

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

**Родина *Abrothallaceae* в Україні: морфологічні
особливості, поширення та субстратна специфічність**

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

Виконала: здобувачка 4 курсу 411 групи

Спеціальності: 091 Біологія

Освітньо-професійної програми: Ботаніка

Гусак Анастасія Віталіївна

Керівник: д.ф. Дармостук Валерій Вікторович

Рецензент: канд.біол.наук, доцент

Громакова Алла Борисівна

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ	3
ВСТУП	4
РОЗДІЛ 1 ОСОБЛИВОСТІ ТАКСОНОМІЇ, ПОШИРЕННЯ ТА ЕКОЛОГІЇ ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ.....	6
1.1 Загальні особливості ліхенофільних грибів	6
1.2 Класифікація типів відносин ліхенофільних грибів з господарями	7
РОЗДІЛ 2 ІСТОРІЯ ВИВЧЕННЯ ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ РОДИНИ ABROTHALLACEAE В УКРАЇНІ	9
2.1 Філогенія та таксономія родини <i>Abrothallaceae</i>	9
2.2 Історія досліджень родини в Україні.....	11
РОЗДІЛ 3 МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ.....	14
РОЗДІЛ 4 РОДИНА ABROTHALLACEAE В УКРАЇНІ.....	16
4.1 Таксономічний склад родини <i>Abrothallaceae</i> в Україні	16
4.1.1 Рід <i>Abrothallus</i>	17
4.1.2 Рід <i>Lichenosonium</i>	23
4.2 Особливості взаємозв'язків представників роду з господарями	33
4.3 Поширення видів родини <i>Abrothallaceae</i>	36
ВИСНОВКИ	38
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	41

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

зібр. – зібрав

визн. – визначив

НПП – Національний природний парк

ВСТУП

Актуальність теми. Сьогоднішня біологічна наука зосереджена на вивченні біорізноманіття, особливо для мікроскопічних видів, які знаходяться у симбіотичних, коменсалістичних або парасимбіотичних відносинах зі своїми господарями. Однією з таких груп можна вважати ліхенофільні гриби – як важливу екологічну групу грибів, які розвиваються на лишайниках та утворюють з ними багатокомпонентні асоціації. Загалом, таксономія та особливості поширення ліхенофільних грибів вивчені на середньому рівні, в той же час особливості їх фізіології, філогенетичні та еволюційні відносини, патерни в з'язках з господарями практично невідомі. Наразі, більшість ліхенофільних грибів (95%) належать до аскоміцетів, проте їх філогенетична позиція досконало невідома, тоді як решта (близько 5%) належить до базидіоміцетів.

Що стосується вивчення ліхенофільних грибів в Україні, то воно розпочато відносно нещодавно і було зосереджено на дослідженні загального різноманіття представників цієї групи. Варто зазначити, що ці дослідження є відносно фрагментарними і зосереджені на територіях та об'єктах природно-заповідного фонду України, саме тому більшість територій є маловивченими в плані різноманіття ліхенофільних грибів. Також, таксономічні ревізії ліхенофільних грибів України проведені лише для кількох родів, а з огляду на швидку зміну таксономії багатьох груп цих грибів, вони є актуальним завданням для сучасних досліджень. Представлена робота сфокусована на вивченні представників родини *Abrothallaceae*, як важливої, проте маловивченої групи ліхенофільних грибів в Україні. Проведення таких ревізій для окремих груп є актуальним завданням і дозволить провести інвентаризацію представників окремих родин та актуалізувати інформацію про їх поширення на території України.

Мета дослідження: дослідження анатомо–морфологічних особливостей представників родини *Abrothallaceae*, наведених для території України.

Завдання роботи:

- провести аналіз літературних джерел щодо загальних особливостей таксономії, поширення та екологічних характеристик ліхенофільних грибів родини *Abrothallaceae*;
- проаналізувати історію досліджень ліхенофільних грибів в цілому і родини *Abrothallaceae*, зокрема, в Україні;
- охарактеризувати таксономію, поширення та особливості взаємозв'язків в системі паразит-господар для родів *Abrothallus* та *Lichenosonium* (*Abrothallaceae*) на території України.

Об'єкт дослідження: ліхенофільні гриби родини *Abrothallaceae* на території України.

Предмет дослідження: таксономічне багатство та різноманіття родини *Abrothallaceae* ліхенофільної мікобіоти України.

Структура та обсяг роботи. Робота складається зі вступу, чотирьох розділів, висновків та списку використаних джерел. Основний зміст роботи викладений на 30 сторінках комп'ютерного тексту. Список використаних джерел включає 36 найменувань, серед яких 11 іншомовних.

РОЗДІЛ 1 ОСОБЛИВОСТІ ТАКСОНОМІЇ, ПОШИРЕННЯ ТА ЕКОЛОГІЇ ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ

1.1 Загальні особливості ліхенофільних грибів

Лишайником називають стабільну, здатну до довготривалого самопідтримання асоціацію гриба (мікобіонту) та водорості або ціанобактерії (фотобіонту) [30]. На лишайниках можуть розвиватися інші гриби, які називають ліхенофільними. Такі гриби можуть бути неліхенозовані або ліхенозовані та належать до відділів *Ascomycota* та *Basidiomycota*. Ліхенофільні гриби являють собою вузькоспеціалізовану групу організмів, які живуть виключно на лишайниках, найчастіше як специфічні для господаря паразити, а також як патогени широкого спектру дії, сапротрофи і коменсали.

Лише протягом останніх років проведені дослідження ліхенофільних грибів, які мали вагомні результати та здобутки, хоча інтерес науковців до цієї групи триває майже 200 років. Однак залишаються прогалини у відомостях щодо властивостей більшості видів, зокрема, про способи клітинного контакту, обміну поживними речовинами тощо. Ліхенофільні гриби представляють собою важливе джерело нових видів у багатьох групах грибів [28], тож загальне їх різноманіття залишається відкритим питанням для науковців.

Усі ліхенофільні гриби паразитують на лишайниках і отримують з них необхідні речовини, але багато з них не мають помітного впливу на лишайників-господарів, а деякі мають таке ж живлення, як і лишайники. Деякі види є патогенами широкого спектру дії, які викликають значні пошкодження, здатні вбити господаря, але такі види є дуже рідкісними [29].

Наукова стаття «Ліхенофільні гриби України/ Вивчення різноманітності мікобіоти України (ліхенофільні, септорієві, пукцинієві

гриби)» [11], автор – С.Кондратюк, – вважається першою працею, присвяченою ліхенобіоті України.

Вагомий вклад в дослідження ліхенофільних грибів внесли вчені А.О. Наумович [16, 17], Л.М. Гавриленко [3, 4], Т.В. Бойко [2], Т.В. Зав'ялова [6]. В роботах цих авторів представлена інформація про більш ніж 20 видів грибів ліхенофільної флори для території України.

1.2 Класифікація типів відносин ліхенофільних грибів з господарями

Лишайники є певною відкритою системою, яка містить в собі кілька структурних складових – біотрофну грибну (мікобіонт) та автотрофну. У складі автотрофної складової можуть бути ціанобактерії або зелені водорості. Також, ціанобактерії і зелені водорості можуть бути присутні одночасно.

Лишайники займають свою біологічну нішу і важливі для життєдіяльності та розвитку інших організмів, зокрема, водоростей, бактерій та грибів. Останні, якщо зростають на лишайниках, називаються лишайниковим мікобіомом або ліхенофільними грибами. Такі гриби можуть бути ліхенізовані або неліхенізовані, також, можуть викликати симптоми ураження або, навпаки, не проявляти себе.

Важливим для науки є дослідження взаємодії лишайників та грибів, що здатні використовувати їх як субстрат. Лишайники при цьому називають «господарями». Такі дослідження ведуться вже більш ніж сто років. Першим В. Зопф у роботі «Ueber Nebensymbiose (Parasymbiose)», торкнувся теми відносин лишайників та грибів [36]. Пізніше, після аналізу та систематизації результатів взаємодії грибів, що поселяються на лишайниках, з їх господарями, вчені виділили наступні групи грибів:

- паразити – види, що викликають руйнування слані та смерть господаря;

- сапрофіти (або сапроби) – це види, що оселяються на господарях, що мають механічні пошкодження або ж ослаблені розвитком інших грибів;

- коменсали (парасимбіонти) – чисельна група грибів, що розвиваються на лишайниках, не викликаючи жодних візуальних проявів. Також, інколи в окремі групи були винесені ліхенофільні лишайники та галоутворюючі ліхенофільні гриби [9].

В. Дармостук у статті «Рід *Lichenosonium* (*Lichenosoniaceae*, *Ascomycota*) в Україні» [7] запропонував таким чином класифікувати типи відносин ліхенофільних грибів з лишайниками-господарями:

1. Мікопаразити – це гриби, які оселяючись на лишайниках, вражають мікобіонт (виділяють окремо біотрофи та некротрофи);

2. Фікопаразити – це гриби, що отримують поживні речовини від клітин водоростей, при цьому не порушуючи їх життєдіяльності (до групи належать коменсали та ліхенофільні лишайники);

3. Сапроби – група, представники якої активно уражають обидва компонента слані господаря (до групи відносять епіфітні, ґрунтові або ж фітопатогенні гриби) [7].

РОЗДІЛ 2

ІСТОРІЯ ВИВЧЕННЯ ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ РОДИНИ *ABROTHALLACEAE* В УКРАЇНІ

2.1 Філогенія та таксономія родини *Abrothallaceae*

Рід *Abrothallus* De Not. був описаний в 1845 р. Де Нотарісом [20] з одним видом – *Abrothallus bertianus* De Not.. І хоча спочатку його було описано як ліхенізований гриб, в подальших дослідженнях вдалося підтвердити його ліхенофільну природу (De Notaris 1846; Tulasne 1852; Montagne 1856). У сучасному розумінні рід *Abrothallus* De Not. характеризується більш–менш кулястою апотецієподібною аскоматою, що часто покрита зеленим чи золотистим нальотом, бітунікатними 4–8–споровими сумками, з 2–4 клітинними, коричневими асиметричними спорами з явною орнаментациєю, розгалуженими, анастомозуючими парафізами, епігіменіальним шаром з гранульованим пігментом, що добре розчиняється в калій гідроксиді та анаморфою *Vouauiomyces*–типу [22, 28, 34].

Дані щодо представників роду відомі з всіх континентів, окрім Антарктиди, та нові види описані з багатьох кущистих та листуватих лишайників, особливо багато видів описано з родин *Parmeliaceae* та *Lobariaceae*, менше видів описано з родин *Nephromataceae*, *Stereocaulaceae*, *Cladoniaceae*, *Ramalinaceae* та *Pannariaceae*.

