

Сумський державний педагогічний університет імені А.С. Макаренка
Природничо-географічний факультет
Кафедра біології та методики навчання біології

Романова Дарія Андріївна

**КОПРОФІЛЬНІ АСКОМЦЕТИ
ПРИРОДООХОРОННИХ ТЕРИТОРІЙ ХЕРСОНСЬКОЇ ОБЛАСТІ**

Спеціальність: 091 Біологія

Галузь знань: 09 Біологія

Кваліфікаційна робота
на здобуття освітнього ступеню магістр

Науковий керівник

_____ Ю.І. Литвиненко

кандидат біологічних наук, доцент

завідувач кафедри

біології та методики навчання біології

1 грудня 2021 року

Виконавець

_____ Д. А. Романова

1 грудня 2021 року

ЗМІСТ

ВСТУП	3
РОЗДІЛ 1. АНАЛІТИЧНИЙ ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ.	8
1.1. Фізико-географічна характеристика Херсонської області	8
1.2. Природні умови територій національних природних парків Херсонської області.	10
1.3. Загальна характеристика копрофільних аскоміцет	17
1.4. Історія вивчення сумчастих грибів Херсонщини.	20
РОЗДІЛ 2. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ	26
2.1. Методика збору, мікроскопічних досліджень та ідентифікації видів. . .	26
2.2. Методика досліджень сумчастих грибів у культурі.	29
РОЗДІЛ 3. АНАЛІЗ ВИДОВОГО СКЛАДУ КОПРОФІЛЬНИХ АСКОМІЦЕТІВ	32
3.1. Таксономічна структура виявленого видового складу.	32
3.2. Флористична новизна виявленого видового складу.	35
3.3. Субстратна приуроченість копрофільних аскоміцетів.	41
3.4. Порівняльна характеристика копрофільних аскоміцетів національних природних парків Херсонської області.	43
РОЗДІЛ 4. КУЛЬТУРАЛЬНО-МОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА <i>IODOPHANUS CARNEUS</i> У ПОВЕРХНЕВІЙ КУЛЬТУРІ	47
4.1. Морфологія міцеліальних колоній <i>Iodophanus carneus</i>	48
4.2. Мікроморфологічні характеристики <i>Iodophanus carneus</i> у чистій культурі	51
4.3. Швидкість радіального росту колоній <i>Iodophanus carneus</i>	55
ВИСНОВКИ	56
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	58
ДОДАТОК А. Анотований список видів копрофільних аскоміцетів	

ВСТУП

Актуальність теми. Копрофільні сумчасті гриби – своєрідна екологічна група організмів, які утилізують органічні речовини, що знаходяться в екскрементах тварин. Для них даний субстрат є єдиним джерелом живлення і тому визначає їх поширення у природі. Екскременти тварин як субстрат багаті на органічні речовини, частково стерилізовані дією на них підвищеної температури і гідролітичних ферментів. Зберігати життєздатність в таких умовах можуть лише спори небагатьох видів грибів. Сумчасті гриби є найчисельнішими серед них. Вони належать до справжніх грибів (царство Fungi), мають вегетативне тіло у вигляді розгалуженого клітинного міцелію та статеве спороношення у вигляді аску з аскоспорами, що розвиваються усередині плодових тіл різного типу. Крім грибів на екскрементах мешкає значна кількість бактерій, водоростей, безхребетних та найпростіших [47].

Сумчасті гриби можна знайти на різних типах гною, але найчастіше на екскрементах трав'яних тварин. Деякі види є строго копрофільними, інші здатні розвиватися на різних органічних субстратах. Облігатнокопрофільні аскоміцети мають специфічний життєвий цикл: екскременти – рослина – шлунково-кишковий тракт тварини – екскременти. Таким чином, вони не розсіюються за межами середовища проживання. Тобто для свого подальшого розвитку їх спори мають пройти через травну систему тварини.

Дослідження копрофільних сумчастих грибів становить великий теоретичний та практичний інтерес, так як внаслідок еволюції вони добре пристосувалися до особливостей біології відповідних тварин. Станом на цей час культури багатьох видів копрофільних аскоміцетів є модельними об'єктами цитологічних, генетичних, молекулярно-біологічних і біохімічних досліджень, використовуються для одержання ферментів, речовин з бактерицидними та антимікотичними активностями [29].

Питання видового різноманіття і таксономії, поширення та субстратної

приуроченості копрофілів останнім часом привертають все більше уваги. Мікобіоти копрофільних грибів активно вивчаються у багатьох країнах світу. В Україні дана група грибів до сих пір залишається вивченою доволі поверхнево та нерівномірно.

Для всебічного вивчення видової різноманітності організмів найбільш перспективним є території з установленим режимом природокористування, зокрема заповідники та національні природні парки. У їх числі і національні природні парки (далі – НПП) «Олешківські піски» та «Джарилгацький», що знаходяться у Херсонській області. Не дивлячись на тривалу історію мікологічних досліджень на їх території, чисельні роботи, присвячені видовій різноманітності сумчастих грибів [1; 22-27; 60; 61], відомості про копрофільні сумчасті гриби тут обмежувалися лише чотирма видами [1].

Таким чином, актуальність теми визначається гостротою сучасної проблеми вивчення видового біорізноманіття, важливим практичним значенням копрофільних сумчастих грибів, а також недостатньою їх вивченістю на території національних природних парків Херсонської області.

Метою дослідження було вивчити біоту копрофільних сумчастих грибів національних природних парків Херсонської області України та в умовах чистої культури дослідити культурально-морфологічні особливості деяких штамів цих грибів.

Для досягнення мети були поставлені такі **завдання**:

- 1) узагальнити дані про фізико-географічні умови Херсонської області України та стан вивченості копрофільних сумчастих грибів території;
- 2) провести ідентифікацію зразків копрофільних аскоміцетів природоохоронних території Херсонської області з подальшим укладанням анованого списку видів та аналізом ступеня його флористичної новизни;
- 3) охарактеризувати таксономічну та еколого-топічну структуру виявленого видового складу копрофільних сумчастих грибів;
- 4) проаналізувати ступінь флористичної новизни знахідок аскоміцетів;

- 5) порівняти видовий склад копрофільних сумчастих грибів досліджуваних природоохоронних територій регіону;
- 6) одержати чисті культури *Iodophanus carneus* (Pers.) Korf. і вивчити культурально-морфологічні особливості його міцеліальних колоній.

Об'єкт дослідження – копрофільні сумчасті гриби національного природного парку «Олешківські піски» та національного природного парку «Джарилгацький». **Предмет дослідження** – видовий склад аскоміцетів, його таксономічна та екологічна структура, а також особливості морфології та швидкості росту колоній *Iodophanus carneus* у чистій культурі.

Методи дослідження. Під час вирішення завдань використано наступні методи: мікологічні (польові, камерально-лабораторні, мікроскопічні, флористичні), мікробіологічні (культуральні) та математично-статистичні.

Матеріали дослідження. Матеріалами для даної роботи стали власноруч пророщені та визначені зразки плодових тіл копрофільних аскоміцетів. Для цього використано зразки екскрементів тварин, зібрані протягом у 2015 та 2020 рр. на території НПП К. С. Орловою-Гудім та А. О. Гудімом. Під час проведення культурально-морфологічних досліджень використано чисті культури *Iodophanus carneus*, одержані з аском.

Наукова новизна дослідження полягає в тому, що вперше подається повне зведення видового складу копрофільних аскоміцетів національних природних парків територій Херсонської області, яке включає 60 видів з 22 родів, 15 родин, 8 порядків і 4 класів. За період досліджень відмічено чотири нових для України види – *Coniochaeta hansenii* (Oudem.) Cain, *Preussia tetramera* (S.I. Ahmed & Cain) Kruys, *Hypocopra lojkaeana* (Rehm) J.C. Krug & N. Lundq. ex Doveri та *Hypocopra merdaria* (Fr.) J. Kickx f. Вперше одержано чисті культури *Iodophanus carneus* в Україні, визначено особливості їх росту описано морфологію їх міцеліальних колоній на стандартних твердих агаризованих середовищах.

Зв'язок роботи з науковими програмами, темами. Робота виконана у рамках науково-дослідної теми «Копрофільні аскоміцети заповідників та національних природних парків України» (номер державної реєстрації 0118U100053), а також у рамках Договору про спільну наукову діяльність із національним природним парком «Олешківські піски» від 10.06.2018 р. та Договору про наукову співпрацю із ДУ «Інститут харчової біотехнології та геноміки Національної Академії наук України» від 11.01.2021 р.

Практична значимість проведених досліджень полягає в тому, що робота містить конкретну інформацію про копрофільні аскоміцети двох природно-заповідних об'єктів України: національного природного парку «Олешківські піски» та національного природного парку «Джарилгацький». Дані про видовий склад копрофільних сумчастих грибів передані адміністрації НПП «Олешківські піски» та впроваджені у науково-дослідну роботу парку (акт впровадження №01-18/30 від 24.02.2021 р.). У подальшому вони будуть включені до «Літопису природи Національного природного парку «Олешківські піски» (2022). Оригінальні фото грибів передані на кафедру біології та методики навчання біології природничо-географічного факультету Сумського державного педагогічного університету імені А. С. Макаренка для використання в навчальному процесі під час вивчення курсів мікології та ботаніки, виконання кваліфікаційних робіт. Гербарні зразки нових для України видів, зібрані під час виконання роботи, передані до Національного гербарію України (KW-M) і в майбутньому можуть бути використані при написанні чеклистів, визначників та випусків «Флори грибів України». Одержані культури *Iodophanus carneus* передано до колекції культур грибів Лабораторії екстракції рослинної сировини та біоконверсії ДУ «Інститут харчової біотехнології та геноміки Національної Академії наук України» (Акт №1-2021 від 08.02.2021). Встановлені культурально-морфологічні особливості дослідженого штаму *I. carneus* буде використано для поповнення банку даних про культури виду.

Апробація результатів. Деякі положення роботи були представлені на II Всеукраїнській науковій конференції «Теоретичні та прикладні аспекти досліджень з біології, географії та хімії» (2020 р.) та I Всеукраїнській заочній науковій конференції «Освітні та наукові виміри природничих наук» (2020 р.) та були опубліковані у збірниках матеріалів названих конференцій [49-51]. Основні положення та результати досліджень були викладені та опубліковані у вигляді статей у збірнику наукових праць «Природничі науки» [31], а також у фаховому науковому виданні «Чорноморський ботанічний журнал» [32].

Структура та обсяг роботи. Робота складається зі вступу, 4 розділів, висновків, списку використаних джерел (97 джерел, із них 35 – іншомовних) та одного додатка «Анотований список видів копрофільних аскоміцетів. Загальний обсяг роботи – 81 сторінка. Основна частина кваліфікаційної роботи викладена на 57 сторінках, 10 сторінок займає список використаних джерел, 14 сторінок – додатки.

РОЗДІЛ 1

АНАЛІТИЧНИЙ ОГЛЯД ЛІТЕРАТУРНИХ ДЖЕРЕЛ

1.1. Фізико-географічна характеристика Херсонської області

Згідно фізико-географічного районування України [2] Херсонська область входить до складу Південно-степової, або сухостепової, підзони, Степової зони України (рис. 1.1). Клімат області помірно-континентальний із порівняно м'якою зимою (середні температури зимових місяців -1° – -3°C) та жарким і довгим літом (середні температури $+22^{\circ}$ – $+23^{\circ}\text{C}$, максимальні температури – більше 40°C). Середня річна температура складає $9,3^{\circ}$ – $9,8^{\circ}\text{C}$ і на сьогоднішній день має тенденцію до підвищення. Середня багаторічна кількість опадів в області приблизно 400 мм, але за останні 10 років кількість опадів збільшується. Клімату Херсонської області притаманні літні суховії – потужні вітри (більше 5 м/с) при низькій вологості (менше 30%) та високих температурах (вище 25°) [19].

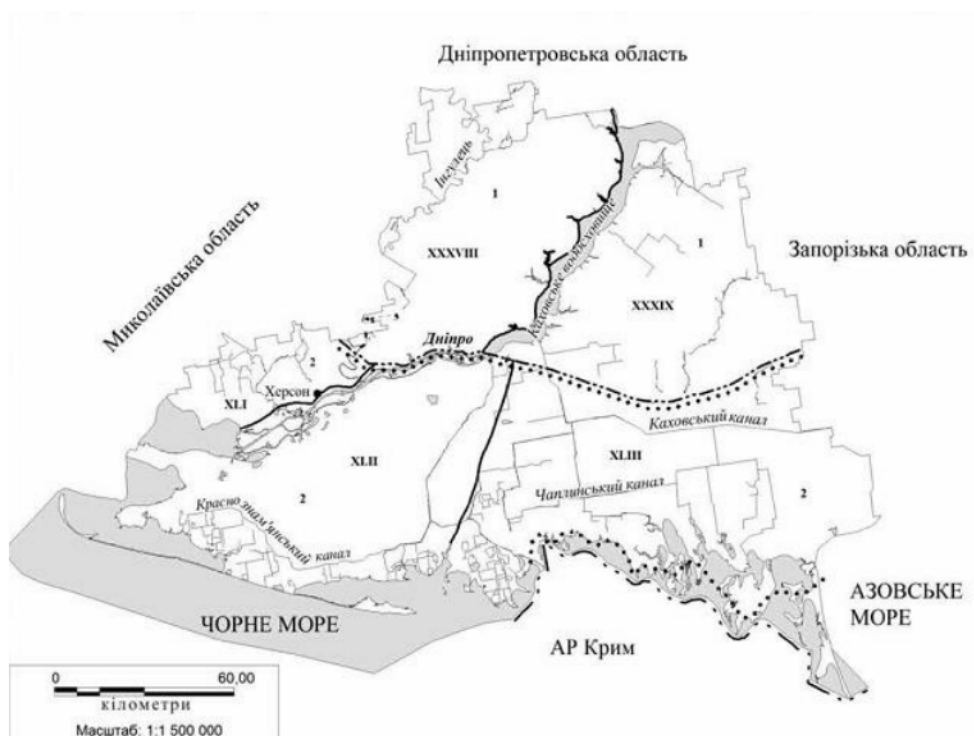


Рис. 1.1. Схема фізико-географічного районування Херсонської області [2].

Структурно-геоморфологічною основою області є обширна акумулятивна терасна рівнина – єдина у степовій зоні України, яка складена антропогенною алювіально-дельтовою товщю на неогенових вапняково-мергелястих і піщано-глиняних утвореннях. Алювіально-дельтові відклади представлені пісками, супісками і суглинками потужністю 57 м на північному заході і 70-80 м на півдні області. У тому ж напрямі знижуються абсолютні відмітки поверхні області – від 50 до 3 м у приморській частині. Високою водопроникністю відкладів та переважанням підземних стоків пояснюється відсутність постійних водотоків. Піщано-супіщаним складом поверхневих відкладів обумовлені мікро- та мезокліматичні особливості ландшафтів, зокрема температурні контрасти. На пісках, у порівнянні з сусідніми суглинистими і навіть супіщаними ґрунтами, склалися більш сприятливі умови ґрунтової вологості, з чим пов'язаний розвиток тут більш північних, різнотравно-типчакково-ковильних степів на дернових ґрунтах піщаних масивів і на чорноземовидних супіщаних.

Для ландшафтної структури області характерно поєднання заплавних місцевостей з плавнями Дніпра, терасових і дельтових горбистих піщаних рівнин, терасових супіщано-лесових знижених рівнин із западинами та низинами, приморських берегових галогенних рівнин. Великі зміни відбулись в цій місцевості після проведення лісомеліоративних заходів.

Заплавні місцевості простягаються від м. Нова Каховка до Дніпровського лиману нерівною половою завширшки 2-12 км. Літогенну основу геокомплексів тут утворюють алювіально-лиманні відклади потужністю 35-40 м. Відносні відмітки заплави змінюються від 2,5 м у м. Нова Каховка до 1 м у м. Херсон. Нижньодніпровська заплава порізана протоками, рукавами, старицями. Нижче м. Херсон багаточисельні гирла утворюють сучасну дельту ріки. У заплаві виділяються: урочища прируслових слабохвилястих піщаних рівнин із солонцями, дерновими і лучними ґрунтами; рівнинно-подові урочища центральної заплави з супіщано-мулистими відкладами, на яких формуються лучні, лучно-болотні і

солончакуваті лучно-каштанові ґрунти; рівнинно-знижені притерасові урочища з лучно-болотними і болотними ґрунтами; степові піщано-горбисті і рівнинно-подові урочища з темно-каштановими і каштановими ґрунтами.

Місцевості терасних і стародавньо-дельтових горбистих піщаних рівнин утворюють сім масивів-арен. Основ'янська, Козаче-Лагерська, Олешківська, Збуревська та Івановська асени прилягають безпосередньо до заплави Дніпра; Виноградовська – віддалена від неї на 15-20 км; арена Кінбурнського півострова прилягає до Дніпровського лиману. На піщаних масивах-аренах чергуються урочища еолових пагорбів і дефляційних западин. На цілих ділянках арен поширені піщані та глинисто-піщані слабкогумусові чорноземовидні ґрунти під зрідженою рослинністю піщаних степів з дерновинними злаками на підвищеннях (типчак, ковила, тонконіг) і з щільнодерновинною осокою у пониженнях. Ландшафтне різноманіття цим місцевостям надають урочища з прісними та солоними озерами [33].

Рослинний покрив заплавних урочищ представлений деревно-кущовими (вербняками), лучними, прибережно-водними і водно-болотними угрупованнями. Значні площі займають плавні, де переважають зарості очерету. Місцями на підвищених ділянках, що не затоплюються після побудови Каховської ГЕС, розвинені піщані лукові степи. На піщаних аренах найбільші площі займають степові фітоценози, поширені степові бори.

