

УДК 58, 577.12:576.6/581.553:574.4

№ держреєстрації 0119U000105

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ХЕРСОНСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ**

73003, м. Херсон, вул. Університетська, 27; тел. (0552)32-67-54
факс (0552) 49-21-14; e-mail: office@ksu.ks.ua

ЗАТВЕРДЖУЮ



Ректор Херсонського
державного університету

Олександр СПІВАКОВСЬКИЙ

ЗВІТ

ПРО НАУКОВО-ДОСЛІДНУ РОБОТУ

**МОЛЕКУЛЯРНИЙ БАРКОД СИМБІОТИЧНИХ УГРУПОВАНЬ ЯК
ОСНОВА ДЛЯ ОЦІНКИ СТРУКТУРИ НАЗЕМНИХ ЛІТОГЕННИХ**

БІОТОПІВ

(заключний)

Проректор з наукової роботи
доктор педагогічних наук,
професор

Сергій ОМЕЛЬЧУК

Керівник НДР,
доктор біологічних наук,
професор

Олександр ХОДОСОВЦЕВ

Рукопис закінчено 19 грудня 2021 року

Херсон – 2021

СПИСОК ВИКОНАВЦІВ

Керівник НДР, О.Є. Ходосовцев
Головний науковий співробітник
завідувач лабораторії біорізноманіття
та екологічного моніторингу ім. Й.К.
Пачоського,
д.б.н., професор

Відповідальні виконавці:

провідний науковий співробітник, д.б.н., проф.	М.Ф. Бойко
провідний науковий співробітник, д.б.н., проф.	С.Я. Кондратюк
науковий співробітник, к.б.н., доцент	С.П. Бесчасний
науковий співробітник, к.п.н., доцент	В.С. Блах
молодший науковий співробітник, аспірант	В.В. Дармостук
молодший науковий співробітник	Н.Г. Малюга

РЕФЕРАТ

Звіт про НДР: 138 с., 9 рис., 4 табл., 134 джерел.

Предмет дослідження – угруповання лишайників та ITS рДНК ліхенізованих та ліхенофільних грибів діагностичних видів синтаксонів.

Об'єкт дослідження – літогенні біотопи.

Мета науково-дослідної роботи – розробити метод визначення ДНК-синбаркоду симбіотичних угруповань за участю ліхенізованих та ліхенофільних грибів для їх точної ідентифікації та використання при класифікації біотопів кам'янистих відслонень та похідних від них лептосолей, флювіасолей та ареносолей. В результаті виконання держбюджетної науково-дослідної теми було здійснено 12 спеціальних наукових експедиційних виїздів для збору необхідних матеріалів. Зібрано близько 1200 зразків лишайників та ліхенофільних грибів. Вперше для науки описано три нові для науки гриба, вперше для України з літогенних біотопів наведено 10 видів лишайників та 17 видів ліхенофільних грибів, отримано сиквенси ITS рДНК із зразків лишайників та водоростей в угрупованнях флювіасолей Тендрівської коси та силікатних відслонень Українського кристалічного щита. Запропоновано описати два нових для науки союзи, сім нових для науки асоціацій та три нові для науки субасоціації. Складено продромус літогенних угруповань України включає 21 асоціацію, 10 союзів, 7 порядків та 6 класів, а наявність нових для науки асоціацій, які відрізняються від асоціацій лишайників Середньої Європи свідчить про їх унікальність та автохтонне їх формування в літогенних біотопах України. Асоціації кальцефільних епілітних лишайників *Toninio-Psoretum decipientis* та *Verrucario viridulae-Staurotheletum hymenogoniae* разом що є діагностичними в біотопах степових паннонських угруповань потребують охорони на європейському рівні.

