

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ХЕРСОНСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
Факультет біології, географії та екології
Кафедра ботаніки**

**БАЗИДІЄВІ ГРИБИ ТА ЇХ СИМБІОТИЧНІ ВЗАЄМВІДНОСИНИ З
ВОДОРОСТЯМИ**

Кваліфікаційна робота (проект)
на здобуття ступеня вищої освіти “бакалавр”

Виконала: здобувачка 4 курсу 411 групи
Спеціальності 091 Біологія
Освітньо-професійної програми: Біологія
Климовська Мілана Олександрівна
Науковий керівник: проф. Ходосовцев О.Є.
Рецензент: кандидат біологічних
наук, доцент Бесчасний С. П.

ЗМІСТ

ВСТУП.....	4
РОЗДІЛ 1. Характеристика об'єкт дослідження.....	5
1.1. Загальна характеристика <i>Basidiomycota</i>	5
1.2. Загальна характеристика <i>Chlorophyta</i>	9
РОЗДІЛ 2. Особливості симбіотичних відносин.....	13
2.1. Справжня ліхенізація в межах роду <i>Cora</i>	13
2.2. Ліхенофільні гриби порядку <i>Tremellales</i>	14
РОЗДІЛ 3. Водорості та базидіомікоти в нестійких взаємовідносинах.....	17
3.1. Мікофільні <i>Chlorophyta</i> на базидієвих з роду <i>Phomes</i>	17
3.2. Алькобіоз при симбіозі з кортикоїдними грибами.....	23
ВИСНОВКИ.....	26
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ.....	27

ВСТУП

Актуальність теми дослідження. Після відкриття дуалістичної природи лишайників у XIX столітті дискусія щодо природи лишайникового симбіозу залишається відкритою. Відкриття постійного третього компоненту цього симбіозу, яким є базидіомікотові дріжджі (Spribille et al., 2016), знов підвищило інтерес до феномену лишайникового симбіозу. Особливий інтерес становить симбіоз водоростей з базидіомікотовими грибами, який проявив себе у декількох філогенетичних лініях. Водорості можуть вступати як у постійні тісні симбіотичні відносини, утворюючи справжню лишайникову слань, як у роді *Cora*, можуть бути атаковані агресивним паразитом з роду *Athelia*, можуть бути третім постійним компонентом в сланях де основу складають аскомікотові гриби (наприклад рід *Bryoria*), а можуть бути тимчасовими компонентами симбіотичних асоціацій із кортиціодними грибами, утворюючи так званій алкобіоз (Vondrak et al., 2023). Отже, дослідження такого складного явища як лишайниковий симбіозу, де одним із компонентів є базидіомікотові гриби, є актуальним завданням нашого дослідження.

Метою роботи є аналіз симбіотичних взаємовідносин між базидієвими грибами та зеленими водоростями.

Для досягнення цієї мети були представлені такі *завдання*:

- проаналізувати поняття симбіозу;
- надати загальну характеристику базидієвим грибам та зеленим водоростям;
- дослідити взаємовідносини, що утворюють лишайники та беруть участь в лишайниковому симбіозі;
- охарактеризувати нестійкі взаємовідносини між водоростями та базидієвими грибами.

Об'єкт дослідження – базидіомікотові гриби (*Basidiomycota*) та *Chlorophyta*.

Предмет дослідження – симбіотичні взаємовідносини між базидієвими грибами та зееленими водоростями.

Матеріали та методи дослідження. Матеріалами для роботи є аналіз літературних джерел.

РОЗДІЛ 1

ХАРАКТЕРИСТИКА ОБ'ЄКТУ ДОСЛІДЖЕННЯ

1.1. Загальна характеристика *Basidiomycota*

Базидіомікоти (*Basidiomycota*) – це монофілетична група, яка включає в себе понад 40 000 усіх відомих видів, в межах даною групи, таке видове різноманіття становить приблизно третину всіх описаних грибів. Варто зазначити, що молекулярні та генетичні дослідження доказують, що дана група має значну кількість ще не визначених видів. Кількість грибів може бути в 11 разів більшою, ніж відомо на даний момент, якщо врахувати таємне видоутворення (Hawksworth and Rossman 1997; Hawksworth and Lücking 2017).

Найбільш діагностичною ознакою даної групи є, власне, булавоподібні структури, базидії, на якій, в свою чергу, утворюються базидіоспори. Вважається, що група є стародавньою, важким є інтерпретування часу появи *Basidiomycota* через відсутність діагностичних ознак. Переважна більшість викопних базидіоміцетів, описаних на сьогоднішній день, походять з кайнозою.

У *Basidiomycota* представлено широкий спектр способів життя, тобто представлені майже всі екологічні групи грибів. Вони варіюються від добре відомих і помітних «неозброєним оком» грибів, які розкладають деревину, тобто, є сапротрофними організмами, є учасниками утворення мікориз, сажки та іржі, які є шкідливими паразитами рослин, й дріжджоподібних грибів, які є збудниками різноманітних хвороб людини та тварин. Хочу зазначити, що розрізняють також мікофільні та ліхенофільні види. Вони, відповідно, обирають собі в якості субстрату інші гриби та лишайники. Існуючи в симбіотичних відносинах із водоростями деякі базидіомікотові гриби (*Omphalina*) утворюють лишайники.

Тепер зазначимо біохімічні особливості. *Basidiomycota* синтезують лізин за «грибним» шляхом (так званий – ААА-шлях). Ми знаємо, що лізин належить до незамінних амінокислот, отже, синтез відбувається через а-аміноадипінову кислоту. Синтез триптофану відбувається у різних представників по-різному, але важливим є те, що цей процес протікає за допомогою специфічних ферментів, що виробляють гриби. Загалом, відомо п'ять груп ферментів. Наприклад, у шапинкових агарикоїдних грибів (*Agaricomycotina*) він синтезується за допомогою другого комплексу ферментів, у всіх інших – за допомогою четвертого комплексу. Іони заліза поглинаються ними за допомогою сидерамінів. Сидераміни – це такі складні органічні сполуки, що транспортують у клітину, власне, залізо. Після чого, молекули цих сполук виділяються назовні, тим самим зв'язуючись з іонами заліза та, потім, знову поглинаються клітинами грибів. Дані речовини в змозі синтезувати всі справжні гриби (виключення становить Зигомкотові гриби (*Zygomycota*)).