1.2. Природні умови території національних природних парків Херсонської області

Херсонська область є одним із тих рекордсменів природно-заповідного фонду України. На її території розміщено два біосферні заповідники: «Асканія Нова» і «Чорноморський», а також п'ять національних природних парків (далі – НПП: «Азово-Сиваський», «Джарилгацький», «Олешківські піски», «Кам'янська Січ» та «Нижньодніпровський». Найвідоміший об'єкт Херсонщини – біосферний заповідник «Асканія-Нова», що має світову славу

та понад сторічну історію. Тут розташований найбільший острів Чорного моря (Джарилгач) і найбільша напівпустеля Європи (Олешківські піски), на територіях яких сьогодні створені два НПП: «Джарилгацький» та «Олешківські піски» відповідно. Саме у названих двох НПП було проведені наші дослідження щодо вивчення біоти копрофільних сумчастих грибів. Тому вважаємо за необхідне навести нижче коротку характеристику природних умов їх територій.

Національний природний парк «Олешківські піски» (далі – НППОП) розташований на боровій терасі Нижнього Дніпра у межах трьох адміністративних районів Херсонської області: Голопристанського, Каховського та Олешківського (рис. 1.2). Парк було створено у 2010 р. на двох Нижньодніпровських аренах: Козачеланерській та Чалбаській. У 2019 р. площа його території була розширена і на сьогодні вона становить 11671,06 га [42]. Парк складається із трьох територіально розірваних ділянок. У його структурі виділено два природоохоронних науково-дослідних відділення (далі – ПНДВ): «Раденське» (Козачеланерська арена) та «Буркути» (Чалбаська арена).

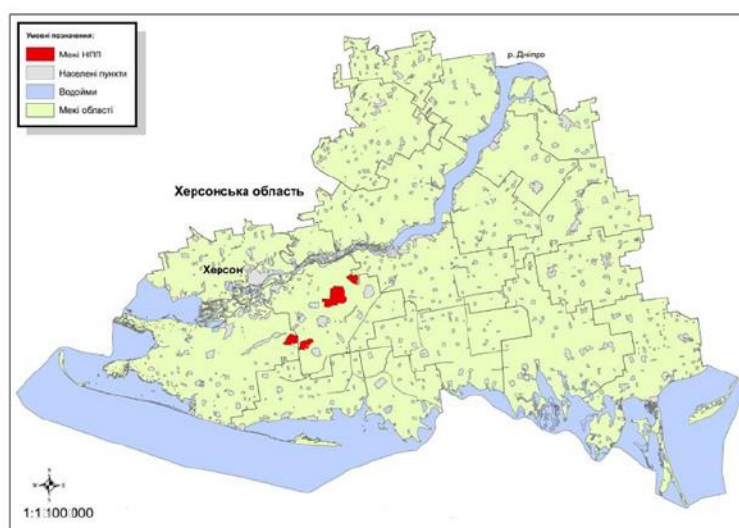


Рис. 1.2. Картосхема розташування НПП «Олешківські піски» у Херсонській області (за даними сайту Міністерства захисту довкілля та природних ресурсів України – <https://mepr.gov.ua/>)

У геологічному відношенні територія парку знаходиться в межах північного схилу Причорноморської западини Руської платформи з глибиною залягання архейськопротерозойського кристалічного фундаменту від 1200 м на північній межі парку до 1500 м у межах Буркутських ділянок. Геологічну основу сучасного рельєфу цієї території утворюють алювіально-дельтові піщані відклади, лесовидні супіщані суглинки, які залягають на розмитих різноманітних за літологічним складом відкладах неогену [58]

Клімат тут є помірно континентальним, посушливим. Характерним є спекотне літо та незначна кількість опадів [36].

Флора парку є досить репрезентативною відносно Нижньодніпровського піщаного масиву. Тут зосереджено понад 500 видів судинних рослин. Значну участь у складі флори беруть раритетні види. До Червоної книги України занесено 16 видів рослин [62]. Фауна парку є типовою степовою – більше 400 видів безхребетних і понад 150 видів хребетних тварин [42], зустрічаються також синантропні та свійські види.

Залежно від рельєфу, рівнів зволоження та засолення на території НПП поширена піщано-стєпова, лісова, лучна, степоволучна, галофітно-лучна, солончакова, болотна та водна рослинність [18].

Піщані степи є едафічним варіантом справжніх зональних степів. Як і в справжніх степах, тут домінують дернинні злаки з родів *Agropyron* Gaertn., *Festuca* L., *Stipa* L., *Koeleria* Pers. Порівняно зі справжніми степами, значно більша роль у покриві належить мохово-лишайниковому ярусу. У сухих зниженнях та на схилах північної по всій території арен формуються більш вологолюбні варіанти псамофітних степів. Серед дернинних злаків тут домінують *Festuca beckeri* (Hack.) Trautv. та *Agropyron lavrenkoanum* Prokud. Внаслідок надмірного випасу та наступного залісення на більшій частині території Буркутської та Козачелазерської ділянок псамофітно-стєповий рослинний покрив знищений. Значні масиви займають відкриті піскові ділянки, майже позбавлені судинних рослин [57].

Лісова рослинність на Буркутській та Козачелагерській ділянках представлена березовими, осиковими, дубовими та вільховими колками. Трапляються вербово-тополеві та ясеніві лісові масиви. Деревостан березових лісів (гайків) утворює ендемічний вид Нижнього Придніпров'я – *Betula borysthena* Klokov. Заплавно-лісова рослинність приурочена до великих знижених масивів арен, серед яких нерідко трапляються озера. Такі ділянки очевидно є колишніми річищами р. Дніпро. Домінуючими деревними породами є *Salix alba* L. та *Populus nigra* L. Чагарникові ценози формуються або в узлісному екотоні навколо лісових масивів, або окремо в зниженнях. Основним утворювачем чагарникових заростей є *Prunus stepposa* Kotov [42].

Рослинний покрив лук сильно варіює залежно від ступеню зволоження. Домінують *Agrostis gigantea* Roth, *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Cynodon dactylon* (L.) Pers., *Scirpoides holoschoenus* (L.) Sojak. У складі різнотрав'я – *Verbascum phoeniceum* L., *Hypericum perforatum* L., *Daucus carota* L., *Tanacetum vulgare* L. За зайнятими площами лучна рослинність посідає друге місце, поступаючись лише псамофітно-степовій рослинності. Галофільно-лучна рослинність розвивається у пониженнях, часто оточуючи солоні озера. У рослинному покриві домінують *Puccinellia gigantea* (Grossh.) Grossh., *Festuca regeliana* Schreb., *Carex distans* L. У складі різнотрав'я представлені *Scorzonera parviflora* Jasc., *Althaea officinalis* L., *Plantago salsa* Pall., *Triglochin maritimum* L., *Trifolium fragiferum* L., *Taraxacum bessarabicum* (Hornem.) Hand.-Mazz., *Potentilla reptans* L., *Daucus carota* [59].

Болотна рослинність з'являється на днищі знижень у випадку виходу на поверхню днища ґрунтових вод. Болотні угруповання часто розвиваються в комплексі з ліською та лучною рослинністю. Основу рослинного покриву складають *Carex elata* All., *C. riparia* Curtis, *C. acutiformis* Ehrh., *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel., *Scirpus lacustris* L., *Juncus conglomeratus* L., *Iris pseudacorus* L., *Typha angustifolia* L. Прибережно-водна рослинність за видовим складом є досить подібною до болотної. З видів справжньої водної рослинності, утвореної угрупованнями гідатофітів, на арені виявлені *Lemna minor* L., *Potamogeton natans* L. та *Batrachium* sp [57, 59].

Національний природний парк «Джарилгацький» (далі – НППД) розташований на території осторва Джарилгач, акваторії Джарилгацької затоки, а також берегової смуги між Скадовськом та Лазурним і займає площу в 10000 га (рис. 1.3). Офіційно його створено 11 грудня 2009 року, але природоохоронна діяльність на території парку почалась ще з 1923 року. В різні періоди його території належали заповіднику Асканія-Нова (1927–1932 рр.) та Чорноморському біосферному заповіднику (1932–1937 рр.). З 1937 до 1960 рр. на території о. Джарилгач велась інтенсивна господарська діяльність (випас худоби), що призвело до збідніння покриву острова, майже до опустелювання. У 1974 р. на острові було створено Джарилгацький ботанічний заказник республіканського значення для охорони рідкісного виду золотобородника цикадового (*Chrysopogon gryllus* (L.) Trin.). З цього моменту проводилася активна наукова діяльність задля вивчення флори та фауни острова та, зрештою, надання йому статусу національного природного парку. Зусиллями багатьох науковців було доведено, що острів Джарилгач і однойменна затока є місцем мешкання багатьох видів рослин і тварин, базовим місцем перебування під час міграцій та зимівлі водоплавних птахів, місцем багатих запасів промислових видів риби [41].



Функціональне зонування НПП «Джарилгацький»

Рис. 1.3. Картосхема розташування та функціональне зонування НПП «Джарилгацький» (за даними сайту національний природний парк «Джарилгацький» – <http://nppd.com.ua/map/>)

Флора НППД включає близько 500 видів вищих спорових і судинних рослин, що належать до 252 родів і 72 родин. Високою є питома вага ендемічних і субендемічних видів. Їх на острові нараховується 54 (10,82% від всієї флори). До Червоної книги України занесено 21 вид судинних рослин [62]. Фауна парку налічує: 83 види морських безхребетних, 352 види (22 рідкісні) – комах, 57 (13 рідкісні) – риби, 4 – амфібій, 7 (3 – ЧКУ) – рептилій, 250 видів (69 – ЧКУ) – птахи, 30 видів ссавців (15 – рідкісних, із них 3 – морських ЧКУ) [41].

Рослинність національного природного парку представлена псамофітно-степовою, лучною, болотною, солонцевою і солончаковою, а також вищою водною. Значні площі займають штучні насадження дерев та кущів.

Піщано-степова рослинність займає найвищі ділянки і об'єднує угруповання приморських кучугур. Найбільші площі займає у центральній та південній частині острова. Тут переважають слабосформовані угруповання *Carex ligerica* J. Gay, *Secale sylvestre* Host, *Centaurea majorovii* Dumbadze [5].

Лучна рослинність острова Джарилгач також відзначається видовим і ценотичним багатством. Вона приурочена до міжкучугурних знижень, грядових улоговин та короткозаливних рівнинних ділянок. Представлена переважно засолено-лучним типом. Найбільші площі утворюють угруповання, в яких домінують *Puccinellia distans* (Jacq.) Parl. та *P. fominii* Bilyk, *Aeluropus littoralis* (Gouan) Parl, а також *Elytrigia elongata* (Host) Nevski [15].

Болотна рослинність приурочена до тривалозатоплюваних знижень центральної частини острова, де розташована система озер, а також прибережних мілководь і перезволожених ділянок контактних смуг на півночі та заході. Її ценози займають значні площі. У ценотичному відношенні є небагатими. Найчастіше трапляються угруповання *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. Ценози *Cladium mariscus* (L.) Pohl є за площами найбільшими в регіоні [59].

Солончакова рослинність на острові займає найбільші площі. Її угруповання приурочені до середньо- і тривалозаливних рівнинних ділянок прибережних територій солонуватоводних озер та заток, які звільняються в літньо-осінній період від води. Домінантами є *Salicornia prostrate* Pall., *Suaeda prostrate* Pall., *Limonium caspium* (Willd.) Gams і *L. meyeri* (Boiss.) Kuntze [15].

Вища водна рослинність займає значні площі, проте не відзначається флористичною та ценотичною різноманітністю. Домінантами є *Potamogeton pectinatus* L., *Zannichelia palustris* L., *Zostera noltii* Hornem. і *Z. marina* L., *Ruppia cirrhoza* (Petagna) Grande. На прибережних мілководдях поширені угруповання *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud. [5].

На острові також поширені угруповання порушених ділянок, оскільки територія зазнає значного антропогенного навантаження внаслідок проведеної лісомеліорації, надмірного випасання дикими копитними та посилення рекреації. Серед них найчастіше трапляються угруповання, утворені *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth, *Hordeum murinum* L.[59].

На території острова з 1960 р. розпочаті роботи із заліснення ділянок, зайнятих піщано-степовою та лучною рослинністю. Тепер серед деревних і чагарникових видів представлені розріджені насадження із *Elaeagnus angustifolia* L., *Tamarix ramosissima* Ledeb., *Robinia pseudoacacia* L., *Ulmus pumila* L. Рідше по берегах водойм зі слабомінералізованою водою трапляються біогрупи з *Salix acutifolia* Willd., *Populus nigra* L., *Fraxinus excelsior* L. Лісонасадження здійснювалися до кінця минулого сторіччя. При цьому відбувалося розорювання цілинних ділянок, що посилювало зміни рельєфу острова і рівня ґрунтових вод [41].

1.3. Загальна характеристика копрофільних аскоміцетів

Копрофільні гриби – це організми, які екологічно та фізіологічно спеціалізовані для розвитку на екскрементах. Вони можуть асимілювати поживні речовини, що не були абсорбовані під час проходження через травну систему тварин, беручи, таким чином, активну участь у розкладі та надходженні цих речовин у навколишнє середовище [71].

Послід тварин, на якому розвиваються копрофіли, являє собою вторинну, повністю гетеротрофну екосистему, що існує за рахунок обмеженого запасу органічних речовин та енергії [45]. Така екосистема, як і будь-яка інша, утворена численними, різноманітними за своєю таксономічною та трофічною приналежністю організмами. На поверхні та в середині копром живуть бактерії, найпростіші, нематоди, членистоногі, водорості, гриби, лишайники, мохи та деякі інші вищі рослини. Серед справжніх грибів царства Fungi найбільш широко представлені таксони з відділів Ascomycota, Basidiomycota, Zygomycota та штучної групи Anamorphic fungi. Найпоширенішими та найчисельнішими серед копрофільних грибів є аскоміцети, які переважно включають види диско-, пірено- та локулоаскоміцетів. На сьогодні відомо близько 50 родів та 500-600 видів копрофільних сумчастих грибів [46].

За ступенем приуроченості до екскрементів тварин копрофільні гриби включають різні види. Серед них більша частина може розвиватися і плодоносити тільки на копромах. Однак відомо, що деякі види типових «копрофільних» родів одночасно трапляються не лише на посліді, а й на інших органічних субстратах, таких як ґрунт, рослинні рештки, обвуглена органіка, деревина, папір, тканина тощо [46].

У 1971 р. за ступенем «копрофільності» серед цих грибів К. Ларсен виділила три екологічні групи [85]: 1) облігатні ендокотрофи – їх спори для свого проростання потребують обов'язкового проходження через шлунково-кишковий тракт тварини; 2) факультативні ендокотрофи – їх

спори можуть проростати одразу після утворення без обов'язкового проходження через шлунково-кишковий тракт; 3) ектокопротрофи – їх спори гинуть у шлунково-кишковому тракті тварини, але за умови потрапляння на екскременти із навколишнього середовища, гриби проростають, розвиваються та спороносять на цьому субстраті.

Видовий склад копрофільних грибів залежить від виду тварини та характеру її харчування. Так, копрофільні гриби переважно колонізують копроми рослиноїдних тварин, на яких, зокрема, знайдено близько 700 видів грибів. На посліді ж хижаків описано близько 50 видів [28].

Копрофільні гриби, в тому числі і аскоміцети, мають ряд біологічних особливостей, які забезпечують специфічність умов їх існування. Їх спори стійкі до дії високих температур та шлункових соків тварини, що забезпечує можливість проходження через шлунково-кишковий тракт тварини. У багатьох випадках вони навіть краще проростають після цього. Це підтверджено і в лабораторних умовах. Так, під час пророщування спор деяких видів *Ascobolaceae* використовуються аналогічні впливи. Спори нагрівали у підкисленій або підлуженій (відповідно до реакції шлункового та кишкового вмісту) рідині до 40°C (протягом декількох годин) або до 70°–90°C (протягом кількох хвилин). Спори при цьому проявляли високу стійкість, що пов'язано із низькою проникністю їх оболонки. Також було показано, що спори краще проростають після легких механічних пошкоджень. Імовірно, аналогічні пошкодження можуть відбуватись при проходженні спор через шлунково-кишковий тракт разом із шматками їжі [28].

У навколишньому середовищі спори копрофільних також проявляють значну стійкість до дії високих температур та ультрафіолетового опромінення. Так, В. П. Прохоровим було показано, що вони зберігають життєздатність у зразках, зібраних пустельних районах Середньої Азії та високогір'ї (до 3800 м над рівнем моря) [47]. У лабораторних умовах доведено, що витримування сухих зразків копром у сушильній шафі за температури 70° протягом 2 год не

призводять до втрати життєздатності спор копрофілів. У той же час як на вологих зразках, що були піддані тій же обробці, плодові тіла вже не розвивались. Таке явище, імовірно, є проявом адаптації до тривалих періодів посухи, що характерні для пустельних та степових регіонів [47].

Однак, основним лімітуючим фактором для поширення і розвитку копрофільних грибів у природі є волога. Так, у затінених, відносно сирих місцях доволі довгий час зберігаються умови сприятливі для розвитку копрофітів, що дозволяє повніше реалізувати потенціал спорового інокулюму, що знаходиться в копрі. На відкритих, освітлених сонцем та вітряних місцевостях висихання субстрату відбувається швидше і розвиток грибів зупиняється [47].

Ще однією адаптивною ознакою копрофільних аскоміцетів є збільшення кількості аскоспор у сумках та їх активне поширення. Так, сумки цих грибів мають різноманітні механізми для активного «відстрілювання» спор [20; 69]. Крім того, спори із сумки часто викидаються спільною масою, часто оточені слизовою обгорткою, завдяки якій легко прилипають до оточуючих предметів. У цілому ця властивість спрямована на забезпечення більшої вірогідності потрапляння аскоспор на рослини (листки, стебла, кору тощо), які в подальшому поїдаються тваринами. Крім того, для спорозносних структур багатьох копрофільних сумчастих грибів характерна позитивна фототропічна орієнтація при відстрілюванні спор, що попереджає їх осідання на тому субстраті, де вони утворились. Так, наприклад, у видів *Ascobolaceae* фототропічна сумка значно висовується над рівнем гіменію до моменту зрілості спор. У видів *Sordariaceae* описані фототропічні носики перитеціїв [24]. Фототропізм та активне поширення спор забезпечують підтримку відміченої вище циклічності у розвитку грибів-копрофілів [47].

