

## Еколого-трофічна диференціація видового складу *Dothideomycetes* степової зони України

ОЛЬГА ВІКТОРІВНА КОРОЛЬОВА

KOROLYOVA O.V. (2017). **Ecological-trophic differentiation of species composition of *Dothideomycetes* from the steppe zone of Ukraine.** *Chornomors'k. bot. z.*, **13** (1): 87-98. doi:10.14255/2308-9628/17.131/7.

The ecological and trophic features of 272 species of *Dothideomycetes* from the steppe zone of Ukraine have been studied. According to the trophic specialization 201 species belong to saprotrophs, 69 species – to gemibiotrophs, 2 species – to biotrophs. Over the substrate characteristics a majority of species are phytotrophs (265 species, 97%), associated with 353 species of vascular plants from 187 genera 69 families; coprotrophs account for 7 species. The most numerous is the xylophages group (118 species), gerbotrophs is represented by 93 species, mycotrophs – by 54 species. We have analyzed the taxonomic composition of trophic and substrate groups, also the ecological characteristics of individual representatives. The ecological characters of species distribution in plant communities of the study area were discussed.

*Keywords: Dothideomycetes, trophic specialization, substrate groups*

КОРОЛЬОВА О.В. (2017). **Еколого-трофічна диференціація видового складу *Dothideomycetes* степової зони України.** *Чорноморськ. бот. ж.*, **13** (1): 87-98. doi:10.14255/2308-9628/17.131/7.

Досліджені еколого-трофічні особливості 272 видів *Dothideomycetes* степової зони України. За трофічною спеціалізацією 201 вид належить до сапротрофів, 69 видів – до гемібіотрофів, 2 види – до біотрофів. За субстратною приуроченістю переважна більшість видів є фітотрофами (265 видів, 97%), асоційованими із 353 видами судинних рослин з 187 родів 69 родин; копротрофи налічують 7 видів. Найбільш чисельною є субстратна група ксилотрофів (118 видів), герботрофи представлені 93 видами, філотрофи – 54 видами. Проаналізований таксономічний склад окремих трофічних та субстратних груп локулоаскомицетів, екологічні особливості окремих представників. Виявлені екологічні закономірності розповсюдження локулоаскомицетів у рослинних угрупованнях дослідженої території.

*Ключові слова: Dothideomycetes, трофічна спеціалізація, субстратні групи*

КОРОЛЁВА О.В. (2017). **Эколого-трофическая дифференциация видового состава *Dothideomycetes* степной зоны Украины.** *Черноморск. бот. ж.*, **13** (1): 87-98. doi:10.14255/2308-9628/17.131/7.

Исследованы эколого-трофические особенности 272 видов *Dothideomycetes* степной зоны Украины. Согласно трофической специализации 201 вид относится к сапротрофам, 69 видов – к гемибитрофам, 2 вида – к биотрофам. По субстратной приуроченности преобладающее большинство видов являются фитотрофами (265 видов, 97%), ассоциированными с 353 видами сосудистых растений из 187 родов 69 семейств; копротрофы насчитывают 7 видов. Наиболее многочисленной является субстратная группа ксилотрофов (118 видов), герботрофы представлены 93 видами, филотрофы – 54 видами. Проанализирован таксономический состав отдельных трофических и субстратных групп локулоаскомицетов, экологические особенности отдельных представителей. Выявлены экологические закономерности распространения локулоаскомицетов в растительных сообществах исследованной территории.

*Ключевые слова: Dothideomycetes, трофическая специализация, субстратные группы*

Аналіз трофічної спеціалізації та субстратної приуроченості грибів, що сформувалися як наслідок фізіологічних та біохімічних адаптацій цих організмів до певних умов середовища [USPENSKAYA, 1980; DUDKA, WASSER, 1987], дозволяє з'ясувати екологічні особливості конкретної мікобіоти. Гриби класу Dothideomycetes, як і всі організми гетеротрофного блоку, потребують постійного трофічного і топічного зв'язку із субстратом. Субстратом для їх росту і розвитку переважно виступають рослини (окремі органи або їх частини, рослинні рештки), рідше – тваринні та грибні субстрати.

Згідно традиційної класифікації грибів за трофічними ознаками, яка ґрунтується на способі живлення, види поділяються на сапротрофи, біотрофи та симбіотрофи [COOKE, WHIPPS, 1980]. Біологічною особливістю більшості локулоаскоміцетів є явище плеоморфної зміни поколінь, часто із різними патогенними властивостями окремих стадій. Отже, для цих грибів, зважаючи на різноманітність градацій ступеню і характеру негативного впливу на організм господаря, доцільно застосувати більш докладну класифікацію за формами трофічної спеціалізації, враховуючи їх здатність до гемібіотрофії. Тим більше, потребують дослідження екологічні особливості і роль видів локулоаскоміцетів різних трофічних та субстратних груп у складі природних біоценозів степової зони України.

За нашими попередніми дослідженнями, біорізноманітність Dothideomycetes степової зони України включає 272 види, 58 родів, 24 родини, 6 порядків та групи аксонів із невизначеним систематичним положенням (Incertae sedis) класу Dothideomycetes [KOROLYOVA, 2014]. Метою даної статті є встановлення особливостей трофічної спеціалізації та субстратної приуроченості представників Dothideomycetes в умовах степової зони України.

### **Матеріали та методи дослідження**

Матеріалами роботи є оригінальні мікологічні збори, виконані в рамках дослідження локулоаскоміцетів степової зони України протягом 2008–2015 рр., а також матеріали мікологічного гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW). Збір, гербаризація та ідентифікація зразків виконувались за загальноприйнятими методиками камеральної обробки мікроміцетів [DUDKA et al., 1982], які описані у наших попередніх роботах [KOROLYOVA, 1999, 2014]. Видові назви рослин наводяться за довідником „Vascular plants of Ukraine. A nomenclatural checklist” [MOSYAKIN, FEDORONCHUK, 1999], назви грибів – за базою даних „Index Fungorum” [INDEX FUNGORUM, 2016].