Рід *Abrothallus* не проявляє чіткої філогенетичної подібності з жодним родом аскоміцетів, що викликало виникнення багатьох гіпотез щодо походження роду. Перед тим, як паразитичний характер представників роду був виявлений, рід був класифікований разом з лишайниками, як член порядку *Gymnocarpi* або *Lecideaceae* [26, 34]. Спираючись на відсутність краю апотецію, Сакардо (1889) відносить рід до підпорядку *Phacidia* (= *Phacidiaceae*, *Helotiales*). Рехм (1960) відносить представників роду до *Patellariaceae* (пізніше *Dermatales*). Однак, ґрунтуючись на детальних ультрамікроскопічних дослідженнях,

Беллемере (1986) показав спорідненість роду з родиною *Arthoniae*, про що говорили й інші автори (Lindau 1897; Vouaux 1913; von Keissler 1929). Фінк (1935) вважав, що рід *Abrothallus* є синонімічним з родом *Buelliella*. Жодна з представлених гіпотез не була підтверджена молекулярно-генетичними дослідженнями, тому рід розглядався в групі *Ascomycetes incertae sedis* [32].

Внутрішньовидова систематика роду *Abrothallus* викликає багато суперечок, через різні «систематично важливі» характеристики, такі як специфічність при виборі господаря чи реакція гіф строми на розчин Люголя. Це викликало утворення двох способів розуміння концепції роду *Abrothallus*: у широкому та вузькому сенсі. Так, наприклад, Suija (2006) вважає реакцію гіменію на розчин Люголя однією з головних таксономічних характеристик серед видів з 2-клітинними спорами.

Результати сучасних молекулярно-генетичних досліджень Pérez-Ortega et al (2014) спростували гіпотези про спорідненість *Abrothallus* з *Arthoniales* (= *Arthoniomycetes*) чи *Patellariales* (Rehm 1896; Bellemère et al. 1986). Використовуючи nuSSU в якості молекулярного маркеру автори показали відношення роду до *Dothideales*, але з дуже низькою молекулярною підтримкою [36]. Але комбінований аналіз з використанням nuLSU та nuSSU показав частковий молекулярний зв'язок з *Dothideomycetes*. Згідно з сучасними дослідженнями за 6 молекулярними маркерами встановлено, що *Abrothallus* є сестринською групою до порядку *Jahnulales* (*Dothideomycetes*), що включає в більшості водні сапрофітні гриби. *Jahnulales* характеризуються наявністю сидячої аскомати, 2-клітинними асиметричними гіаліновими до коричневих спорами, що містять олійні краплі та мають желатинозний периспорій. У даній роботі, спираючись на чіткі анатомо-морфологічні відмінності, молекулярно-генетичну підтримку та екологічну диференціацію, рід *Abrothallus* запропоновано віднести до нової родини *Abrothallaceae* Pérez-Ortega & Suija порядку *Abrothallales* Pérez-Ortega & Suija.

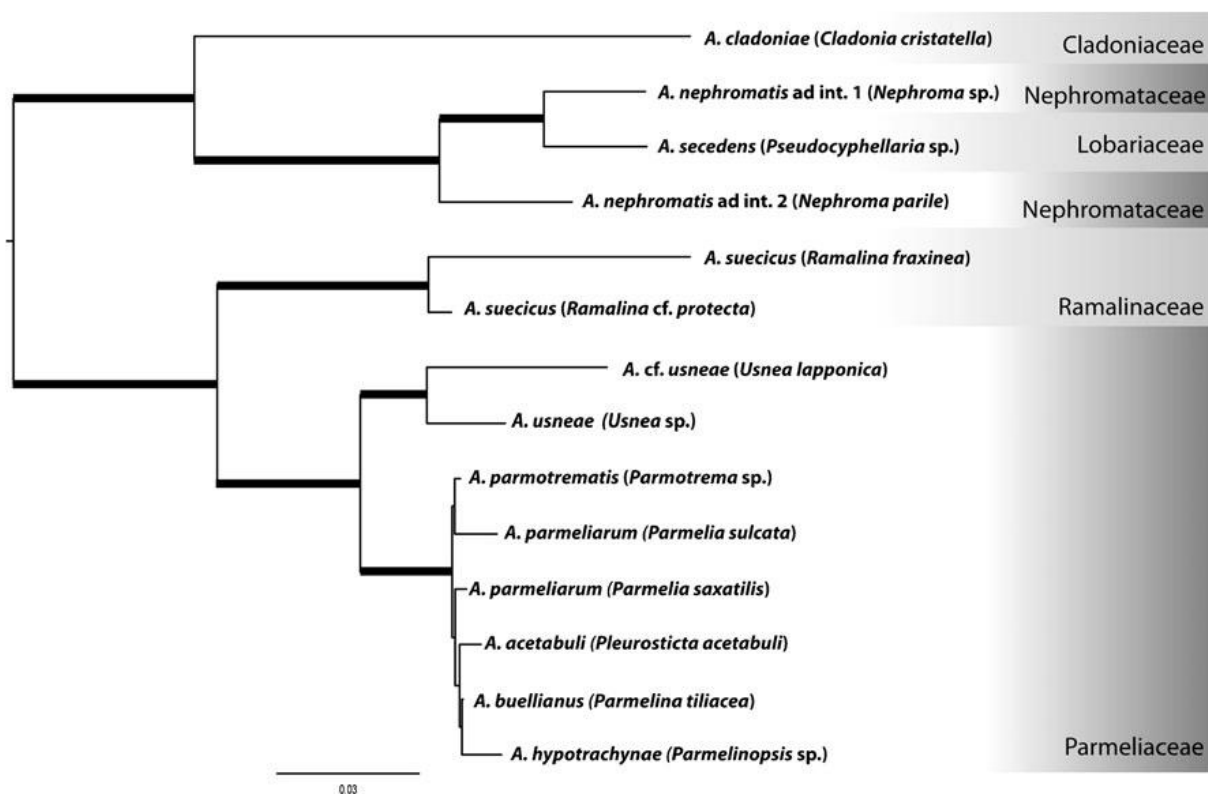


Рисунок 2.1 Філогенетичне дерево представників роду *Abrothallus* із зазначенням родин господарів (за Pérez–Ortega et al 2014).

Згідно з сучасними даними, відомо 36 видів ліхенофільних грибів роду *Abrothallus*.

2.2 Історія досліджень родини в Україні

Перші згадки про представників роду *Abrothallus* можемо знайти в роботах, що репрезентують результати досліджень пралісів Українських Карпат, що були проведені при фонду Darwin Initiative та виконані в рамках українсько–англійського проєкту «Lobarion lichens as indicator of primeval forest in Ukraine». Так, за результатами досліджень, в 1998 році опубліковано дані про *Abrothallus parmeliarum* (Sommerf.) Nyl., який зростає на слані *Parmelia saxatilis* (L.) Ach [19]. У 2000 році, в подальших публікаціях, що входять в рамки проєкту, знаходимо відомості про ще одного представника роду – *Abrothallus bertianus* de Not., що зростає на слані *Melanelixia glabratula* (Lamy) Sandler & Arup.

У результаті критичної ревізії зразків лишайників, що були зібрані професором Т. Sulma протягом експедиційних досліджень Східних Карпат у 1931 – 1937 рр., польський ліхенолог Мартін Куква публікує повідомлення про два нових для території України види ліхенофільних грибів. Одним з яких є *Abrothallus cetrariae* I. Kotte, що зростає на слані *Platismatia glauca*. Таким чином, перші збори ліхенофільних грибів роду *Abrothallus* на території сучасної України датуються 30–ми роками минулого століття [31].

Подальші згадки про представників роду знаходимо в роботі Н.М. Федоренко (2006), в якій наведено *Abrothallus caerulescens* I. Kotte, що росте на слані *Xanthoparmelia conspersa* та *X. somloensis*. Слід зазначити, що цитуючи досліджені зразки, автор наводить відомості не тільки про телеоморфну, а ще й про анаморфну *Vouauiomyces*-типу [9].

Репрезентуючи результати польових досліджень ліхенобіоти геологічної пам'ятки природи «Кам'яна могила» (Запорізька область) [10], Т.В. Зав'ялова наводить відомості про *Vouauiomyces ramalinae* (Nordin) D. Hawksw., що є анаморфою *Abrothallus suecicus* (Kirschst.) Nordin та зростає на представниках роду *Ramalina*.

Згадки про *Abrothallus caerulescens* також знаходимо в монографії «Лишайники, мохоподібні та наземні водорості гранітних каньйонів України», в якій вказаний вид наводять з території НПП «Бузький Гард» [15].

Подальші відомості про представників роду *Abrothallus* в Україні стосуються території Кримського півострова. У роботі О.Є. Ходосовцева з співавторами (2015) ми знаходимо відомості про *Abrothallus bertianus* de Not. [22]. У роботі С.Я. Кондратюка (2014), в цитованих зразках щодо нового для науки виду *Pyrenidium ucrainicum* S. Y. Kondr., L. Lőkös et J.–S. Hur можемо знайти примітку про те, що один з зразків *Ramalina* cf. *fastigiata* також вражений пікніками *Abrothallus suecicus* (Kirschst.) Nordin [35].

У статті щодо ліхенобіоти НПП «Північне Поділля» М. Пірогов та Ю. Шовган (2015) наводять відомості щодо *Abrothallus bertianus*, що зростає на *Melanohalea exasperatula* [18].

При дослідженні ліхенобіоти природного заповідника «Горгани» О.Є. Ходосовцев (2016) з співавторами у відповідній статті наводять відомості про двох представників роду – *A. parmeliarum* (Sommerf.) Nyl., *A. usneae* Rabenh. Останній наведено як новий для України вид [22].

РОЗДІЛ 3 МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Матеріалами для цієї роботи є зразки лишайників та ліхенофільних грибів, які були зібрані херсонськими вченими В.В. Дармостуком та О.Є. Ходосовцевим під час експедицій по Україні у 2012–2018 роках. Такі зразки, загальною кількістю 60 одиниць, зберігаються в ліхенологічному гербарії Херсонського державного університету (КНЕР).

Ідентифікація видів проводилась з використанням ключів для визначення ліхенофільних грибів та монографічних обробок окремих родів [13]. Для визначення ліхенофільних грибів використовували тимчасові мікроскопічні зрізи лезом, які виготовляли під бінокулярним мікроскопом МБС–1. Деталі будови плодових тіл вивчали під мікроскопом LOMO MICROMED–2. Виміри проводились у воді з точністю до 0,25 мкм для аскоспор, сумок, конідій, конідіогенних клітин, парафізоїд та клітин псевдотеція та пікнід та 5 мкм для інших структур. Цифрові значення преставлені як (min. –)x ± SD(– max.) [n], де x – середнє значення, а SD – стандартне відхилення, n – кількість вимірів. Кольорові реакції структур ліхенофільних грибів визначались за допомогою наступних реактивів: 10% розчин КОН; розчин йоду в калій йодиді J в KJ, розчин бриліантового крезилового синього VCr.