1.4. Історія вивчення сумчастих грибів Херсонщини

Перші літературні згадки про сумчасті гриби Херсонщини датуються другою половиною XIX ст. Так, у роботі М. К. Срединського «Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии», опублікованій у 1872 р., наводяться дані про аскоміцети, зібрані в околицях Каховки, Олешек та Херсона [56]. На початку XX сторіччя відомості про фітопатогенні види аскоміцетів були доповнені працями С. А. Мокржецького [37], С. М. Московця [40] та С. О. Іллічевського [21].

Цілеспрямоване мікологічне обстеження України розпочалося у середині XX ст. і, в першу чергу, завдяки науковцям Інституту ботаніки АН УРСР. Наприкінці 50-х рр. основна увага мікологів була спрямована на створення «Визначника грибів України». Докладна інформація про види аскомікот зібрана у II томі видання [39], який став першим повним зведенням видового складу аскоміцетів України. Протягом 80-х рр. відомості про представників сумчастих грибів України були доповнені у фундаментальних мікологічних працях українських мікологів: окремих томах «Флори грибів України» [11; 53], колективній монографії «Паразитные грибы степной зоны Украины» [12], «Определителе пиреномицетов УССР» [54]. Так, в останньому виданні для Херсонської області наведено 9 видів піреноміцетів: *Chaetomium arachnoides* Masee & E. S. Salmon, *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul., *Diaporthe eres* Nitschke, *Epichloe typhina* (Pers.) Brockm.), *Gibberella pulicaris* (Kunze) Sacc., *Leucostoma personii* (Nitschke) Höhn., *Phyllachora graminis* (Pers.) Fuckel, *Poronia punctata* (L.) Fr. та *Valsella fertilis* (Nitschke) Sacc.

У 2000 р. Гелютою В.П. та Тихоненко Ю.А. була опублікована робота «Мікофлора острова Джарилгач» [13], в якій подано 57 видів грибів, що являють собою список знахідок із зазначених робіт Іллічевського та Московця. У роботі Бойко М. Ф. та Ходосовцева О. Є. «Флора лишайників і мохів» [6] для острова Джарилгач подано 26 видів лишайників, що відносяться до 14 родів і 6 родин. До цього дослідження автором відмічені

знахідки з роботи Окснера А. Н., де зазначається лише 4 вида лишайників, що відносяться до 1 роду *Cladonia* [43]. Бідність видового складу лишайників о. Джарилгач, як зазначає Ходосовцев О. Є., пов'язана з відсутністю типових субстратів, на яких ростуть лишайники, а також кліматичними та едафічними факторами. У книзі колектива авторів «Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України» за 2012 рік [59] для НПП «Джарилгацький» подано таку ж саму кількість грибів та лишайників, що й у праці «Біорізноманіття Джарилгача: сучасний стан і шляхи збереження» [5]. У 2017 р. Ходосовцевим О.Є., Дармостуком В.В. та Ходосовцевою Ю.А. в статті «Стан вивченості різноманіття лишайників та ліхенофільних грибів заповідників та національних природних парків степової зони України» [61] для НПП «Джарилгацький» наводиться та ж сама кількість лишайників – 26 видів.

На початку 2000-х інвентаризацією видового різноманіття аскомікот Нижньодніпровських арен займалася О. В. Корольова. Територія обстеження включала і значну частину Херсонської області. У ході дисертаційного дослідження авторкою виявлено 237 видів грибів, серед яких 147 видів були новими для території досліджень, 79 – для Лівобережного Злакового Степу, 39 – для Степової зони України [27]. Відмічені нові місцезнаходження рідкісних для країни видів. Вперше для мікобіоти України були наведені *Didymosphaeria larsenii* Munk, *Peziza domiciliana* Cooke, *Trichophaea woolhopeia* (Cooke & Phillips) Boud., причому останній вид репрезентував новий для України рід *Trichophaea* Boud. У 2000 р. О. В. Корольовою з території Голопристанського району описаний новий для науки вид – *Sporormiella tomilini* Korolyova [22].

У 2009 р. колективом авторів опубліковано монографію, присвячену грибам природоохоронних територій Лівобережної України [17]. У ній наведено досить детальну інформацію про гриби Чорноморського біосферного заповідника. Зокрема, представлено дані про 59 видів борошністоросяних грибів із 8 родів. Серед них майже половину (27 видів)

становлять представники роду *Erysiphe* s.l., приблизно однаково (11 і 10 видів відповідно) – родів *Golovinomyces* і *Podosphaera* s.l.; до роду *Leveillula* належать 5 видів. Також для території заповідника у монографії наведені дані про 20 видів сордаріоміцетів (Sordariomycetes), які належать до 11 родів. Це переважно представники порядку Diarthrales (11 видів), а також 3 види *Gibberella* з порядку Нуроскреалес. Для території заповідника наведено 9 видів дискоміцетів, 8 із яких належать до класу Leotiomycetes. Це види родів *Mollisia*, *Dasyscyphus*, *Lachnum* та *Typharia*. З числа Dothideomycetes описано 15 видів з 11 родів, Pezizomycetes та Lecanoromycetes – по 1 виду. Крім того, у монографії є згадки про 18 видів фітотрофних анаморфних грибів. Серед 12 родів найкраще представлені *Phoma* (4 види), *Passalora*, *Ramularia* та *Septoria* (по 2 види).

У 2009 р. О. Є. Ходосовцев та М. Ф. Бойко опублікували повідомлення про новий для півдня України вид патогенних аскоміцетів *Rhizina undulata* Fr. Гриб у 2007–2008 рр. викликав масову загибель саджанців *Pinus sylvestris* L. та *P. pallasiana* D. Don., які були висаджені на великих площах післяпожежних ділянок на Олешківських пісках [60].

Крім того, з Херсонщини відомі знахідки рідкісних видів аскоміцетів, які занесені до Червоної книги України [62]. Зокрема, на території області з числа аскоміцетів виявлені гелівела монашка (*Helvella monachella* (Scop.) Fr.) та зморшок степовий (*Morchella steppicola* Zerova).

У 2010 р. В. П. Гелюта зі співавторами опублікували узагальнюючу статтю, присвячену фітотрофним мікроміцетам Гендровської коси [80]. У ній, серед інших, наведено дані про 75 видів сумчастих грибів, 29 з яких належать до Dothideomycetes, 23 – Leotiomycetes, 22 – Sordariomycetes, 1 – має невизначене систематичне положення у межах відділу (incertae sedis).

На початку 2010-х рр. О. В. Корольовою опубліковані дані щодо сумчастих грибів двох природно-заповідних територій Херсонщини. Так, у 2014 р. з материкових ділянок Чорноморського біосферного заповідника описується 63 види мікроміцетів [25]. Серед них 39 видів з класу

Dothideomycetes та 12 видів анаморфних грибів. У статті автором проаналізовано таксономічну та еколого-трофічну структуру виявленого видового складу грибів, встановлені консортивні зв'язки та приуроченість мікроміцетів до основних типів рослинних угруповань заповідника. У 2015 р. О. В. Корольовою публікуються дані про 34 види локулоаскоміцетів території новоствореного національного природного парку «Олешківські піски» [24]. Це представники 18 родів, 10 родин, 3 порядків та групи порядків *Incertae sedis* підкласів *Pleosporomycetidae* та *Dothideomycetidae*.

У 2016 р. О. Ю. Акулов, зі співавторами значно доповнили дані про мікобіоту національного природного парку «Олешківські піски» та прилеглих територій Херсонської області [1]. Серед наведеного у їх статті списку видів представлено дані про 33 види аскомікот. Серед них новими для України виявились *Hypomyces albidus* Rehm, знайдений у стадії анаморфи *Cladobotryum sphaerocephalum* (Berk.) Rogerson et Samuels, та *Patellaria crassispora* Н.-О. Baral, nomen provisum. Авторами також висловлено припущення, що спороношення *Mycosphaerella* sp., яке було виявлене ними на торішніх хвоїнках *Pinus palassiana* D. Don, імовірно є телеоморфою *Dothistroma pini* Hulbary, яка до того часу ще не була описана.

У 2019 р. О. В. Корольовою опубліковано дані про сумчасті та базидієві гриби ландшафтного заказника загальнодержавного значення «Саги» [23]. У ній наведені 25 видів аскоміцетів й анаморфних грибів: *Phoma artemisiae* Kalchbr. & Cooke, *Venturia ditricha* (Fr.) P. Karst., *Microdiplodia beckii* (Bäumler) Allesch., *Erysiphe adunca* (Wallr.) Fr., *E. aquilegiae* DC., *E. convolvuli* DC., *E. polygoni* DC., *E. trifolii* Grev., *Golovinomyces cichoracearum* (DC.) V.P. Heluta, *G. cynoglossi* (Wallr.) V.P. Heluta, *G. sordidus* (L. Junell) V.P. Heluta, *Neoerysiphe galeopsidis* (DC.) U. Braun, *Podosphaera fusca* (Fr.) U. Braun & Shishkoff, *Lophodermium arundinaceum* (Schröd.) Chevall., *Phomopsis velata* (Sacc.) Traverso, *Valsaria insitiva* (Tode) Ces. & De Not., *Cytospora populina* (Pers.) Rabenh., *C. pulchella* Sacc., *Cytosporina brunnea* Sacc., *Melanconis alni* Tul., *M. stilbostoma* (Fr.) Tul. & C. Tul., *L. duplex* (P. Karst.) Sacc., *Coniochaeta*

pulveracea (Ehrh.) Munk, *Nectria cinnabarina* (Tode) Fr., *Hypoxylon fragiforme* (Pers.) J. Kickx f.

Таким чином, проведений нами аналіз літературних джерел показав, що серед відомих на сьогодні для Херсонської області аскоміцетів переважають представники фітотрофних, мікофільних, наґрунтових та мікоризних грибів. Копрофільні сумчасті гриби, як складова мікобіоти Херсонщини, досліджені тут нерівномірно. Поодинокі розпорошені дані про них можна знайти у небагатьох роботах. Зокрема, у визначнику піреноміцетів України [54] наведено один вид копрофільних піреноміцетів – *Poronia punctata* Fr.

О. В. Корольовою на неідентифікованих екскрементах тварини описаний *Sporormiella tomilini* Korolyova як новий для науки вид [22].

О. Ю. Акулов зі співавторами у своїй роботі наводять чотири види копрофільних аскоміцетів: *Delitschia marchalii* Berl. & Voglino, *Sporormiella megalospora* (Auersw.) S. I. Ahmed & Cain, *Sordaria macrospora* Auersw. та *S. superba* De Not. [1].

У статті О. В. Корольової «Під *Sporormiella* Ellis & Everh. в Україні» [26] вказано про знахідки на Херсонщині *Sporormiella intermedia* (Auersw.) S.I. Ahmed & Cain ex Kobayasi та вже згаданого вище *S. tomilini*.

У 2018 р. Ю. І. Литвиненко та В. П. Гайовою наведені дані про знахідки *Coniochaeta vagans* (Carestia & De Not.) N. Lundq. та *Sordaria alcina* N. Lundq. [86].

Загалом на сьогодні для Херсонщини відомо дев'ять видів копрофільних сумчастих грибів (табл. 1.1). Хоча більшість даних наводяться для природоохоронних територій, на території НПП «Джарилгацький» не виявлено жодного виду копрофільних аскоміцетів. Отже, питання їх видової різноманітності та поширення на території Херсонської області залишається актуальним та потребує подальшого детального вивчення.

Таблиця 1.1

**Таксономічний розподіл видів копрофільних аскоміцетів,
відомих для Херсонської області за літературними джерелами**

Підклас		Порядок	Родина	Рід	Кіл-ть видів
Клас Dothideomycetes					
Dothideomycetidae		Pleosporales	Delitschiaceae	<i>Delitschia</i>	1
			Sporormiaceae	<i>Preussia</i>	3
Клас Sordariomycetes					
Sordariomycetidae		Coniochaetales	Coniochaetaceae	<i>Coniochaeta</i>	1
		Sordariales	Sordariaceae	<i>Sordaria</i>	3
Xylariomycetidae		Xylariales	Xylariaceae	<i>Poronia</i>	1
Разом	4	4	5	5	9

РОЗДІЛ 2

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

2.1. Методика збору, мікроскопічних досліджень та ідентифікації видів

Вихідним матеріалом для виконання роботи стали гербарні зразки екскрементів, зібрані на територіях двох природно-заповідних об'єктів Херсонської області України: національного природного парку «Джарилгацький» (далі НППД) та національного природного парку «Олешківські піски» (далі – НППОП). Зразки посліду травоядних тварин були зібрані асистентом кафедри екології та географії Херсонського державного університету К. С. Орловою-Гудім та співробітником НППОП А. О. Гудімом: 2015 р. – на території НППОП; 2015 р., 2020 р., – на територіях НППОП і НППД.

Були зібрані копроми травоядних тварин: корови (*Bos taurus* L.), коня (*Equus caballus* L.), зайця (*Lepus europaeus* Pallas), оленя благородного (*Cervus elaphus* L.), лані європейської (*Dama dama* L.), муфлона (*Ovis musimon* L.) та кабана (*Sus scrofa* L.). У подальшому зразки екскрементів були передані на кафедру загальної біології та екології Сумського державного педагогічного університету імені А. С. Макаренка для пророщування та виявлення на них аском копрофільних сумчастих грибів.

Під час збору у природі знайдені зразки екскрементів тварин розміщувалися колекторами у спеціальні пакети із цупкого паперу. Задля кращого транспортування та швидшого висихання зразка всередину пакета укладався листок фільтрувального паперу. Кожен зразок підписували наступним чином: на пакеті зазначали місце збору з вказівкою на адміністративно-географічну приналежність зразка; дату збору та субстрат. Зразки висушували у відкритих пакетах.

Камеральна обробка матеріалу проводилася згідно загальноприйнятих методик мікологічних досліджень [3; 16]. Для одержання плодових тіл

копрофільних аскоміцетів був використаний метод вологих камер [82; 90]. Зразки екскрементів поміщали у чашки Петрі (діаметром 90 мм) на зволожений дистильованою водою фільтрувальний папір й інкубувались за кімнатної температури (18–20 °C) та природному освітленні протягом 30-50 діб. У залежності від розмірів зразка у чашки Петрі вміщували або кілька дрібних копром (заєць, муфлон, олень, лань), або частину великої копроми (кінь, корова, кабан). Для підтримання достатньої вологості субстрату, зразки посліду, розміщені у чашках Петрі, зволожували дистильованою водою. Задля виявлення сформованих плодових тіл грибів проводили мікроскопічне дослідження зразків кожного наступного дня після їх вміщення у вологі камери. Плодові тіла аскоміцетів по мірі дозрівання збирались та вивчались.

Безпосереднє визначення видової приналежності аскоміцетів базувалося на вивченні морфології їх плодових тіл та мікроструктур (спор, сумок, парафіз, волосків, щетинок та ін.). Мікроскопічні препарати готувалися із свіжих плодових тіл за допомогою препарувальної голки. Монтувальним середовищем слугувала дистильована вода. Для виявлення амілоїдної реакції сумок використовували розчин Люголя (ІКІ). Під час опису розмірних характеристик відбирали 10 зрілих сумок та 20 зрілих спор. Для спор обраховувався квотієнт (Q) – співвідношення довжини спори до її ширини, а також його середнє значення (Q_{av}) [75; 90].

Макроскопічні характеристики сумчастих грибів досліджували за допомогою стереомікроскопа МБС–10 (АТ «ЛЗОС», Росія). Для вивчення мікроморфології та анатомічних особливостей застосовували світловий мікроскоп MB-302 LED 40x-1600x Trino (Sigeta, Україна), для виготовлення мікрофотографій – цифрову камеру для мікроскопів 3.0mp Digital Microscope Camera (Fuzhou Tucsен Imaging Technology Co., Китай). Для вимірів елементів мікроморфології було здійснено їх фотофіксацію на мікропрепаратах з дистильованою водою та використано модульне програмне забезпечення Tsview7 (Fuzhou Tucsен Imaging Technology, Ltd., Китай).

Для ідентифікації аскоміцетів з різних таксономічних груп слугували визначники та монографічні обробки вітчизняних [9, 10, 53, 54] та зарубіжних авторів [34, 46, 55, 63, 64, 65, 66, 69, 73, 74, 75, 78, 89]. Ступінь флористичної новизни визначався відповідно до бази даних веб-сайту Грибів України [67], довідника «Fungi of Ukraine. A Preliminary Checklist» [79] та опублікованих літературних джерел, пов'язаних з поширенням окремих груп аскоміцетів в Україні. Під час укладання конспекту аскоміцетів латинські назви грибів та автори видів узгоджувалися із базами даних з систематики грибів «Index Fungorum» (<http://www.indexfungorum.org/>, дата звернення: 30.09.2021) та «Mycobank Database» (<http://www.mycobank.org/>, дата звернення: 30.09.2021). Для аналізу систематичної структури аскоміцетів застосовано системи Wijayawardene et al. (2014, 2017, 2018, 2020) [93 – 97], Ekanayaka et al. (2018, 2019) [76, 77], Hyde (2020) [81].

Визначення структурно-функціональних зв'язків між окремими угрупованнями копрофільних грибів, що населяють копроми різних видів тварин, проводилось за допомогою обчислення мір включення [38]. На відміну від інших коефіцієнтів флористичної подібності, міри включення дозволяють порівнювати різні за кількістю видів мікобіоти [52]. Відношення між будь-якими мікобіотами (наприклад, А і В) описують за допомогою двох мір включення та певної порогової величини δ : $K(A, B)$ – міра включення біоти В у біоту А; $K(B, A)$ – міра включення біоти А у біоту В.

$$K(A, B) = c/b \times 100\%, \quad K(B, A) = c/a \times 100\%, \text{ де}$$

a – кількість видів у мікобіоті А;

b – кількість видів у мікобіоті В;

c – кількість видів спільних для мікобіот А і В.

Якщо $\delta \leq K(B, A)$, тоді мікобіота А включається у мікобіоту В: $A \rightarrow B$.
Якщо $\delta \leq K(A, B)$ і $\delta \leq K(B, A)$, тоді такі мікобіоти знаходяться у відношенні подібності або толерантності: $V \leftrightarrow A$.