Як і у *Ascomycota*, вегетативне зростання здійснюють регулярно септовані гіфи або клітини, що брунькуються. Іноді дріжджоподібна форма відповідає гаплоїдній, а міцелій – дикаріотичній фазі, яка у *Basidiomycota*, як і у аскоміцетів порядку *Taphrinales*, трофічно самостійна.

Дикаріотичний міцелій біля септ іноді утворює так звані пряжки, а його клітини з'єднані між собою специфічними для окремих груп порами. Брунькування дріжджоподібних клітин відбувається або шляхом прориву стінки материнської клітини з утворенням як би комірця, або глобластично-симподіально.

Що стосуються цитологічних ознак, клітини *Basidiomycota* вкриті оболонками, основу яких складають хітин та глюкани. На відміну від аскомікотових, оболонки є багатощаровими. Клітини септовані. Септи прості або доліпорові з відкритою порою, прості з порою, закритою дрібними вакуолями (теліоміцети), або доліпорові з парентосою

(базидіоміцетові). Мітохондрії мають в собі пластичні кристи. Комплекс Гольджі відсутній. Одномембранні органели подібні до аскомікотових - це літичні пухирці, хітосоми, ломасоми, мікротільця, вакуоля з клітинним соком. У вигляду включень трапляються краплини олії та глобули глікогену.

Морфологічною характеристикою базидіомікотових грибів є те, що їхнє вегетативне тіло представлено короткоіснуючим гаплоїдним та довгоіснуючим дикаріонтичним міцелієм. Гаплоїдний міцелій, що розвивається із базидіоспор. Переважаючим типом вегетативного тіла є дикаріонтичний міцелій, який розвивається після статевого процесу.

Розглянемо життєвий цикл й процес розвитку статевих спороношень. У загальному вигляді життєвий цикл базидіомікотових включає наступні етапи:

- з гаплоїдної базидіоспори розвивається гаплоїдний міцелій.
- його клітини копулюють, при цьому відбувається плазмогамія, що не супроводжується каріогамією, і утворюється дикаріонтична клітина злиття.
- з неї, в свою чергу, вже розвивається дикаріонтичний міцелій, який являється основним вегетативним поколінням базидіомікотових.
- окремі дикаріонтичні клітини розвиваються у базидію: в них ядра дикаріону зливаються (каріогамія), відбувається мейоз, і на базидії утворюються гаплоїдні базидіоспори.
- відповідно, життєвий цикл – **гаплофазний**, що включає в себе зиготичну редукцію та гетероморфну зміну поколінь – гаплоїдного та дикаріонтичного міцелію (дикаріонтична фаза переважаюча).

В рамках життєвого циклу вважаю за потрібним зазначити процес розвитку базидій. Описані 2 способи розвитку базидій:

1. з поодиноких спочиваючих клітин – телейтоспор;
2. з верхівкових клітин гіф дикаріонтичного міцелію.

За морфологічною будовою базидії поділяються на:

- одноклітинні (холобазидії)
- базидії із септами (фрагмобазидії). Їхні можуть бути поздовжніми або поперечними. Фрагмобазидії з поздовжніми перегородками зазвичай поділені септами на 4 клітини. Варіанти з поперечними септами найрізноманітніші: в деяких порядках базидія має лише 1 септу і поділена на 2 клітини – а саме, верхню епібазидію та нижню гіпобазидію.

Базидіоспори, що активно «відстрілюються» від базидій, називають балістоспорами.

Ми знаємо, що базидіоспори утворюються екзогенно і мають одне гаплоїдне ядро, враховуючи це вони все ж таки є досить різноманітними за багатьма своїми морфологічними ознаками.¹

Basidiomycota (R.T. Moore 1980) входить до складу Царства *Fungi* (Zhao et al. 2017a; Tedersoo et al. 2018). Існують клади *Basidiomycota*, що є підтвердженими сучасними систематичними дослідженнями, які відповідають чотирьом субфілам, а саме:

- Agaricomycotina (Doweld 2001),
- Pucciniomycotina (R. Bauer, Begerow, J.P. Samp., M. Weiss & Oberw. 2006),
- Ustilaginomycotina (Doweld 2001)
- Wallemiomycotina (Doweld 2014 (Zhao et al. 2017a; Tedersoo et al. 2018; et al. 2019; Wijayawardene et al. 2020)).

До того ж, *Basidiomycota* включає широкий спектр диморфних грибів, які мають чергування між дріжджовою фазою та ниткоподібною фазою протягом всього свого життєвого циклу (Boekhout et al. 2021).

¹ Ботаніка. Водорості та гриби / під ред. І.Ю. Костікова, В.В. Джаган. – Київ, 2004. – 213 с.

За останні десятиліття молекулярно-філогенетичні дослідження зробили революцію в таксономії грибів Basidiomycota (Lücking та ін. 2021). Результати даних досліджень значно розширили знання про видове різноманіття *Basidiomycota*.

Кількість видів грибів була оцінена різними способами (Blackwell 2011; Hawksworth and Lücking 2017). Вчені підрахували, що в усьому світі може існувати 11,7–13,2 мільйона видів грибів на основі даних послідовності ДНК навколишнього середовища.²

1.2. Загальна характеристика *Chlorophyta*

Chlorophyta — це відділ зелених водоростей. Існує близько 16 000 видів Зелених водоростей, 90% з яких обмежуються прісноводним середовищем, це: вологим ґрунтом, річками, озерами, ставками, калюжами, корою дерев і навіть шерстю білих ведмедів. Морські представники обмежені відносно невеликою кількістю рядів і поширені в припливно-відливних і верхніх субтідальних областях. Умови для їхнього виживання, нормального розвитку та існування включають абіотичні та біотичні фактори, такі як: світло, вуглець, необхідні їм поживні речовини, важливу роль грає якість води, її температура та приливи.

Представники відділу *Chlorophyta* містять в собі пігменти хлорофіли *a* і *b*, хоча основним пігментом є хлорофіл *b*. Крім того, деякі тропічні види пігментовані сифонксантином і сифоніном. Вони зберігають крохмаль, отриманий у результаті фотосинтезу, у хлоропластах, обмежених подвійною мембраною. Стінки клітин складаються з целюлози.