Ключові слова: лишайники, ліхенофільні гриби, граніти, вапняк, леси, дюни, асоціації, союзи, угруповання, Україна

ЗМІСТ

ВСТУП.....	6
РОЗДІЛ 1. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ	16
1.1. Матеріали	16
1.2 Виділення ДНК з гербарних зразків лишайників	16
1.3 Анатомо-морфологічні методи ідентифікації лишайників, ліхенофільних грибів та мохоподібних.....	17
1.4 Методи дослідження лишайникових угруповань	18
РОЗДІЛ 2. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ	23
2.1 Критико-таксономічний аналіз лишайників, ліхенофільних грибів та мохоподібних в літогенних біотопах.....	23
2.1.1 Лишайники	23
2.1.2 Ліхенофільні та альгофільні гриби	34
2.1.3 Мохоподібні	51
2.2 Молекулярний аналіз критичних таксонів та груп лишайників	54
2.2.1 Філогенетичний аналіз роду <i>Candelariella</i> s. lat.	54
2.2.2 Аналіз ITS-DNA критичних таксонів в літогенних угрупованнях	59
2.3 Лишайники та ліхенофільні гриби острова Хортиця	61
2.4 Лишайники та ліхенофільні гриби Трикратського гранітного масиву.....	62
2.5 Лишайникові угруповання біотопів петрофітних кальцефільних степів.....	62
2.5.1 Характеристика асоціації	63
2.5.2 Зв'язок з іншими угрупованнями.....	66
2.5.3 Паннонсько-петрофітний трав'яний біотоп.....	70
2.6 Лишайникові угруповання пустельних степів	77
2.6.1 Опис асоціації <i>Toninio-Psoretum decipientis</i>	77

2.6.2 Особливості біотопу сарматських лесових степів	80
2.7 Лишайникові угруповання гранітних відслонень Українського кристалічного щита.....	83
2.7.1 Характеристика кластерів	83
2.7.2 Ординація угруповань	94
2.7.3 Порівняння з подібними Європейськими угрупованнями лишайників	97
2.7.4 Нові синтаксони та лектотипи.....	104
2.8 Лишайникові угруповання сірих дюн	110
2.8.1 Характеристика асоціації <i>Xanthorietum tendraensis</i>	110
2.8.2 Порівняння з близькими синтаксонами.....	112
2.9 Синтаксономічна схема літогенних угруповань лишайників України.....	119
ВИСНОВКИ	122
СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ	124

ВСТУП

Актуальність теми. Літогенні наземні біотопи, що пов'язані з кам'янистими відслоненнями та їх похідними надзвичайно поширені у світі. Вони зазвичай формуються симбіотичними угрупованнями, що включають ліхенізовані, ліхенофільні гриби, водорості, ціанобактерії тощо. Класифікація таких угруповань знаходиться на початкових стадіях розробки [Roux et al., 2009; Khodosovtsev, 2015; Vultman, 2015]. У зв'язку з цим постає проблема їх використання для цілісного розуміння біотопів. Крім того, після відкриття криптичних таксонів серед ліхенізованих та ліхенофільних грибів, що мають схожий фенотип, але різний генотип [Frolov et al., 2016], виникає проблема встановлення точної таксономічної приналежності діагностичних видів для ідентифікації симбіотичних синтаксонів. Використання нещодавно відкритого універсального баркоду грибів на основі ITS регіону рДНК [Kress et al., 2015] дозволяє зробити наступні кроки щодо класифікації, використання та охорони систем надорганізмового рівня, таких як симбіотичні угруповання та сформовані на їх основі літогенні біотопи через встановлення молекулярного баркоду синтаксонів.

Предмет дослідження – угруповання лишайників та ITS рДНК ліхенізованих та ліхенофільних грибів діагностичних видів синтаксонів.

Об'єкт дослідження – літогенні біотопи.

Мета науково-дослідної роботи – розробити метод визначення ДНК-синбаркоду симбіотичних угруповань за участю ліхенізованих та ліхенофільних грибів для їх точної ідентифікації та використання при класифікації біотопів кам'янистих відслонень та похідних від них лептосолей, флювіасолей та ареносолей.

Основні завдання:

- Описати нові для науки або ідентифікувати відомі у світі симбіотичні асоціації ліхенізованих грибів на вапнякових та гранітних відслоненнях

та їх похідних в аридних біотопах долин Дніпра, Дністра, Інгула та Інгульця;

- провести ампліфікацію та секвенування ITS рДНК діагностичних видів модельних синтаксонів та включити їх до міжнародних баз даних (GenBank; Mucobank);
- описати нові для науки види ліхенізованих та ліхенофільних грибів, використовуючі дані ДНК-баркодів;
- валідизувати нові для науки асоціації лишайників з півдня України;
- оцінити альфа-різноманіття (ліхенізовані, ліхенофільні та ендоефітні гриби тощо) досліджених симбіотичних угруповань кам'янистих відслонень та їх похідних.