2.2. Методика досліджень сумчастих грибів у культурі

Виділення міцеліальної культури та вивчення культурально-морфологічних властивостей штамів проводили на тверді агаризовані середовища. Посів здійснювався у чашки Петрі (діаметр 70 і 90 мм), витримані протягом 4 годин при 170-180°C у стерилізаторі ГПО-100 UOSlab (Укроргсинтез, Україна). Середовище автоклаували впродовж 30 хвилин з надлишковим тиском 1 атм. (автоклав РА-СМ18, Китай). До та після автоклаування вимірювали рН середовища. Оцінку рН середовищ проводили рН-метром (рН-150, Білорусь). Готове середовище розливали у стерилізовані чашки Петрі із розрахунку 20 мл на чашку. Посів здійснювався в обробленому етиловим спиртом чистому боксі, з попереднім УФ опроміненням протягом 30 хв. (лампа Праймед RTL-307, Україна).

Культури виділяли зі свіжих плодкових тіл, пророщених на копрі, відповідно до загальноприйнятих методик [16]. Дозрілі аскоми, очищені від залишків копрі та оброблені етиловим спиртом, переносили над полум'ям спиртової горілки на чашки Петрі з модифікованим картопляно-глюкозним агаром (КГА), г/л (рН 7.6): картопля – 200, глюкоза – 20, агар – 20, целюлоза – 5. Для зменшення контамінації додавали антибіотик (300 Од. ампіциліну на 1 л поживного середовища). Чашки Петрі інкубували у термостаті при 27±1°C до повного заростання чашки. Процес росту контролювали візуально під стереомікроскопом МБС–10 (АТ «ЛЗОС», Росія). Після проведених 2–3 пасажів культури пересівали у пробірки з PDA та зберігали при 4°C в холодильнику.

Вивчення морфології колоній та визначення радіальної швидкості росту проводили на чотирьох середовищах наступного складу (г/л):

- модифікований картопляно-глюкозний агар (КГА) (рН 6,5-6,6): картопля – 200; глюкоза – 20; агар – 20; дріжджовий екстракт – 2;
- кукурудзяний агар (КА) (рН 7,2-7,3): кукурудзяна мука – 20; пептон – 20; глюкоза – 20; агар – 20;

Вивчення мікроструктур культур міцеліальних грибів проводилося із використанням світлого мікроскопа MB-302 LED 40x-1600x Trino (Sigeta, Україна) із монтуванням та фотофіксацією у дистильованій воді. Опис зареєстрованих мікроструктур здійснювався згідно публікацій вітчизняних і зарубіжних авторів [48; 68; 84].

РОЗДІЛ 3

АНАЛІЗ ВИДОВОГО СКЛАДУ КОПРОФІЛЬНИХ АСКОМІЦЕТІВ

3.1. Таксономічна структура виявленого видового складу

У результаті визначення мікологічних матеріалів для територіях обстежених НПП зареєстровано 60 видів копрофільних сумчастих грибів, які належать до 22 родів, 15 родин, 8 порядків та 4 класів: Sordariomycetes (27 видів), Dothideomycetes (19), Pezizomycetes (12) та Leotiomycetes (2 види). Таксономічний спектр виявлених видів наведений у таблиці 3.1.

Серед порядків домінують чотири: Sordariales (19 видів), Pleosporales (18) та Pezizales (12), Coniochaetales (5) на долю яких припадає 90% від загальної зареєстрованої кількості видів регіону. Порядки Thelebolales та Xylariales включають по 2 види (6,67%), з числа Phaeotrichales, Microascales виявлено лише по 1 виду (3,33%).

Серед родин кількісно переважають шість родин, які репрезентують названі провідні порядки грибів: Sporormiaceae (13 видів), Lasiosphaeriaceae (7 видів), Ascobolaceae (6 видів), Delitschiaceae, Coniochaetaceae та Podosporaceae (по 5 видів), які разом охоплюють 68,33% виявлених видів. Інші вісім родин є менш чисельними та включають 1–4 види: Sordariaceae – 4, Chaetomiaceae, Pezizaceae – по 3, Thelebolaceae, Xylariaceae – по 2, Phaeotrichaceae, Ascodesmidaceae та Microascaceae – по 1. Також виявлено 2 види Pezizales genera incertae sedis. За рівнем родового багатства порядок родин змінюється. Найчисельнішими є Ascobolaceae, Chaetomiaceae, Lasiosphaeriaceae, що включають 3 роди, та Podosporaceae, до якого належать 2 роди. Інші порядки включають по 1 роду (див. табл. 3.1).

Серед родів грибів чисельно переважає *Preussia* (13 видів), що складає 21,67% від загальної кількості родів (табл. 3.2). *Delitschia*, *Coniochaeta*, *Schizothecium* включають по 5 видів, *Saccobolus* та *Sordaria* – по 4 види кожен.

Таблиця 3.1

Таксономічний спектр видів копрофільних аскоміцетів

Класи	Порядки	Родини	Роди		Види	
			кількість	% від загальної к-ті	кількість	% від загальної к-ті
Dothideo- mycetes	Підклас Dothideomycetidae					
	Pleosporales	Delitschiaceae	1	4,55	5	8,3
		Sporormiaceae	1	4,55	13	21,7
	Phaeotrichales	Phaeotrichaceae	1	4,55	1	1,7
Leotio- mycetes	Підклас Leotiomycetidae					
	Thelebolales	Thelebolaceae	1	4,55	2	3,3
Pezizo- mycetes	Підклас Pezizomycetidae					
	Pezizales	Ascobolaceae	3	13,6	6	10
		Ascodesmidaceae	1	4,55	1	1,7
		Pezizaceae	1	4,55	3	5
	Pezizales genera incertae sedis		1	4,55	2	1,7
Sordario- mycetes	Підклас Sordariomycetidae					
	Coniochaetales	Coniochaetaceae	1	4,55	5	8,3
	Microascales	Microascaceae	1	4,55	1	1,7
	Sordariales	Chaetomiaceae	3	13,6	3	5
		Lasiosphaeriaceae	3	13,6	7	11,7
		Podosporaceae	2	9,15	5	8,3
		Sordariaceae	1	4,55	4	6,7
	Підклас Xylariomycetidae					
	Xylariales	Xylariaceae	1	4,55	2	3,3
Разом	4	8	22	100	60	100

Таблиця 3.2

Кількісний розподіл видів копрофільних аскоміцетів за родами

Роди	Кількість видів	% від загальної к-ті видів
<i>Preussia</i>	13	21,7
<i>Delitschia</i>	5	8,3
<i>Coniochaeta</i>	5	8,3
<i>Schizothecium</i>	5	8,3
<i>Saccobolus</i>	4	6,7
<i>Sordaria</i>	4	6,7
<i>Iodophanus</i>	3	5,0
<i>Triangularia</i>	3	5,0
<i>Thelebolus</i>	2	3,3
<i>Coprotus</i>	2	3,3
<i>Podospora</i>	2	3,4
<i>Hypocopra</i>	2	3,3
<i>Amesia</i>	1	1,7
<i>Arnium</i>	1	1,7
<i>Botryotrichum</i>	1	1,7
<i>Chaetomium</i>	1	1,7
<i>Kernia</i>	1	1,7
<i>Lasiobolus</i>	1	1,7
<i>Thecotheus</i>	1	1,7
<i>Trichodelitschia</i>	1	1,7
<i>Zygopleurage</i>	1	1,7
<i>Ascobolus</i>	1	1,7
Разом	22	100

Роди *Iodophanus*, та *Triangularia* налічують по 3 види, *Thelebolus*, *Coprotus*, *Podospora* та *Hypocopa* – по 2 види кожний. Десять родів, а саме *Trichodelitschia*, *Ascobolus*, *Thecotheus*, *Lasiobolus*, *Kernia*, *Amesia*, *Botryotrichum*, *Chaetomium*, *Arnium* та *Zygopleurage* представлені 1 видом.

Таким чином, для видового спектру копрофільних аскоміцетів характерна наступна таксономічна пропорція: 4:2:1,75:1,57:2,73, де 4 – класи, 2 – середня кількість порядків в одному класі, 1,75 – середня кількість родин у порядку, 1,57 – середня кількість родів у родині, 2,73 – середня кількість видів у роді.

Слід зазначити, що описана нами таксономічна структура та склад провідних таксонів копрофільних аскоміцетів території наших досліджень співпадають із цими ж показниками для мікобіоти копрофільних сумчастих грибів інших регіонів східної, західної та північної України [7, 18, 29, 30, 86, 87].

3.2. Флористична новизна виявленого видового складу

Одержані нами дані про видвий склад копрофільних сумчастих грибів характеризуються значною флористичною новизною. Серед виявлених нами видів 53 були уперше зареєстровані на території досліджень. Нами не були виявлені лише *Poronia punctata* та *Sporormiella tomilini*, відомі для Херсонської області згідно опублікованих даних інших авторів [22, 54]. Вперше для Степової зони України наводиться 51 вид грибів, і лише 9 виявлених видів аскоміцетів уже були описані для цієї зони раніше [1, 14, 18, 26, 86]. Це, зокрема, *Coniochaeta vagans*, *Delitschia marchalii*, *Iodophanus testaceus*, *Preussia intermedia*, *P. megalospora*, *Saccobolus saccoboloides*, *Sordaria alcina*, *S. macrospora* та *S. superba*.

Чотири із відмічених видів грибів є новими для мікобіоти України. Це, зокрема, *Coniochaeta hansenii*, *Preussia tetramera*, *Hypocopa lojkaeana* та *Hypocopa merdaria*. Нижче наводимо діагнози та оригінальні фото

мікроструктур цих видів грибів (рис. 3.1, 3.2), які були складені на основі досліджених нами зразків, подаємо інформацію про їх поширення у світі.

Coniochaeta hansenii (Oudem.) Cain, Univ. Toronto Stud., Biol. Ser. **38**: 63 (1934). \equiv *Sordaria hansenii* Oudem., Hedwigia, **21**(8): 123 (1882) (basionym). \equiv *Philocopra hansenii* (Oudem.) Oudem., Hedwigia, **21**(11): 160 (1882).

Перитеції розсіяні, напівзанурені, грушоподібні, кулясто-конусоподібні, чорно-коричневі, $450\text{--}550 \times 320\text{--}380$ мкм, з добре помітною темнокоричневою широко-циліндричною шийкою, $120\text{--}165 \times 140\text{--}150$ мкм, у верхній частині густо вкриті темно-коричневими щетинками, у нижній частині – гіфоподібними волосками. Перидій двошаровий, псевдопаренхіматозний; екзоперидій *textura angularis* з темно-коричневих, товстостінних, багатокутних клітин $4\text{--}5$ мкм у діаметрі, ендоперидій *textura angularis*, із світло-коричневих, блідих тонкостінних клітин, у шийці формує численні перифізи. Щетинки прямі, загострені, одноклітинні, темно-коричневі, із потовщеними клітинними стінками, $55\text{--}110 \times 5,5\text{--}7,5$ мкм; волоски – світло-коричневі, багатоклітинні, галузисті, $3\text{--}4$ мкм у діаметрі. Сумки циліндрично-булавоподібні, $120\text{--}170 \times 17\text{--}35$ мкм, 64-спорові, з короткою ніжкою та сплющеною верхівкою з апікальним апаратом. Спори багаторядні, одноклітинні, темно-коричневі, сплюснуті, дископодібні, сферичні або широкоеліпсоїдальні у фронтальному вигляді, вузько еліпсоїдальні у вигляді збоку, $5,7\text{--}7,5 \times 5,0\text{--}6,0 \times (2,5\text{--})3,6\text{--}4,6$ мкм, з повздовжніми ростковими щілинами, слизистий чохлик не візуалізується. Парафізи багатоклітинні, циліндричні, $3\text{--}4$ мкм у діаметрі.

Загальне поширення. Австралазія: Австралія, Нова Зеландія. Азія: Іран. Європа: Бельгія, Болгарія, Велика Британія, Данія, Ірландія, Іспанія, Італія, Нідерланди, Німеччина, Україна, Франція, Швеція. Південна Америка: Аргентина, Бразилія, Чилі. Південна Атлантика: Фолклендські острови. Північна Америка: Канада, Мексика, США.

Hypocopra lojkaeana (Rehm) J.C. Krug & N. Lundq. ex Doveri, Bull. Mycol. Bot. Dauphiné-Savoie, **48**(no. 191): 81 (2008). \equiv *Sordaria lojkaeana* Rehm, Ascomyceten, fasc. **19**: no. 946 (1888) (basionym).

Строми товсті, широко аннулятні до кліпеатних, темні, містять один або, рідше, два перитеції, складаються з коричневих, товстостінних, багатокутних клітин, діаметром 4–7 мкм. Перитеції кулясті, 850–950 мкм у діаметрі, пливчасті, гладкі, від блідо-жовтого до світлкоричневого кольору, із сосочкоподібною, слабко диференційованою, шкірястою, темно-коричневою шийкою. Перидій шаруватий, екзоперидій *textura angularis*, із слабко-пігментованих, видовжених, кутастих, товстостінних клітин, діаметром 3–5 мкм. Сумки амілоїдні, 8-спорові, 220–245 × 24–26 мкм, циліндричні, з короткою ніжкою та заокругленою дещо звуженою верхівкою з апікальним апаратом. Спори однорядні, одноклітинні, еліпсоїдальні або вузькояйцевидні до широко-веретеноподібних, слабко асиметричні до симетричних, 25,5–31,3 × 13,8–15,4 мкм; молоді – гіалінові, зрілі – темно-коричневі, товстостінні, з повздовжніми ростковими щілинами, які доходять до самих кінців спори. Парафізи прості або розгалужені, довші за сумки, циліндричні, з перегородками, 4–6 мкм у діаметрі.

Загальне поширення. Азія: Китай. Європа: Данія, Італія, Німеччина, Румунія, Угорщина, Україна, Швеція. Північна Америка: США.

Hypocropa merdaria (Fr.) J. Kickx f., Fl. Crypt. Flandres 1: 362 (1867). ≡ *Sphaeria merdaria* Fr., Elench. fung. (Greifswald) 2: 100 (1828) (basionym). ≡ *Sordaria merdaria* (Fr.) G. Winter, Abh. naturforsch. Ges. Halle 13(1): 13 (1873).

Строми гладкі, аннулятні до кліпеатних, спочатку світло забарвлені, згодом темні, 0,5–0,7 мм у діаметрі, містять один перитецій, що виступає на поверхню лише своєю верхівкою. Перитеції грушоподібні, 800–1000 × 700–900 мкм, темно-коричневі до чорних, голі. Перидій шаруватий, екзоперидій *textura angularis*, із кутастих, товстостінних клітин, діаметром 3–6 мкм. Сумки 8-спорові, циліндричні, 310–320 × 30–35 мкм, з короткими ніжками, заокруглені або дещо звужені на верхівці; спори у сумці розташовані в один ряд. Спори (34–)39,5–43,5 × (21,8–)22,2–26,2 мкм, темно-коричневі, часто нерівнобокі, з видовженими ростковими щілинами, які не доходять до самих кінців спори, зрілі спори – одноклітинні, молоді – двоклітинні, із

сосочкоподібними базальними клітинами-апікулами, оточені широким слизистим чохликом. Парафізи циліндричні, ниткоподібні, безбарвні, септовані.

Загальне поширення: Європа: Велика Британія, Італія, Німеччина, Росія, Україна; Північна Америка: Канада, США.

Sporormiella tetramera S. I. Ahmed & Cain, Can. J. Bot. **50**(3): 464 (1972).
 ≡ *Preussia tetramera* (S. I. Ahmed & Cain) Kruys, in Kruys & Wedin, Syst. Biodiv. **7**(4): 476 (2009).

Псевдотеції розсіяні, занурені або частково занурені, згодом майже поверхневі, кулясті, м'які, темно-коричневі, 200–300 × 180–200 мкм, з виступаючою сосочкоподібною верхівкою з округлим отвором. Перидій тонкий, перетинчастий, із багатокутних клітин 3–6 мкм у діаметрі. Сумки циліндрично-булавоподібні, закруглені на верхівці, донизу поступово звужуються у коротку ніжку, 180–210 × 18–19 мкм, 8-спорові. Спори 4-клітинні, циліндрично-веретеноподібні, прямі або зігнуті, 36,4–43,2 × 7,4–8,5 мкм, у сумці розташовані у два-три ряди; молоді – оливково-коричневі, зрілі – темно-коричневі, з глибокими перетяжками у місці перегородок, косими ростковими щілинами, оточені слизистим чохликом; зрілі спори майже не розпадаються на окремі клітини; клітини у спорах різні за розміром і формою: перша клітина конічна, дещо звужена на верхівці, 9,5–9,7 × 6,4–6,7 мкм, друга – широко циліндрична або напівкуляста, 7,8–8,8 × 7,4–7,8 мкм, третя – циліндрична, 8,3–10,2 × 6,3–6,6 мкм, остання – довша за інші, широко конічна, заокруглена, 9,7–11,2 × 5,9–6,2 мкм. Псевдопарафізи численні, з перегородками, нерозгалужені.

Загальне поширення. Австралазія: Австралія. Африка: Кенія, Танзанія. Європа: Естонія, Норвегія, Україна, Швеція. Північна Америка: Мексика, США.