### **Результати досліджень та їх обговорення**

Аналіз еколого-трофічної диференціації видового складу грибів класу Dothideomycetes степової зони України показав, що за трофічною спеціалізацією 201 вид (74 %) Dothideomycetes наземних місцезростань дослідженої території належать до сапротрофів, 71 вид (26 %) є фітопатогенами (гемібіотрофи та біотрофи). Лишайникоутворюючі та ліхенофільні види нами не досліджувалися.

Сапротрофні види Dothideomycetes відіграють значну роль у біоценозі, беручи участь у деструкції та мінералізації різноманітних рослинних залишків та таких субстратів тваринного походження, як копроми трав'янистих тварин. В таксономічній структурі встановленого видового складу сапротрофів домінують представники порядку Pleosporales (168 видів), та порядків Botryosphaeriales, Dothideales, Hysteriales, Capnodiales, Patellariales, а також таксони групи Incertae sedis, які нараховують від 1 до 11 сапротрофних видів (табл. 1). Серед родів, що мають значну роль у функціонуванні детритного адаптивного комплексу [ZMITROVICH et al., 2003] досліджених біоценозів,

можна назвати *Leptosphaeria* (33 види), *Cucurbitaria* (25), *Pleospora* (22), *Lophiostoma* (14).

До фітопатогенів належать гемібіотрофні та біотрофні локулоаскоміцети, що протягом всього життєвого циклу або його частини розвиваються на живих органах трав'янистих, чагарникових, деревних рослин, зокрема на листах, стеблах, гілках, плодах. Фітопатогени є компонентами біотрофного адаптивного комплексу в біогеоценозі [ZMITROVICH et al., 2003] і, як правило, негативно впливають на процеси росту і розвитку уражених рослин. У дослідженій мікобіоті найбільшу кількість фітопатогенних видів відмічено в межах порядку *Carnodiales* (36 видів), дещо менше – серед *Pleosporales* (24), незначну кількість фітопатогенів включають порядки *Botryosphaeriales* (6), *Dothideales* (4) та *Hysteriales* (1) (табл. 1).

Вісімнадцять з 58 відмічених родів включають види з патогенними властивостями. Серед них домінують представники роду *Mycosphaerella* (34 види), значно менша кількість – серед представників родів *Venturia* (7), *Cucurbitaria* (6) та *Guignardia* (4), решта 14 родів включають від 1 до 3 видів (табл. 1).

Лише 2 види з 2 родів – *Herpotrichia pinetorum* (Fuckel) G. Winter та *Hysterographium fraxini* (Pers.) De Not. – можуть розглядатися як біотрофи. Переважна більшість фітопатогенних видів локулоаскоміцетів степової зони є гемібіотрофами із плеоморфними властивостями, які паразитують в конідійній стадії (анаморфа).

Для деревних рослин поява анаморф із патогенними властивостями, як правило, вказує на стан рослини-живителя [GORING, 1975; SHEVCHENKO, TSIRYULIK, 1986; ISIKOV, 1989; KOROLYOVA, 2014]. Так, на рослинах, ослаблених внаслідок зовнішніх механічних пошкоджень, ураження іншими патогенними грибами, порушення гомеостазу тощо, розвиваються представники родів *Cucurbitaria* та *Othia*, анаморфи яких є збудниками всихання та некрозу гілок [MEREZHKO, 1980]. До таких видів належать, наприклад, *Othia spiraeae* (Fuckel) Fuckel, *Cucurbitaria berberidis* (Pers.) Gray, *C. gleditschiae* Ces. & De Not., *C. juglandis* Fuckel, *C. laburni* (Pers.) De Not., *C. occulta* Fuckel, *C. ribis* Niessl. Незадовільний стан рослини може сприяти рясному розвитку на її всохлих частинах грибів, анаморфи яких не є збудниками всихання – наприклад, *C. amorphae* (Wallr.) Fuckel (*Diplodia amorphae* (Wallr.) Sacc.) [MEREZHKO, 1980].

В умовах степової зони для деяких видів гемібіотрофів, анаморфи яких мають патогенні властивості, була виявлена здатність заселяти неспецифічні субстрати. Так, на сухих стеблах *Artemisia marschalliana* Spreng. нами відмічався вид *Leptosphaeria maculans* (Tul. & C.Tul.) Ces. & DeNot., який в стадії анаморфи здатний викликати ураження стебла у видів *Brassicaceae* [KERI, RIMNEER 1998; KHARBANDA, CLARK, YANG, TEWARI, 1999], і в той же час відомий в Україні та Європі як гербосапротроф [SIVANESAN, 1984].

Збудник фомозу буряків *Pleospora bjoerlingii* Byford. в стадії анаморфи *Phoma betae* A.V. Frank розвивається на листках *Beta vulgaris* L., а в стадії телеоморфи відмічався на сухих стеблах та інших залишках степових трав. Отже, у плеоморфних видів із патогенними властивостями на сапротрофній стадії життєвого циклу відсутня чітка субстратна приуроченість, так само, як у облігатних сапротрофів, – телеоморфа заселює будь-які придатні для життя трав'янисті субстрати. Це можна розглядати як один з механізмів розселення плеоморфних гемібіотрофів.