² Raper J, Flexer A. 1971. Mating systems and evolution of the Basidiomycetes, p 149–167. In Petersen RH (ed), Evolution in the Higher Basidiomycetes. University of Tennessee Press, Knoxville, TN.

Існує велике видове різноманіття Зелених водоростей, що належать до Відділу *Chlorophyta*, який ми й розглядаємо. Зелені водорості демонструють широкий спектр форм таломів, є як одноклітинні, так і багатоклітинні представники. Структури геному в *Chlorophyta* всі різні, але треба зазначити, що у різних видів є й певна кількість спільних характеристик. У тропічних і субтропічних водах багато форм можуть кальцифікуватися.

Що стосується цитологічної характеристики, як вже було зазначено, представники поділяються на одно- та багатоклітинних. Переважна більшість представників *Chlorophyta* є саме одноклітинними.

Стосовно способу життя – деякі живуть вільно, деякі є суто колоніальними, інші ценоцитарні. Ценоцит – це клітина, яка містить в собі більше, ніж 1 ядерний продукт ядерних відділів. Як поодинокі клітини, зелені водорості можуть бути рухливими, рухомими або нерухомими.

Ниткоподібні спорофіти мають поодинокі лінзоподібні ядра, які заглиблені в товсту цитоплазму.³

Chlorophyta зазвичай мають дводжгутикові гамети.

Chlorophyta розмножуються як статевим, так і нестатевим шляхом, але частіше саме статевим. Нестатеве розмноження може відбуватися:

- шляхом поділу;
- фрагментації;
- зооспор.

Статеве розмноження може бути:

- ізогамним;
- анізогамним;
- оогамним.

³ Брайон О. В., Чикаленко В. Г. Анатомія рослин. — К. Вища школа, 1992. — 272 с.;

У гаплоїдній фазі утворюються гамети; у диплоїдній фазі утворюються зооспори. У видів без чергування мейоз відбувається в зиготі.

Гамети – це спеціалізовані клітини, а не вегетативні клітини. Якщо вид є ізогамним або анізогамним, гамети зазвичай не утворюються в спеціалізованих клітинах, хоча в оогамних видів гамети зазвичай утворюються в спеціалізованих гаметангіях (наприклад, *Coleochaete*). Тоді як більшість *Chlorophyta* утворюють рухливі джгутикові гамети (зоогамети), у *Zygnematales* утворюються апланогамети або амебоїдні гамети. У деяких з *Chlorophyta* гаметогенез індукується різноманітними змінами умов навколишнього середовища, тоді як в інших необхідна присутність двох статевих різних колоній. В останніх вегетативні клітини однієї статі виділяють речовину, яка ініціює статеву диференціацію в компетентних клітинах протилежної статі. У ізогамних видів гамети, що відрізняються статевим шляхом, зустрічаються випадковим чином і з'єднуються за допомогою реакції аглютинації. Аглютинативне зчеплення джгутиків між гаметами різної статі називають «реакцією типу спарювання». Речовини типу спарювання, що відповідають процесом аглютинацію джгутиків локалізовані та функціонують саме на кінчиках джгутиків. Можна виділити речовини спарувального типу, які ще мають здатність взаємодіяти з гаметами протилежної статі. При додаванні до протилежного типу гамет вони викликають ізоаглютинацію (чоловічі гамети злипаються одна з одною, коли до культури додається речовина жіночого типу спарювання).

Багатоклітинні нитки можуть включати життєвий цикл, який включає як статеве, так і нестатеве розмноження.

Колонії можуть складатися з пухких агрегатів поодиноких клітин або розташування клітин у вигляді «візерунка». Дані клітини не мають спеціальних функцій. Розмноження відбувається швидше за допомогою сусідніх, так званих, «спаруваних клітин».

Після утворення зиготи вона потрапляє у воду і розвиває вже зооспори. Зооспори, які утворюються статевим шляхом доволі схожі до тих, що утворюються шляхом нестатевого розмноження. Коли зооспори дозрівають, зигота розпадається, звільняючи зооспори. Потім зооспори прикріплюються до морського дна, і клітини в зооспорах діляться, утворюючи нову нитку едогонію.⁴

Представники Chlorophyta можуть формувати симбіотичні стосунки з найпростішими, губками та кнідаріями. Усі вони джгутикові, і вони мають перевагу рухливості. Деякі здійснюють статеве розмноження, яке є оогамним або ізогамним. До того ж, деякі лишайники мають симбіотичні стосунки між грибами та, власне, Зеленими водоростями⁵, про що ми поговоримо у наступних розділах моєї бакалаврської роботи.

⁴ Fritsch FE (1935) The structure and reproduction of algae, vol I. Cambridge University Press, London.

⁵ Lewis, Louise A. & McCourt, R. M. (2004). "Green algae and the origin of land plants". *Am. J. Bot.* 91 (10): 1535–1556. doi:10.3732/ajb.91.10.1535. PMID 21652308.

РОЗДІЛ 2

ОСОБЛИВОСТІ СИМБІОТИЧНИХ ВІДНОСИН

2.1. Справжня ліхенізація в межах роду *Cora* та *Rhizonema*

Варто зазначити, що лише близько 1% представників Basidiomycota утворюють невелику частку з усіх відомих ліхенізованих грибів (Lücking et al. 2017a). Ще нещодавно вважали, що рід *Cora* обмежується лише одним видом (Parmasto 1978; Chaves et al. 2004), але, як виявилось зараз – він є різноманітним та сягає майже 200 видів, що були виділені шляхом штрихового кодування ITS. Офіційно описано вже понад 450 видів (Lücking та ін. 2013, 2014, 2017b).

Рід ціанобактерій *Rhizonema* Lücking був нещодавно відроджений для розміщення ниткоподібних фотобіонтів, що виробляють гетероцити, які раніше вважалися належними до *Scytonema*, але відрізняються від цієї лінії своїми послідовностями 16S рРНК (Lücking та ін. 2009). Види *Rhizonema* можуть бути як бореальними, так і тропічними; на даний момент вони відомі в основному завдяки симбіозам лишайників, але повідомлялося також про популяції, що живуть вільно або пов'язані з печеночником (Cornejo et al. 2016).