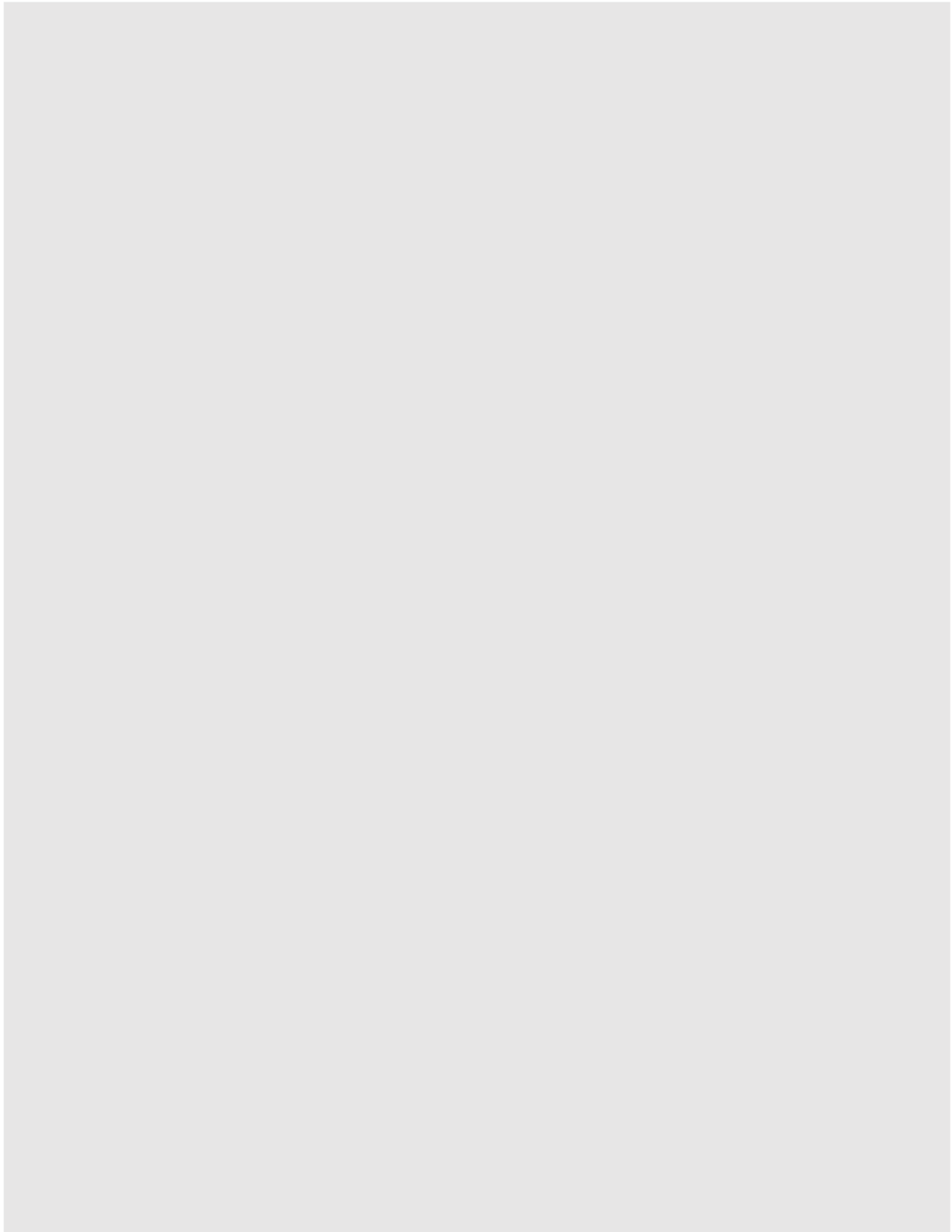


Рис. 3.1. *Hypocopa lojkaeana* (Rehm) J.C. Krug & N. Lundq. ex Doveri: а – строми, б-в – спори, г-е – сумки на різних стадіях зрілості; *Hypocopa merdaria* (Fr.) J. Kückx f.: є – строми, ж-з – сумки на різних стадіях зрілості; и – молода спора з апікулою, і – спора із ростковою щілиною. Стрілочками позначено росткові щілини спор та апікулу (и).

Довжина штриха: а – 1 мм, б – 25 мкм, в – 15 мкм, г-е – 25 мкм, є – 1 мм, ж-з – 30 мкм, и, і – 15 мкм.

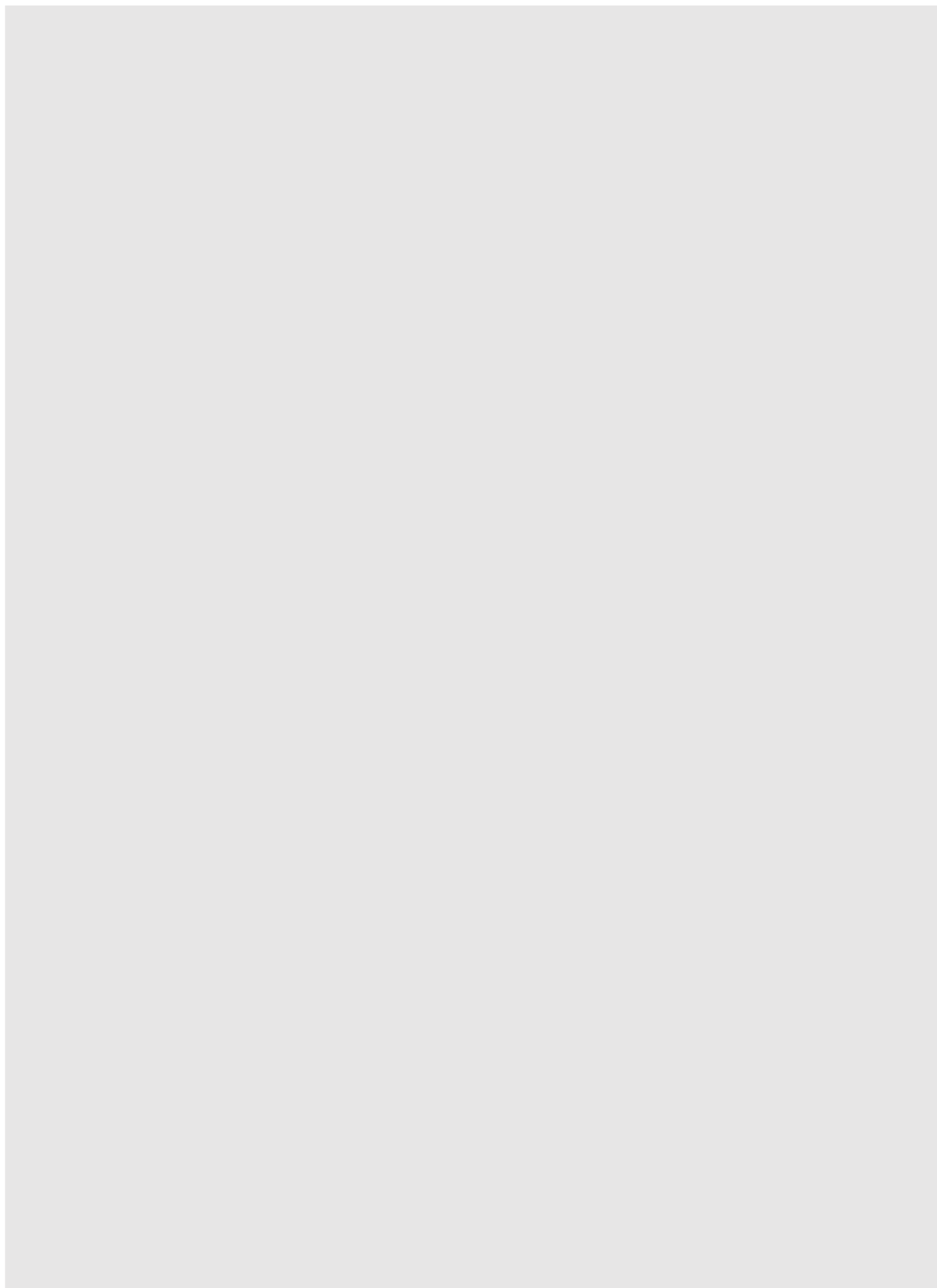


Рис. 3.2. *Coniochaeta hansenii* (Oudem.) Cain (KW-M 71456): а – шийка перитеція зі щетинками, б – щетинки, в-д – сумки на різних стадіях зрілості, е – спори; *Sporormiella tetramera* S. I. Ahmed & Cain (KW-M 71459): є-з – сумки на різних стадіях зрілості; и-ї – спори на різних стадіях зрілості, к – клітини перидію. Стрілочками позначено росткові щілини сумкоспор.

Довжина штриха: а – 50 мкм, б-д – 25 мкм, е – 10 мкм, є-ж – 25 мкм, з – 20 мкм, и-й – 10 мкм, ї – 5 мкм, к – 10 мкм.

3.3. Субстратна приуроченість копрофільних аскоміцетів

У даному підрозділі представлено результати аналізу субстратної приуроченості виявленого видового складу грибів. Загалом на копрамах зайця було виявлено 32 вида сумчастих грибів, на копрамах корови – 24, муфлона – 14, оленя – 13, лані – 10, коня – 8, кабана – 7.

Нами також було проведене порівняння мікобіот сумчастих грибів на різних типах обстежених субстратів. У порівняльній флористиці співвідношення між досліджуваними об'єктами описуються за допомогою різних коефіцієнтів та заданої порогової величини. Оскільки порівнювалися дещо різновеликі списки видів грибів, доцільним було використання мір включення, які меншою мірою залежать від різниці в кількості видів у порівнюваних мікобіотах, а також дозволяють встановити проміжне положення однієї мікобіоти між двома іншими [38, 52]. На основі матриці значень (табл. 3.3) побудовано граф відношень включення і подібності видового складу копрофільних аскоміцетів основних субстратів (рис. 3.3).

Таблиця 3.3.

Матриця мір включення, розрахована за видовим складом копрофільних аскоміцетів основних субстратів

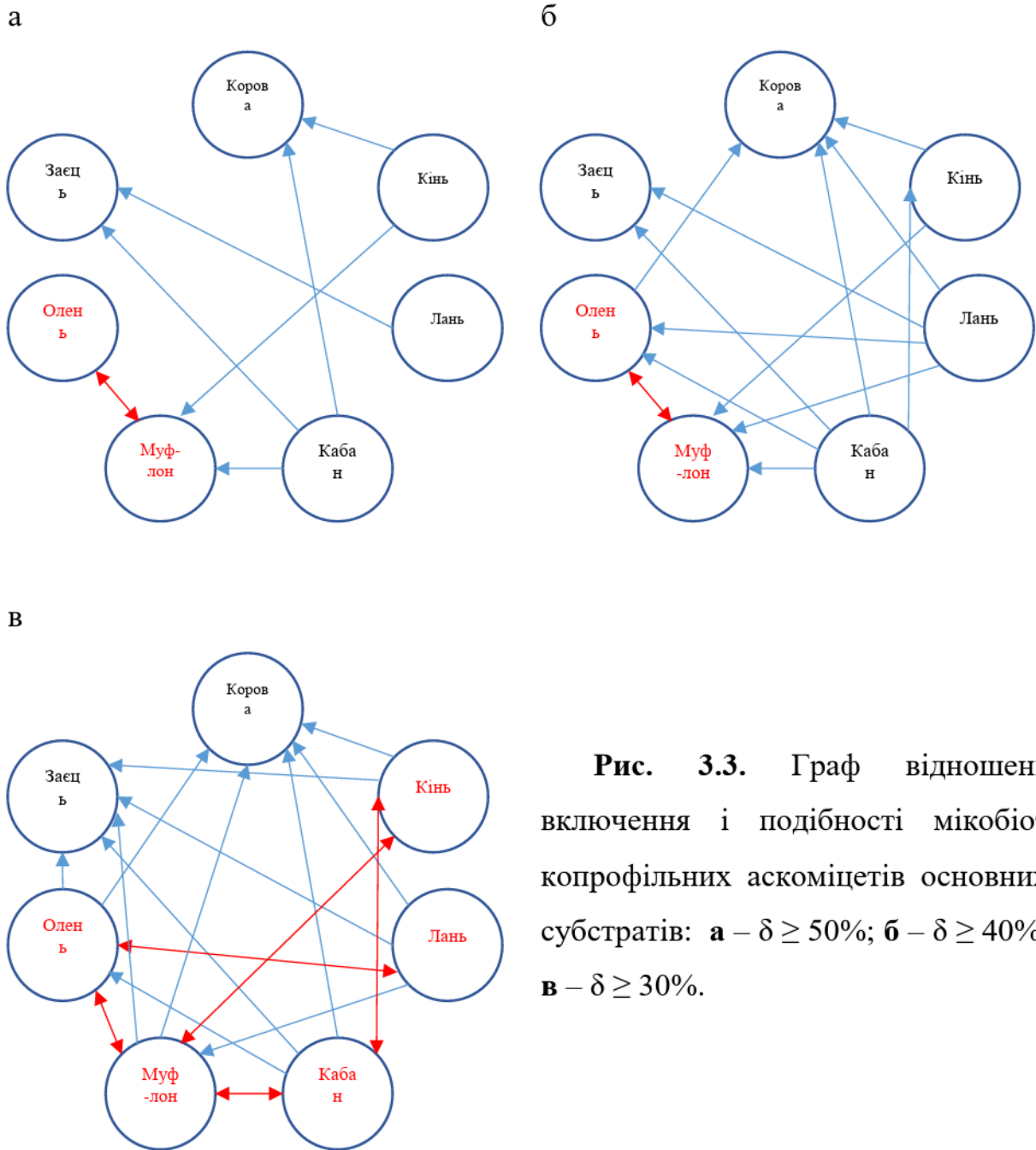
	Корова	Кінь	Заєць	Олень	Лань	Муфлон	Кабан
Корова	-	16,7	29,2	25	16,7	20,8	20,8
Кінь	50	-	37,5	25	12,5	62,5	37,5
Заєць	21,9	9,4	-	15,6	25	15,6	12,5
Олень	46,2	15,4	38,5	-	30,8	53,8	23,1
Лань	40	10	80	40	-	40	20
Муфлон	35,7	35,7	35,7	50	28,6	-	35,7
Кабан	71,4	42,9	57,1	42,9	28,6	71,4	-

При пороговому значенні коефіцієнта $\delta \geq 50\%$ (рис. 3.3а), окрему плеяду утворюють мікобіоти муфлона та оленя, об'єднані між собою відносинами подібності. Даний зв'язок можна пояснити тим, що ці тварини є одними з найпоширеніших дикими парнокопитних тварин та території НПП «Джарилгацький», випасаються на одних і тих самих пасовищах, а також мають схожу морфологію копром. На цьому ж рівні зв'язку до даної плеяди приєднуються мікобіоти екскрементів ще однієї дикої тварини – кабана, а також домашньої – коня та, але через відносини включення у мікобіоту муфлона. На цьому ж рівні відмічено також включення мікобіоти екскрементів кабана до мікобіот екскрементів зайця та корови, які були зареєстровані у НПП «Олешківські піски», а також мікобіоти екскрементів лані до мікобіоти екскрементів зайця, і мікобіоти екскрементів коня до мікобіоти екскрементів корови.

При зменшенні значення δ до 40% (рис. 3.3б) виникають нові зв'язки. До уже існуючої плеяди приєднуються мікобіоти лані. Також мікобіота екскрементів кабана включається до мікобіоти екскрементів коня і оленя. Мікобіота екскрементів оленя до мікобіоти екскрементів корови. На даному рівні граф вже є повністю зв'язаний між собою і переважно зв'язками включення. Нові зв'язки відносинами подібності не виникають.

На рівні зв'язку $\delta \geq 30\%$ у граф майже повністю зв'язаний зв'язками подібності (рис. 3.3в). Між тим, відокремлене положення зберігають мікобіоти копрофільних аскоміцетів корови та зайця, для яких характерні лише відношення включення. Слід зазначити, що видові списки саме цих екскрементів включали найбільшу кількість видів та визначалися найменшою специфічністю та індивідуальністю.

Таким чином, мікобіоти копром диких парнокопитних – муфлона та оленя – характеризуються найбільшою видовою специфічністю. Мікобіоти копром корови та зайця визначаються найменшою специфічністю та індивідуальністю, між тим і найвищою видовою різноманітністю копрофілів.



3.4. Порівняльна характеристика копрофільних аскоміцетів національних природних парків Херсонської області

Природно-заповідний фонд Херсонської області станом на початок 2014 року налічує 79 об'єктів загальною площею 272 700,2 га. Вивчення видового складу копрофільних сумчастих грибів проводилося на територіях двох національних природних парків: «Джарилгацький» та «Олешківські піски».

У ході наших досліджень для цих двох територій було встановлено різну кількість видів грибів. На території НППОП нами було відмічено 44 види, а у НППД – 31 (табл. 3.4). Даний факт цілком можна пояснити тривалістю проведених досліджень. Так, у НППОП збір матеріалу проводився протягом двох вегетативних сезонів (2015 та 2020 рр.). У НППД матеріал збирався лише у ході одного експедиційного виїзду 2020 р. У зв'язку з цим зазначимо, що представлений нами видовий склад грибів цих територій є далеко не остаточним та у майбутньому може бути доповнений і розширений.

Виявлені на території НППОП 44 вида аскоміцетів належать до 17 родів і 12 родин. Серед останніх найчисельнішою є *Sporormiaceae* – 11 видів. З родини *Podosporaceae* відмічено 5 видів, з родин *Ascobolaceae*, *Coniochaetaceae*, *Delitschiaceae* та *Sordariaceae* – по 4 види, з родин *Pezizaceae* та *Chaetomiaceae* – по 3, з родин *Lasiosphaeriaceae* та *Xylariaceae* – по 2, з родин *Phaeotrichaceae* та *Thelebolaceae* – по 1 виду. На території парку не було відмічено представників двох родин, зареєстрованих нами у ході досліджень: *Ascodesmidaceae* та *Microascaceae*.

На території НППД знайдено 31 вид копрофільних сумчастих грибів, що належать до 17 родів та 12 родин. Серед родин розподіл за кількістю видів є наступним: *Sporormiaceae* – 6 видів, *Lasiosphaeriaceae* – 5, *Ascobolaceae* – 4, *Delitschiaceae* та *Podosporaceae* – по 3 види, *Chaetomiaceae*. Один рід (*Coprotus*), що включає два види, має невизначене систематичне положення у порядку *Pezizales* (*genera incertae sedis*). З родин *Thelebolaceae*, *Ascodesmidaceae*, *Pezizaceae*, *Coniochaetaceae*, *Microascaceae*, *Sordariaceae* зареєстровано по 1 виду. У НППД не було відмічено представників двох родин – *Phaeotrichaceae* та *Xylariaceae*, які зареєстровані у НППОП.

Порівняльна характеристика мікобіот обох територій показала (рис. 3.4), що в НППОП кількісно домінують піреноміцети (20 видів) та локулоаскомицети (16 видів); дискоміцети характеризуються значно меншою кількістю видів – 8 видів. У НППД копрофільні гриби з цих трьох морфологічних груп представлені майже однаковою кількістю видів: піреноміцети – 13, дискоміцети та локулоаскомицети – по 9 видів.