Визначення ліхенофільних грибів проведено у відповідності до сучасних поглядів в таксономії окремих груп, які засновані на анатомо–морфологічних особливостях, кольорових реакціях окремих структур та спектрі господарів.

Фотографії робили за допомогою мікроскопічної кольорової камери «Levenhuk C510 NG». Для цифрової обробки фотографій використовували пакет програм «Adobe Photoshop CS6».

Назви лишайників та ліхенофільних грибів надано відповідно до IndexFungorum, 2018 (<http://www.indexfungorum.org/>).

В умовах воєного стану в Україні робота із зразками проводилася дистанційно, використовуючи електронні ресурси. До того ж, слід зазначити, що ліхенологічний гербарій, який несе велику цінність для досліджень українських та європейських науковців та зареєстрований у світовій гербарній системі, був після звільнення міста Херсон, вперше за останні 70 років, евакуйовано у 2023 році до м.Івано-Франківськ.



Рисунок 3.1 Гербарій грибів і лишайників (32000 зразків), евакуйований з Херсону до Івано-Франківська.

РОЗДІЛ 4 РОДИНА *ABROTHALLACEAE* В УКРАЇНІ

4.1 Таксономічний склад родини *Abrothallaceae* в Україні

Родина *Abrothallaceae* у своєму складі має два роди: рід *Abrothallus* та рід *Lichenosonium*. Відповідно до результатів проведеного дослідження, в Україні присутні зразки родини *Abrothallaceae*:

Рід *Abrothallus*:

Рід не має космополітичного розповсюдження. Аналіз літературних джерел дозволив дійти висновку, що на території України рід *Abrothallus* представлений такими зразками: *A. bertianus*, *A. caerulescens*, *A. parmeliarum*, *A. suecicus*, *A. usneae*, *A. teloschistis*.

Рід *Lichenosonium*:

Дослідники роду *Lichenosonium* О. Ходосовцев та В. Дармостук надають його характерні ознаки [32]:

рід характеризується зануреними до напівзанурених кулястими чорними пікнідами, безбарвними конідіогенними клітинами з фіалідою, оливковими до коричневих одноклітинними конідіями.

В Україні відмічено сім представників роду – *L. aeruginosum*, *L. erodens*, *L. lecanorae*, *L. lichenicola*, *L. pyxidatae*, *L. usneae* та *L. xanthoriae*. Ці види зростають на слані та апотеціях 18 різних родів лишайників [32].

На території України широко розповсюдженими є два види – *L. erodens* і *L. lecanorae*.

Ліхенофільні гриби роду *Lichenosonium* проявляють себе як паразити та поселяються на лишайниках, що мають механічні пошкодження або ослаблені діяльністю інших ліхенофільних грибів [34].

4.1.1 Під *Abrothallus*

Abrothallus bertianus de Not. (Рис. 4.1).

Вегетативний міцелій занурений у слань господаря, безбарвний до світло-коричневого, К/І-, І+ фіолетовий, $(3,75 -) 4,5 \pm 1,25 (- 5,5)$ мкм [n=15]. Апотеції без краю, опуклі, звужені біля основи, 100–180 мкм у діаметрі та 100–150 мкм завтовшки, більш-менш занурені у слань господаря, спочатку рівні, пізніше напівсферичні, коричнево-чорні до чорних, без поволоки на поверхні. Епітецій темно-фіолетовий до коричневого, $(10,5 -) 15,25 \pm 2,25 (-20,5)$ мкм [n=15] завтовшки, К+ оливковий, І+ коричнево-синій. Гіменій гіаліновий до світло коричневого, $(45 -) 55 \pm 5 (-65)$ мкм [n=15] завтовшки, К-, І+ блакитний. Гіпотецій коричневий, $(70 -) 80 \pm 5 (-85)$ мкм [n=15] завтовшки, К-, І-. Парафізи численні, розгалужені та анастомозуючі, 2–2.5 мкм завтовшки, апікальна частина вужча за базальну. Сумки бітунікатні, булавовидні, 8-спорові, з добре розвиненою окулярною камерою в зрілих сумках, $(35 -) 40 \pm 5 (-50) \times (8 -) 10 \pm 2 (-12)$ мкм [n=15], І-, К/І-. Аскоспори розміщені в один або в два ряди в сумках, 1-септовані, коричневі (коли молоді – гіалінові), зазвичай сильно звужені біля септи, верхня клітина більша ніж нижня, з орнаментованою поверхнею, $(10,5 -) 12,75 \pm 1,25 (-14,75) \times (3,5 -) 5,0 \pm 0,75 (-6,25)$ мкм [n=15], І-, К/І-. Відношення довжина/ширина становить $(1,75 -) 2,5 + 0,25 (-3,0)$.

Поширення в Україні. Відомий з АР Крим [27], Закарпатської [30] та Львівської [5] областей.

Досліджені зразки. Україна, АР Крим, північно-східний схил г. Роман-Кош, 1540 м н.р.м., на корі *Fagus*, 20.06.2010, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (*KHER 4645*).

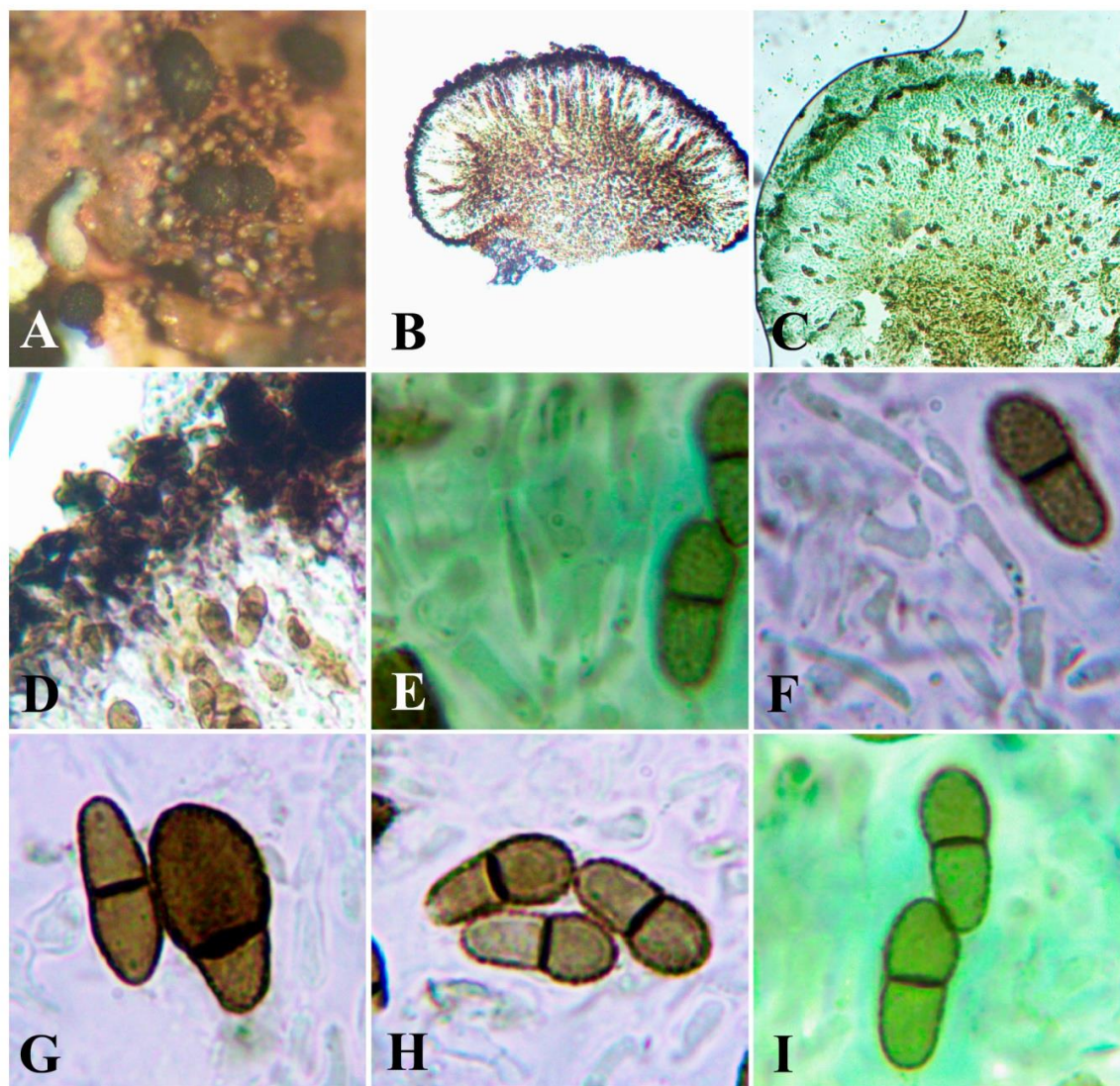


Рисунок 4.1 *Abrothallus bertianus* de Not.: А – загальний вигляд апотеціїв, В – зріз апотеція (в воді), С – зріз апотеція (в К/І), D – епітецій (в воді), Е – парафізи (в К/І), F – парафізи (в К), G – аскоспори (в К), H – аскоспори (в К), I – аскоспори (в К/І).

***Abrothallus caerulescens* I. Kotte** (Рис. 4.2).

Вегетативний міцелій занурений в тканини господаря, не забарвлюється в блакитний колір у розчині йоду. Апотеції поодинокі, поверхневі, випуклі, без ніжки, звичайно не звужуються при основі, лише іноді старі апотеції дещо звужені, чорні, матові, без поволоки навіть в молодому віці, 160–300 мкм у діаметрі. Екципул відсутній. Епітецій зернистий, $(30-40 \pm 5(-50))$ [n=15] мкм завтовшки, K⁺ оливково-

зелений. Гіменій коричнево–сірий, $(55-) 65 \pm 5 (-75)$ [n=15] мкм завтовшки, К+ оливково–зелений. Гіпотецій темно коричневий, складається з неправильно кутастих клітин, $(50-) 65 \pm 5 (-75)$ [n=15] мкм завтовшки. Парафізи сильно розгалужені, неодноразово септовані, анастомозують, 2,5–3 мкм завтовшки, верхівки різко здуті, до 3,5–4,5 мкм у діаметрі. Сумки витягнутобулавоподібні до майже циліндричних, бітунікатні, 8–спорові, $(45-) 42 \pm 3 (-60) \times (14,0-) 16,5 \pm 2 (-18,5)$ мкм [n=15], I–, К/I–. Аскоспори у сумці перекривають одна одну, широкоеліпсоїдні, двоклітинні, злегка звужені біля септи, темно–коричневі, грубобородавчасті, $(12,75-) 14,5 \pm 1,25 (-16,75) \times (5,25-) 6,5 \pm 0,5 (-7,5)$ мкм [n=15], I–, К/I–. Відношення довжина/ширина становить $(1,9-) 2,3 + 0,25 (-3,0)$.

