентними стосовно діаметра гілок, а 35 — індиферентні стосовно розміру субстрату загалом.

Найбільша кількість видів ксилотрофних грибів (103) приурочена до III стадії розкладання субстрату, подальша за кількістю видів є I стадія, на якій ідентифіковано 64 види, на IV — 46 і на II — 25 видів аскових дереворуйнівних грибів. Також виявлено види, які спеціалізовані до проміжних стадій деструкції деревного субстрату, тобто формують екотонні сапротрофні мікроніші.

**Ключові слова:** субстратна приуроченість, дереворуйнівні гриби, розклад деревини.

**Вступ.** Місцем існування і поживним субстратом для ксилотрофних грибів є деревина. Згідно з поширеною науковою гіпотезою, спільний розвиток грибів і деревних рослин у процесі еволюції відбувався від „всеїдності“ до вузької спеціалізації — переважного розвитку грибів на деревині певних родів або видів рослин (Stavishenko and Zalesov, 2008). Нові дослідження грибів, асоційованих з деревними рослинами, підтверджують той факт, що на кожному виді рослин існують притаманні

тільки їм види грибів. Винятком є гриби-поліфаги, у яких відсутня вузька спеціалізація (Isikov, 2004).

Серед екологічних чинників, що мають вплив на розвиток і поширення ксилотрофних грибів, виділяють дві групи: кліматичні і біотичні (Stepanova and Muhin, 1979; Stavishenko and Muhin, 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. Ячевським (Jachevskij, 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 „донор“, оскільки деревина виступає як єдине джерело живлення, місце існування (Stavishenko and Muhin, 2002). Деревний субстрат є також одним із важливих факторів, який визначає розселення ксилотрофних грибів (Aref'ev, 2010).

Саме тому трофічна структура, під якою розуміють вимоги ксилотрофних грибів до субстрату — деревини, є для багатьох з них базовою (Safonov, 2003). Вивчення цієї структури становить одну з найважливіших складових дослідження екологічних особливостей ксилотрофних грибів (Burova, 1988; Muhin, 1993; Bondarceva, 2000).

Здебільшого 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, стосунок до складу деревини і кори, а також історично складений зв'язок з деревом-субстратом (Burova, 1986; Bondarceva, Svishch and Baltaevab, 1992; Safonov, 2003). Хоча конкретні механізми, які забезпечують субстратну спеціалізацію, донині не з'ясовані, усе ж така вибірковість визначена філогенетично як результат коеволуції рослин і грибів (Burdon and Thrall, 1999; Knooge, 1996; Stavishenko and Muhin, 2002; Safonov, 2003).

На думку М. Сафонова (Safonov, 2003), суть феномена субстратної спеціалізації грибів можна визначити як існування у видів ксилотрофних грибів певного набору ферментів, які є комплементарні біохемічному складу деревини певного роду або групи родів деревних рослин, що сформувалася унаслідок спряженої еволюції компонентів системи „дерево-гриб“. Одним із проявів субстратної спеціалізації грибів до субстрату є особливість набору ферментів ксилотрофних грибів, що зумовлює їхню здатність до розкладу різного складу деревини (Garibova and Lekomseva, 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 целюлозо-деструктори (Safonov, 2003; D'jakov, 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, які продукують субстрат для дереворуйнівних грибів (Safonov, 2003). Варто зазначити, що у ксилотрофних, або дереворуйнівних грибів також спостерігається спеціалізація не лише до родової чи видової приналежності дерева-субстрату, а й до інших характеристик, таких як розмір та стан деревини.

**Дослідження мало за мету** встановити субстратну спеціалізацію ксилотрофних аскомікотів (на прикладі гірських лісових екосистем Сколівських Бескидів) до типу, розміру та стану мертвого деревного субстрату.