Таблиця 3.4

**Таксономічний спектр грибів національних природних парків
Херсонської області**

Порядок	Родина	НШОП		НШД		
		к-ть родів	к-ть видів	к-ть родів	к-ть видів	
Клас Dothideomycetes						
Pleosporales	Delitschiaceae	1	4	1	3	
	Sporormiaceae	1	11	1	6	
Phaeotrichales	Phaeotrichaceae	1	1	-	-	
Клас Leotiomycetes						
Thelebolales	Thelebolaceae	1	1	1	1	
Клас Pezizomycetes						
Pezizales	Ascobolaceae	2	4	2	4	
	Ascodesmidaceae	-	-	1	1	
	Pezizaceae	1	3	1	1	
	Pezizales incertae sedis	-	-	1	2	
Клас Sordariomycetes						
Coniochaetales	Coniochaetaceae	1	4	1	1	
Microascales	Microascaceae	-	-	1	1	
Sordariales	Chaetomiaceae	3	3	2	2	
	Lasiosphaeriaceae	2	2	2	5	
	Podosporaceae	2	5	2	3	
	Sordariaceae	1	4	1	1	
Xylariales	Xylariaceae	1	2	-	-	
Разом	8	14	17	44	17	31

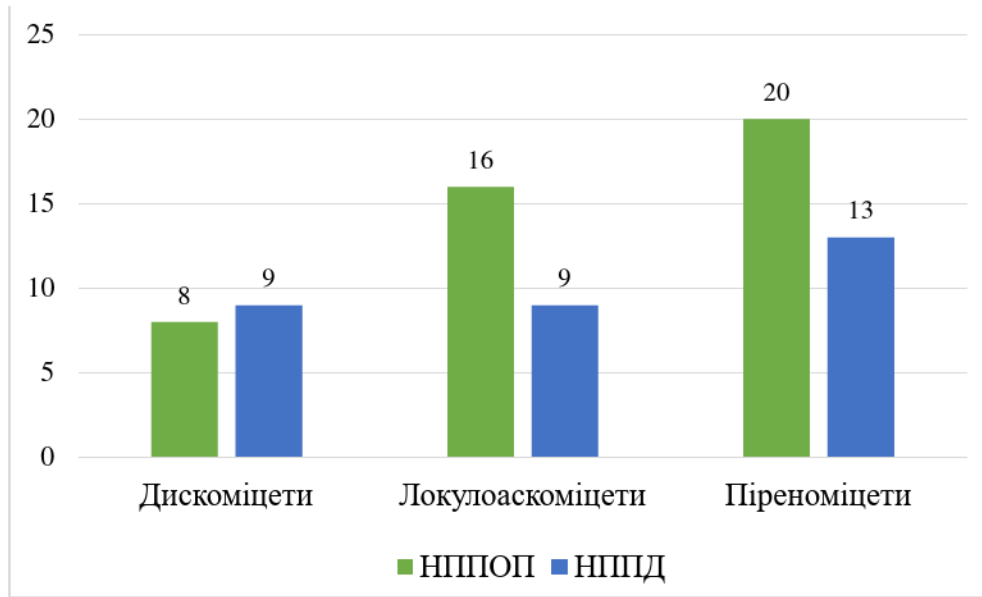


Рис. 3.4. Кількісний склад морфологічних груп копрофільних аскоміцетів на територіях національного природного парку «Олешківські піски» (НППОП) та національного природного парку «Джарилгацький» (НППД).

Відомо, що розвиток копрофільних грибів суттєво залежить від мікрокліматичних умов, у яких знаходиться копрама. Основним лімітуючим фактором при цьому є вологість субстрату. Очевидно, що територія НППОП з переважаючими тут аридними кліматичними умовами є менш сприятливою для розвитку дискомицетів, для яких певний рівень вологості особливо важливий, оскільки ці гриби для свого розвитку потребують значно вищої водонасиченості субстрату, ніж пірено- та локулоаскомицети [44, 47]. Це підтверджують дані й інших дослідників, зокрема, Ю. І. Литвиненко. Так, серед природно-заповідних об'єктів України, на територіях яких проводились вивчення видової різноманітності копрофільних сумчастих грибів, види дискомицетів у значній кількості були представлені на Поліссі (Деснянсько-Старогутський національний природний парк) [29] та у Карпатах (Карпатський біосферний заповідник) [87]. Причому там їх аскоми були одержані не лише методом вологих камер, а і збиралися безпосередньо у природі.

РОЗДІЛ 4

**КУЛЬТУРАЛЬНО-МОРФОЛОГІЧНА ХАРАКТЕРИСТИКА
IODOPHANUS CARNEUS У ПОВЕРХНЕВІЙ КУЛЬТУРІ**

Iodophanus carneus (Pers.) Korf є одним із найпоширеніших в Україні копрофільних дискоміцетів. Це досить мінливий вид, на морфологічні ознаки якого (розмір і колір аском, орнаmentaцію епіспорію, розмір і форму аскоспор) значний вплив мають фактори навколишнього середовища [75]. Морфологічно *I. carneus* подібний до інших видів роду з дрібно орнаментованими аскоспорами: *I. testaceus* (Moug.) Korf. та *I. verrucosporus* (P. W. Graff) Kimbr., Luck-Allen & Cain. Ці види у ряді систематичних робіт розглядаються як самостійні таксони [46, 92]. Щоправда, ідентифікаційні ознаки, які наводяться в ключах для визначення видів *Iodophanus* Korf, часто є нечіткими для розділення названих видів. Так, у *I. carneus* та *I. testaceus* розмірні параметри та морфологія мікроструктур можуть перекриватися, колір аском варіювати [75]. Субстратна приуроченість (зокрема, до посліду тварин – у *I. carneus* та інших органічних субстратів – у *I. testaceus*) [85] також не є надійним таксономічним критерієм [75]. Так, окрім екскрементів, *I. carneus* був описаний на рослинних рештках, вологому ґрунті, старих тканинах та кострищах [75]. Деякі автори розглядають *I. testaceus* як синонім *I. carneus* [74]. Широка концепція останнього виду детально обговорюється та описується Ф. Довері [75]. І. Е. Сінто зі співавторами [72] також вважають, що *I. testaceus* слід трактувати як синонім *I. carneus*. Результати досліджень цих авторів, засновані на морфологічних характеристиках та ферментному аналізі чистих культур видів *Iodophanus*, підтвердили подібність між *I. carneus* та *I. testaceus*.

Таким чином, дослідження по розробці додаткових критеріїв таксономічної оцінки видів грибів набувають сьогодні особливого значення. Серед них важливе місце посідають культурально-морфологічні ознаки

(особливості) міцеліальних колоній, все ширше використання яких у систематиці обумовлено тим, що вони легко спостерігаються та просто реєструються. Між тим, ідентифікація, проведена на основі культуральних характеристик, має ряд обмежень та складнощів [4, 8], у зв'язку з чим часто застосовується як додатковий таксономічний критерій.

Таким чином, вперше в Україні нами було одержані чисті культури копрофільного аскоміцета *Iodophanus carneus*. У штаму Icar 02 досліджено морфологічні особливості на різних агаризованих середовищах.

4.1. Морфологія міцеліальних колоній *Iodophanus carneus*

Під час характеристики колоній зверталась увага на такі морфологічні ознаки: щільність і колір колонії, рельєф її поверхні і морфологія краю, відмічались поява та колір реверзumu та ексудату. Визначався тип колонії згідно класифікації Дж. А. Сталперса [91]. Результати досліджено наведено у Додатку В, фото поверхні міцеліальних колоній на різних середовищах подано на рис. 4.1.

Морфологія міцеліальних колоній *Iodophanus carneus* вивчалась на таких стандартних середовищах: кукурудзяному агарі (далі – КА), модифікованому картопляно-глюкозному агарі (далі – КГА), глюкозо-пептон-дріжджовому агарі (далі – ГПДА), глюкозному агарі Сабуро (далі – Сабуро). Нижче наводимо характеристику морфолого-культуральних ознак міцеліальних колоній дослідженого штаму Icar 02 за окремими агаризованими середовищами.

На середовищі із КА міцеліальні колонії шерстисті, по краю щільні, з пухким низьким повітряним міцелієм, у центрі навколо інокулюму – середньої щільності з короткими притиснутими гіфами. Колонії спочатку світло-помаранчеві, мають яскраво виражену тенденцію до зміни яскравості кольору: на 7 добу стають яскраво-помаранчевими, з віком – темно-помаранчевими. Край колонії рівний, притиснутий, заходить на край чашки. Поверхня колонії гладка, з часом – зморшкувата. Реверзум не змінений. Ексудат відсутній.

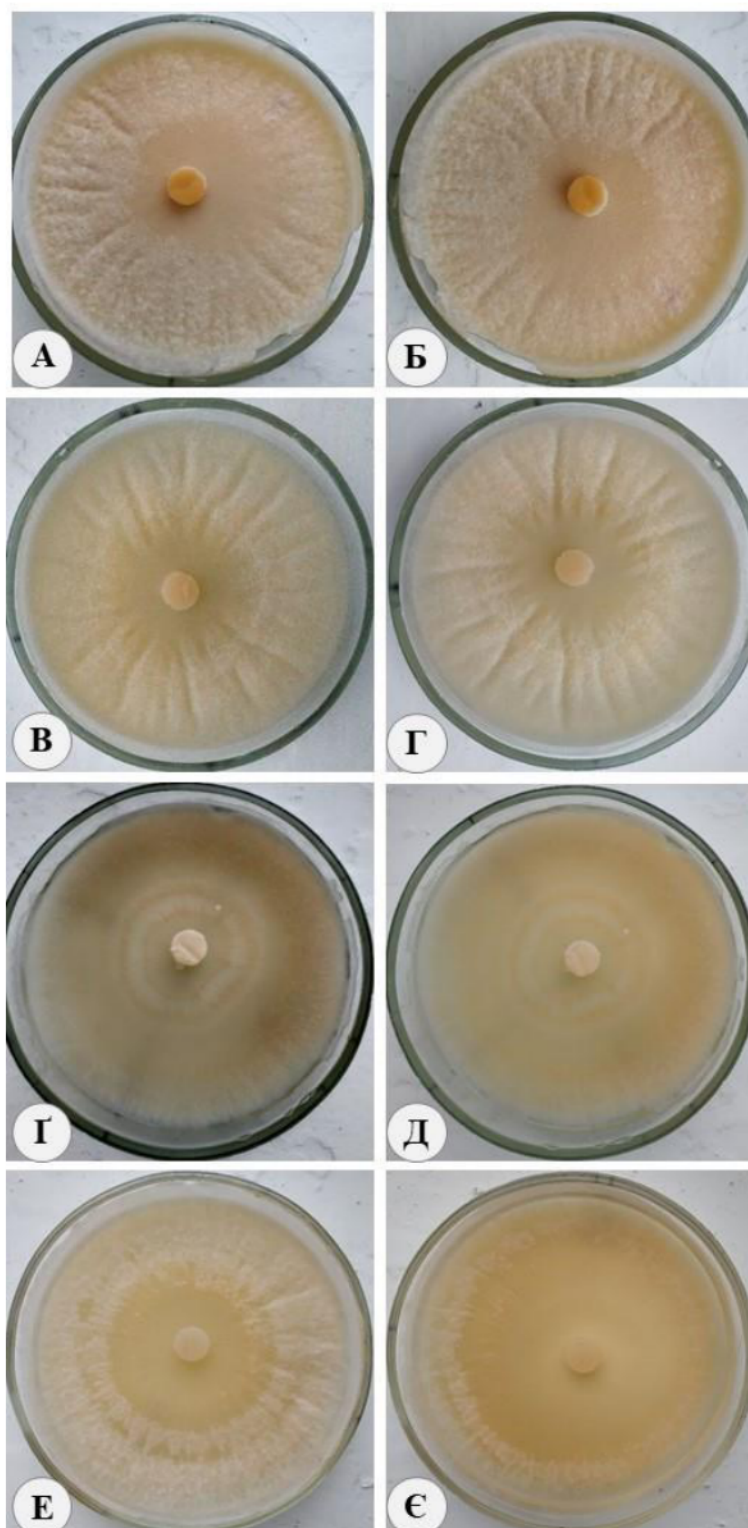


Рис. 4.1. Колонії *Iodophanus carneus* на різних культуральних середовищах: А, Б – на кукурудзяному агарі; В, Г – на модифікованому картопляно-глюкозному агарі; Д, Е – на глюкозо-пептон-дріжджовому агарі; Ж, З – на глюкозному агарі Сабуро.

На середовищі із КГА міцеліальні колонії повстисті, по краю щільні, з короткими сплутаними повітряними гіфами, у центрі навколо інокулюму – середньої щільності з короткими притиснутими гіфами. Колонії спочатку блідо-помаранчеві, мають яскраво виражену тенденцію до зміни яскравості кольору: на 7 добу стають яскраво-помаранчевими, з віком – темно-помаранчевими. Ростучі колонії мають хвилястий притиснутий край, який біля краю чашки вирівнюється, частково заходить на край чашки. Поверхня колонії гладка, на 6 добу – зморшкувата. Реверзум не змінений. Невелика кількість ексудату з'являється на 6 добу лише на повстистій частині колонії.

На середовищі із ГПДА міцеліальні колонії павутинисті, розріджені, прозорі, з низьким притиснутим повітряним міцелієм. Колонії спочатку світло-помаранчеві із вираженими темно-помаранчевими концентричними колами навколо інокулюму, з часом колір стає більш темнішим. Край колонії рівний, притиснутий, заходить на край чашки. Поверхня колонії гладка. Реверзум не змінений. Ексудат відсутній.

На середовищі Сабуро колонії варіабельні, двох типів: шкірясті з низьким зчепленим притиснутим міцелієм та тенденцією до появи повстистого пухкого повітряного міцелію лише по периферії колонії; шкірясто-повстисті, у центрі з низьким притиснутим міцелієм, по краю – з короткими сплутаними повітряними гіфами. Колонії спочатку блідо-помаранчеві, на 6 добу – помаранчеві зі світлішим краєм персикового кольору. Край колонії рівний, притиснутий, заходить на край чашки. Поверхня колонії гладка, з часом слабко-зморшкувата по краю або по всій поверхні. Реверзум не змінений. Ексудат відсутній або з'являється на 6 добу по краю колонії.

Таким чином, середовища КА та КГА сприяли утворенню найбільш щільних колоній з добре вираженим повітряним міцелієм. На середовищі із ГПДА формувались розріджені павутинисті колонії із слабкорозвиненим повітряним міцелієм. Найбільша варіабельність морфології поверхні колоній спостерігалась на середовищі Сабуро, де відмічені колонії двох типів:

шкірясті, із слабо вираженим повітряним міцелієм, та шкірясто-повстисті із розвиненими повітряними гіфами.

На всіх досліджених середовищах колонії Icar 02 мають притиснутий край, який заходить на край чашки. Край колоній рівний на більшості живильних середовищ. Лише на середовищі із КГА у ростучих колоній спостерігався нерівний хвилястий край, який біля краю чашки вирівнювався.

На більшості живильних середовищах на всій поверхні колоній або лише по краю колонії спостерігалась поява зморшок. Лише на середовищі із ГПДА спостерігались колонії із гладкою поверхнею, які були відмічені для всіх повторностей.

На всіх досліджених середовищах колонії Icar 02 не змінюють колір реверзума. Поява ексудату була відмічена на 6 добу в усіх повторностях на середовищі із КГА та в окремих повторностях на середовищі Сабуро.

В цілому, найбільш варіабельними ознаками морфології колоній дослідженого штаму Icar02, в залежності від середовища, є тип, щільність, поверхня колонії, наявність/відсутність ексудату, більш менш сталими – край і колір колонії, зміна кольору реверзума.

4.2. Мікроморфологічні характеристики *Iodophanus carneus* у чистій культурі

Окрім морфології колоній *Iodophanus carneus* у чистій культурі нами також були вивчені мікроморфологічні структури, характерні для вегетативного міцелію дослідженого штаму Icar 02. Одержані результати представлені у даному підрозділі та відображені на рисунках 4.2–4.4.

Так, для колоній *Iodophanus carneus* характерні тонкостінні септовані гіфи, для яких на КГА відмічені анастамози. Для колоній на КГА та КА відмічено наявність клітин із включеннями, на середовищі Сабуро – вакуолізованих клітини. На середовищі Сабуро, на відміну від інших типів середовищ, формуються септовані складчасті гіфи.