Представлено основні роди лишайникових грибів-партнерів, даний список включає:

- *Coccocarpia* (Hygrophoraceae)
- *Erioderma* (Peltigerales, Hygrophoraceae)
- *Acantholichen* (Hygrophoraceae)
- *Dictyonema* (Hygrophoraceae)
- *Cora* (Hygrophoraceae)
- *Corella* (Hygrophoraceae)
- *Cyphellostereum* (Hygrophoraceae).

Зазначені базидіоліхени трихом *Rhizonema* частіше за все «пронизує» поздовжньо єдиний центральний гаусторій мікобіонтного компоненту, що зовсім не схоже на те, що описано в інших групах лишайників (Roskin 1970; Oberwinkler 1980, 1984, 2012; Slocum 1980; Tschermak-Woess 1983).⁶

2.2. Ліхенофільні гриби порядку *Tremellales*

Дослідження ліхенофільних грибів на території України було розпочато ще на початку 1990-х років і, відповідно до останніх зведень, в Україні їх відомо 220 видів (Darmostuk, Khodosovtsev, 2017). За цей період було проведено таксономічні обробки таких родів, як *Carbonea* (Hertel) Hertel, *Cercidospora* Körb., *Lichenonium* Petr. & Syd. та *Lichenostigma* Hafellner (Kondratyuk, 2005; Pirogov et al., 2014; Darmostuk, 2016, 2019).⁷

Саме визначення ліхенофільних грибів трактується як еколого-трофічна поліфілетична група неліхенізованих грибів, які облігатно (Torkelsen, 1997) проростають на лишайниках та можуть виступати як в якості паразитів, так і в якості сапротрофів або коменсалів чи парасимбіонтів. До того ж, вивчені і маловідомі ендоліхенічні види, які живуть безпосередньо в товщі талому хазяїнів-лишайників (Hawksworth, 1982, Lawrey and Diederich). , 2003, Арнольд та ін., 2009). За даними Lawrey & Diederich (2003), ліхенофільні гриби (Lichenicolous), які виступають в ролі коменсалів – зазвичай є специфічними для свого хазяїна, 95 % вважаються пов'язаними з одним родом лишайників.

⁶ Tschermak-Woess E (1976) Algal taxonomy and the taxonomy of lichens: the phycobiont of *Verrucaria adriatica*. In Brown DH, Hawksworth DL and Bailey RL (eds), *Lichenology: Progress and Problems*. London: Academic Press, pp. 79–88.

⁷ Ukrainian Botanical Journal. Український ботанічний журнал 76 – 4. ISSN 2415-8860 (2019).

Самі ліхенофільні гриби є високоспеціалізованою групою організмів і досі є маловідомими. Наразі ліхенофільні гриби України досліджуються інтенсивніше.

Варто зазначити, що першим ліхенофільним грибом, зареєстрованим в Україні, був *Opegrapha physciaria* (Синонім – *Celidium varium* (Tul.) Körb.) (Чернов 1895). Найбільш суттєвим записом 100-річної епохи дослідження даних грибів на території України був *Rosellinula frustulosae* (Vouaux) R. Sant. Який паразитував на *Lecanora agropholis* (Hafellner 1985). Д. Хоксворт відкрив новий етап у відкритті цих грибів в Україні (Hawksworth 1992).

Пізніше, була описана *Norrlinia medoborensis* (Кондратюк і Галлоуей 1995). Перший контрольний перелік ліхенофільних грибів (Кондратюк та ін. 1999) містив 88 видів, що були знайдені на території України. В останньому томі Окснера «Лихенофлора України» (Окснер 2010), нараховано 106 видів ліхенофільних грибів.⁸

Стосовно таксономії та приналежності господарів ендоліхенних грибів не має остаточного визначення та є маловивченими, хоча U'Ren et al. (2012) припускав, що на рівні класу угруповання ендоліхенних грибів відрізнялися саме від таксономії лишайників, а не від субстрату, форми росту чи фотобіонта в межах хазяїна.

Надзвичайно високий рівень специфічності хазяїна ліхеникоподібних грибів у порівнянні зі взаємодією хазяїн-паразит в інших групах організмів пояснюється наявністю вторинних фенольних сполук у лишайниках (Lawrey & Diederich 2003). При парасимбіозі обидва асоційовані організми

⁸ Boiko TO, Khodosovtsev AYe. 2011 – New for Ukraine species of lichenicolous fungi from the Nature Reserve «Yelanetskiy Step». Ukrainian Botanical Journal 68(2), 254–258.

не шкодять одне одному, але, в той же час не являються взаємнокорисними одне для одного.

У останніх дослідженнях Bandoni (1984, 1987) обмежив *Tremellales* до таксонів з доліпорами та парентесомами. Були визначені 3 родини. *Tremellaceae* включає роди *Holtermannia*, *Sirotrema*, *Tremella* і *Trimorphomyces*, загалом відомо понад 200 видів.

Два роди, *Fibulobasidium* і *Sirobasidium* включені до родини *Sirobasidiaceae*, що включають в себе 12 видів. Багато видів *Tremellales* мають онтогенну дріжджову стадію. А характерним ним тремелоїдні гаусторії виявлялися присутніми у більшості таксонів в межах родин *Tremellaceae* та *Tetragonomycetaceae*.

Представники порядку *Tremellales* часто виступають в ролі модельних об'єктів при дослідженні мікопаразитичної активності, адже у представників даного порядку, симбіоз – зустрічається доволі часто. Саме тому велика кількість досліджень були присвячені виявленню та детальному вивченню у представників гаусторіальних клітин (Olive, 1946; Bandoni, 1961, 1984, 1985, 1987; Oberwinkler, Bandoni, 1983; Bauer, Oberwinkler, 1999; Zugma 1990;.

РОЗДІЛ 3

ВОДРОСТІ ТА БАЗИДІОМІКОТИ В НЕСТІЙКИХ ВЗАЄМОВІДНОСИНАХ

3.1. Мікофільні *Chlorophyta* на афілофороїдних грибах

Гриби, які утворюють лишайники, як правило, створюють характерні вегетативні тканини та характерні статеві структури, які, в свою чергу забезпечують можливість розглядання біологічних особливостей для вивчення та значні підказки щодо філогенетичних зв'язків, які зараз відносно чітко розмежовані на більш широких таксономічних рівнях (Jaklitsch та ін. 2016; Lücking та ін. 2017a).