**Матеріал і методи досліджень.** Матеріалами дослідження слугували ксилосапротрофні аскомікотові гриби, зібрані нами на мертвому деревному субстраті в осінній період 2011—2015 років у лісових екосистемах Сколівських Бескидів. Гербаризацію матеріалу виконано згідно із загальноприйнятими методами (Baxter and van der Linde, 1999). До уваги брали лише мертву деревину. При зборі матеріалу проводили детальне обстеження відмерлих дерев, які становлять собою систему екологічних ніш різних видів грибів. Матеріал зберігається у гербаріях Львівського національного університету ім. І. Франка (LW) і Державного природознавчого музею НАН України (LWS).

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

Субстратний преферendum ксилосапротрофних сумчастих грибів до виду деревного субстрату визначали, використовуючи класифікацію типів субстратної спеціалізації, наведену далі (табл. 1).

Багато видів ксилотрофних грибів, серед яких і екологічна група дереворуйнівних аскомікотів, виявляє специфічність до розміру субстрату. Нами проаналізовано трапляння плодових тіл грибів на деревних субстратах різних розмірів, а саме: гілки та гілочки з  $d=3\text{—}10$  мм (пагони IV порядку); 2) гілки з  $d=10\text{—}15$  мм (пагони III порядку); 3) гілки з  $d=15\text{—}25$  мм (пагони II порядку); 4) гілки з  $d \geq 25$  мм (пагони I порядку); 5) стовбури дерев; 6) пні.

Стадії деструкції деревини визначали за п'ятибальною шкалою П. Ренвалла (Renvall, 1995): I — деревина щільна, ціла, стовбур чи гілка суцільна; лезо ножа проникає у деревину лише на декілька мм; II — деревина ще досить щільна, кора, як звичайно, присутня, але прикріплена неміцно; проникнення леза ножа в деревину на 1—2 см; III — деревина досить м'яка, без кори, подекуди починає опадати на невеликих ділянках; лезо ножа легко проникає у деревину; IV — деревина м'яка, повністю обсыпається на великих ділянках; лезо ножа легко проникає у деревину;

V — деревина дуже м'яка, повністю розкладається і без зусиль розпадається між пальцями.

Таблиця 1.

**Класифікація типів субстратної спеціалізації ксилотрофних аскомікотів до деревного субстрату (за Сафоновим, 2003).**  
**The classification of types of substrate specialization xylotrophic ascomycetous fungi to the wood substrate (by Safonov, 2003).**

Трофічний спектр	Критерії спеціалізації		
	Наявність добре вираженого роду субстратного преферендуму	Наявність групи родів, які є субстратним преферендумом	Субстратний преферендум відсутній
Рідко трапляються на деревині інших родів	Еустенотрофи	Стенотрофи	—
Нечисленні знахідки на деревині інших родів	Стенотрофи	Стенотрофи	—
Спектр широкий, є спеціалізація до голонасінних, або до покритонасінних	Спеціалізовані евритрофи 2-го порядку	Слабкоспеціалізовані евритрофи 2-го порядку	Евритрофи 2-го порядку
Спектр у край широкий	Спеціалізовані евритрофи 1-го порядку	Слабкоспеціалізовані евритрофи 2-го порядку	Евритрофи 1-го порядку

**Результати та їх обговорення.** На сьогоднішній день для лісових екосистем Сколівських Бескидів виявлено 275 таксонів ксилотрофних аскомікотів, з яких 265 у ранзі видів. При проведенні аналізу субстратної спеціалізації ксилотрофних грибів до типу, розміру і стану мертвої деревини були враховані дереворуйнівні аскомікоти, які визначені лише до рангу виду.

**Субстратна спеціалізація до типу субстрату.** Результати проведених досліджень вказують на те, що практично для усіх 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 є 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* L., *Quercus robur* L., *Quercus rubra* L.; родину *Oleaceae* представляє *Fraxinus excelsior* L.; родину *Pinaceae* репрезентують 3 рослини-субстрати: *Abies alba* Mill., *Picea abies* (L.) Karsten, *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., *Spiraea japonica* L.f.; родина *Sapindaceae* — *Acer platanoides* L. та *A. pseudoplatanus* L.; родина

*Salicaceae* представлена рослинами-субстратами: *Populus alba* L., *P. nigra* L., *P. tremula* L., *Salix babylonica* L., *Salix caprea* L.; родина *Ulmaceae* — *Ulmus* sp.