Таблиця 1

Таксономічний склад Dothideomycetes степової зони України, що належать до різних трофічних та субстратних груп

Table 1

Taxonomic composition of Dothideomycetes in steppe zone of Ukraine, belonging to different trophic and substrate groups

Порядок	Родина	Рід	Кількість видів							загальна
			сапро-трофів	гемібіо-трофів	біотрофів	ксило-трофів	гербо-трофів	філо-трофів	копро-трофів	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Dothideales	Dothideaceae	<i>Dothidea</i>	-	3	-	3	-	-	-	3
		<i>Omphalospora</i>	1	-	-	1	-	-	-	1
	Dothioraceae	<i>Dothiora</i>	4	-	-	4	-	-	-	4
		<i>Metasphaeria</i>	1	-	-	-	1	-	-	1
		<i>Saccothecium</i>	1	-	-	1	-	-	-	1
Capnodiales	Davidiellaceae	<i>Davidiella</i>	1	1	-	-	1	1	-	2
	Mycosphaerellaceae	<i>Mycosphaerella</i>	-	34	-	-	-	34	-	34
		<i>Microcyclus</i>	1	-	-	-	1	-	-	1
		<i>Sphaerulina</i>	1	2	-	1	-	2	-	3
Pleosporales	Cucurbitariaceae	<i>Cucurbitaria</i>	25	6	-	30	1	-	-	31
	Dacampiaceae	<i>Teichospora</i>	1	-	-	-	1	-	-	1
	Delitschiaceae	<i>Delitschia</i>	1	-	-	-	-	-	1	1
	Didymosphaeriaceae	<i>Didymosphaeria</i>	9	1	-	5	4	1	-	10
	Fenestellaceae	<i>Fenestella</i>	1	-	-	1	-	-	-	1
	Leptosphaeriaceae	<i>Leptosphaeria</i>	33	2	-	11	24	-	-	35
		<i>Ophiobolus</i>	8	-	-	2	6	-	-	8
	Lophiostomataceae	<i>Cilioplea</i>	1	-	-	1	-	-	-	1
		<i>Entodesmium</i>	1	-	-	-	1	-	-	1
		<i>Lophiostoma</i>	14	-	-	8	6	-	-	14
		<i>Platystomum</i>	3	-	-	1	2	-	-	3
		<i>Lophiotrema</i>	3	-	-	2	1	-	-	3
		<i>Lophionema</i>	1	-	-	-	1	-	-	1
	Massarinaceae	<i>Keissleriella</i>	1	-	-	1	-	-	-	1
		<i>Massarina</i>	4	-	-	4	-	-	-	4
	Melanommataceae	<i>Melanomma</i>	1	-	-	1	-	-	-	1
		<i>Karstenula</i>	1	-	-	1	-	-	-	1
	Montagnulaceae	<i>Kalmusia</i>	3	-	-	3	-	-	-	3
		<i>Montagnula</i>	1	-	-	-	1	-	-	1

Продовження табл. 1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
		<i>Paraphaeosphaeria</i>	1	-	-	-	1	-	-	1
	Mytiliniaceae	<i>Lophium</i>	1	-	-	1	-	-	-	1
	Phaeosphaeriaceae	<i>Nodulosphaeria</i>	1	-	-	-	1	-	-	1
		<i>Phaeosphaeria</i>	7	-	-	-	7	-	-	7
	Pleomassariaceae	<i>Splanchnonema</i>	3	-	-	3	-	-	-	3
		<i>Trematosphaeria</i>	3	-	-	3	-	-	-	3
	Pleosporaceae	<i>Crivellia</i>	1	-	-	-	1	-	-	1
		<i>Lewia</i>	2	-	-	-	2	-	-	2
		<i>Pleospora</i>	22	1	-	5	18	-	-	23
		<i>Pyrenophora</i>	2	1	-	-	2	1	-	3
	Sporormiaceae	<i>Sporormiella</i>	6	-	-	-	-	-	6	6
	Tubeufiaceae	<i>Rebentischia</i>	1	-	-	1	-	-	-	1
	Venturiaceae	<i>Venturia</i>	-	7	-	-	-	7	-	7
		<i>Platychora</i>	-	1	-	-	-	1	-	1
	Incertae sedis	<i>Didymella</i>	6	3	-	1	7	1	-	9
		<i>Herpotrichia</i>	-	-	1	-	-	1	-	1
		<i>Phaeosphaeriopsis</i>	-	1	-	-	-	1	-	1
Botryosphaerales	Botryosphaeriaceae	<i>Botryosphaeria</i>	4	1	-	5	-	-	-	5
		<i>Guignardia</i>	-	4	-	-	-	4	-	4
		<i>Othia</i>	6	1	-	7	-	-	-	7
		<i>Phaeobotryon</i>	1	-	-	1	-	-	-	1
Hysteriales	Hysteriaceae	<i>Hysterium</i>	2	-	-	2	-	-	-	2
		<i>Hysterobrevium</i>	1	-	-	1	-	-	-	1
		<i>Hysterographium</i>	1	-	1	2	-	-	-	2
		<i>Hysteropatella</i>	2	-	-	2	-	-	-	2
		<i>Graphyllum</i>	1	-	-	-	1	-	-	1
Patellariales	Patellariaceae	<i>Patellaria</i>	1	-	-	1	-	-	-	1
Incertae sedis	-	<i>Leptospora</i>	2	-	-	1	1	-	-	2
		<i>Pseudopleospora</i>	1	-	-	-	1	-	-	1
		<i>Thyridaria</i>	1	-	-	1	-	-	-	1
<b>РАЗОМ</b>			<b>118</b>	<b>93</b>	<b>201</b>	<b>69</b>	<b>2</b>	<b>54</b>	<b>7</b>	<b>272</b>

Як поживні субстрати виявлені види грибів використовують вегетативні органи рослин різних життєвих форм та їх залишки, а також копроми тварин. Отже, за субстратною приуроченістю локулоаскоміцети степової зони України є фітотрофами (265 видів, 97 %) та копротрофами (7, 3 %). Далі надаємо більш детальну характеристику окремих субстратних груп.

Фітотрофні локулоаскоміцети дослідженої території асоційовані із 353 видами судинних рослин з 187 родів 69 родин. Серед родин рослин-субстратів за кількістю зібраних на них видів грибів переважає родина Asteraceae (95 видів), наступні місця посідають Rosaceae (80), Fabaceae (42) та Poaceae (41). Меншу кількість видів грибів асоційовано із представниками решти 65 родин рослин (табл. 2).