Лишайникові водорості можуть мати вигляд і поводитися різноманітно в межах симбіотичних відносин з грибами, які утворюють лишайникові форми, у вільному стані в природі та в апосимбіотичній лабораторній культурі Sanders WB та Masumoto H (2021).

Саме це завдає значну перешкоду у прогресі, а саме, у з'ясуванні їхніх ідентичностей, філогенії та історії життя. Schwendener (1869) був першим вченим, який зумів дослідити «гонідії» лишайників у фізіологічному контексті. Він визначав лишайники організмами, які мають велику кількість відмінних рис від оточуючих їх грибів, що відповідають відомим таксонам вільноживучих водоростей.

Під останніх досліджень, які проводилися протягом півстоліття різними авторами (Ahmadjian 1967; Létrouit-Galinou 1968; Henssen & Jahns 1974; Friedl & Büdel 2008) – було детально розглянуто різноманіття водоростей, які можуть утворювати лишайники.⁹

⁹ Ahmadjian V (1962) Investigations on lichen synthesis. American Journal of Botany 49, 277–283.

Під час розглядання особливостей розвитку мікофільних *Chlorophyta* на афілофороїдних грибах, вважаю за потрібним вказати коротку характеристику до визначення афілофороїдних грибів. Афілофороїдні гриби є представниками великого відділу Basidiomycota, типовими ознаками яких є гомоголобазидії та різноманітні типи гіменофору. Переважна більшість представників віддають перевагу субстратам, у вигляді живих дерев чи чагарників, а саме їх тканин або відмерлій деревині. Також вони можуть зустрічатися на скелях, будівлях тощо, а ще виступати в ролі епіфітів на живих організмах (ними можуть бути листя дерев і кущів, хвої, лишайники тощо – E TTL & GÄRTNER 1995, 2014).

Афілофороїдні гриби є одними з найвідоміших груп грибів (Bernicchia та Gorjón 2010, Ryvar den та Melo 2014). Ця група має велике різноманіття не лише за видовим багатством, а й за функціональною диференціацією. Вони являються найважливішими агентами гниття деревини (Stokland et al. 2012). Окрім агентів гниття вони можуть виступати також мікоризні види, патогени рослин чи сапротрофи листяної/хвойної підстилки (Tedersoo and Smith 2013). Одже, дані гриби мають сильну залежність від деревних рослин, адже використовують їх в якості субстрату та – як об'єкт для живлення.¹⁰

В даній роботі ми будемо описувати випадки зустрічання мікофільних грибів *Chlorophyta* в межах родів *Trametes* та *Fomes*.

Дослідження показали, що плодові тіла грибів вкрай рідко містять водорості на своїй поверхні, і серед них було ідентифіковано лише кілька видів (BURDSALL ET AL. 1996; ZAVADA & SIMOES 2001). До того ж, поява «епіфітів» на *Trametes versicolor* (L.) Lloyd є хоч й стандартним, але

¹⁰ Ordynets A, Savchenko A, Akulov A, Yurchenko E, Malysheva V, Kõljalg U, Vlasák J, Larsson K, Langer E (2017) Aphyllorphoroid fungi in insular woodlands of eastern Ukraine. Biodiversity Data Journal 5: e22426.

не повсюдним випадком (ZAVADA ET AL. 2004). Нещодавнє дослідження старого плодового тіла *Fomes fomentarius* (L. ex Fr.) Kickx. показало інтенсивне зростання різноманітних представників Зелених водоростей на поверхні його плодового тіла. Зазначу, що вологість повітря ділянки, в якій виростають досліджувальні базидіомікоти сприяє збільшення колоній знайдених епімікотичних водоростей.¹¹

Представникам афілофороїдних грибів властивий такий процес як – ксилоліз, який протікає переважно за корозійним типом (так звана, «біла гниль»), що пов'язано з роботою системи їхніх окисних ферментів: лаккази та пероксидази. Під впливом вказаних ферментивних сполук окислюється в першу чергу лігнін, а целюлоза, яка залишається, визначає волокнисту консистенцію і світле забарвлення «гнилі».

Дослідження виявили наявність даних водоростей *Chlorophyta* на поверхні *Fomes fomentarius* (L. ex Fr.) Kickx, на ньому були ідентифіковані 4 зелені аерофітні водорості.¹²

Виявилось, що їх розвиток на даному базидіомікотовому грибі є рідкісним, в той час, коли *Trametes versicolor* (L.) властива наявність вже добре помітних водоростей на поверхні його плодових тіл. Як було зазначено вище, визначені 4 види водоростей *Chlorophyta* із таких родів як: *Chlorococcum* (Meneghini), *Hormidium* (Kützing), *Stichococcus* (Nägeli) й *Trebouxia* (Puymaly), які були досліджені на поверхні *Trametes versicolor*

¹¹ Stoyneva, M. P., Uzunov, B. A. & Gärtner, G. Aerophytic green algae, epimycotic on *Fomes fomentarius* (L. ex Fr.) Kickx. Annu. Sofia Univ “St. Kliment Ohridski”. Fac. Biol. **99**, 19–25 (2015).

¹² Stoyneva M. P., Uzunov B. A. and Gärtner G., Aerophytic green algae, epimycotic on *Fomesfomentarius* (L. ex Fr.) Kickx, Annual of Sofia University “St. Kliment Ohridski”, Faculty of Biology, Book 2 - Botany 99, 19-25 (2015).

(L.) та мали припущення, що його базидіокарпії мають потенціал для ліхенізації¹³.

Пропоную розглянути випадки розселення *Chlorophyta* на обраних родах (*Trametes* та *Fomes*), починаючи с *Trametes*. Спираючись на дослідження, які були опубліковані в міжнародному журналі перспективних досліджень ботаніки (IJARB) хочу зазначити, які мікофільні водорості були виявлені на поверхні плодового тіла *Trametes versicolor*. Культивування й виділення культур проводили в гербарній колекції водоростей Софійського університету (ACUS). Матеріалами та обладнаннями при виконанні за стандартними методиками були: чашки Петрі з агаром та середовищем Болда (BVM).