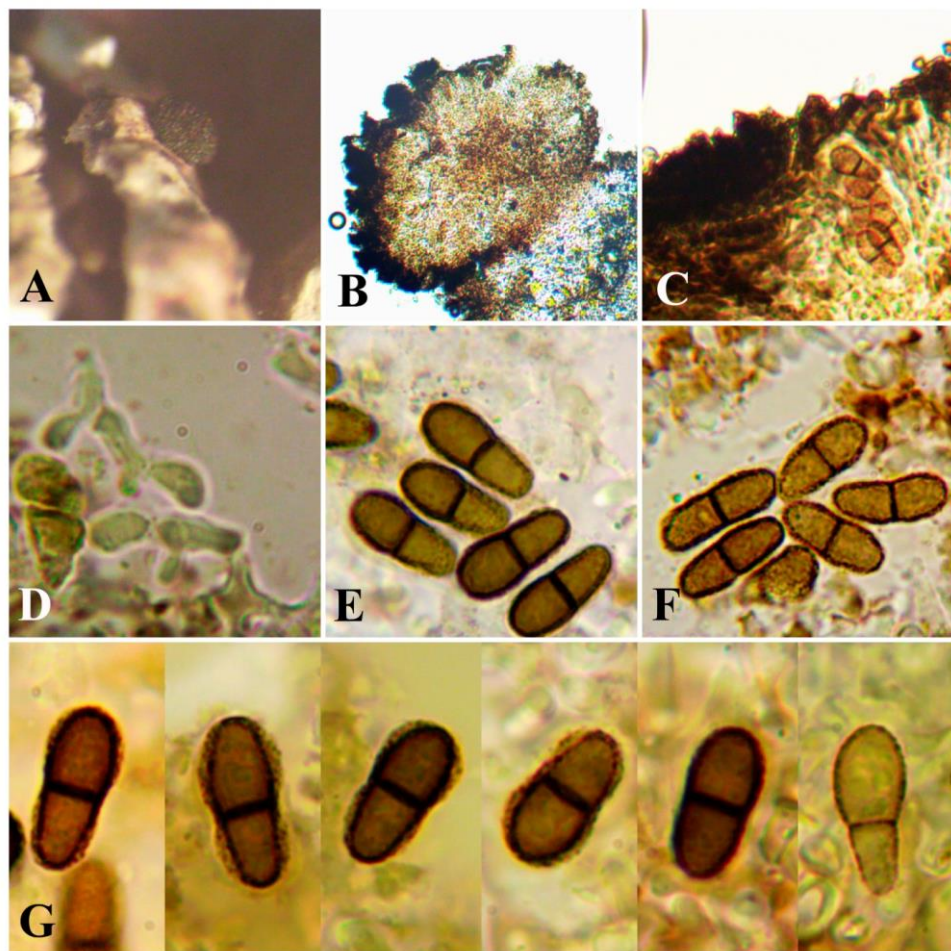


Рисунок 4.2 *Abrothallus caerulescens* I. Kotte (телеоморфа): А – загальний вигляд апотеція, В – зріз через апотецій, С – епітелій, D –парафізи, Е, F, G – аскоспори.

Поширення в Україні. Вид відомий з Дніпропетровської, Житомирської [9], Запорізької та Миколаївської [15] областей.

Досліджені зразки. Україна, Дніпропетровська обл., м. Кривий Ріг, балка в долині р. Демуріна, на ґрунті, 17.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Наумович Г.О. (*KHER 1495*); Запорізька обл., Приазовський р-н, окоп. с. Маківка, на ґрунті, 08.08.2010, зібр. Завялова Т.В., визн. В.В. Дармостук (*KHER 4405*); Миколаївська обл., Вознесенський р-н, окоп. с. Трикрати, каньйон на річці Арбузинка, 47°42'24.9" N, 31°25'56,9" E, 42 м н.р.м., 20.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (*KHER*).

***Abrothallus parmeliarum* (Sommerf.) Nyl.**

Вегетативний міцелій занурений в тканини господаря, не забарвлюється в блакитний колір у розчині йоду. Апотеції поодинокі, поверхневі, випуклі, без ніжки, звичайно не звужуються при основі, лише іноді старі апотеції дещо звужені, чорні, матові, із зеленою поволокою, 0,3–0,7 мм у діаметрі. Епітецій гранульований, темний, 40–55 мкм завтовшки, K⁺ зелено–коричневий. Гіменій повністю гіаліновий, іноді частково коричневіє, до 80 мкм завтовшки, K⁺ синьо–зелений. Гіпотецій жовтувато–коричневий, K⁺ коричневий. Парафізи сильно розгалужені, неодноразово септовані, анастомозують, 2,5–3 мкм завтовшки, верхівки різко здуті, до 3,5–4,5 мкм у діаметрі. Сумки бітунікатні, булавовидні, 8–спорові, з добре розвиненою окулярною камерою в зрілих сумках, 40–55 × 8–12 мкм, I–, K/I–. Аскоспори двоклітинні, коричневі, молоді аскоспори безбарвні, верхня клітина вужча та коротша ніж нижня, бородавчасті, 15–17 × 5–7,5 мкм.

Поширення в Україні. Вид відомий з Закарпатської [19] та Івано–Франківської [12] областей

Досліджені зразки. Україна, Івано–Франківська обл., Надвірнянський р-н, природний заповідник Горгани, 11 квартал, біля

місця впадіння струмку Джурджинець в Бистрицю надвірну, 814 м н.р.м., 02.05.2015, збр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Дармостук В.В., Громакова А.Б. (*KHER* 8773).

***Abrothallus suecicus* (Kirschst.) Nordin**

Вегетативний міцелій занурений в тканини господаря, не забарвлюється в блакитний колір у розчині йоду. Апотеції зібрані в групи або більш менш розсіяні на диску апотеціїв видів роду *Ramalina*, рідше на слані, сидячі, звужені при основі або більш менш опуклі, 0.3–0.4 x 0.15–0.25 мм у діаметрі, коричневі до темно–коричневих, без поволоки. Епітецій коричневий, до 5 мкм завтовшки. Гіменій до 75 мкм завтовшки, безбарвний до оливкового, I–, K/I–. Псевдопарафізи розгалужені, септовані та з численними анастомозами. Сумки бітунікатні, булавовидні з рівним апексом, 8–спорові, 40–45 x 12–15 мкм. Аскоспори 1–3 септовані, зазвичай звужені біля центральної септи, коричневі, злегка бородавчасті, 14–20 x 5–7 мкм, з гострими дистальними та, як правило, більш–менш округлими ближніми кінцями.

Поширення в Україні. Вид відомий з АР Крим [29] та Миколаївської області.

Досліджені зразки. Україна, Миколаївська обл., Вознесенський р–н, окол. с. Трикрати, каньйон на річці Арбузинка, 47°42'24.9" N, 31°25'56,9" E, 42 м н.р.м., 20.10.2016, збр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (*KHER*).

***Abrothallus usneae* Rabenh.**

Вегетативний міцелій занурений в тканини господаря, забарвлюється в блакитний колір у розчині йоду. Апотеції розсіяні на слані господаря, поверхневі, злегка звужені при основі, чорні, часто без поволоки, хоча в деяких зразках може бути присутня жовтувата поволока на диску апотеція, 0,3 x 0,7 мм у діаметрі. Епітецій темно–зелено–

коричневий, К+ зелений. Гіменій гіаліновий до світло коричневого, 65–75 мкм завтовшки, К+ зелений. Гіпотецій коричневий, К–. Псевдопарафізи розгалужені, септовані та з численними анастомозами. Сумки бітунікатні, з рівним апексом, видовжено еліпсоїдні до булаво видних, 8–спорові, 35–50 × 8–12 мкм. Аскоспори 1–септовані, коричневі, сильно бородавчасті, злегка звужені біля септи, 11–14 × 4.5–6 мкм.

Поширення в Україні. Вид відомий з Івано-Франківської області [12].

Досліджені зразки. Україна, Івано-Франківська обл., Надвірнянський р-н, природний заповідник Горгани, 11 квартал, біля місця впадіння струмку Джурджинець в Бистрицю надвірну, 814 м н.р.м., 02.05.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Дармостук В.В., Громакова А.Б. (*KHER 9510*).

Abrothallus teloschistis Brackel, Pérez-Ortega & Suija (Рис.4.3).

Вегетативний міцелій занурений в тканини господаря, I–, K/I–. Апотеції поодинокі, поверхневі, випуклі, дещо звужені при основі, чорні, із зеленою поволокою, 0,2–0,4 мм у діаметрі. Епітецій гранульований, зелено–синій, 50–70 мкм завтовшки, К+ світло синій. Гіменій безбарвний, до 40 мкм завтовшки. Гіпотецій жовтувато–коричневий, К+ коричневий. Парафізи сильно розгалужені, неодноразово септовані, анастомозують, 2–2,5 мкм завтовшки. Сумки булавовидні, (6–)8–спорові, потовщені в апікальній частині, I–, K/I–, 35–50 × 8–12 мкм. Аскоспори розміщені в 1–2 ряди в сумках, 1–септовані (дуже рідко 2–септовані), сильно звужені біля септи, завжди коричневі (навіть в сумках), верхня клітина більша ніж нижня, бородавчасті, (9 –)9.3 –10.3(–11) × (4 –)4.1– 4.9(–5) мкм. Відношення довжина/ширина становить 2–2.4(–2.8) [16].

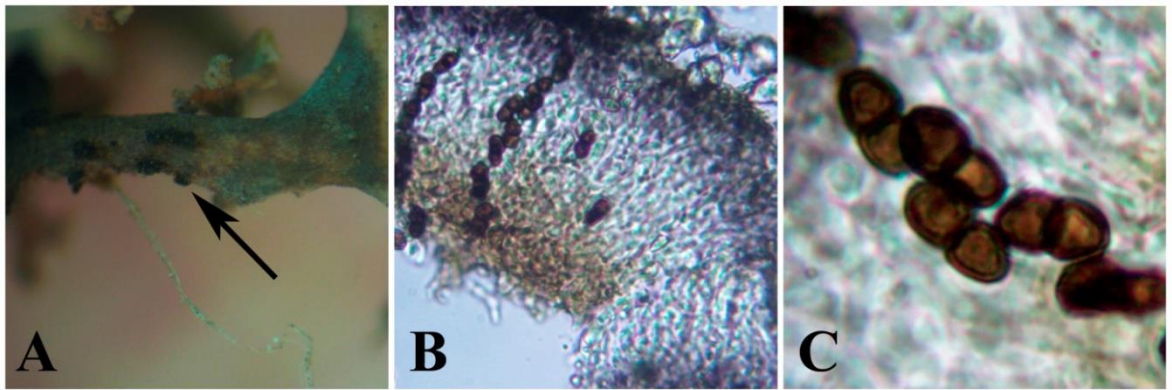


Рисунок 4.3 Апотеції *Abrothallus teloschistis* Brackel, Pérez–Ortega & Suija на слані *Seiophora lacunosa* (Rupr.) Frödén.