Слід зазначити, що ксилотрофні аскомікотові були відмічені й на мертвій деревині рослин, які не є типовими для лісових екосистем Сколівських Бескидів. До таких дерев-субстратів належать інтрадукований інвазивний вид *Acer negundo* L. (*Sapindaceae*), *Juglans regia* L. (*Juglandaceae*), а також два види з родини *Fabaceae*: *Caragana arborescens* Jean-Baptiste Lamarck 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 ідуть *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 чотири види досліджуваних грибів зареєстровано на *Juniperus communis*, *Populus tremula*, *Rubus idaeus* і *Sorbus aucuparia*; 3 дереворуйнівні гриби знайдено на *Rosa* sp.; по два види — на деревині *Malus sylvestris* і *Ulmus* sp. На таких деревних субстратах, як *Spirea japonica*, *Pinus sylvestris*, *Frangula alnus*, *Juglans regia*, *Caragana arborescens* і *Robinia pseudoacacia* виявлено лише по одному виду ксилотрофних аскомікотів. Варто зазначити, що на *Prunus padus* і *Salix caprea* також були зареєстровані аскові гриби, проте їх не вдалося ідентифікувати. Ще 18 видів ксилотрофних аскомікотів було виявлено на невідомих відмерлих деревних породах.

Хоча в гірських лісових екосистемах домінантними є хвойні породи дерев, на них виявлено доволі бідне видове розмаїття ксилотрофних аскомікотів порівняно з листопадними породами. Мертва деревина голонасінних більшою мірою колонізується базидієвими ксилотрофами (*Basidiomycota*), що відомо з багатьох літературних джерел, а також спостерігалось нами під час проведення досліджень.

Для переважної більшості видів ксилотрофних аскомікотів у гірських лісових екосистемах важливим є не видова, а саме родова приналежність деревини. Із списку біоти дереворуйнівних сумчастих грибів, у яких добре виражений субстратний преферендум, тобто спеціалізація до деревини певного роду рослин, належить більшість представників — 224 види, що становить 84% від загальної кількості виявлених грибів (рис. 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 становлять ксилотрофи, у яких можна виділити групи родів, котрі є субстратним преферендумом. До таких представників належить 31 вид, що становить 12% від загальної кількості

ксилотрофних грибів виявленої мікобіоти (рис. 1). В цій групі грибів можна зазначити такі, як *Annulohyphoxylon multiforme*, *Hyphoxylon fragiforme*, *Nectria cinnabarina* та її анаморфна стадія *Tubercularia vulgaris* та ін.

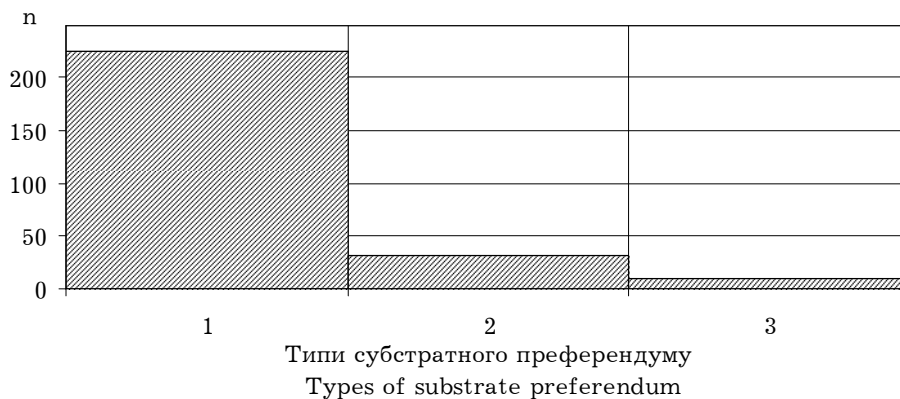


Рис. 1. Розподіл кількості видів (n) ксилотрофних аскомікотів за типами субстратного преферендуму: 1 — добре виражений, 2 — представлений групою родів, 3 — відсутній.