Результати виконання роботи. Вперше складено синтаксономічні схеми лишайникових угруповань гранітних відслонень Українського кристалічного щита, вапнякових відслонень Причорноморської низовини та черепашкових відкладів кіс Чорного моря. Виявлено різноманіття видів ліхенізованих та ліхенофільних грибів модельних літогенних біотопів: а) Трикратського гранітного масиву; б) флювіасолей Тендрівської коси; в) вапнякових відслонень пониззя Дніпра та Інгульця. Вперше для науки описано 2 нових для науки видів альгофільних грибів та один лишайник, 7 нових для науки асоціацій та два нових для науки союзів. Вперше для України наведено 25 видів ліхенофільних грибів та 16 видів лишайників. Отримані сиквенси ITS рДНК із зразків лишайників в угрупованнях флювіасолей Тендрівської коси, а саме *Xanthocarpia marmorata* s. lat., *Xanthoria tendraensis* sp. nov., *Trebouxia crenulata* s.lat.

Опис процесу наукового дослідження за звітним етапом. В основу роботи покладено матеріали 12 експедиційних виїздів (Дніпропетровська, Закарпатська, Івано-Франківська, Кіровоградська, Миколаївська, Рівненська, Тернопільська, Чернівецька, Херсонська області), під час яких зібрано близько 1200 зразків лишайників та ліхенофільних грибів та зроблено більше 300 описів епілітних лишайникових угруповань. Описи угруповань епілітних

лишайникових угруповань проводилися на пробних ділянках різних площ (звичайно 1 м²). Видовий склад лишайників та ліхенофільних грибів перевірявся у лабораторії біорізноманіття та екологічного моніторингу ім. Й.К. Пачоського Херсонського державного університету з використанням мікроскопів МБС-2 та MICROMED-2. В описах була використана шкала рясності Й. Браун-Бланке. Опис нових лишайникових та мохових угруповань проводився згідно рекомендацій фітоценотичного кодексу номенклатури [Weber et al., 2005]. Порівняння подібних синтаксонів (асоціацій та субасоціацій) проводився в програмі STATISTICA 6.0 StatSoft Inc. 2014 (Ward's метод та Euclidean дистанції). Списки видів та їх константність для порівняння були взяті з синоптичних таблиць типових описів лишайникових угруповань О. Klement [1955] та С. Roux [1978]. Назви лишайників та ліхенофільних грибів були подані за Index Fungorum [Index Fungorum, 2017]. Зразки, що були зібрані з типових локалітетів зберігається в Гербарії Херсонського державного університету (KHER). Деякі з цих зразків були підготовлені для виділення ITS ДНК. Опис процесу отримання амплікону ITS-DNA виконано за протоколами [Doyle, 1990; White, 1990]. Очистка та секвенування ампліконів здійснювалася на комерційній основі компанією MACROGEN (Нідерланди).

Відмінні риси і перевага отриманих результатів (отриманої продукції) над вітчизняними або зарубіжними аналогами чи прототипами (на підставі порівняльних характеристик. Видовий склад та характеристики виявлених лишайникових угруповань відрізняється від відомих лишайникових синтаксонів у Європі. Нами було запропоновано два нових для науки союзи, шість нових для науки асоціацій та три нові для науки субасоціації [Khodosovtsev et al. 2019, 2022 a, b]. *Aspicilion intermutantis* Khodosovtsev et al. all. nov. prov. – новий для науки союз, що включає ксерофільні та омброфільні угруповання лишайників на слабко-кислих до нейтральних силікатних гірських порід у рівнинних аридних ландшафтах південно-Східної Європи. Союз включає дві нові для науки асоціації. Ще

один новий для науки союз *Staurothelion frustulosae* Khodosovtsev et al. all. nov., який відрізняється від середземноморського *Peltulion euplocae* видовим складом та формуванням у місцях тимчасових водотоків та на кліфах рівнинних річок в умовах помірно-континентального клімату південно-східної. Союз включає дві нові асоціації. Описана нова асоціація з союзу *Aspicilion contortae* [Khodosovtsev et al., 2019] на вапнякових камінцях в петрофітних степах Північного Причорномор'я та нова для науки асоціація на сірих діюнах Гендрівської коси (Херсонська область). З території України описано нові для науки види альгофільних та ліхенофільних грибів *Epibryon kondratyukii* Khodos. et Darmostuk, *Xanthoria tendraensis* S. Kondr., Darmostuk et Khodos. та *Zwackhiomyces khodosovtsevii* Darmostuk.