Таблиця 2

Кількісний розподіл видів Dothideomycetes за родинами живильних рослин

Table 2

Quantitative distribution of Dothideomycetes species by the families of host plants

Родини рослин	Роди рослин	Кількість видів	
		грибів	рослин
1	2	3	4
Asteraceae	<i>Achillea, Arctium, Artemisia, Aster, Cardaria, Carduus, Centaurea, Cichorium, Crepis, Galatella, Helianthus, Helichrysum, Hieracium, Jurinea, Scabiosa, Senecio, Tanacetum, Tragopogon, Asteraceae gen.indet.</i>	95	38
Rosaceae	<i>Amelanchier, Armeniaca, Cerasus, Cotoneaster, Crataegus, Fragaria, Kerria, Malus, Mespilus, Padus, Persica, Prunus, Pyrus, Rhodotypos, Ribes, Rosa, Rubus, Sibiraea, Sorbus, Spiraea</i>	80	51
Fabaceae	<i>Amorpha, Astragalus, Caragana, Chamaecytisus, Colutea, Coronilla, Cytisus, Laburnum, Medicago, Melilotus, Robinia, Sophora, Spartium, Fabaceae gen.indet.</i>	42	28
Poaceae	<i>Agropyron, Bromus, Calamagrostis, Cenchrus, Dactylis, Elytrigia, Festuca, Hordeum, Koeleria, Milium, Nardus, Phragmites, Poa sp., Triticum, Zea, Poaceae gen.indet.</i>	41	22
Salicaceae	<i>Populus, Salix</i>	28	10
Oleaceae	<i>Forsythia, Fraxinus, Jasminum, Ligustrum, Olea, Syringa</i>	26	13
Lamiaceae	<i>Betonica, Hyssopus, Lavandula, Leonurus, Origanum, Phlomis, Salvia, Sideritis, Stachys, Thymus, Lamiaceae gen.indet.</i>	24	17
Apiaceae	<i>Aegopodium, Conium, Daucus, Eryngium, Falcaria, Pimpinella, Seseli, Apiaceae gen.indet.</i>	19	13
Fagaceae	<i>Fagus, Halimodendron, Quercus</i>	16	6
Ranunculaceae	<i>Clematis, Delphinium, Pulsatilla, Thalictrum, Trollius</i>	15	8
Ulmaceae	<i>Celtis, Ulmus</i>	14	7
Aceraceae	<i>Acer</i>	13	7
Alliaceae	<i>Allium</i>	13	3
Brassicaceae	<i>Alyssum, Armoracia, Barbarea, Crambe, Lepidium, Nasturtium, Sisymbrium, Brassicaceae gen.indet.</i>	12	10
Caprifoliaceae	<i>Lonicera, Sambucus, Viburnum</i>	12	6
Berberidaceae	<i>Berberis, Mahonia</i>	11	5
Euphorbiaceae	<i>Euphorbia, Flueggea</i>	9	3
Anacardiaceae	<i>Cotinus, Pistacia, Rhus</i>	8	4
Betulaceae	<i>Alnus, Betula</i>	8	5
Iridaceae	<i>Gladiolus, Iris</i>	8	7
Scrophulariaceae	<i>Gratiola, Linaria, Scrophularia, Verbascum, Veronica</i>	8	6
Urticaceae	<i>Urtica</i>	8	3
Chenopodiaceae	<i>Chenopodium, Kochia, Salsola</i>	7	4
Juglandaceae	<i>Juglans</i>	7	3
Polygonaceae	<i>Rumex</i>	6	3
Solanaceae	<i>Hyoscyamus, Lycium</i>	6	4

Продовження табл. 2			
1	2	3	4
Caesalpiniaceae	<i>Cercis, Gleditsia</i>	5	3
Convallariaceae	<i>Polygonatum</i>	5	4
Elaeagnaceae	<i>Elaeagnus, Hippophaë</i>	5	2
Hippocastanaceae	<i>Aesculus</i>	5	2
Moraceae	<i>Morus</i>	5	2
Pinaceae	<i>Pinus</i>	5	3
Bignoniaceae	<i>Campsis, Catalpa</i>	3	3
Buxaceae	<i>Buxus</i>	3	2
Caryophyllaceae	<i>Minuartia, Paronychia, Silene</i>	3	3
Celastraceae	<i>Euonymus</i>	3	2
Hydrangeaceae	<i>Philadelphus</i>	3	2
Apocynaceae	<i>Asclepias, Vinca</i>	2	2
Asparagaceae	<i>Asparagus</i>	2	1
Corylaceae	<i>Carpinus, Corylus</i>	2	2
Limoniaceae	<i>Limonium</i>	2	2
Linaceae	<i>Linum</i>	2	2
Onagraceae	<i>Oenothera</i>	2	1
Papaveraceae	<i>Papaver</i>	2	1
Rhamnaceae	<i>Rhamnus</i>	2	1
Tiliaceae	<i>Tilia</i>	2	2
Typhaceae	<i>Typha</i>	2	2
Vitaceae	<i>Vitis</i>	2	1
Aquifoliaceae	<i>Ilex</i>	1	1
Araliaceae	<i>Hedera</i>	1	1
Buddlejaceae	<i>Buddleja</i>	1	1
Cannabaceae	<i>Humulus</i>	1	1
Cistaceae	<i>Cistus</i>	1	1
Cucurbitaceae	<i>Lagenaria</i>	1	1
Dipsacaceae	<i>Cephalaria</i>	1	1
Gentianaceae	<i>Gentiana</i>	1	1
Grossulariaceae	<i>Grossularia</i>	1	1
Hyacinthaceae	<i>Ornithogalum</i>	1	1
Juncaceae	<i>Juncus</i>	1	1
Lauraceae	<i>Cinnamomum</i>	1	1
Liliaceae	<i>gen.indet.</i>	1	1
Magnoliaceae	<i>Magnolia</i>	1	1
Peganaceae	<i>Peganum</i>	1	1
Plantaginaceae	<i>Plantago</i>	1	1
Rubiaceae	<i>Galium</i>	1	1
Ruscaceae	<i>Ruscus</i>	1	1
Staphyleaceae	<i>Staphylea</i>	1	1
Tamaricaceae	<i>Tamarix</i>	1	1
Valerianaceae	<i>Valeriana</i>	1	1
Violaceae	<i>Viola</i>	1	1
<b>Разом</b>	<b>187</b>	<b>625</b>	<b>353</b>

За кількістю видів рослин-субстратів, на яких відмічалися гриби, перше місце посідає родина Rosaceae (51 вид), за нею розташовані Asteraceae (38), Fabaceae (28), Poaceae (22), Lamiaceae (17), Oleaceae (13). До цих 6 родин належить майже половина (169 видів, 48 %) виявлених видів живильних рослин. У складі решти 64 родин відмічено від 1–10 видів рослин-субстратів.