Fig. 1. Distribution number species of xylotrophic ascomycetous fungi (n) by substrate preferendum types: 1 — well expressed, 2 — represented by a group of families, 3 — not available.

Види, у яких відсутній виражений субстратний преферендум, становлять незначну частину, а саме 10 видів, або 4% від загальної кількості видів. Наприклад, *Bisporella citrina*, *Hymenoscyphus calyculus*, *Pseudospiropes simplex*, *Orbilbia leucostigma*, *Bertia moriformis*, *Chaetosphaeria preussii* та інші аскові ксилотрофи.

Як підтвердження наявності у ксилотрофних грибів субстратної спеціалізації, тобто преферендуму до типу деревного субстрату, подамо кілька прикладів. З мертвою деревиною бука (*Fagus*) у лісових екосистемах Сколівських Бескидів, зокрема й на території Українських Карпат, асоційована досить значна кількість дереворуйнівних аскомікотів. Варто відзначити такого представника, як *Hyphoxylon fragiforme* (*Xylariaceae*, *Xylariales*), що спеціалізований до зазначеного субстрату. Він є дуже поширеним первинним сапрофітом, котрий колонізує як гілки, так і стовбури. А такий представник цього роду, як *Hyphoxylon fuscum*, спеціалізований до *Corylus* та *Alnus* з родини *Betulaceae*. Зовні буває іноді подібний до *H. fragiforme*, передусім на ранніх етапах розвитку стром, однак другий представник зазначеної субстрату не колонізує. За допомогою того їх можна легко ідентифікувати навіть у польових умовах, знаючи деревний субстрат, а також при проведенні якісної реакції: при поміщенні частки строми *H. fuscum* в 4—10% KOH утворюється пігмент оливкового кольору, а *H. fragiforme* — іржаво-бурого, іноді до коричневого.

Також із цієї родини на дереві-субстраті бука (*Fagus*) часто трапляється *Annulohyphoxylon cohaerens*, що є також поширеним сапротрофом мертвої деревини в лісах, і характеризується чорною подушкоподібною строєю з аннулятними сосочкоподібними остіолями перитеціїв. До цього виду дуже подібний *Annulohyphoxylon multiforme*. Ці види легко розрізнити та ідентифікувати, знаючи рід деревного субстрату, позаяк останній приурочений до мертвої деревини *Corylus*, *Betula* та *Alnus*, тоді як *A. cohaerens* лише до *Fagus*.

Серед інших піреноміцетів із порядку Diaporthales родини *Melogrammataceae* з деревиною букових гілок асоційована *Melogramma spiniferum*. До цього виду зовні дуже подібна *Melogramma carpulosporum*. Ці види легко розрізнити за деревним субстратом. Перший представник лише на деревині бука (*Fagus*), другий — лише на деревині граба (*Carpinus*).

**Субстратна спеціалізація до розміру деревного субстрату.** Кожна з фракцій деревного субстрату (розмір, або діаметр деревини) представляє собою певний тип просторової екологічної ніші дереворуйнівних грибів (Bublyk and Klymyshyn, 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 стосовно цієї ознаки субстрату (табл. 2). Серед ксилотрофних аскомікотів є види, які спеціалізовані до відповідного діаметра гілок, до стовбурів дерев, і є індиферентні види стосовно діаметра гілок або субстрату загалом.

Таблиця 2.

Спеціалізація виявлених видів ксилотрофних аскомікотів до фракцій деревного субстрату.  
Specialization identified xylotrophic ascomycetous fungi to the size of wood substrate.