Поширення в Україні. Відомий з АР Крим [27].

Досліджені зразки: АР Крим: Ленінський р-н, Арабатська стрілка, біля фортеці Арабат, на ґрунті, 20.07.2003, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 9309).

4.1.2 Рід *Lichenosonium*

У 1927 році німецькі вчені Ф. Петрак та Х. Зідов виокремили рід *Lichenosonium* Petr. & Syd. і внесли до нього сім видів. Серед зразків грибів, які увійшли до нового роду *Lichenosonium*, два були відмічені не лише на лишайниках, а й на рослинних рештках.

Пізніше британський міколог Д. Хоксворт детально досліджував анатомо-морфологічні характеристики видів, їх особливості та екологію [27], а завдяки дослідженням вчених у поточному столітті склад роду *Lichenosonium* розширився до 16 видів.

В Україні дослідження ліхенофільні грибів роду *Lichenosonium* розпочалися у 20-х роках минулого сторіччя і інформація про *Lichenosonium lichenicola* на території України наводиться у роботі З.К. Гіжицької [5]. Подальший всплеск досліджень припадає на 90-і роки минулого сторіччя, коли Д. Хоксворт згадує у своїй роботі представників двох видів роду – *Lichenosonium erodens* та *L. usneae* [29]. У подальшому було вказано про зразок *L. xanthoriae* з території природного заповідника

«Медобори» [12]. Активізація ліхенологічних досліджень на територіях та об'єктах природно-заповідного фонду України, та узагальнення отриманих результатів у публікаціях, надало можливість систематизувати інформацію про ліхенобіоту та сформувати чекліст ліхенофільних грибів України [26].

В. Дармостуком здійснено критико-таксономічне вивчення представників роду *Lichenosonium* України. Для кожного виду вченим надано український діагноз, сучасне поширення в Україні та екологічні особливості [7].

Lichenosonium aeruginosum Diederich, M. Brand, vanden Boom & Lawrey (Рис. 4.4).

Має недорозвинений вегетативний міцелій, коричневого кольору, занурений. Поодинокі конідії світло коричневі, еліпсоїдні, розміри (4,6–)5,2–6,2(–6,8) × (3,5–) 3,8–4,8(–5,8) мкм, відношення довжини до ширини складає (0,9–)1,1–1,6(–1,9) (n=50). Конідіогенні клітини субциліндричні, без кольору або коричневі в апікальній частині, гладкостінні, (8,0–)9,1–10,5(–11,7) × (3,0–)3,8–5,4(–6,6) мкм (n=25). Стінки пікніди у нижній частині світло-коричневі, у верхній частині - світло-сірі, розміром (16,5–)17,7–20,1(–23,5) мкм, з 3–5 шарів еліпсоїдних клітин, (4,8–)6,6–8,4(–12,2) × (3,8–)4,2–5,0(–6,4) мкм (n=20). Конідіофори відсутні. Над пікнідою формується темна конідіальна маса, а самі поодинокі пікніди (n=10) округлі, чорні, діаметром (85–)90–100(–110) мкм [7].

Досліджені зразки. Україна. Запорізька обл.: Мелітопольський р- н, окол. с. Терпіння, геологічна пам'ятка «Кам'яна могила», на пісковиках, 27.04.2017, збр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 10699).

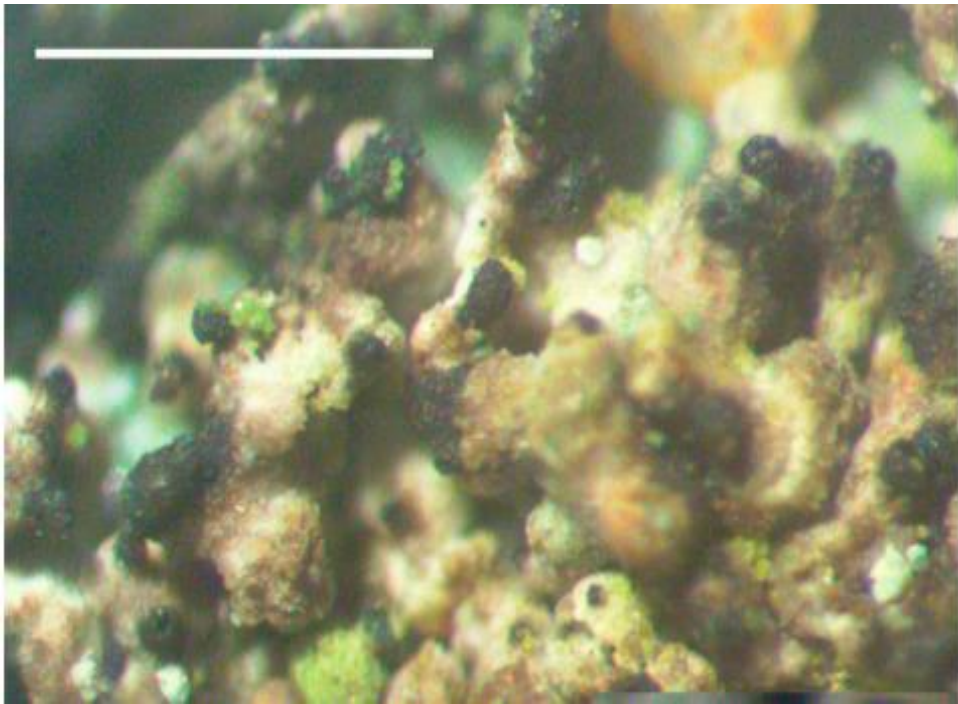


Рисунок 4.4 *Lichenoconium aeruginosum* Diederich, M. Brand, van den Boom & Lawrey

***Lichenoconium erodens* M.S. Christ. & D. Hawksw.**

Має нерозвинений вегетативний міцелій. Поодинокі конідії діаметром (2,3–)3,1–3,9(–4,1)мкм (n=50) мкм мають форма півкулі, біля основи не усічені, коричневого кольору. Конідіогенні клітини безбарвні, гладкостінні широко субциліндричні до ампуліформних, з фіалідою або анеляцією, (3,7–)4,3–5,8(–6,3) × (2,3–)3,5–3,9(–4,1) мкм (n=25). Конідіофори відсутні. Стінка пікніди коричневоо кольору, (4,7–)5,7–6,3(–7,9) мкм (n=20) завтовшки, з 3–4 шарів широко еліпсоїдних клітин (2,7–)3,7–4,3(–4,9) мкм (n=20) у діаметрі. Самі пікніди чорні, поодинокі, напівсферичні, занурені в слань господаря, у діаметрі (36–)41–56(–66) мкм (n=10). [7].

Досліджені зразки. Україна. АР Крим: Алушта, г. Аю-Даг, на *Parmelia sulcata*, на корі *Quercus* sp., 25.11.2012, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KNER 4794); Судацький р-н, окол. с. Новий Світ, на *Ramalina canariensis*, на *Juniperus excelsa*, 21.06.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KNER 3574); **Закарпатська обл.:** Рахівський р-н,

південно-західний схил г. Петрос, на *Evernia prunastri*, на корі *Picea* sp., 08.06.2016, зібр. Гавриленко Л.М., визн. В.В. Дармостук (KHER 10646); полонина Кінець, на *Platismatia glauca*, на корі *Fagus sylvatica*, 14.06.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10936); **Запорізька обл.:** Акимівський р-н, окоп. с. Богатир, Алтагірський ліс, на *Evernia prunastri*, на корі *Quercus robur*, 22.10.2008, зібр. та визн. Т.В. Зав'ялова (KHER 4235, 4236); Мелітопольський р-н, окоп. с. Терпіння, геологічна пам'ятка «Кам'яна могила», на *Ramalina polymorpha*, на пісковиках, 04.10.2007, зібр. О.Є. Ходосовцев, Т.В. Зав'ялова, визн. В.В. Дармостук (KHER 4227), на *Candelariella* sp. (KHER 4178); Чернігівський р-н, берег р. Юшанли, на *Parmelia sulcata*, на корі акації, 08.08.2010, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 1476); **Кіровоградська обл.:** Бобринецький р-н, окоп. м. Бобринець, біля скель, на *Xanthoparmelia pulla*, на гранітах, 29.07.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10102); **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окоп. с. Трикрати, Арбузинський каньйон, на *Xanthoparmelia pulla*, на гранітах, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10582, 10608); Регіональний ландшафтний парк «Приінгульський», Новоодеський р-н, місце злиття р. Березівка та р. Інгул, на межі з Кіровоградською обл., на *Xanthoparmelia pulla*, на гранітах, 28.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10955); Очаківський р-н, Регіональний ландшафтний парк «Кінбурська коса», окоп. с. Покровка, на *Cetraria aculeata*, на піску, 18.07.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10133); урочище Гурені, вільхова колка, на *Hypogymnia physodes*, на корі *Alnus glutinosa*, 06.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10869); **Сумська обл.:** Середино-Будський р-н, Національний природний парк «Деснянсько-Старогутський», урочище Уборок, на *Evernia prunastri*, на корі *Quercus robur*, 05.08.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10198); Черкаська обл.: Чорнобаївський р-н, окоп. с. Лящівка, на *Evernia prunastri*, на корі *Quercus*

robur, 03.05.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9788); **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, с. Отрадокам'янка, лівий берег р. Козак, на *Parmelia sulcata*, на корі *Acer* sp., 21.07.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10756); Великоолександрівський р-н, окол. смт. Велика Олександрівка, ландшафтний заказник Інгулець, на *Parmelia sulcata*, на корі *Quercus robur*, 07.11.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11291); на *Ramalina farinacea*, на корі *Quercus robur*, 18.03.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11415); Голопристанський р-н, окол. с. Бехтери, на *Hypogymnia physodes*, на корі *Quercus robur*, 27.06.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 10792); окол. с. Буркути, виноградівська ділянка, на *Parmelia sulcata*, на корі *Robinia pseudacacia*, 25.12.2014, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 8582, 8586); дорога між с. Буркути та с. Промінь, на *Evernia prunastri*, на корі *Quercus robur*, 21.11.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 9586, 11079); Олешківський р-н, Козачелатерська арена, с. Покуси, на *Ramalina pollinaria*, на *Populus* sp., 20.03.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 3700); окол. с. Раденськ, на *Hypogymnia physodes*, на корі *Pinus* sp., 20.11.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11084); **Хмельницька обл.:** Шепетівський р-н, окол. с. Мальованка, на *Anaptychia ciliaris*, на корі *Quercus robur*, 09.05.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11619).