Представники *Chlorophyta*:

1. *Apatococcus lobatus* (Chodat)
2. *Chlamydomonas moewusii* (Gerloff)
3. *Chlorella vulgaris* (Beijerinck)
4. *Chlorella minutissima* (Fott et Nováková)
5. *Coccomyxa confluens* (Kützing)
6. *Desmococcus olivaceus* (Persoon ex Acharius)
7. *Sphaerocystis* sp.
8. *Trebouxia* cf. *aggregata* (Archibald) Gärtner
9. *Stichococcus bacillaris* (Nägeli)

Представники *Streptophyta*:

10. *Klebsormidium dissectum* (F. Gay) H. Ettl et Gärtner

¹³ Zavada M. S. & Simoes P., The possible demi-lichenization of the basidiocarps of *Trametes versicolor* (L.: Fries) Pilat (Polyporaceae), *Northeastern Naturalist*. 8(1), 101-112 (2001).

Всі вищезазначені види розвиваються як епімікоти на *Trametes versicolor* та є добре відомими представниками аерофітних водоростей¹⁴.

Розглядаючи випадки, зустрічних зелених водоростей на плодовому тілі представника роду *Fomes* – *Fomes fomentarius* (L. ex Fr.) Kickx зазначу результати досліджень таких авторів як Maya P. Stoyneva, Blagoy A. Uzunov та Georg Gärtner, які проводилися також у Софійському університеті (ACUS).

В усіх обраних зразках, які були досліджені, з верхньої поверхні базидіями виявлено різноманітні живі стадії аерофітної зеленої водорості *Desmococcus olivaceus* (Pers. ex Ach.) Laundon, яка, в свою чергу, є найпоширенішою. *Desmococcus olivaceus* утворювала 2–4-клітинні кубоподібні «пакети» з короткими та нерозгалуженими нитками, які складались з 3 або 4 клітин. Дані клітини є округлими та стислими у ниткоподібних стадіях, але в той же час з добре розвиненою стінкою. Паріетальний хлоропласт з нерівномірно частковим краєм містив невеликий піреноїд, що вкритий тонкою крохмальною оболонкою, що було визначено при забарвленні цих органел розчином Люголя. В одному з обраних зразків були досліджені апланоспорангії з товстими та неправильними клітинними стінками.

¹⁴ Ettl H. and Gärtner G., Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen, Spektrum, New York, 773 (2014).

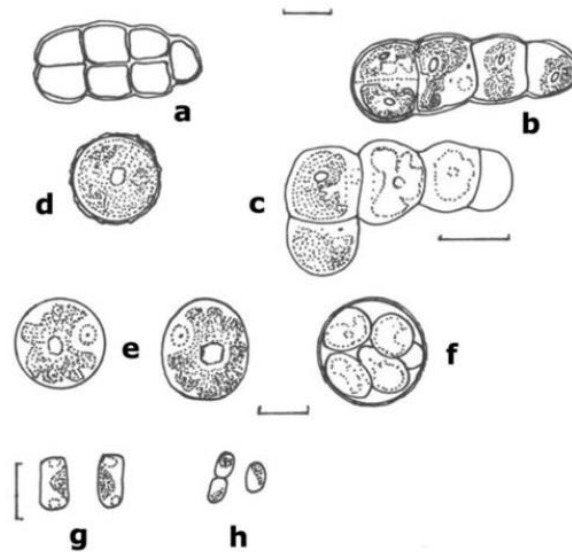


Рис. Maya P. Stoyneva, Blagoy A. Uzunov & Georg Gärtner. Епімікотичні водорості на *Fomes fomentarius*

a-d: *Desmococcus olivaceus*, a-c: вегетативні стадії кубоподібних клітинних «пакетів» і коротких філаментів, d – аплоспорангій *Desmococcus olivaceus* з товстою клітинною стінкою, e-f: *Trebouxia arboricola*, e – вегетативні клітини з ядром у синусі хлоропласту, f – аутоспорангій з 8 аутоспорами різноманітних розмірів, g-h: *Stichococcus*, g – вегетативні клітини *St. Bacillaris*, h – вегетативні клітини *St. Minutus*.

Представник *Trebouxia arboricola* Ruymala був виявлений у двох зразках поверхні. Але він був неліхенізованим, вільноживучим і з'являвся на обидвох стадіях вегетативних клітин і у аутоспорангії. Саме вегетативні клітини несли в собі всі характерні ознаки, що є стандартними для *Trebouxia arboricola*. Має кулясту форму, іноді злегка еліпсоїдну, з пристінковим масивним, лопатевим або розрізаним хлоропластом із голим піреноїдом, який не має крохмальної оболонки, бо не забарвлювалося розчином Люголя, ядро було розташоване в синусі хлоропласту.

До того ж, 2 представники значно поширеного роду *Stichococcus* Nägeli були виявлені в одному з досліджуваних зразків. Ними виявилися:

S. bacillaris Nägeli та *S. minutus* Grintzesco & Péterfi. Обидва предсатвники мають відмінності за розміром і в морфології своїх хлоропластів у вегетативних клітинах (Hindák 1996).¹⁵

3.2. Алькобіоз при симбіозі з кортикоїдними грибами

Симбіоз водоростей і кортикоїдних грибів має назва – алькобіоз. В ньому водорості формують шар у базидіомах грибів або під ними. Мікобіонт не несе шкоду для водоростей, а фотобіонт у вигляді водоростей демонстрував значне поглинання CO₂.

Симбіоз водорості (фотобіонт) і гриба (мікобіонт), як передумова, має такі особливості:

1. мікобіонт поживно залежить від свого фотобіонта;
2. мікобіонт не призводить шкоду для фотобіонта;
3. фотобіонт знаходиться безпосередньо в складі талому мікобіонта;
4. через залежність одного з коомпонентів, мікобіонти та фотобіонти частіше виключають роздільне існування протягом тривалого часу.