Група грибів за стосунком до розміру деревного субстрату	Кількість видів	Загальна кількість видів	%	
Види, спеціалізовані до певного діаметра 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 діаметра гілок	гілки та гілочки різних діаметрів	72	72	27
Індиферентні види стосовно субстрату загалом	Гілки та гілочки різних діаметрів, стовбури дерев та пні	35	35	13
Разом виявлених видів ксилотрофних аскомікотів			265	

Так, з усього 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  $d=10\text{--}15$  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  $d=15\text{--}25$  мм (пагони II порядку) репрезентована 23 видами, серед яких такі поширені види, як *Hysterographium flexuosum*, *Strossmayeria atriseda* у стадії анаморфи *Pseudospiropes nodosus*, *Melanconis alni*, *Coronophora angustata*, *Eutypa spinosa*, *Eutypella tetraploa*.

Серед гілок різних діаметрів найбільшу кількість дереворуйнівних грибів (50 видів) зареєстровано на гілках з  $d \geq 25$  мм (пагони I порядку). До таких видів належать, зокрема, *Xylaria filiformis*, *Nemania serpens*, *Biscogniauxia geranda*, *Quaternaria dissepta*, *Endophraggiella* spp., *Melanconis stilbostoma*, *Neobulgaria pura* та ін.

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

Окремо про види, які заселяють пні — специфічну екологічну нішу, з котрою 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 (Bublyk and Klymyshyn, 2016). До видів, що переважно оселяються на пнях, належать чотири види: *Kretzschmaria deusta*, *Xylaria hypoxylon*, *X. longipes* і *X. polymorpha*.

У процесі екологічного аналізу встановлено, що у списку всіх виявлених видів присутні такі, які можуть оселятися на гілках дерев різного діаметра, але вони відсутні на великій фракції деревини, тобто на стовбурах. Такі види можна вважати індиферентними стосовно діаметра 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 списку біоти ксилотрофних грибів присутні й 35 індиферентних види стосовно розміру субстрату загалом. До найпоширеніших з них належать *Mollisia cinerea*, *M. ventosa*, *Ascocoryne sarcoides*, *Bisporella citrina*, *Hymenoscyphus calyculus*, *Chlorociboria aeruginosa*, *S. aeruginascens*, *Nectria cinnabarina* та її анаморфна стадія *Tubercularia vulgaris*, *Bertia moriformis*, представники роду *Chaetosphaeria*, *Annulohypoxylon cohaerens*, *Hypoxylon rubiginosum* та інші перелічені види формують плодові тіла як на стовбурах, так і на гілковому опаді різного діаметра.

Отримані дані про субстратну спеціалізацію ксилотрофних аскових грибів, ймовірно, пов'язані з тим фактом, що деревина з більшим діаметром висихає повільніше порівняно з деревиною, яка має менший діаметр, а це сприяє довшому підтримуванню оптимальної вологи для розвитку грибів. Цим частково можна пояснити виявлену тенденцію до підвищення кількості окремих видів із збільшенням діаметра деревини.



Нами також встановлено, що чим більший діаметр, і відповідно об'єм мертвої деревини, який займає міцелій ксилотрофного гриба, тим більша кількість плодових тіл утворюється. Звідси випливає висновок, що об'єму малих гілок достатньо для розвитку міцелію, який може утворювати невелику кількість плодових тіл. Отже, діаметр деревини вказує на те, що він є 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 спеціалізовані або приурочені до певного діаметра субстрату; 72 види (27%) становлять групу індиферентних видів стосовно діаметра гілок і лише 35 видів від загальної кількості ксилотрофних аскомікотів, або 13%, належать до групи індиферентних стосовно субстрату загалом, тобто такі, що можуть траплятися як на стовбурах, так і на гілках різного діаметра мертвої деревини.

**Субстратна 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 хемізмом перетворення мертвої деревини під мікогенним впливом (Safonov, 2003).