Lichenonium lecanorae (Jaap) D. Hawksw., Bull. Br. Mus. nat. Hist., Bot. 6(3): 270 (1979) (рис. 4.4).

Має нерозвинений вегетативний міцелій. Поодинокі, коричневі конідії мають форму кулі, бородавчасті, розмір (2,5–)3,4–4,3(–4,8) × (2,4–)2,5–3,3(–3,6) мкм, відношення довжини до ширини складає (0,8–)1,3–1,4(–1,8) (n=50). Конідіофори відсутні. Конідіогенні клітини циліндричні, не мають кольору, гладкостінні, з фіалідою (може бути 1–2 анеляції),

розмір (3,9–)4,8–5,5(–6,0) × (2,3–)3,0–3,5(–3,8) мкм (n=25). Стінка пікніди коричнева, товщина(4,3–)4,8–5,7(–6,8) мкм (n=20) з 2–3 шарів еліпсоїдних клітин (5,5–)6,2–7,9(–8,2) ×(4,1–)4,4–5,3(–6,0) мкм(n=25). Самі пікніди чорні, кулясті, поодинокі (може бути група до 5 пікнід), занурені у слань господаря, діаметром (75–)80–100(–105) мкм(n=10). [7].

Досліджені зразки. Україна. АР Крим: Ялтинський р-н, г. Аю- Даг, на *Lecanora argentata*, на корі *Quercus robur*, 26.11.2012, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 9147); **Дніпропетровська обл.:** Апостолівський район, с. Токівське, біля річки Кам'янка, на *Protoparmeliopsis muralis*, на гранітах, 21.07.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Гавриленко Л.М. (КНЕР 7651); **Запорізька обл.:** Чернігівський р-н, с. Новополтавка, гора Синя, на *Protoparmeliopsis muralis*, на гранітах, 02.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Т.В. Зав'ялова (КНЕР 4410); **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, парк В. Скаржинського, на *Lecanora carpinea*, на корі *Fraxinus* sp., 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10540, 10546); **Сумська обл.:** Середино-Будський р-н, окол. с. Очкіно, на *Lecanora symmicta*, на корі *Betula* sp., 01.08.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10172); **Одеська обл.:** Комінтерський р-н, окол. с. Волково, на *Protoparmeliopsis muralis*, на вапняках, 02.05.1996, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9700); **Полтавська обл.:** Пирятинський р-н, окол. с. Дейманівка, Національний природний парк «Пирянинський», на *Lecanora carpinea*, на корі *Quercus robur*, 05.05.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9799); **Херсонська обл.:** Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, Русова балка, на *L. carpinea*, на корі *Gleditsia triacantos*, 25.09.2015, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 9233); окол. с. Давидів Брід, на *Protoparmeliopsis muralis*, на вапняках, 02.10.1994, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9639); Голопристанський р-н,

між с. Малі Копані та с. Буркути, на *Lecanora carpinea*, на корі *Quercus robur*, 21.11.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 9538); окол. с. Буркути, на *Lecanora carpinea*, на корі *Quercus robur*, 10.11.1994, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 9423, 9841); Чорноморський біосферний заповідник, Солоноозерна ділянка, на *Lecanora carpinea*, на корі *Quercus robur*, 08.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10899, 10908).

***Lichenonium lichenicola* (P.Karst.) Petr. & Syd. (рис.4.5).**

Має нерозвинений вегетативний міцелій. Конідіогенні клітини циліндричні, гладкостінні без кольору (бородавчасті та коричневі з часом), розмір $(8,5-9,2-9,7(-10,2)) \times (3,1-3,6-3,9(-4,2))$ мкм ($n=25$). Конідіофори відсутні. Поодинокі конідії коричневі, еліпсоїдні, бородавчасті, $(6,1-7,1-8,3(-9,3)) \times (2,5-3,1-4,1(-4,5))$ мкм, відношення довжини до ширини складає $(1,6-1,9-2,5(-3,2))$ ($n=50$). Стінка пікніди коричнева, товщиною $(4,7-5,7-6,3(-7,9))$ мкм ($n=20$) з 2–3 шарів еліпсоїдних клітин, $(5,7-6,9-8,5(-9,3)) \times (4,1-4,9-5,7(-6,7))$ мкм ($n=25$). Поодинокі чорні пікніди діаметром $(130-140-175(-195))$ мкм ($n=10$) занурені у слань господаря [7].

Досліджені зразки (всі на *P. tenella*). Україна. Херсонська обл.: Бериславський р-н, окол. с. Тягинка, Національний природний парк «Нижньодніпровський», на гілках *Prunus steposa*, 31.03.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11603); Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, Чалбаська арена, на корі *Fraxinus excelsior*, 28.12.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11094, 11311)

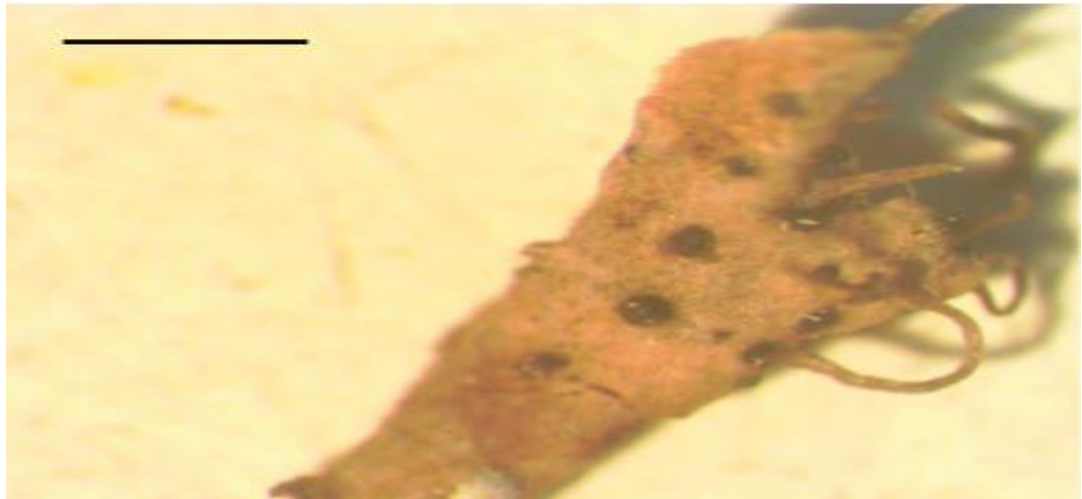


Рисунок 4.5 *Lichenoconium lichenicola* (P. Karst.) Petr. & Syd.

Lichenoconium pyxidatae (Oudem.) Petr. & Syd., Feddes Repert., Beih. 42: 135 (1927) (рис.4.6).

Має нерозвинений вегетативний міцелій. Поодинокі конідії коричневі, мають негладку поверхню, кулясті, розмір (3,3–)3,5–4,3(–4,9) мкм. Конідіофори відсутні. Конідіогенні клітини гладкостінні і не мають кольору (з часом - бородавчасті та коричневі), циліндричні, розмір (5,3–)6,1–9,1(–10,9)×(2,5–)3,0–4,1(–4,4)мкм (n=25). Стінка пікніди коричнева, товщиною (4,5–)5,6–6,1(–7,4) мкм (n=20), з 2–3 шарів еліпсоїдних клітин, (5,5–)6,3–7,9(–9,0) × (4,3–)4,7–5,5(–6,2) мкм(n=25). Поодинокі, чорні пікніди кулясті, занурені до напівзанурених у слань господаря, діаметром (70–)80–105(–110) мкм (n=10).

Досліджені зразки (всі на *C. foliacea*). Україна. Херсонська обл.: Голопристанський р-н, окоп. с. Буркути, Чалбаська арена, на піску, 09.04.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 6178, 6179, 10004); Чорноморський біосферний заповідник, дорога між с. Геройське та Солонозерною ділянкою, на піску, 05.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10853).

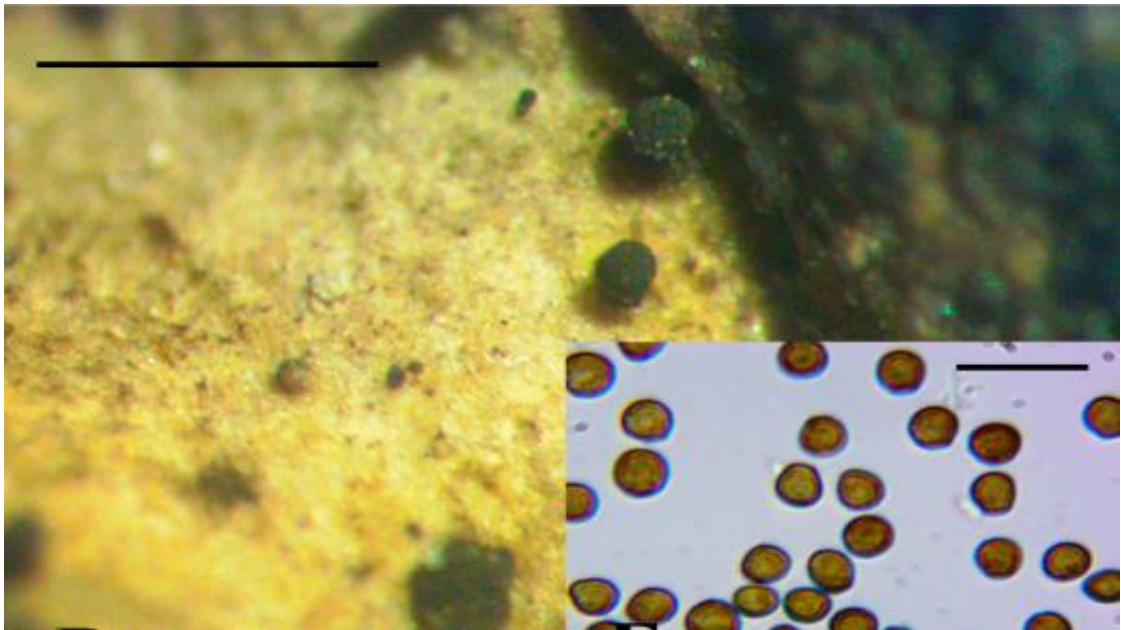


Рисунок 4.6 *Lichenosonium pyxidatae* (Oudem.) Petr. & Syd.