Ці алькобіози відповідають другому та третьому пунктам. Лише *Lyotuces-Desmococcus* частково відповідає першому пункту; В статі з проведеними дослідженнями від Jan Vondrák (2023) припускалося, що *Lyotuces* не повністю залежить від асимілятів водоростей, адже іноді він мав змогу існувати без водоростевого симбіонта. Отже, *Lyotuces-*

¹⁵ GÄRTNER G. & STOYNEVA M. P. 2003. First Study of Aerophytic Cryptogams on Monuments in Bulgaria.- Ber. nat.- med. Verein Innsbruck 90: 73–82.

Desmococcus не відповідає четвертому пункту, адже обидва симбіонти можуть жити окремо.¹⁶

Під час досліджень, що проводилися в Інституті ботаніки Чеської академії наук авторами Jan Vondrák, Stanislav Svoboda, Lucie Zíbarová, Lenka Štenclova, Jan Mareš, Václav Pouska, Jirí Kubàsek (2023) – виявлено 9 мікобіонтних партнерів в межах *Agaricomycetes*, які мають зв'язок з представниками водоростей з *Trebouxiophyceae*: це *Coccomyxa sp.* із 7 видами грибів *Desmococcus olivaceus* і *Tritostichococcus coniocybes*.

Значне поглинання CO₂ показали водоростеві компоненти, які знаходилися в грибній тканині, в цей ж час перенесення вуглецю в грибні тканини було визначено лише в алкобіозі *Lyomyces-Desmococcus*, в якому певні водоростеві клітини є щільно оточеними гіфами в гоніоцистоподібних структурах.

Було висунуте твердження, що дані алкобіози є симбіозами на різних етапах спільної еволюції кожного з його компонентів, але все ж мають значні відмінності від справжніх лишайників. Важливим є те, що симбіоз лишайників має кілька незалежних джерел, а складність та стадія ліхенізації можуть мати велику різницю у різних прикладах.¹⁷ Можуть зустрічатися випадки, коли окремий вид, що входить до мікобіонтного компоненту може бути або ліхенізованим, або сапрофітним. Дана залежність визначається за

¹⁶ Jan Vondrák, Stanislav Svoboda, Lucie Zíbarová, Lenka Štenclova, Jan Mareš, Václav Pouska, Jirí Kubàsek. Alcobiosis, an algal-fungal association on the threshold of lichenization – Scientific Reports (2023) 13:2957

¹⁷Schneider, K., Resl, P. & Spribille, T. Escape from the cryptic species trap: lichen evolution on both sides of a cyanobacterial acquisition event. *Mol. Ecol.* **25**, 3453–3468 (2016).

різницею умов існування.¹⁸ Та ж сама ситуація стосується водоростевого компоненту симбіозу.¹⁹

Гриби в вищезазначених алькобіозах не мають харчової залежності від водоростей, оскільки всі вони можуть жити без фітобіонтного компоненту в своєму таломі. Ми вважаємо, що алкобіози є симбіозами на різних стадіях спільної еволюції, але все ж дуже відрізняються від справжніх лишайників. Повітряно-наземні водорості є важливими виробниками в наземних екосистемах, але, на жаль, їхня таксономічна характеристика та географічне поширення є наразі мало вивченими. До них також відносяться досліджувані в даній роботі аерофітні мікофільні водорості, які розвиваються, власне, на поверхнях плодових тіл грибів.

¹⁸Wedin, M., Döring, H. & Gilenstam, G. Saprotrophy and lichenization as options for the same fungal species on different substrata: Environmental plasticity and fungal lifestyles in the *Stictis-Conotrema* complex. *New Phytol.* **164**, 459–465 (2004).

Muggia, L., Baloch, E., Stabenheiner, E., Grube, M. & Wedin, M. Photobiont association and genetic diversity of the optionally lichenized fungus *Schizoxylon albescens*. *FEMS Microbiol. Ecol.* **75**, 255–272 (2011).

¹⁹Sanders, W. B., Moe, R. L. & Ascaso, C. Ultrastructural study of the brown alga *Petroderma maculiforme* (Phaeophyceae) in the free-living state and in lichen symbiosis with the intertidal marine fungus *Verrucaria tavaresiae* (Ascomycotina). *Eur. J. Phycol.* **40**, 353–361 (2005).

ВИСНОВКИ

1. Базидієві гриби, на відміну від аскомікотових грибів рідше утворюють філогенетичні лінії, які пов'язані з ліхенізацією усієї слані, проте базидієвих лишайники можуть містити значну кількість криптичних видів, як в роді *Cora*.
2. Базидієві дріжджі з роду *Cyphobasidium* утворюють шар поверх водоростевого шару в лишайниках, де основу талому складають аскомікотові гриби, і беруть участь у лишайниковму симбіозі як третій постійний компонент.
3. Ліхенофільні базидієві гриби з роду *Tremella* можуть виступати як тимчасові компоненти лишайникового симбіозу, взаємодіючи з водоростями та аскомікотовим компонентом як коменсали, не причиняючи шкоди іншим компонентам.
4. Нестійкі взаємовідносини між водоростями та базидієвими кортиціоїдними грибами *Trametes* та *Fomes*, які трофічно є сапротрофними грибами, отримали назву алкобіоз.
5. Паразитичні відносини між водоростями та базидієвими грибами проявляються при взаємодії агресивного ліхенофільного гриба *Athelia arachnoidea* з аерофитними водоростями або епіфітними лишайниками. Останні взаємовідносини, ймовірно, виходять за сутність поняття 'лишайниковий симбіоз'.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. ZAVADA M. S. & SIMOES P. 2001. The possible demi-lichenization of the basidiocarps of *Trametes versicolor* (L.: Fries) Pilat (Polyporaceae). – Northeastern Naturalist 8 (1): 101–112. ZAVADA M. S., DIMICHELE L. & TOTH C. R. 2004. The demi-lichenization of *Trametes versicolor* (L.: Fries) Pilat (Polyporaceae): The transfer of fixed $^{14}\text{CO}_2$ to *T. versicolor*. – Northeastern Naturalist 11 (1): 33–40.
2. (L.: Fries) Pilat (Polyporaceae): The transfer of fixed $^{14}\text{CO}_2$ to *T. versicolor*. – Northeastern Naturalist 11 (1): 33–40.
3. Ettl H. & Gärtner G. 2014. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. 2. Aufl., Springer, Berlin, Heidelberg, 773 pp.
4. Raper J, Flexer A. 1971. Mating systems and evolution of the Basidiomycetes, p 149–167. In Petersen RH (ed), Evolution in the Higher Basidiomycetes. University of Tennessee Press, Knoxville, TN.
5. Casselton LA, Olesnicky NS. 1998. Molecular genetics of mating recognition in basidiomycete fungi. Microbiol Mol Biol Rev 62:55–70.
6. Begerow D, Bauer R, Oberwinkler F (1997) Phylogenetic studies on nuclear large subunit ribosomal DNA sequences of smut fungi and related taxa. Can J Bot 75:2045–2056.
7. Fritsch FE (1935) The structure and reproduction of algae, vol I. Cambridge University Press, London.
8. Lewis, Louise A. & McCourt, R.M. (2004). “Green algae and the origin of land plants”. Am. J. Bot. 91 (10): 1535–1556. doi:10.3732/ajb.91.10.1535. PMID 21652308.
9. Graham LE, Graham JM, Wilcox LW (2009) Algae. 2nd Edition. Benjamin Cummings (Pearson), San Francisco, CA.
10. Leliaert, F., Smith, D.R., Moreau, H., Herron, M.D., Verbruggen, H., Delwiche, C.F. & De Clerck, O. (2012). “Phylogeny and molecular evolution of the green algae” (PDF). Critical Reviews in Plant Sciences 31: 1–46. doi:10.1080/07352689.2011.615705.