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

Екологічний аналіз спеціалізації ксилотрофних аскомікотів до стану субстрату за п'ятибальною шкалою П. Ренвалла показав, що дереворуйнівні гриби присутні на I—IV стадіях деструкції деревного субстрату, натомість на V стадії їх не виявлено. Найбільша кількість видів (103) приурочена до III стадії, на I стадії ідентифіковано 64 види ксилотрофних аскомікотів, на IV — 46 і на II — 25 видів дереворуйнівних аскових грибів (табл. 3).

Варто зазначити, що зареєстровано також види, спеціалізовані до проміжних стадій деструкції деревного субстрату, тобто які формують особливу сапротрофну 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, котра ще ледь тримається, так і на вже оголеній деревині. На III—IV стадіях також зареєстровано 11 видів

досліджуваної екологічної групи грибів. Наприклад, до таких видів належать *Ophiostoma polyporicola*, *Urnulla craterium* та ін. (табл. 3).

Таблиця 3.

**Спеціалізація виявлених ксилотрофних аскомікотів до стану деревного субстрату.  
Specialization identified xylotrophic ascomycetous fungi to the condition of the wood substrate.**

Стадія деградації деревного субстрату за шкалою П. Ренвалла	Кількість видів	%	Тип колонізації деревини грибами	Екологічна група грибів
I	64	24	Ранні колонізатори	Кортикофільні сапротрофи
I—II	5	2		
II	25	9	Проміжні колонізатори	Лігнофільні сапротрофи
II—III	11	4,5		
III	103	39		
III-IV	11	4,5	Пізні колонізатори	
IV	46	17		
Разом	265	100	—	—

Види, які спеціалізовані до I та I—II проміжних стадій розкладу деревини, зараховуємо до ранніх колонізаторів субстрату, котрі використовують як поживний субстрат і ферментативно руйнують легкодоступні компоненти (резервні вуглеводи й інші сполуки). Такі гриби належать до кортикофільних сапротрофів.

Ксилотрофні аскомікоти, які асоційовані з II та III—IV стадіями деградації, зараховуємо 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 розщепляють структурні полісахариди, залишки лігнінових комплексів та компонентів і дубильні речовини. Проміжні та пізні колонізатори мертвої деревини зараховують до групи лігнофільних сапротрофів.

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

**Висновки.** Встановлено, що кожна із раніше описаних характеристик мертвої 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. Отже, 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 в лісових екосистемах.

Вивчення субстратної спеціалізації ксилотрофних грибів дасть змогу 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.