В цілому, домінуюче положення за кількістю видів *Dothideomycetes* та їх рослин-субстратів займають родини Asteraceae та Rosaceae, причому перша родина домінує за кількістю видів грибів, друга – за кількістю видів і родів рослин-субстратів. Такий розподіл можна пояснити, по-перше, переважанням представників Asteraceae в

природних угрупованнях степової зони, як найбільш придатного та найпоширенішого субстрату для локулоаскоміцетів, по-друге – значною різноманітністю представників Rosaceae в складі штучно створених ценозів, в тому числі на територіях ботанічних садів і дендропарків. Менш різноманітний склад грибів на більшій кількості видів і родів Rosaceae зумовлений специфікою розповсюдження мікроміцетів в антропогенних ценозах.

Серед фітотрофних видів Dothideomycetes найбільш чисельною є група ксилотрофів (43 % від загальної кількості видів). Ці гриби, разом із багатьма іншими видами мікроскопічних аскоміцетів, виконують головну роль на другому етапі деструкції деревного субстрату, підготовлюючи його для заселення базидіальними грибами [DUDKA, WASSER, 1987]. Група ксилотрофів на досліджуваній території налічує 118 видів з 35 родів 18 родин 6 порядків та таксонів Incertae sedis класу Dothideomycetes. В її таксономічному складі переважають представники порядку Pleosporales (85 видів), добре представлені порядки Botryosphaerales (13), Dothideales (9) та Hysteriales (7), Capnodiales, Patellariales та група порядків Incertae sedis включають одиничні види (табл. 1).

До найчисельніших належать роди *Cucurbitaria* (30), *Leptosphaeria* (11), *Lophiostoma* (8), *Othia* (7), *Didymosphaeria*, *Pleospora* та *Botryosphaeria* (по 5 видів). З числа представників решти родів відмічено по 1-4 види (табл. 1). Така різноманітність ксилотрофних видів насамперед зумовлена наявністю на території степової зони України екстразональних угруповань природної лісової рослинності, а також значним поширенням штучних деревних насаджень.

Ксилотрофні види Dothideomycetes дослідженої території асоційовані із 160 видами судинних рослин деревних та напівдеревних життєвих форм. Найбільш різноманітний склад цих грибів відмічено на *Artemisia marschalliana* (19 видів), *Fraxinus excelsior* L. (8), *Salix* sp. (7), *Populus tremula* L. (6), *Berberis vulgaris* L., *Juglans regia* L., *Laburnum anagyroides* Medik., *Quercus robur* L., *Ulmus* sp. (по 5 видів), *Caragana arborescens* Lam., *Lonicera tatarica* L., *Populus nigra* L., *Pyrus communis* L., *Rosa canina* L., *Sorbus domestica* L. (по 4); із рештою видів рослин пов'язані по 1–3 види грибів. Dothideomycetes також рясно трапляються на деструктурованих деревних залишках (9 видів).

Сапротрофні представники цієї субстратної групи (104 види) в угрупованнях степової зони відмічені на опалих гілках, зруйнованій деревині, кірці, сухостійних деревах, повалених стовбурах дерев та чагарників, а також на неідентифікованих деревних залишках. На цих рослинах-субстратах широко розповсюджені на території степової зони України сапротрофні ксилотрофи *Cucurbitaria elongata*, *C. laburni*, *C. obducens* (Schumach.) Petr., *Botryosphaeria stevensii* Shoemaker. На наступній стадії деструкції напіврозкладені залишки, такі як шматки деревини, заселяють переважно дискміцети-лігнофіли, а серед Dothideomycetes на цьому субстраті були знайдені види *Patellaria atrata* (Hedw.) Fr., *Lophium mytilinum* (Pers.) Fr., *Lophiostoma macrostomum* (Tode) Ces. & De Not., *Leptosphaeria orae-maris* Linder, *Dothiora sphaeroides* (Pers.) Fr. тощо. На кірці дерев відмічалися *Sacothecium sepincola* (Fr.) Fr., *Hysterium pulicare* Pers., *H. angustatum* Alb. & Schwein., *Pleospora orbicularis* Auersw., *Trematosphaeria pertusa* Fuckel.

Ксилотрофи із патогенними властивостями як правило розвиваються на живих, всихаючих та всохлих гілках живих деревних рослин. На дослідженій території це окремі представники родів *Cucurbitaria* (*C. berberidis*, *C. gleditschiae*, *C. juglandis*, *C. laburni*, *C. occulta*, *C. ribis*), *Dothidea* (*D. berberidis* De Not., *D. hippophaës* Fuckel, *D. sambuci* (Pers.) Fr.), а також *Botryosphaeria dothidea* (Moug.) Ces. & De Not., *Leptosphaeria coniothyrium* (Fuckel) Sacc., *Hysterographium fraxini*, *Othia spiraeae*, що викликають всихання та некрози гілок.



Фітотрофні герботрофи розвиваються на органах трав'янистих рослин (стеблах, листках, коренях тощо) – 93 види, 25 родів, 12 родин, 4 порядки та таксони *Incertae sedis* (табл. 1). Серед них домінують види порядку *Pleosporales* (87 видів), решта порядків – *Carnodiales*, *Dothideales*, *Hysteriales* – представлені 1–2 видами. В родинному спектрі за кількістю видів перше місце посідає родина *Leptosphaeriaceae* (31 вид), досить численною родиною є також *Pleosporaceae* (22 види). За видовою різноманітністю найбільш численні роди *Leptosphaeria* (24 види), *Pleospora* (18), *Phaeosphaeria*, *Didymella* (по 7), *Ophiobolus*, *Lophiostoma* (по 6), решта родів включають 1–4 види.