11. Stoyneva M. P., Uzunov B. A. and Gärtner G., Aerophytic green algae, epimycotic on *Fomesfomentarius* (L. ex Fr.) Kickx, Annual of Sofia University “St. Kliment Ohridski”, Faculty of Biology, Book 2 - Botany 99, 19-25 (2015).
12. Zavada M. S. & Simoes P., The possible demi-lichenization of the basidiocarps of *Trametes versicolor* (L.: Fries) Pilat (Polyporaceae), Northeastern Naturalist. 8(1), 101-112 (2001).
13. KIRK P. M., CANNON P. F., MINTER D. W. & STALPERS J. A. (eds.) 2008. Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi. Tenth Edition prepared by CABI Europe – UK, 784 pp.
14. UZUNOV B. A., STOYNEVA M. P. & GÄRTNER G. 2008. Review of the studies on aero-terrestrial cyanoprokaryotes and algae in Bulgaria with a Checklist of the recorded species. II. – Phytol. Balcan. 14: 11–18.
15. GÄRTNER G. & STOYNEVA M. P. 2003. First Study of Aerophytic Cryptogams on Monuments in Bulgaria.- Ber. nat.- med. Verein Innsbruck 90: 73–82.
16. Bandoni R. J. Taxonomic overview of the Tremellales // Stud. Mycol. 1987. Vol. 30 P. 87–110. Bauer R., Oberwinkler F. Haustoria of the mycoparasitic heterobasidiomycete *Christiansenia pallida* // Cytologia. 1990. Vol. 55. P. 419–424.
17. Chen C.-J. Morphological and molecular studies in the genus *Tremella* // Bibl. Mycol. 1998. Vol. 174. P. 1–225.
18. Boiko TO, Khodosovtsev AYe. 2011 – New for Ukraine species of lichenicolous fungi from the Nature Reserve «Yelanetskiy Step». Ukrainian Botanical Journal 68(2), 254–258.
19. Ukrainian Botanical Journal. Український ботанічний журнал 76 – 4. ISSN 2415-8860 (2019).

20. Ordynets A, Savchenko A, Akulov A, Yurchenko E, Malysheva V, Kõljalg U, Vlasák J, Larsson K, Langer E (2017) Aphylophoroid fungi in insular woodlands of eastern Ukraine. *Biodiversity Data Journal* 5: e22426.
21. Jan Vondrák, Stanislav Svoboda, Lucie Zíbarová, Lenka Štenclova, Jan Mareš, Václav Pouska, Jirí Kubàsek. Alcobiosis, an algal-fungal association on the threshold of lichenization – *Scientific Reports* (2023) 13:2957.
22. Stonyeva, M. P., Uzunov, B. A. & Gärtner, G. Aerophytic green algae, epimycotic on *Fomes fomentarius* (L. ex Fr.) Kickx. *Annu. Sofia Univ “St. Kliment Ohridski”. Fac. Biol.* **99**, 19–25 (2015).
23. Ahmadjian V (1962) Investigations on lichen synthesis. *American Journal of Botany* 49, 277–283.
24. Sanders, W. B., Moe, R. L. & Ascaso, C. Ultrastructural study of the brown alga *Petroderma maculiforme* (Phaeophyceae) in the free-living state and in lichen symbiosis with the intertidal marine fungus *Verrucaria tavaresiae* (Ascomycotina). *Eur. J. Phycol.* **40**, 353–361 (2005).
25. Schneider, K., Resl, P. & Spribille, T. Escape from the cryptic species trap: lichen evolution on both sides of a cyanobacterial acquisition event. *Mol. Ecol.* **25**, 3453–3468 (2016).
26. Wedin, M., Döring, H. & Gilenstam, G. Saprotrophy and lichenization as options for the same fungal species on different substrata: Environmental plasticity and fungal lifestyles in the *Stictis-Conotrema* complex. *New Phytol.* **164**, 459–465 (2004).
27. Muggia, L., Baloch, E., Stabentheiner, E., Grube, M. & Wedin, M. Photobiont association and genetic diversity of the optionally lichenized fungus *Schizoxylon albescens*. *FEMS Microbiol. Ecol.* **75**, 255–272 (2011).

28. Брайон О. В., Чикаленко В. Г. Анатомія рослин. — К. Вища школа, 1992. — 272 с.
29. Ботаніка. Водорості та гриби / під ред. І.Ю. Костікова, В.В. Джаган. — Київ, 2004. — 213 с.
30. Билай В.И. Основы общей микологии. / В.И. Билай. — Киев: Наукова думка, 1980. — 392 с.
31. Леонтьев Д.В. Загальна мікологія / Д.В. Ленотьев, Акулов О.В.. — Харків: 2007. — 227 с.