Публікації за результатами досліджень. На основі матеріалів, отриманих в результаті проведених досліджень першого року виконання науково-дослідної роботи, надруковано 4 монографії, опубліковано 12 статей у журналах, які включені до наукометричної бази даних SCOPUS, 10 – у фахових виданнях України.

Журнали, які включені до наукометричної бази даних SCOPUS:

1. Ellis, L. T., Aleffi, M., Bączkiewicz, A., Buczkowska, K., Bambe, B., **Boiko, M.**, Zagorodniuk, N., Brusa, G., Burghardt, M., Calleja, J. A., Mazimpaka, V., Lara, F., Fedosov, V. E., Gremmen, N. J. M., Homm, T., Hugonnot, V., Ignatova, E. A., Klama, H., Kučera, J., ... Wolski, G. J. (2019). New national and regional bryophyte records, 60. *Journal of Bryology*, 41, 285-299.
2. Ellis L. T., Afonina O. M., Czernyadjeva I. V., Konoreva L. A., Potemkin A. D., Kotkova V. M., Alataş M., Blom H. H., **Boiko M.**, Cabral R. A., Jimenez S., Dagnino D., Turcato C., Minuto L., Erzberger P., Ezer T., Galanina O. V., Hodgetts N., Ignatov M. S., Ignatova E. A., Kazanovsky S. G., Kiebacher T., Köckinger H., Korolkova E. O., Larraín J., Maksimov A. I., Maity D., Martins A., Sim-Sim M., Monteiro F., Catarino L., Medina R., Nobis M., Nowak A., Ochyra R., Parnikoza I., Ivanets V., Plášek V., Philippe M., Saha P., Aziz Md. N., Shkurko A. V., Ștefănuț S., Suárez G. M., Uygur A., Erkul K., Wierzgoń

- M., Graulich A. (2020): New national and regional bryophyte records, 63. *Journal of Bryology* 42(3): 281-296.
3. Ellis L. T., Alataş M., Aleffi M., Álvaro Alba W. R., Becerra Infante D. A., Cárdenas Espinosa K. A., Aziz Md N., Bakalin V. A., Bergamo Decarli G., **Boiko M.**, Zagorodniuk N., Boiko L. M., Borovichev E. A., Brusa G., Cano M. J., Jiménez J. A., Choi S. S., Draper I., Lara F., Dunlin M. V., Enroth J., Ezer T., Fedosov V. E., Fuertes E., Garilleti R., Albertos B., Gradstein S. R., Graulich A., Hugonnot V., Hyun C. W., Kırmacı M., Filiz F., Çatak U., Konstantinova N. A., Savchenko A. N., Kropik M., Kučera J., Kürschner H., Kuzmina E. Yu., Liksakova N. S., Maity D., Martin P., McIntosh T. T., van Melick H. M. H., Moncada B., Németh Cs., O’Leary S. V., Peñaloza-Bojacá G. F., Maciel-Silva S. A., Poponessi S., Cogoni A., Porley R. D., Potemkin A. D., Puglisi M., Sciandrello S., Rawat K. K., Sahu V., Paul R. R., Ryan M., Saha P., Salas D. S., Segarra-Moragues J. G., Sguazzin F., Shafigullina N. R., Shevock J. R., Ştefănuţ S., Uygur A., Karaman Erkul S., Ursavaş S., Özen A., Zechmeister H. G. Zander R. H. (2021) New national and regional bryophyte records, 66, (2021). *Journal of Bryology* 43(2): 193-212.
 4. **Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V.,** Diduch Ya.P., Pylypenko I.O. (2019). *Verrucario viridulae-Staurotheletum hymenogoniae*, a new calcicolous lichen community as a component of petrophytic grassland habitats in the Northern Black Sea region. *Mediterranean Botany* 40(1): 21-32.
 5. **Darmostuk V.V., Khodosovtsev A.Y.** (2019) *Epibryon kondratyukii* sp. nov., a new algicolous fungus, and notes on rare lichenicolous fungi collected in Southern Ukraine *Folia Cryptog. Estonica*, Fasc. 56: 109–116.
 6. Kapets N. V., **Kondratyuk S. Y.** (2019). New data on lichenicolous fungi of the Teteriv River basin (Ukraine). *Acta Botanica Hungarica* 61(1–2): 45–54.
 7. Ellis L. T., O. M. Afonina,... **M.F. Boiko** et al. (2020). New national and regional bryophyte records, 63 *Journal of Bryology*, 42 (3): 281-296.