Знайдені види гербосапротрофів заселяють всохлі стебла, коріння та інші відмерлі рештки 180 видів трав'янистих рослин. Серед них найчастіше як субстрати для мікроміцетів виступали *Achillea submillefolium* (7 видів грибів), *Artemisia vulgaris*, *Festuca beckeri*, *Tanacetum vulgare*, *Thymus borysthenticus* (по 6), *Centaurea* sp., *Euphorbia* sp. *Koeleria sabuletorum*, *Urtica dioica* (по 5), *Artemisia absinthium*, *Eryngium campestre* (по 4 види); із рештою трав'янистих рослин асоційовані по 1–3 види *Dothideomycetes*. Найчастіше на території досліджень траплялись такі представники цієї субстратної групи, як *Pleospora herbarum*, *Leptosphaeria doliolum*, *Lophiostoma caulium*, *Lophiotrema duplex*, *Ophiobolus acuminatus*.

На дослідженій території у прибережних естуарних місцезростаннях були виявлені 3 види факультативно-водних *Dothideomycetes* – *Didymella magnei*, *Phaeosphaeria neomaritima* та *Ph. typharum*. Ці види асоційовані із трав'янистими рослинними рештками (останній вид – із листками *Typha latifolia*), зануреними та напівзануреними у воду, отже за субстратною приуроченістю ми розглядаємо ці види як герботрофні.

Серед фітопатогенних представників герботрофів можна назвати *Leptosphaeria maculans*, *Pleospora bjoerlingii*, *Didymella bryoniae* (Fuckel) Rehm. Перші два види згадувалися вище, останній вид в стадії анаморфи викликає стебловий опік трав'янистих рослин. На живих і відмерлих стеблах трав'янистих рослин-господарів часто трапляються види, що переважно приурочені до листків, наприклад, *Mycosphaerella medicaginis* Karimov, *M. nebulosa* (Pers.) Johanson ex Oudem., *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler, *Guignardia graminea* Lobik.

Серед фітотрофних локулоаскоміцетів нами виявлено ряд представників із змішаними трофічними уподобаннями, які можуть розглядатися як евритрофні види, асоційовані із значною кількістю рослин.

Так, дванадцять видів мають комбіновану субстратну приуроченість, тобто крім деревних, факультативно відмічаються на трав'янистих субстратах. Цими евритрофними видами є *Leptosphaeria dumetorum* Niessl, *Ophiobolus vulgaris* (Sacc.) Sacc., *Lophiostoma compressum* (Pers.) Ces. & De Not., *L. quadrinucleatum* P. Karst., *Cilioplea coronata* (Niessl) Munk ex Crivelli, *Trematosphaeria cisti* Naumov & Dobrozh., *Hysteropatella prostii* (Duby) Rehm, а також знайдені нами на трав'янистих рослинах вперше *Didymosphaeria massarioides* Sacc. & Brunaud, *Leptosphaeria baggei* (Auersw.) Sacc., *Lophiostoma microstomum* Niessl, *Thyridaria magnata* (Cooke & Peck) M.E. Barr. Аналіз розповсюдження цих видів в рослинних угрупованнях показав, що в степу вони трапляються переважно на трав'янистих рослинах, заселяючи нові субстрати в умовах нестачі традиційних деревних субстратів.

Види *Lewia scrophulariae* (Desm.) M.E. Barr & E.G. Simmons, *Pleospora penicillus* Fuckel, *P. herbarum*, *Didymella exigua* (Niessl) Sacc., *Leptosphaeria orae-maris*, *Pseudopleospora ruthenica* Petr., *D. massarioides* переважно трапляються на трав'янистих субстратах, але були також відмічені і на деревних субстратах. Широка субстратна приуроченість цих видів підтверджується даними літературних джерел [VYZNACHNYK..., 1969; SIVANESAN, 1984; ELLIS, ELLIS, 1987]. Зважаючи на те, що більш

поширеними субстратами перелічених видів є трав'янисті рослини, ми відносимо їх до герботрофів.

Така лабільність у трофічному відношенні, на нашу думку, зумовлена широкими адаптаційними можливостями цих видів щодо поживного субстрату, які реалізуються в певних фітоценотичних умовах, серед яких – наявність та особливості субстратів в угрупованнях.

Окремою групою серед фітотрофів є філотрофні види Dothideomycetes, що розвиваються переважно на листках деревних та трав'янистих рослин. Серед них є як біотрофи, що розвиваються на живих листках, так і гемібіотрофи, які переважно розвивають анаморфи на живих листках, а телеоморфи – на опалих листках після перезимівлі. До представників цієї субстратної групи на дослідженій території належать 54 види, 11 родів, 6 родин, 3 порядки та таксони *Incertae sedis* (табл. 1). Ці види викликають плямистості, некрози та паршу листя листопадних та вічнозелених рослин.

Це, в першу чергу, представники порядку *Capnodiales* (37 видів) з родів *Mycosphaerella* (34 види), *Sphaerulina* (2), *Davidiella* (1), а також порядку *Pleosporales* (13 видів) з родів *Venturia* (7), *Didymella* (*D. quercina*), *Herpotrichia* (*H. pinetorum*), *Phaeosphaeriopsis* (*Ph. glaucopunctata*), *Platychora* (*P. ulmi*), *Pyrenophora* (*P. tritici-repentis*), *Didymosphaeria* (*D. aceris*), а також порядку *Botryosphaeriales* з роду *Guignardia* (4). Нижче наводимо характеристики окремих представників.