#### ЛІТЕРАТУРА

- Aref'ev, S. P.*, 2010. Sistemnyj analiz bioty derevorazrushajushhikh gribov [System analysis of biota wood-destroying fungi]. Nauka, Novosibirsk. (in Russian)
- Baxter, A. P. and van der Linde E.* (ed.), 1999. Collecting and Preserving Fungi. A Manual for Mycology. The Swiss Agency for Development and Cooperation (SDC).
- Bondarceva, M., Svishch, L.G. and Baltaevab, G.M.*, 1992. Nekotorye zakonomernosti rasprostraneniya trutovykh derevorazrushajushhikh gribov [Some regularities of wood-destroying Polypore fungi]. Mikologija i fitopatologija. 26(6): 442—447. (in Russian)
- Bondarceva, M. L.*, 2000. Ekologo-biologicheskie zakonomernosti funkcionirovaniya ksilotrofnykh bazidiomicetov v lesnyh jekosistemah [Ecological and biological patterns of functioning xylotrophic basidiomycetes in forest ecosystems]. Gribnye soobshhestva lesnyh jekosistem, Moskva—Petrozavodsk, 9—25 (in Russian)
- Breitenbach, J. and Kranzlin, F.* (ed.), 1984. Fungi of Switzerland. Vol. 1. Ascomycetes: Mycologia, Luzern.
- Bublyk, Ja. Ju. and Klymyshyn, O. S.*, 2016. Ekologichni nishi ksylosaprotofnykh askomikotiv girs'kyh lisovykh ekosystem [Ecological niches of xylosaprotrophic ascomycetous fungi of mountain forest ecosystems]. Naukovi zapysky Derzhavnogo pryrodoznavchogo muzeju. 32, 49—60. (in Ukrainian)
- Burdon, J.J. and Thrall, P.H.*, 1999. Spatial and temporal patterns in coevolving plant and pathogen associations. Am. Nat. 153, 515—533.
- Burova, L.G.*, 1986. Ekologija gribov makromicetov [Ecology of macromycetes fungi]. Nauka, Moskva. (in Russian)
- Burova, L.G.*, 1988. Rol' gribov v biodestrukcii organicheskikh veshhestv v prirodnykh ekosistemah [The role of fungi in the biodegradation of organic substances in the natural ecosystems]. Tez. dokl. IV Vsesojuzn. konf. „Izuchenie gribov v biogeocenoza“ (Perm', 1988. 12—16 sept.). Sverdlovsk, 9. (in Russian)
- D'jakov, Ju.T.*, 2013. Zanimatel'naja mikologija [Entertaining mycology]. Knizhnyj dom „Librokom“, Moskva. (in Russian)
- Ellis, M.B. and Ellis, P.*, 1997. Microfungi on land plants. An identification handbook. New enlarged edition. The Richmond Publ. Co., Ltd, Berkshire.
- Fournier, J.*, 2014. Update on European species of Xylaria.
- Garibova, L.V. and Lekomceva, S.N.*, 2005. Osnovy mikologii: morfologija i sistematika gribov i gribopodobnykh organizmov. Uchebnoe posobie [Fundamentals of mycology: morphology and taxonomy of fungi and gribopodobnykh organisms. Tutorial]. Tovarishchestvo nauchnykh izdanij KMK, Moskva. (in Russian)
- Glaue, D.A. and Rogers, J.D.*, 1984. Diatrypaceae in the Pacific Northwest. Mycotaxon. 20 (2), 401—460.
- Hansen, L. and Knudsen, H.* (ed.), 2000. Nordic Macromycetes. Vol. 1. Ascomycetes. Denmark.

*Index of Fungi*. CABI Bioscience databases., 2013. Retrieved from URL: [www.indexfungorum.org](http://www.indexfungorum.org).

*Isikov, V.P.*, 2004. Dendromikologija [Dendromycology]. Al'ma-Mater, Lugansk. (in Russian)

*Jachevskij, A.A.*, 1933. Osnovy mikologii [Fundamentals of Mycology]. Gos. izd-vo kolhoz. i sovhoz. lit., Moskva, Leningrad. (in Russian)

*Kirk, P.M., Cannon, P.F., Minter, D.W. and Stalpers, J.A.*, 2008. Dictionary of the fungi. CABI Europe, UK. 10th ed.

*Knogge, W.*, 1996. Fungal infection of plants. *The Plant Cell*. 8(10), 1711—1722.

*Mosyakin, S. L. and Fedoronchuk, M. M.*, 1999. Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist M.G. Kholodny Inst. of Botany, Kyiv.

*Muhin, V.A.*, 1993. Biota ksilotrofnih bazidiomicetov Zapadno-Sibirskoj ravniny [Biota of the xylotrophic Basidiomycetes West Siberian Plain]. UIF „Nauka“, Ekaterinburg. (in Russian)

*Renvall, P.*, 1995. Community structure and dynamics of wood-rooting Basidiomycetes on decomposing conifer trunks in Northern Finland. *Karstenia*. 3, 1—51.

*Safonov, M.A.*, 2003. Struktura soobshhestv ksilotrofnih gribov [The structure of the communities of xylotrophic fungi]. UrO RAN, Ekaterinburg. (in Russian)

*Schmid, I. and Schmid, H.*, 1990. Ascomyceten im Bild. IHW, Verlag. 1. Serie, Tafel 1—50.