Lichenosonium usneae (Anzi) D. Hawksw., *Persoonia* 9(2): 185 (1977)

Веgetативний міцелій світло-коричневий, занурений у слань господаря. Темно-коричневі конідії поодинокі, кулясті, з гладенькою стінкою, розмір (3,5–)3,9–4,3(–4,9) мкм (n=50). Конідіофори відсутні. Конідіогенні клітини циліндричні, без кольору і гладенькі (з часом - коричневі та бородавчасті), розмір (9,5–)10,3–11,9(–12,7) × (2,5–)3,3–3,9(–4,0) мкм (n=25). Стінка пікніки коричнева, товщиною (5,7–)6,3–8,1(–9,5) мкм (n=20), з 1–3 шарів клітин кулястої форми, діаметром (3,5–)4,1–6,7(–7,7) мкм (n=25). Чорні пікніди можуть бути зібрані в групи (4–6 штук) або поодинокі, занурені в слань господаря, кулясті, діаметром (85–)90–95(–100) мкм (n=10) [7].

Досліджені зразки (всі на *S. lacunosa*). Україна. АР Крим: Арабатська стрілка, біля основи пристані, на ґрунті, 07.06.03, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 1095); фортеця Арабат, на ґрунті, 10.06.03, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 8219, 9310).

Lichenosonium xanthoriae M.S. Christ (рис.4.7).

Має нерозвинений вегетативний міцелій. Поодинокі конідії коричневі, гладенькі, кулясті, розмір (3,3–)3,7–4,1(–4,3) мкм (n=50). Конідіофори відсутні. Конідіогенні клітини безбарвні, гладкостінні (іноді - коричневі та бородавчасті), розмір (6,1–)6,7–7,5(–9,9) × (2,7–)3,3–3,9(–4,5) мкм (n=25). Стінка пікніди коричнева, товщиною (6,7–)8,7–10,1(–12,1) мкм (n=20), з 2–3 шарів еліпсоїдних клітин (5,3–)6,9–8,5(–9,1) × (3,5–)4,7–5,1(–6,2) мкм (n=25). Чорні, кулясті пікніди поодинокі (або групи по 4–6), діаметром (125–)130–155(–175) мкм (n=10). [7].



Рисунок 4.7 *Lichenosonium xanthoriae* M.S. Christ.

Досліджені зразки. Україна. Закарпатська обл.: Рахівський р-н, окол. с. Кваси, на *Xanthoria parietina*, на корі *Picea abies*, 12.06.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 10714); **Миколаївська обл.:** Новоодеський р-н, окол. м. Нова Одеса, ландшафтний заказник «Михайлівський степ», східний схил, на *Massjukiella polycarpa*, на *Prunus stepposa*, 26.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10942); **Очаківський р-н, окол. с. Покровка, Кінбурська коса, на** *Massjukiella polycarpa*, на *Elaegnus angustifolia*, 16.07.2016, зібр. та визн.

В.В. Дармостук (КНЕР 10119, 10132, 11319); Херсонська обл.: Великоолександрівський р-н, окоп. с. Мала Олександрівка, Русова балка, на *Xanthoria parietina*, на корі *Gleditsia triacantos*, 25.09.2015, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 9232), на *Massjukiella polycarpa*, на корі *Pinus sylvestris*, 04.01.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11410); Голопристанський р-н, окоп. с. Кохани, на *Massjukiella polycarpa*, на корі *Robinia pseudacacia*, 12.09.2015, зібр. Малюга Н.Г., визн. В.В. Дармостук (КНЕР 9215); окоп. с. Буркути, дубова колка, на *Xanthoria parietina*, на корі *Quercus robur*, 18.11.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11171); Каланчацький р-н, с. Роздольне, парк С.Б. Фальц-Фейн, на *Xanthoria parietina*, на корі *Fraxinus excelsior*, 24.10.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10933).

4.2 Особливості взаємозв'язків представників роду з господарями

Відносини між грибом та господарем можуть бути у різних варіантах. Якщо розглядати род *Lichenosonium*, то більшість його представників уражають господаря. Таким чином, вони проявляють себе як паразити і можуть викликати зміни забарвлення слані або її деградацію.

Для *L. erodens* ознакою ураження є утворення знебарвлених ділянок на слані, де розвиваються пікніди гриба. Цей вид розвивається на лишайниках, які мають механічні пошкодження або ослаблені діяльністю інших грибних патогенів. Саме тому, більшість дослідників розглядають *L. erodens* в категорії сапробів, що вражає широкий спектр лишайників і знаходить відображення в зразках, виявлених на слані *Platismatia glauca* (КНЕР10936).

Як паразит проявляє себе і вид *L. Lichenicola*. Він також сприяє утворенню знебарвлених ділянок та викликає відмирання уражених частин слані господаря.

Характер взаємозв'язків грибів роду *Lichenosonium* з господарями представлено у таблиці 4.1:

Таблиця 4.1

Особливості взаємозв'язків грибів родини *Abrothallaceae* з господарями

Назви ліхенофільних грибів	Характер взаємозв'язків з господарями
<i>Abrothallus bertianus</i>	В Україні вид зростає на слані <i>Melanelixia glabrata</i> проявляючи себе як коменсал.
<i>Abrothallus caerulescens</i>	Вид зростає на слані та апотеціях <i>Xanthoparmelia conspersa</i> та <i>X. somloënsis</i> , не викликаючи розвитку жодних некротичних плям чи знебарвлення слані.
<i>Abrothallus parmeliarum</i>	Гриб було виявлено на слані <i>Parmelia saxatilis</i> , яка не має жодних ознак ураження.
<i>Abrothallus suecicus</i>	Гриб зростає на знебарвлених ділянках слані <i>Ramalina polymorpha</i> .
<i>Abrothallus usneae</i>	Вид було виявлено в стадії анаморфи на слані <i>Usnea</i> sp. без ознак ураження.
<i>Abrothallus teloschistis</i>	Вид утворює темні некротичні плями на слані епігейного лишайника <i>Seiropora lacunosa</i>
<i>Lichenosonium aeruginosum</i>	На слані господаря <i>Cladonia pocillum</i> , утворює коричневі плями, оточені темно-коричневим краєм. Зразки виявлено на лусочках первинної слані <i>Cladonia</i> sp., що зростає на вертикальних поверхнях пісковиків у затінених місцях.

Продовження табл.4.1

<i>Lichenoconium erodens</i>	Вид вражає широкий спектр господарів і викликає утворення некротичних плям, які можуть поширюватись на всю слань, зразки виду виявлені на <i>Cetrariaaculeata</i> , <i>Everniaprunastri</i> , <i>Hypogymniaphysodes</i> , <i>Lecanora carpineae</i> та <i>Xanthoparmelia pulla</i> .
<i>Lichenoconium lecanorae</i>	Для виду характерна широка субстратна приуроченість. Українські зразки відмічені на сланях та апотеціях <i>Lecanora argentata</i> , <i>L. carpineae</i> , <i>L. symmicta</i> , <i>Parmeliopsis ambigua</i> та <i>Protoparmeliopsis muralis</i> .
<i>Lichenoconium lichenicola</i>	Для виду характерна вузька субстратна специфічність та зростання на представниках роду <i>Physcia</i> , де викликають знебарвлення уражених частин слані. Зразки виду виявлені на лопатях <i>Physcia tenella</i> .
<i>Lichenoconium pyxidatae</i>	Зразки виду виявлені на <i>Cladonia foliacea</i> та апотеціях <i>C. furcata</i> і викликають незначне потемніння уражених частин слані.
<i>Lichenoconium usneae</i>	Вид уражає широкий спектр господарів та утворює чорні некротичні плями, що нагадують симптоми ураження іншим видом – <i>L.lecanorae</i> .
<i>Lichenoconium xanthoriae</i>	Вид зростає на слані та апотеціях <i>Xanthoriaparietinata</i> <i>M. polycarpa</i> . Ураження викликає незначне потемніння апотеціїв та слані, а також пригнічення розвитку сумок та спор.

Що стосується роду *Abrothallus*, то його представники проявляють коменсальні відносини: у більшості випадків проявляють вузьку субстратну специфічність і зростають на одному роді або навіть виді господаря. Вони розвиваються на лишайниках і утворюють стабільні відносини на базі існуючого симбіозу, не викликаючи будь-яких проявів інфекції.

4.3 Поширення видів родини *Abrothallaceae*

Серед представлених в Україні представників родини *Abrothallaceae*, присутні види, як широко розповсюджені на території України, так і такі, що мають обмежені місця локалізації. Можна припустити, що на умови поширення представників родини *Abrothallaceae* впливає наявність видів лишайників-господарів на території дослідження, а також умови навколишнього середовища. Зокрема, несприятливими є високі показники сонячної радіації, в той час, як ліхенофільна мікобіота приурочена більшою мірою до зростання у вологих умовах.

Широко розповсюдженими виявилися види *Lichenoconium erodens* та *Lichenoconium lecanorae*. Зразки цих видів відомі більш ніж з восьми областей України як північних, так і південних регіонів. Більш обмежені місця локалізації мають зразки видів: *Lichenoconium xanthoriae* (західні та південні регіони), *Abrothallus bertianus* (західні регіони та АР Крим) та *Abrothallus caeruleus* (центральні та південні регіони). Такі види, як *Abrothallus parmiliarum*, *Abrothallus suecicus*, *Abrothallus Usneae*, *Abrothallus teloschistis*, *Lichenoconium aeruginosum*, *Lichenoconium lichenicola*, *Lichenoconium pyxidatae*, *Lichenoconium usneae*, мають обмежений локалітет й їх зразки зафіксовано лише в одній з областей України. Також встановлено поширення об'єктів дослідження в різних типах фітоценозів: у степах, на схилах, у лісах, виходах силікатних та вапнякових порід, на крейдових відслоненнях, на корі дерев.

Аналіз відомостей, представлених у літературних джерелах, надав можливість систематизувати інформацію про поширення видів родини *Abrothallaceae* таким чином (таблиця 4.2):

Таблиця 4.2

Особливості поширення грибів родини *Abrothallaceae* в Україні

Назви ліхенофільних грибів	Поширений/ обмежений	Місця поширення
<i>Abrothallus bertianus</i>	Поширений	АР Крим, Закарпатська та Львівська області.
<i>Abrothallus caerulescens</i>	Поширений	Дніпропетровська, Запорізька та Миколаївська області.
<i>Abrothallus parmeliarum</i>	Обмежений	Закарпатська та Івано–Франківська області
<i>Abrothallus suecicus</i>	Обмежений	Миколаївська область.
<i>Abrothallus usneae</i>	Обмежений	Івано-Франківська область
<i>Abrothallus teloschistis</i>	Обмежений	АР Крим
<i>Lichenocodium aeruginosum</i>	Обмежений	Запорізька область.
<i>Lichenocodium erodens</i>	Широко поширений	Волинська, Житомирська, Закарпатська, Запорізька, Кіровоградська, Львівська, Миколаївська, Полтавська, Хмельницька, Херсонська області та АР Крим.