Види *Mycosphaerella* є філотрофними гемібіотрофами, які в стадії анаморфи викликають різноманітні плямистості листків деревних та трав'янистих рослин. Аскове споророношення утворюється на відмерлих листках, а у деяких видів (*Mycosphaerella jaczewskii* Potebnia, *M. medicaginis*, *M. nebulosa*, *M. podagrariae* (Roth) Petr., *M. superflua* (Fuckel) Petr.) також і на стеблах. На дослідженій території розповсюдженими видами є *M. pyri* (Auersw.) Boerema – *Septoria pyricola* Desm., викликає плямистість листків груші, *M. fragariae* (Oudem.) Lindau – анаморфа *Ramularia tulasnei* Sacc., викликає плямистість листків полуниці, *M. latebrosa* (Cooke) J. Schröt. – *Phloeospora aceris* (Lib.) Sacc., викликає плямистість листків клена, *M. superflua* – *Ramularia* sp., викликає плямистість листків кропиви, *M. ulmi* Kleb. – *Phloeospora ulmi* (Fr.) Wallr., викликає плямистість листків в'яза.

Види *Venturia* є збудниками парші листків розповсюджених деревних порід з родів *Betula* (*V. ditricha* (Fr.) P. Karst.), *Fraxinus* (*V. populina* (Vuill.) Fabric.), *Populus* (*V. macularis* (Fr.) E. Müll. & Arx), *Salix* (*V. saliciperda* Nüesch), *Pyrus* та *Malus* (*V. inaequalis*, *V. pyrina* Aderh.). На трав'янистих рослинах, зокрема на видах *Alyssum*, на дослідженій території був відмічений рідкісний вид *V. maculiformis* (Desm.) G. Winter [MEREZHKO, 1991; KOROLYOVA, 1999]. Найбільш розповсюдженим видом є *V. inaequalis* – збудник парші яблуні. Конідійна стадія *Fusicladium dendriticum* (Wallr.) Fuckel розвивається на поверхні плям парші та слугує джерелом вторинної інфекції.

Види *Guignardia* розвиваються на листках, а інколи додатково на стеблах уражених деревних та трав'янистих рослин. На дослідженій території найбільш поширений вид *G. aesculi* (Peck) V.B. Stewart, який трапляється в стадії анаморфи *Phyllosticta paviae* Desm. та викликає плямистість листків *Aesculus hippocastanum* L. В місцях культивування винограду на території степової зони розповсюджений *G. bidwellii* (Ellis) Viala & Ravaz, анаморфа якого *Phyllosticta ampellicida* (Engelm.) Aa уражує не тільки листки і стебла *Vitis vinifera* L., але і плоди. Розповсюдження видів цього роду пов'язано переважно із антропогенними місцезростаннями, в природних степових ценозах була відмічена лише *G. graminea*.

Серед інших представників філотрофних видів досить поширеним є гемібіотроф *Pyrenophora tritici-repentis*, який в стадії анаморфи *Drechslera tritici-repentis* (Died.) Shoemaker викликає піренофороз або жовту плямистість листків злаків. Телеоморфа

зимує на відмерлих стеблах і за субстратною приналежністю, якщо не враховувати плеоморфні зв'язки цього виду, його можна помилково ідентифікувати як гербосапротрофний. Рідкісними на території степової зони є *Ph. glaucopunctata*, що в стадії телеоморфи спричинює плямистість листків та листові некрози *Ruscus* в Криму [НРУВУ..., 2004], а також *Dothidella ulmi* (С.-J. Duval) G. Winter, що в стадії анаморфи *Phyllachora ulmi* (С.-J. Duval) Fuckel протягом літа викликає плямистість листків *Ulmus*.

Найменш вивченою на території степової зони України є субстратна група грибів-копротрофів. На тваринних екскрементах нами знайдені 7 видів копротрофів з 2 родів родин Delitschiaceae та Pleosporaceae порядку Pleosporales – *Delitschia auerswaldii* Fuckel, *Sporormiella australis* (Speg.) S.I. Ahmed & Cain, *S. intermedia* (Auersw.) S.I. Ahmed & Cain ex Kobayasi, *S. lageniformis* (Fuckel) S.I. Ahmed & Cain, *S. minima* (Auersw.) S.I. Ahmed & Cain, *S. tomilini* O.V. Korol., *S. vexans* (Auersw.) S.I. Ahmed & Cain. Аналіз трофічних уподобань цих грибів показав, що найбільш розповсюдженим субстратом для цих видів є копроми козулі.

### Висновки

За трофічною спеціалізацією види *Dothideomycetes* степової зони України належать до сапротрофів (201 вид, 74 %), гемібіотрофів (69, 25 %) та біотрофів (2, 1 %), за субстратною приуроченістю – до фітотрофів (265 видів, 97 %) та копротрофів (7, 3 %). В складі субстратних груп переважають представники ксилотрофів (118 видів) та герботрофів (93). Таким чином, представники *Dothideomycetes* досліджених наземних місцезростань є компонентами детритного і біотрофного адаптивних комплексів біоценозу, виступаючи деструкторами різноманітних субстратів рослинного і тваринного походження, а також утворюючи біотичну взаємодію із автотрофними компонентами біоценозу.

Фітотрофні види *Dothideomycetes* степової зони України утворюють консортивні зв'язки із 353 видами судинних рослин з 187 родів 69 родин. Найбільша кількість видів мікроміцетів асоційовані із представниками родини Asteraceae.

Своєрідними еколого-трофічними особливостями грибів класу *Dothideomycetes* є здатність розширення спектру субстратів та комбінована субстратна приуроченість. Таким чином, тенденція до займання нових екологічних ніш може розглядатися як один з механізмів розповсюдження цих грибів. На прикладі евритрофних та гемібіотрофних видів *Dothideomycetes* можна стверджувати, що реалізовані трофічні ніші цих грибів є відображенням локальних умов середовища.

Перспективами подальших досліджень є вивчення на території степової зони представників недостатньо досліджених екологічних груп, зокрема мікофільних видів *Dothideomycetes*.