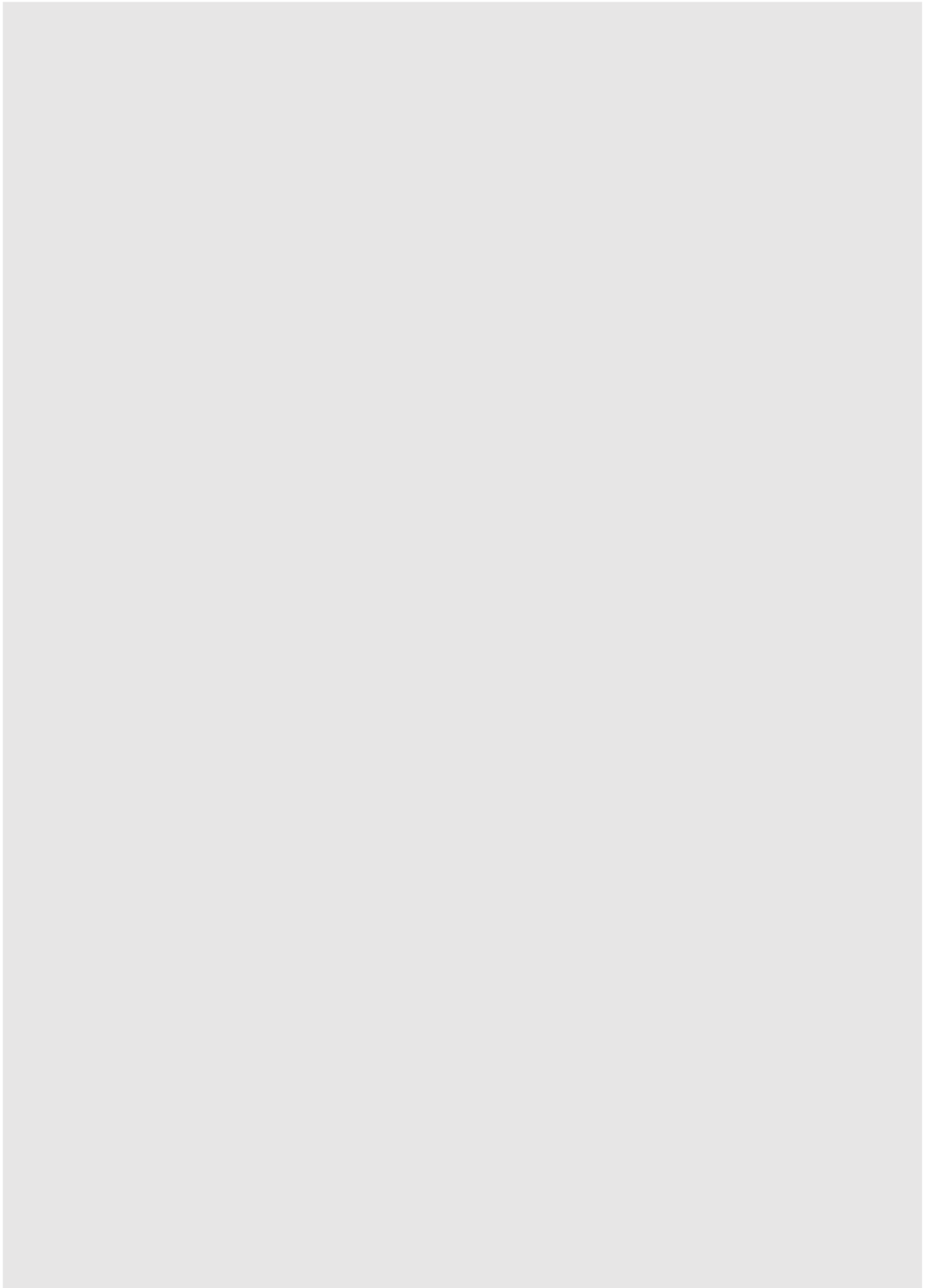


Рис. 4.2. Мікроструктури *Iodophanus carneus* на картопляному агарі: а – септована тонкостінна гіфа; б – анастамози; в – клітина із включеннями; г – ланцюжки із здутих клітин (gasquet hyphae); г-д – міцеліальні петлі (mycelial loops); е – апікальна хламідоспора; е-ж – латеральні хламідоспори. Довжина штриха: 10 мкм.

На двох середовищах (КГА та Сабуро) для колоній Isar 02 характерні ланцюжки із здутих клітин (gasquet hyphae), а також відмічалось формування хламідоспор: апікальні та латеральні хламідоспори – на КГА, апікальні та інтеркалярні хламідоспори – на середовищі Сабуро.

Лише на КГА нами було відмічено формування міцеліальних петель (mycelial loops).



Рис 4.3. Мікроструктури *Iodophanus carneus* на кукурузному агарі: а – тонкі та потовщені септовані гіфи; б – септована тонкостінна гіфа; в – клітина із включеннями. Довжина штриха: 10 мкм.

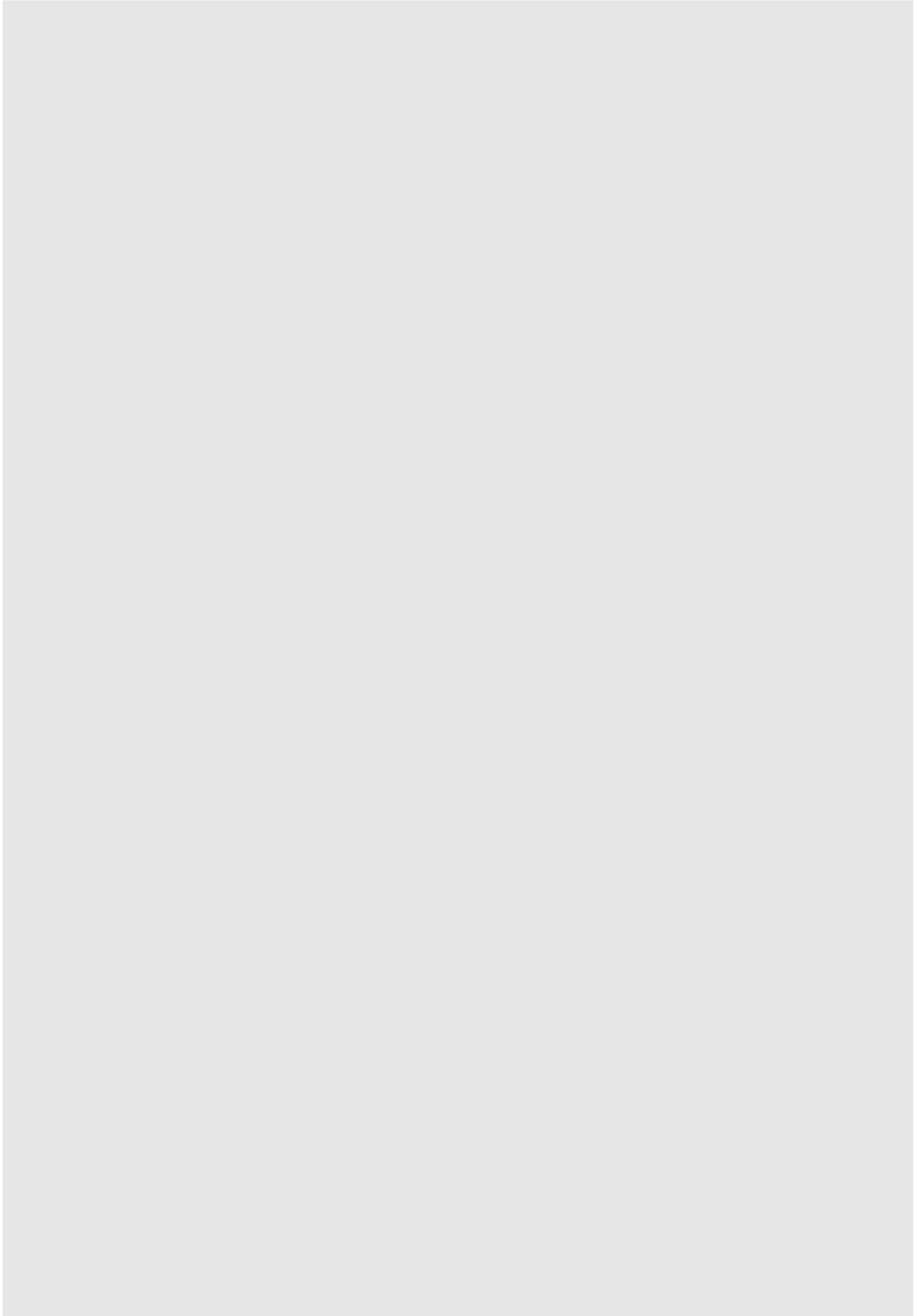


Рис 4.4. Мікроструктури *Iodophanus carneus* на середовищі Сабуро: а – ланцюжки із здутих клітин (rasquet hyphae); б-в – септовані складчасті гіфи; г – вакуолізована гіфа; г – апікальна хламідоспора; д-е – інтеркалярні хламідоспори. Довжина штриха: 10 мкм.

4.3. Швидкість радіального росту колоній *Iodophanus carneus*

Однією з важливіших біотехнологічних характеристик будь-якої культури є швидкість її росту. З'ясована можливість росту гриба на всіх досліджених агаризованих живильних середовищах різного складу. В залежності від середовища середня швидкістю росту відрізнялась не істотно і варіювала від 7,5 до 8,2 мм/добу (рис. 4.5), що може бути обумовлено наявністю у складі всіх середовищ глюкози. Проте, найкращим для культивування *I. carneus* та його підтримки у культурі виявлено агаризоване глюкозо-пептон-дріжджове середовище. Прослідковується певна тенденція: колонії Icar02 ростуть швидше на більш комплексному живильному середовищі.

За результатами визначення радіальної швидкості росту міцелію гриба відповідно до життєвих стратегій міцеліальних грибів [91], досліджуваний штам Icar 02 можна віднести до групи культур із середньою швидкістю росту. За показниками швидкості росту Icar02 наближається до деяких досліджених у культурі штамів *Morchella conica* та *M. esculenta*, які також належать до порядку Pezizales [35].

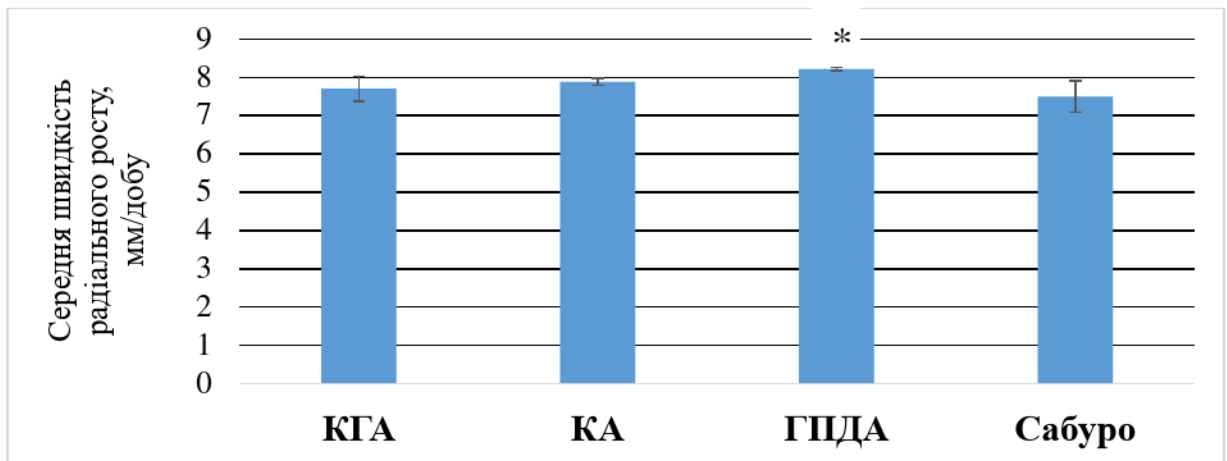


Рис. 4.5. Швидкість радіального росту колоній Icar02 на агаризованих живильних середовищах різного складу: модифікований картопляно-глюкозний агар (КГА), кукурудзяний агар (КА), глюкозо-пептон-дріжджовий агар (ГПДА), глюкозний агар Сабуро (Сабуро).

ВИСНОВКИ

1. До останнього часу дані щодо видової різноманітності копрофільних аскоміцетів у Херсонській області носили фрагментарний характер. Загальний список цих грибів, відомих для її території, включав 9 видів з 5 родів. Серед них у НПП «Олешківські піски» було відмічено 4 види з 3 родів, а у НПП «Джарилгацький» не було відмічено жодного виду.
2. На території обстежених національних природних парків зареєстровано 60 видів копрофільних сумчастих грибів, які належать до 22 родів, 15 родин, 8 порядків та чотирьох класів відділу Ascomycota. Серед порядків домінують чотири: Sordariales (19 видів), Pleosporales (18) та Pezizales (12), на долю яких припадає 81,7% від загальної зареєстрованої кількості видів регіону. У таксономічному спектрі родин домінують шість, які разом охоплюють 68,33% виявлених видів: Sporormiaceae (13 видів), Lasiosphaeriaceae (7 видів), Ascobolaceae (6 видів), Delitschiaceae, Coniochaetaceae та Podosporaceae (по 5 видів). Вони переважно репрезентують названі провідні порядки грибів. У родовому спектрі кількісно переважає один рід – *Preussia* (13 видів), який об'єднує 21,67% загальної кількості видів.
3. Серед виявлених видів 53 були уперше зареєстровані на території досліджень. Новими для Степової зони України є 51 вид грибів, і лише 9 виявлених видів аскоміцетів уже були описані для цієї зони раніше. Чотири із відмічених видів грибів є новими для мікобіоти України. Це, зокрема, *Coniochaeta hansenii* (Oudem.) Cain, *Preussia tetramera* (S.I. Ahmed & Cain) Kruys, *Hypocopa lojkaeana* (Rehm) J.C. Krug & N. Lundq. ex Doveri та *Hypocopa merdaria* (Fr.) J. Kickx f.
4. Серед обстежених зразків екскрементів тварин мікобіоти копром диких парнокопитних – муфлона та оленя – характеризуються найбільшою видовою специфічністю. Мікобіоти копром корови та зайця визначаються найменшою специфічністю та індивідуальністю, між тим і найвищою видовою різноманітністю копрофільних аскоміцетів.

5. На території НППОП зібрано 44 види грибів із 17 родів і 12 родин; у НППД – 31 вид із 17 родів та 12 родин. На території НППОП не відмічено представників *Ascodesmidaceae* та *Microascaceae*, у НППД не було зареєстровано *Phaeotrichaceae* та *Xylariaceae*.
6. Аридні умови території НППОП є менш сприятливими для розвитку копрофільних дискоміцетів. На його території кількісно домінують піреноміцети (20 видів) та локулоаскоміцети (16 видів), дискоміцети нараховують 8 видів. У НППД копрофільні гриби з цих трьох морфологічних груп представлені майже однаковою кількістю видів: піреноміцети – 13, дискоміцети та локулоаскоміцети – по 9 видів.
7. Отримано чисті культури і досліджено біологічні властивості копрофільного аскоміцета *Iodophanus carneus*, штам Icar 02. З'ясована можливість росту гриба на агаризованих живильних середовищах різного складу із середньою швидкістю росту у межах 7,5–8,2 мм/добу. Встановлено, що найкращим для культивування *I. carneus* та його підтримки у культурі є агаризоване глюкозо-пептон-дріжджове середовище.
8. Виявлено певний вплив досліджених середовищ на культурально-морфологічні особливості росту штаму Icar02. Найбільш варіабельними ознаками морфології колоній, в залежності від середовища, були: тип, щільність, поверхня колонії, наявність чи відсутність ексудату, більш менш сталими – край і колір колонії, зміна кольору реверзума. Для штаму Icar02 встановлено домінування шкірясто-повстистого типу міцеліальних колоній блідо-помаранчевого кольору з рівним притиснутим краєм, відсутністю ексудату та зміни кольору реверзума.
9. Встановлено, що для колоній *Iodophanus carneus* характерні тонкостінні септовані гіфи та, в залежності від середовища, відмічаються наступні мікроморфологічні структури: анастамози, клітини із включеннями, вакуолізовані клітини, септовані складчасті гіфи, ланцюжки із здутих клітин (*gasquet hyphae*), хламідоспори (апикальні, латеральні, інтеркалярні) та міцеліальні петлі (*mycelial loops*).

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Акулов О. Ю., Леонтьев Д. В., Савченко А. О., Усіченко А. С., Шлахтер М. Л., Яцюк І. І. Матеріали до мікобіоти національного природного парку «Олешківські піски» та прилеглих територій (Херсонська область, Україна). *Чорноморський ботанічний журнал*. 2016. Т. 12, № 2. С. 178–190.
2. Байдіков І.А. Сучасна ландшафтна структура території Херсонської області як основа для укладання середньомасштабної карти ландшафтних комплексів регіону. *Український географічний журнал*. 2017. 3 (99). С. 21–28.
3. Билай В.И. Методы экспериментальной микологии. К.: Наук. думка, 1973. 243 с.
4. Билогические особенности лекарственных макромицетов в культуре: Сб. научн. трудов в двух томах. Т. 1 / Под ред С. П. Вассера. К.: Альтерпрес, 2011. 212 с.
5. Биоразнообразие Джарылгача: современное состояние и пути сохранения / Котенко Т.И., Ардамацкая Т.Б., Дубына Д.В. и др. / Науч. ред. Т.И. Котенко, Ю.Р. Шеляг-Сосонко. *Вестник зоологии*. 2000. Спец. выпуск. 240 с.
6. Бойко М.Ф., Ходосовцев А.Е. Флора лишайников и мхов. Биоразнообразие Джарылгача: современное состояние и пути сохранения. *Вестник зоологии*. 2000. Спец. выпуск. С. 43-44.
7. Буцик А. С., Степановська С. В. Нові знахідки роду *Arnium* Nitschke ex G. Winter в Україні. *Теоретичні та практичні аспекти дослідження з біології, географії та хімії* : Мат. I Всеукр. конф. студентів та молодих учених. Суми, 2017. С. 10–12.
8. Великанов Л.Л. Сидорова И. И. Некоторые биохимические аспекты в экологии грибов. *Успехи микробиологии*. 1983. № 18. С. 112-132.

9. Визначник грибів України. Т. 2. Аскоміцети / С. Ф. Морочковський, М. Я. Зерова, З. Г. Лавітська, М. Ф. Сміцька; Під ред. Д. К. Зерова. К.: Наук. думка, 1969. 516 с.
10. Визначник грибів України. Т. 3. Незавершені гриби / С. Ф. Морочковський, Г. Г. Радзієвський, М. Я. Зерова та ін. К.: Наук. думка, 1971. 694 с.
11. Гелюта В. П. Флора грибов Украины. Мучнисторосяные грибы. К.: Наук. думка, 1989. 256 с.
12. Гелюта В. П., Тихоненко Ю. Я., Бурдюкова Л. И., Дудка И. А. Паразитные грибы степной зоны Украины. К.: Наук. думка, 1987. 280 с.
13. Гелюта В. П., Тихоненко Ю. Я. Микофлора острова Джарылгач. Биоразнообразие Джарылгача: современное состояние и пути сохранения. *Вестник зоологии*. 2000. Спец. выпуск. С. 51-52.
14. Голубцова Ю. І. Нові для України види копрофільних аскоміцетів. II. Дискоміцети. *Український ботанічний журнал*. 2009. – Т. 66, № 3. – С. 384–393.
15. Дубина Д. В., Дзюба Т. П. Фітоценотична різноманітність острова Джарилгач (Херсонська обл.). *Український ботанічний журнал*. 2005. Т. 62, № 2. С. 128–142.
16. Дудка И. А. Вассер С. П., Элланская И. А. Методы экспериментальной микологии. К.: Наук. думка, 1982. 550 с.
17. Дудка І. О., Гелюта В. П., Андріанова Т. В., Гайова В. П., Тихоненко Ю. Я., Придюк М. П., Голубцова Ю. І., Кривомаз Т. І., Джаган В. В., Леонт'єв Д. В., Акулов О. Ю., Сивоконь О. В. Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України. К.: Арістей, 2009. Т. 1. 306 с.
18. Дудка І. О., Гелюта В. П., Андріанова Т. В., Гайова В. П., Тихоненко Ю. Я., Придюк М. П., Голубцова Ю. І., Кривомаз Т. І., Джаган В. В., Леонт'єв Д. В., Акулов О. Ю., Сивоконь О. В. Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України. Т. 2. К.: Арістей, 2009. 428 с.
19. Екологічний паспорт Херсонської області. 2017. 180 с.