Продовження табл.4.2

<i>Lichenosonium lecanorae</i>	Широко поширений	Житомирська, Закарпатська, Івано-Франківська, Львівська, Одеська, Полтавська, Херсонська області та АР Крим.
<i>Lichenosonium lichenicola</i>	Обмежений	Херсонська область
<i>Lichenosonium pyxidatae</i>	Обмежений	Херсонська область
<i>Lichenosonium usneae</i>	Обмежений	Закарпатська та Житомирська області.
<i>Lichenosonium xanthoriae</i>	Поширений	Львівська, Тернопільська, Миколаївська та Херсонська області

ВИСНОВКИ

1. На основі літературних джерел та оригінального критико–таксономічного аналізу гербарного матеріалу, встановлено, що рід *Abrothallus* в Україні представлений вісьмома видами: *A. bertianus*, *A. caerulescens*; *A. parmeliarum*; *A. suecicus*; *A. teloschistis* та *A. usneae*. У той же час, рід *Lichenosonium* представлений сімома видами: *L. aeruginosum*, *L. erodens*, *L. lecanorae*, *L. lichenicola*, *L. puxidatae*, *L. usneae* та *L. xanthoriae*.

2. Встановлено, що рід *Abrothallus* та *Lichenosonium* представляють собою дві монофілетичні групи, окремі представники яких утворюють клади, які відповідають господарю гриба. Згідно з молекулярно–генетичними дослідженнями, рід *Abrothallus* та *Lichenosonium* відносяться до родини *Abrothallaceae*, яка виступає сестринською групою до порядку *Jahnulales* (*Dothideomycetes*), що включає в більшості водні сапрофітні гриби.

3. В результаті проведеного аналізу щодо особливостей взаємозв'язків ліхенофільних грибів родини *Abrothallaceae* з господарями, встановлено, що: представники роду *Abrothallus* є вузькоспецифічними при виборі господаря і в більшості випадків приурочені до одного виду лишайника. Представників роду *Lichenosonium* розділяються на дві групи – вузькоспецифічні види (*L. aeruginosum* та *L. lichenicola*) та широкоспецифічні види, як можуть уражати кілька видів господарів.

4. Аналіз літературних джерел та гербарних зразків дозволив встановити, що представники родини *Abrothallaceae* поширені на території України вкрай неоднорідно, що може бути пов'язано з природними особливостями поширення цих грибів та їх приуроченості до вузького діапазону умов зростання. А також, важливим фактором, що

впливає на результати аналізу поширення цих грибів є недостатній рівень вивченості ліхенофільної мікобіоти території України.

5. Дослідження ліхенофільних грибів та їх поширення в Україні є важливим для розуміння їх таксономії, субстратної приуроченості та використання цих даних для покращення заходів із збереження природного середовища. Отримані в результаті таких досліджень дані мають динамічний характер і можуть потребувати оновлення за результатами майбутніх наукових експедицій, застосування нових методів та ревізії гербарних зразків.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Актуальні проблеми ботаніки та екології. Матеріали міжнародної конференції молодих учених (Кирилівка, 2-5 вересня, 2018р.). - Київ, 2018. - 100 с.
2. Бойко Т. О. Лишайники та ліхенофільні гриби вапнякових відслонень природного заповідника «Єланецький степ» / Т. О. Бойко // *Чорноморськ. бот. ж.* – 2008. – 4, (1). – С. 84-88.
3. Гавриленко Л. М. Нові для України види лишайників та ліхенофільних грибів з нижнього Придніпров'я / Л. М. Гавриленко // *Укр. ботан. журн.* – 2012. – Т. 69 – С. 717–720.
4. Гавриленко Л. М. Лишайники та ліхенофільні гриби Бургунської балки (Херсонська область) / Л. М. Гавриленко, О. Є. Ходосовцев // *Чорноморськ. бот. ж.* – 2009. – 5, (1). – С. 28-36.
5. Гіжицька З.К. 1929. Матеріяли до мікофлори України. *Вісник Київського ботанічного саду*, 10:4–41.
6. Дармостук В. В. До історії вивчення ліхенофільних грибів Причорноморської низовини / В. В. Дармостук // *Збірник наукових праць. Біологічні дослідження.* – 2016. - С. 115-117.
7. Дармостук В.В. 2019. Рід *Lichenosonium* (Lichenosoniaceae, Ascomycota) в Україні. *Український ботанічний журнал*, 76(2): 101–113.
8. Дармостук В.В. Ліхенофільні гриби степової зони України. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису. Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 «Біологія». – Херсонський державний університет, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Київ, 2020.
9. Журбенко М. П. (2013). Лихенофильная микобиота Российской Арктики. III. Паразито-хозяйинный анализ. *Микология и Фитопатология*, 47(4), 223–230.
10. Зав'ялова Т. В. Лишайники та ліхенофільні гриби Старобердянського та Алтагирського лісів / Т.В. Зав'ялова // *Чорноморськ. бот. ж.* – 2010. – 6, (3). – С. 400-403.
11. Кондратюк С.Я. 1999. Ліхенофільні гриби. В кн.: *Вивчення різноманітності мікобіоти України (ліхенофільні, септорієві та пукцинієві гриби)*. Ред. С.Я. Кондратюк, Т.В. Андріанова, Ю.Ю. Тихоненко. Київ: Фітосоціоцентр, с. 8–43
12. Кондратюк С. Я., Андріанова Т. В., Тихоненко Ю. Я Вивчення різноманітності мікобіоти України (ліхенофільні, септорієві, пукцинієві гриби) / НАН України, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного. – Київ: Фітосоціоцентр, 1999. – 112 с.

13. Кондратюк С.Я., Коломієць І.В. 1997. Нові для України види лишайників та ліхенофільних грибів заповідника "Медобори". *Український ботанічний журнал*, 54(1): 42–47
14. Кондратюк С. Я., Ходосовцев О. Є. Нові для мікобіоти України види ліхенофільних грибів / С. Я. Кондратюк, О. Є. Ходосовцев // *Український ботанічний журнал*. – 1997. – Т. 54 – С. 588–590.
15. Михайлюк Т.І., Кондратюк С.Я., Нипорко С.О., Дарієнко Т.М. та ін. Лишайники, мохоподібні та наземні водорості гранітних каньйонів України. К., 2011.
16. Наумович Г. О. Лишайники геологічної пам'ятки природи «Скелі Модру» (м. Кривий Ріг) / Г. О. Наумович // *Чорноморськ. бот. ж.* – 2009. – 5, (3). – С. 442-447.
17. Наумович Г.О. Нові та рідкісні для рівнинної частини України види лишайників та ліхенофільних грибів з долини річки Інгулець / Г. О. Наумович // *Чорноморськ. бот. ж.* – 2009. – 5, (2). – С. 265-272.
18. Пірогов М., Шовган Ю. Примітки до вивчення ліхенобіоти Національного природного парку "Північне Поділля" / // *Вісн. Львів. ун-ту. Сер. біол.*. - 2015. - Вип. 69. - С. 93-101.
19. Русіна, Н. В., Надеїна, О. В., & Ходосовцев, О. Є. (2010). Анотований список ліхенозованих та ліхенофільних грибів Луганського природного заповідника. *Чорноморськ. бот. ж.*, 4(1), 247–258.
20. Ходосовцев О. Є., Зав'ялова Т. В. Лишайники та ліхенофільні гриби геологічної пам'ятки природи «Кам'яна Могила» (Запорізька область, Мелітопольський район) / О.Є. Ходосовцев, Т.В. Зав'ялова // *Чорноморськ. бот. ж.* – 2008. – 4, (2). – С. 264-272.
21. Ходосовцев О. Є. Лишайники причорноморських степів України / О. Є. Ходосовцев – К.: Фітоцентр, 1999. – 236 с.
22. Ходосовцев О.Є., Клименко В. М. *Didymellopsis perigena* (Nyl.) Grube та *Zwackhiomyces cervinae* Calat., Triebel & Perez-Ortega (Xanthopyreniaceae, Ascomycota) – нові для України види ліхенофільних грибів / О. Є. Ходосовцев, В. М. Клименко // *Чорноморськ. бот. ж.* – 2015. – 11, (2). – С. 217-222.
23. Ходосовцев О. Є. Нові для України види ліхенофільних грибів / О. Є. Ходосовцев // *Чорноморськ. бот. ж.* – 2011. - 7, (2). – С. 194-198.
24. Ходосовцев О. Є., Уманець О. Ю. *Phoma cladoniicola* Diederich, Kosourk. Etayo – новий для України вид ліхенофільного гриба з

- Олешківських пісків / О. Є. Ходосовцев, О. Ю. Уманець // *Чорноморськ. бот. ж.* – 2009. - 5, (2). – С. 273-275.
25. Ходосовцев О. Є. Лишайники та ліхенофільні гриби дендрологічного парку біосферного заповідника «Асканія-Нова» ім. Ф.Е. Фальц-Фейна. / О. Є. Ходосовцев, Ю. А. Ходосовцева // *Чорноморськ. бот. ж.* – 2014. – 10, (4). – С. 515-526.
 26. Darmostuk V.V., Khodosovtsev A.Ye. 2017. Lichenicolous fungi of Ukraine: an annotated checklist. *Studies in Fungi*, 2(1): 138–156. <https://doi.org/10.5943/sif/2/1/16>.
 27. Diederich P., Ertz, D., & Etayo J. (2010). An enlarged concept of *Llimoniella* (lichenicolous Helotiales), with a revised key to the species and notes on related genera. *The Lichenologist*, 42(03), 253–269.
 28. Fungi of Great Britain and Ireland - URL: <https://fungi.myspecies.info/>.
 29. Hawksworth D.L. 1977. Taxonomic and biological observations on the genus *Lichenocodium* (Sphaeropsidales). *Persoonia*, 9: 159–198.
 30. Hawksworth D. L. (1992). Nine lichenicolous fungi from Transcarpathians new for Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 49(3), 99–101.
 31. Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A. (eds.). 2008. *Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi*. 10 Ed. CAB International, Wallingford.
 32. Khodosovtsev A. Y. & Darmostuk V. V. 2016. New species of lichenicolous fungi for Ukraine. *Folia Cryptogamica Estonica* 53: 93–99.
 33. Kondratyuk S. Y., Navrotskaya I., Khodosovtsev A. Ye., & Solonina I. (1996). Checklist of Ukrainian lichens. *Bocconeia*, 6, 217–294.
 34. Kondratyuk S. Y. & Khodosovtsev A. Y. 1997. New for Ukraine species of lichenicolous fungi. *Ukrainian Botanical Journal* 54(6): 564–569.
 35. Kondratyuk S., Khodosovtsev A., & Kärnefelt, I. (2006). *Llimoniella caloplacae* sp. nova (Leothiales), a new lichenicolous fungus on *Caloplaca borysthenica* sp. nova (Lecanorales, Ascomycota). *Mycologia Balcanica*, 3, 95–99.
 36. Zopf W. (1897). Ueber Nebensymbiose (Parasymbiose). *Berichte Der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 15, 90–92.