### References

- COOKE R.C., WHIPPS J.M. (1980). The evolution of modes of nutrition in fungi parasitic on terrestrial plants. *Biol. Rev.*, **55**: 341-362.
- DUDKA I.A., VASSER S.P. (1987). Kiev: Naukova Dumka. 534 p. [Дудка И.А., Вассер С.П. (1987). Грибы: справочник миколога и грибника. К.: Наук. думка. 534 с.]
- DUDKA I.A., VASSER S.P., ELLANSKAYA I.A. i dr. (1982). Kiev: Naukova Dumka. 550 p. [Дудка И.А., Вассер С.П., Элланская И.А. и др. (1982). Методы экспериментальной микологии. Киев: Наукова думка. 550 с.]
- ELLIS M.B., ELLIS J.P. (1987). *Microfungi on land plants: An identification handbook*. London, Sydney: Croom Helm. 818 p.
- GORING M.CH. (1975). Zur Aetiologie der Valsa Krankheit an Suskirsche; Histologische Untersuchungen Über Eintritt Spforten und Ausbreitung von *Leucostoma personii* (Nits.) Hohnel. *Mitt. Aus der Biolog. Bundes. fur. Land und Forstwirtschaft*, **162**: 1-79.
- НРУВУ pryrodnykh zon Krymu (2004). К.: Фитосотсиотсентр. 452 p. [Грибы природных зон Крыма (2004). К.: Фитосоциотсентр. 452 с.]
- INDEX FUNGORUM (2016) *CABI Bioscience databases*. [www.indexfungorum.org](http://www.indexfungorum.org)

- ISIKOV V.P. (1999). *Ukr. botan. zhurn.*, **56** (3): 276-281. [ІСІКОВ В.П. (1999). Оцінка життєвості деревних рослин за мікологічними ознаками. *Укр. ботан. журн.*, **56** (3): 276-281]
- KERI M., RIMNEER S.R. (1998). Variation for pathogenisity and RAPD among isolated of *Leptosphaeria maculans*: Abstr. Can. Phytopathol. Soc. Annu. Meet., Winnipeg, 1997. *Can. J. Plant Pathol.*, **20** (1): 124.
- KHARBANDA P.D., CLARK T., YANG J., TEWARI J.P. (1999). Suppression of *Leptosphaeria maculans* with *Bacillus polymyxa* amended compost and agronomic benefits of using compost: Abstr. Saskatchewan-Alberta Reg. Meet., Can. Phytopathol. Soc. *Hybridoma*, **18** (1): 195.
- KOROLYOVA O.V. (1999). *Ukr. botan. zhurn.*, **56** (5): 490-497. [КОРОЛЬОВА О.В. (1999). Аскоміцети Каховської та Виноградівської арен Нижньодніпровських пісків. *Укр. ботан. журн.*, **56** (5): 490-497]
- KOROLYOVA O.V. (2014). *Journal of Luhansk Taras Shevchenko National University (medical and biological sciences)*, **12** (1): 44-52. [КОРОЛЬОВА О.В. (2014). Таксономічна структура видового складу локулоаскомітетів (Dothideomycetes) степової зони України. *Вісник Луганського національного університету імені Тараса Шевченка (медичні та біологічні науки)*, **12** (1): 44-52]
- MEREZHKO T.A. (1980). Flora gribov Ukrainy. Sferopsidalnie griby. K.: Nauk. Dumka. 208 p. [МЕРЕЖКО Т.А. (1980). Флора грибів України. Сферопсидальні гриби. К.: Наук. Думка. 208 с.]
- MEREZHKO T.O. (1991). *Ukr. botan. zhurn.*, **48** (4): 65-67. [МЕРЕЖКО Т.О. (1991). Нові та рідкісні для мікобіоти України види локулоаскомітетів та целомітетів. *Укр. ботан. журн.*, **48** (4): 65-67]
- MOSYAKIN S.L., FEDORONCHUK M.M. (1999). Vascular Plants of Ukraine. A nomenclature Checklist. Kiev: National Academy of Sciences of Ukraine, M.G. Kholodny Institute of Botany. 345 p.
- SHEVCHENKO S.V., TSIRYULIK A.V. (1986). *Lesnaia fitopatolohiia*. K.: Vishcha shk. 386 p. [ШЕВЧЕНКО С.В., ЦИРЮЛИК А.В. (1986). Лесная фитопатология. К.: Вища шк. 386 с.]
- SIVANESAN A. (1984). *The Bitunicate Ascomycetes*. Lehre: J. Cramer. 701 p.
- USPENSKAYA G.D. (1980). *Mikol. i fitopatol.*, **14** (3): 259-262. [УСПЕНСКАЯ Г.Д. (1980). Экологическая адаптация и эволюция грибов. *Микол. и фитопатол.*, **14** (3): 259-262]
- VYZNACHNYK hrybiv Ukrainy (1969). K.: Nauk. Dumka. 514 p. [ВИЗНАЧНИК грибів України: В 5 т. Т. II: Аскоміцети / Морочковський С.Ф., Зерова М.Я, Лавітська З.Г., Сміцька М.Ф. (1969). К.: Наук. Думка. 514 с.]
- ZMITROVICH I.V., MALYSHEVA E.F., MALYSHEVA V.F. (2003). *Vestn. ekologii, lesovedeniia i landshaftovedeniia*, **4**: 173-188. [ЗМИТРОВИЧ І.В., МАЛЫШЕВА Е.Ф., МАЛЫШЕВА В.Ф. (2003). Некоторые термины и понятия микогеографии: критический обзор. *Вестн. экологии, лесоведения и ландшафтведения*, **4**: 173-188]

Рекомендує до друку  
Ходосовцев О.Є.

Отримано 25.06.2016

Адреса автора:

О.В. Корольова  
Миколаївський національний університет  
імені В.О. Сухомлинського  
вул. Нікольська, 24  
Миколаїв, 54030,  
Україна  
e-mail: [koroleva1975@rambler.ru](mailto:koroleva1975@rambler.ru)

Author's address:

O.V. Korolyova  
Mykolayiv V.O. Sukhomlynsky National University  
Nikolska str., 24  
Mykolayiv, 54030,  
Ukraine  
e-mail: [koroleva1975@rambler.ru](mailto:koroleva1975@rambler.ru)