- 20.Инголд Ц. Пути и способы распространения грибов. М. : Издательство иностранной литературы. 1957. С. 22–24.
- 21.Іллічевський С. Фітопатологічні збори в УРСР. *Пам'яті академіка О. В. Фоміна. К.*: Вид-во АН УРСР, 1938. С. 149–157.
- 22.Королева О.В. Новый вид аскомицета *Sporormiella tomilini* Korolyova. *Микология и фитопатология*. 2000. Т. 34, вып. 5. С. 11–13.
- 23.Королева О. В. Аскові та базидіальні гриби ландшафтного заказника загальнодержавного значення «Саги» (Херсонська область, Україна). *Природничий альманах. Серія: біологічні науки*. 2019. №29. С. 102–110.
- 24.Королева О. В. Видова різноманітність локулоаскоміцетів національного природного парку «Олешківські піски» (Херсонська область, Україна). *Чорноморський ботанічний журнал*. 2015. Т. 11, №. 2. С. 223–229.
- 25.Королева О. В. Локулоаскоміцети та анаморфні гриби материкових ділянок Чорноморського біосферного заповідника. *Вісник Черкаського університету. Сер. Біологічні науки*. 2014. Вип. 36. С. 52–58.
- 26.Королева О. В. Рід *Sporormiella* Ellis & Everh. в Україні. *Вісник Київського національного університету імені Тараса Шевченка. Біологія*. 2017. Вип. 1. С. 43–48.
- 27.Королева О.В. Гриби відділу Ascomycota s.l. Нижньодніпровських арен. Автореф. дис... канд. біол. наук: 03.00.21 / Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. Київ, 2002. 20 с.
- 28.Курсанов Л. И. Микология. М.: Книга по требованию, 1940. 173 с.
- 29.Литвиненко Ю. І. Різноманітність та екологічні особливості копрофільних аскоміцетів НПП «Деснянсько-Старогутський». *Підсумки залучення громадськості до спостережень за станом довкілля в Деснянському біосферному резерваті* : колективна монографія / наук. ред. Р.І. Бурда. Суми: Університетська книга, 2020. С. 119–135.
- 30.Литвиненко Ю. І., Степановська Н. В. Копрофільні аскоміцети долини р. Сула в межах Білопільського району Сумської області. *Природничі науки: Збірник наукових праць*. 2014. №11. С. 17–22.

- 31.Литвиненко Ю.І., Круподьорова Т.А., Романова Д. А. Культурально-морфологічна характеристика *Iodophanus carneus* (Pers.) Korf. на агаризованих живильних середовищах. *Природничі науки*. 2020. Вип. 17. С. 34–41.
- 32.Литвиненко Ю.І., Романова Д. А., Орлова-Гудім К. С., Гудім А. О., Вакал А. П. Копрофільні аскоміцети Національного природного парку «Олешківські піски» (Херсонська область, Україна). *Чорноморський ботанічний журнал*. 2021. Т. 17, №1. С. 81–91.
- 33.Маринич А.М. Пащенко В.М, Шищенко И.Г. Природа Украинской ССР. Ландшафты и физико-географическое районирование / Маринич А.М. – Киев: Наук. Думка, 1985. 224 с.
- 34.Мельник В. А. Определитель грибов России. Класс *Hyphomycetes*. Вып. 1. Сем. *Dematiaceae*. СПб.: Наука, 2000. 371 с.
- 35.Михайлова О. Б., Бухало А. С. Культурально-морфологічні особливості представників *Morchellaceae* (*Ascomycetes*) на агаризованих живильних середовищах. *Український ботанічний журнал*. 2005. Т. 62, №4. С. 500–508.
- 36.Мойсієнко І. І., Ходосовцев О. Є., Роман Є. Г., Пилипенко І. О., Бойко М. Ф. Про необхідність розширення території Національного природного парку «Олешківські піски». *Заповідна справа в Україні*. 2012. Т. 18 (1-2). С. 110-114.
- 37.Мокржецкий С. А. Вредные насекомые и болезни растений, наблюдающиеся в Таврической губернии в течение 1910 года. Симферополь: Таврич. губерн. земство, 1911. 47 с.
- 38.Мороз М. Д. Структурно-функциональная организация сообществ водных жесткокрылых (*Coleoptera*, *Adephaga*) Верховой Немана. *Энтомологическое обозрение*. 2000. Т. 79, вып. 3. С. 585–592.
- 39.Морочковський С. Ф., Зерова М. Я., Лавітська З. Г., Сміцька М. Ф. Визначник грибів України. Т. 2. Аскоміцети / Під ред. Д.К. Зерова. К.: Наук. думка, 1969. 517 с.

- 40.Московець С. М. До мікофлори півдня України. *Вісник Київського ботанічного саду*. 1933. Вип. 16. С. 71–87.
- 41.Національний природний парк «Джарилгацький» URL: <http://nppd.com.ua/> (дата звернення: 01.10.2021)
- 42.Національний природний парк «Олешківські піски» URL: <http://nppor.gov.ua> (дата звернення: 10.10.2021)
- 43.Окснер А. М. Флора лишайників України. К.: Наук. думка, 1968. Т. 2, Вип. 1. 544 с.
- 44.Прохоров В. П. Анализ географического распространения копротрофных дискомицетов и их связи с животными // Микол. и фитопатол. – 1992. – Т. 26, вып. 6. – С. 471–475.
- 45.Прохоров В. П. Копротрофные дискомицеты России и сопредельных стран (видовое разнообразие, экология, география и таксономия): автореф. дис. на соиск. уч. степени докт. биол. наук. спец. 03.00.24 «Микология» / МГУ им. М.В. Ломоносова. М., 1995. 38 с.
- 46.Прохоров В. П. Определитель грибов России. Дискомицеты. Вып. 1. Семейства Ascobolaceae (копротрофные виды), Iodophanaceae (копротрофные виды), Ascodesmidaceae (копротрофные виды), Pezizaceae (копротрофные виды), Pyronemateceae (копротрофные виды), Thelebolaceae (копротрофные виды). М. : Тов-во научных изданий КМК, 2004. 255 с.
- 47.Прохоров В. П. Экология копротрофных дискомицетов. *Микология и фитопатология*. 1990. Т. 24, вып. 1. С. 27–29.
- 48.Регада Л. В., Бісько Н. А. 2019. Мікроморфоогічні характеристики видів роду *Pholiota* (Strophariaceae, Basidiomycota) у чистій культурі. *Український ботанічний журнал*. Т. 76, №3. С. 114–120.
- 49.Романова Д. А. Біорізноманіття національного природного парку «Джарилгацький»: стан вивченості та перспективи мікологічних досліджень. *Теоретичні та прикладні аспекти досліджень з біології, географії та хімії*: мат. III Всеукраїнської наукової конференції студентів

- та молодих учених, м. Суми, 30 квітня 2021 р. Суми: ФОП Цьома С. П., 2021. С. 205–209.
50. Романова Д. А. Історія вивчення неліхенізованих сумчастих грибів Херсонської області. *Теоретичні та прикладні аспекти досліджень з біології, географії та хімії*: мат. III Всеукраїнської наукової конференції студентів та молодих учених, м. Суми, 30 квітня 2020 р. Суми: ФОП Цьома С. П., 2020. С. 205–209.
51. Романова Д. А., Литвиненко Ю. І. Попередні відомості про видовий склад копрофільних аскоміцетів Нижньодніпровської терасово-дельтової низовинної степової області України. *Теоретичні та прикладні аспекти досліджень з біології, географії та хімії*. Матеріали I Всеукраїнської заочної наукової конференції, присвяченої 90-річчю заснування природничо-географічного факультету Сумського державного педагогічного університету імені А. С. Макаренка, м. Суми, 8 грудня 2020 р. Суми : СумДПУ імені А. С. Макаренка, 2020. С. 25–28.
52. Семкин Б. И., Комарова Т. А. Анализ фитоценологических описаний с использованием мер включения (на примере растительных сообществ долины р. Амгуемы на Чукотке). *Ботанический журнал АН СССР*. 1977. Т. 62, № 1. С. 53–54.
53. Смицкая М. Ф. Флора грибов Украины. Оперкулятные дискомицеты. К.: Наук. думка, 1980. 224 с.
54. Смицкая М. Ф., Смык Л. В., Мережко Т. А. Определитель пиреномицетов УССР. К.: Наук. думка, 1986. 364 с.
55. Сорокина Н. Л. Копротрофные аскомицеты Европейской части России. *Микология и альгология–2004* : Мат. юбилейной конф., посвящённой 85-летию кафедры микологии и альгологии МГУ им. М.В. Ломоносова. М., 2004. С. 129–130.
56. Срединский Н. К. Материалы для флоры Новороссийского края и Бессарабии. Одесса: Типография Л. Нитче, 1872-1873. 291 с.

57. Уманець О. Ю. Еколого-ценотична характеристика флори піщаних масивів Лівобережжя Нижнього Дніпра та її генезис: автореф. дис. ... канд. биол. наук: 03.00.05. К., 1997. 18 с.
58. Физико-географическое районирование Украинской ССР/ Под ред. В. П. Попова, А. М. Маринина. К.: Изд-во Киев. ун-та, 1968. 683 с.
59. Фіторізноманіття заповідників і національних природних парків України. Ч.2. Національні природні парки / Колектив авторів під ред. В.А. Онищенко і Т.Л. Андрієнко. – Київ: Фітосоціоцентр, 2012. – 580 с.
60. Ходосовцев О. Є., Бойко М. Ф. *Rhizina undulata* Fr. (Ascomycota) у постпірогенних сукцесіях на Олешківських пісках (Херсонщина, Україна). *Чорноморський ботанічний журнал*. 2009. Т. 5, №2. С. 261–264.
61. Ходосовцев О. Є., Дармостук В. В., Ходосовцева Ю. А. Стан вивченості різноманіття лишайників та ліхенофільних грибів заповідників та національних природних парків степової зони України. *Заповідна справа у Степовій зоні України* (до 90-річчя від створення Надморських заповідників). Урзуф, 14-15 березня 2017 року. Серія: «Conservation Biology in Ukraine». Вип. 2, Т. 2. С. 181–187.
62. Червона книга України. Рослинний світ; під ред. Я. П. Дідуха. Київ: Видавництво «Глобалконсалтинг», 2009. 900 с.
63. Aas O. The genus *Coprotus* (Pezizales) in Norway. *Nordic Journal of Botany*. 1983. Vol. 3. P. 234–245.
64. Adl S. M., Simpson A. G. B., Lane C. E. et al. The Revised Classification of Eukaryotes. *Journal of Eukaryotic Microbiology*. 2012. Vol. 59, №5. P. 429–493.
65. Ahmed S. I., Cain R. F. Revision of the genera *Sporormia* and *Sporormiella*. *Canadian Journal of Botany*. 1972. Vol. 50, № 3. P. 419–477.
66. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi / P.M. Kirk, P.F. Cannon, D.W. Minter, J.A. Stalpers. 10 ed. Wallingford: CAB International, 2008. 771 p.
67. Andrianova T. V., Dudka I. O., Hayova V. P. et al. Fungi of Ukraine. Website. Version 1.00 / Ed. D.W. Minter & I.O. Dudka. – 2006. URL:

- www.cybertruffle.org.uk/ukrafung/eng (дата звернення: 11.12.2020).
- 68.Badalyan S. M., Gharibyan N. G.Characteristics of mycelial structures of different fungal collections (catalogue and atlas of collections). Yer., YSU Press, 2017. 174 p.
- 69.Bell A. Dung Fungi: an illustrated guide to coprophilous fungi in New Zealand. Wellington: Victoria University Press., 1983. 88 p.
- 70.CABI Bioscience Database. Index fungorum. URL: <http://www.indexfungorum.org> (дата звернення: 30.08.2021).
- 71.Calaça, F.J.S., Xavier-Santos S. New records of coprophilous ascomycetes (Fungi: Ascomycota) from Brazil and Neotropical Region. *Check List* 12(6): 2009, 6 December 2016. P. 1-10.
- 72.Cinto I. E., Dokmetzian D. A., Ranalli M. E. *Iodophanus carneus* and *I. testaceus* (Ascomycota-Pezizales): Independent taxonomic identity or synonymy? A study of their morphology and isozymes. *Boletín de la Sociedad Argentina de Botánica*. 2007. Vol. 42 (3-4). P. 181–187.
- 73.Doveri F. A bibliography of *Podospora* and *Schizothecium*, a key to the species, and a description of *Podospora dasypogon* newly recorded from Italy. *Pagine di Micologia*. 2008. Vol. 29. P. 61–159.
- 74.Doveri F. An update on the genera *Ascobolus* and *Saccobolus* with keys and descriptions of three coprophilous species, new to Italy. *Mycosphere*. 2014. Vol. 5. P. 86–135.
- 75.Doveri F. Fungi fimicoli Italici: a guide to the recognition of basidiomycetes and ascomycetes living on faecal material. Associazione Micologica Bresadola, 2004. 1104 p.
- 76.Ekanayaka A. H., Hyde K. D., Gentekaki E., McKenzie E. H. C., Zhao Q., Bulgakov T. S., Camporesi E. Preliminary classification of Leotiomycetes. *Mycosphere*. 2019. Vol. 10(1). P. 310–489.
- 77.Ekanayaka A. H., Hyde K. D., Jones E. B. G., Zhao G. Taxonomy and phylogeny of operculate discomycetes: Pezizomycetes. *Fungal Diversity*. 2018. Vol. 90. P. 161–243.

78. Ellis M. B., Ellis J. P. *Microfungi on miscellaneous substrates. An Identification Handbook*. 2nd edn. Slough: The Richmond Publishing Co. Ltd., 1998. 246 p.
79. *Fungi of Ukraine: A Preliminary Checklist* / T. V. Andrianova, I. O. Dudka, V. P. Hayova, V. P. Heluta / Ed. B. Ing et al.; Ed. D.W. Minter & I.O. Dudka. CAB International, M.G. Kholodny Institute of Botany, 1996. 361 p.
80. Heluta V. P., Hayova V. P., Tykhonenko Yu. Ya., Dzhagan V. V., Umanets O. Yu. Microfungi on plants from Tendra Island (Ukraine, Black Sea). *Polish Botanical Journal*. 2010. Vol. 55(2). P. 441–449.
81. Hyde K. D., Norphanphoun C., Maharachchikumbura S. S. N. et al. Refined families of Sordariomycetes. *Mycosphere*. 2020. 11(1). P. 305–1059.
82. Keyworth W. S. A Petridish moist chamber. *Transactions of the British Mycological Society*. 1951. Vol. 34. P. 291–292.
83. Krug J. C., Cain R. F. New species of *Hypocopra* (Xylariaceae). *Canadian Journal of Botany*. 1974. Vol. 52(4). P. 809–843.
84. Kušan Ivana, Matočec Neven, Mešić Armin, Tkalčec Zdenko *Tricharina tophiseda* – a new species from Croatia, with a revision of *T. japonica* (Pyronemataceae, Pezizales). *Phytotaxa*. 2015. Vol. 221 (1). P. 35–47.
85. Larsen K. Danish endocoprophilous fungi and their sequence of occurrence. *Botanisk Tidsskrift*. 1971. Vol. 66, № 1–2. P. 1–32.
86. Lytvynenko Yu. I., Hayova V. P. New and noteworthy records of coprophilous species of *Coniochaeta* and *Sordaria* (Sordariomycetes, Ascomycota) from Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*. 2018. Vol. 75, №6. P. 538–551.
87. Lytvynenko Yu.I., Dzhagan V.V., Topchii I.V., Shcherbakova Yu.V. Dung-inhabiting ascomycetes from the Ukrainian Carpathians. *Czech Mycology*. 2018. Vol. 70, №2. P. 145–167.
88. MycoBank Database. URL: <http://www.mycobank.org> (дата звернення: 30.09.2021).
89. *Nordic Macromycetes. Vol. 1. Ascomycetes* / Ed. L. Hansen, H. Knudsen. Copenhagen, 2000. 310 p.

90. Richardson M. J. Diversity and occurrence of coprophilous fungi. *Mycological Research*. 2001. Vol. 105, №4. P. 387–402.
91. Stalpers J. A. Identification of wood-inhabiting Aphyllophorales in pure culture. *Studies in Mycology*. 1978. № 16. 248 p.
92. Watling R., Richardson M. J. Coprophilous fungi of the Falkland Islands. *Edinburgh Journal of Botany*. 2010. Vol. 67, issue 3. P. 399–423.
93. Wijayawardene N. N., Crous P. W., Kirk P. M., Hawksworth D. L. et al. Naming and outline of Dothideomycetes–2014 including proposals for the protection or suppression of generic names. *Fungal Diversity*. 2014. Vol. 69. P. 1–55.
94. Wijayawardene N. N., Hyde K. D., Al-Ani L. K. T. et al. Outline of Fungi and fungi-like taxa. *Mycosphere*. 2020. 11(1). P. 1060–1456.
95. Wijayawardene N. N., Hyde K. D., Lumbsch H. T., Liu J. K., Maharachchikumbura S. S. N., Ekanayaka A. H., Tian Q., Phookamsak R. Outline of Ascomycota – 2017. *Fungal Diversity*. 2018. Vol. 88, №1. P. 167–263.
96. Wijayawardene N. N., Hyde K. D., Rajeshkumar K. C. et al. Notes for genera: Ascomycota. *Fungal Diversity*. 2017. Vol. 86. P. 1–594.
97. Wijayawardene N. N., Hyde K. D., Tibpromma S., Wanasinghe D. N. et al. Towards incorporating asexual fungi in a natural classification: checklist and notes 2012–2016. *Mycosphere*. 2017. Vol. 8(9). P. 1457–1555.