*Schmid, I. and Schmid, H.*, 1991. Ascomyceten im Bild. IHW, Verlag. 1. Serie, Tafel 51—100.

*Stavishenko, I.V. and Muhin, V.A.*, 2002. Ksilotrofiye makromicety Juganskogo zapovednika [Xylotrophic macromycetes of the Yugansky reserve]. Izd-vo „Ekaterinburg“. Ekaterinburg. (in Russian)

*Stavishenko, I.V. and Zalesov, S.V.*, 2008. Flora i fauna prirodnogo parka „Samarovskij Chugas“. Ksilotrofnie bazidial'nye griby [Flora and fauna of the natural park „Samarovsky Chugas“. Xylotrophic basidiomycetes]. Ural. gos. lesotehn. un-t. Ekaterinburg. (in Russian)

*Stepanova, N.G. and Muhin, V.A.*, 1979. Osnovy ekologii derevorazrushajushchih gribov [Fundamentals of Ecology of wood-destroying fungi]. Nauka, Moskva. (in Russian)

## SUMMARY

Yaroslav Bublyk, Olexander Klymyslyn

### SPECIALIZATION XYLOTROPHIC ASCOMYCETOUS FUNGI TO THE WOOD SUBSTRATE (FOR EXAMPLE, MOUNTAIN FOREST ECOSYSTEMS OF SKOLIVSKI BESKIDY)

In the article the trophic structure xylotrophic ascomycetous fungi, as one of the essential components of the study ecological characteristics of the environmental group of fungi. By the trophic structure include specialty fungi to the type, size and condition of the dead wood substrate. During specialization to the type of substrate to realize demands fungus or plant species tribal trees – the substrate, the size – diameter wood, but under condition of the substrate – the presence of fruiting bodies of xylotrophic ascomycetous fungi at different levels or stages of destruction (decomposition) of wood on a five point scale P. Renvalla. For

forest ecosystems of the Skolivski Beskidy found 275 taxa xylotrophic fungi, of which 265 in the rank of species. All xylotrophic ascomycetous fungi identified in forest ecosystems of the Skolivski Beskidy found 32 species of wood substrates, which represent 12 families. The analysis substrate preferences of ascomycetous fungi mountain forest ecosystems showed that the largest number of species (133) is confined to the wood of beech (*Fagus sylvatica*). Next in number of species of trees are the following: the *Betula pendula*, *Corylus avellana*, *Acer platanoides* – found 22 species, 16 and 15 species respectively. Found that in mountain forest ecosystems conifers found quite poor species diversity of xylotrophic ascomycetous fungi, compared with deciduous species. The species that have a pronounced preferendum substrate that is specialized to a certain kind of timber plants owned most of the – 224 species (84%). Xylotrophic fungi, which can identify a group of families who have owned preferendumom substrate 31 species, representing 12% of found fungi discovered mycobiota. Species that have no marked substrate preferendum represent a small portion, namely 10 species, which is 4%. Among the branches of different diameters greatest number (50 species), tree destroying fungi recorded on the branches of  $d \geq 25$  mm. Reported that the list biota there are species that are specialized to large substrate (50 species), that tree trunks to such species are not present on the branches and twigs. Least of biological diversity (14 species) found on the branches of  $d = 3-10$  mm. The list of 72 identified species of sac destroying fungi are indifferent with respect to the diameter branches and 35 – kind of neutral in relation to the size of the substrate in general. Ascomycetous wood destroying fungi present in I, II, III and IVth stage of decomposition of wood substrate, the Vth stage of the studied fungi were not found. The greatest number of species (103) are confined to stage III, the next stage is the number of species I stage at which identified 64 xylotrophic ascomycetous fungi, on IV – 46 destroying fungi and II stage know 25 representatives. Also found species that is specialized to intermediate stages of degradation of wood substrate that form specific saprotrophic microniche.

**Key words:** substrate affinity, xylotrophic fungi, wood destruction.