8. **Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V.** (2020). Records of lichen species new for Ukraine from steppe habitats of the country. *Botanica Serbica*, 44(2): 243-250.
9. **Kondratyuk S.Y.,** Lőkös L., Jeong M.-H., Oh S.-O., Kondratiuk A.S., J.-S. Hur. (2020). Contributions to Molecular Phylogeny of Lichen-Forming Fungi, 1. The Family *Candelariaceae*. *Acta Botanica Hungarica*, 62 (3-4): 293-307.
10. **Kondratyuk S.Y.,** Popova L. P., **Khodosovtsev O.Ye.,** Lőkös L., Fedorenko N. M. and N. V. Kapets. (2021). The fourth checklist of Ukrainian lichen-forming and lichenicolous fungi with analysis of current additions *Acta Botanica Hungarica* 63(1–2): 97–163.
11. **Darmostuk V.V.** (2021). Lichenicolous fungi on *Verrucaria* s. lat. in Ukraine with the description of *Zwackhiomyces khodosovtsevii* sp. nov. and a key to the lichenicolous fungi on *Verrucaria* s. lat. *Botanica Serbica*, 45(2):293-301.
12. **Darmostuk V.V.** (2021). *Pronectria gromakovae*, a new lichenicolous fungus on *Lecanora populicola* and notes on other records from Kharkiv region (Ukraine). *Lindbergia* 1: 1-7.

Журнали, які включені до наукометричної бази даних SCOPUS

(в друці)

1. **Khodosovtsev A., Darmostuk V.,** Prylutskyi O., Kuzemko A. (2022). Silicolous lichen communities of the Ukrainian Crystalline Shield. *Applied vegetation Science* (in press)
2. **Khodosovtsev A., Darmostuk V., Kondratyuk S.** (2022). *Xanthoria tendraensis* sp. nov. and *Xanthorietum tendraensis* ass. nova from the Northern Black Sea Coast (Ukraine). *Folia Geobotanica* (in press)

Монографії, опубліковані у вітчизняних виданнях

1. Мойсієнко І. І., **Ходосовцев О.Є., Бойко М. Ф.,** Кунц Б., Мельник Р.П., Загороднюк Н.В., **Дармостук В.В.,** Захарова М.Я., Клименко В.М.,

- Дайнеко П.М., **Малюга Н.Г.** Старовинні забуті парки Херсонщини. Херсон: Видавничий дім “Гельветика”, 2019. – 300 с.
2. **Мойсієнко І. І., Ходосовцев О. Є.,** Пилипенко І. О., **Бойко М. Ф.,** Мальчикова Д. С., Клименко В. М., Пономарьова А. А., Захарова М. Я., **Дармошук В. В.** Перспективні заповідні об’єкти Херсонської області Херсон: Видавничий дім “Гельветика”, 2020. – 166 с.
 3. **Мойсієнко І.І., Ходосовцев О.Є.** та ін. Біотопи степової зони України (за ред. академіка НАН України Я.П. Дідуха). Київ – Чернівці: ДрукАРТ, 2020. – 392 с.
 4. Кондратюк С.Я., Попова Л.П., Федоренко Н.М., **Ходосовцев О.Є.** Продромус спорових рослин України: лишайники. – К.: Наукова думка, 2021. – 730 с.

Статті у виданнях, що включені до переліку наукових фахових видань

України:

1. **Дармошук В.В.** (2019). Рід *Lichenosonium* (Lichenosoniaceae, Ascomycota) в Україні. *Український ботанічний журнал*, 76(2): 101–113.
2. **Дармошук В.В.** (2019). До вивчення ліхенофільної мікобіоти України: рід *Zwackhiomyces* (Xanthopyreniaceae, Collemopsidiales). *Український ботанічний журнал*, 76(4): 301–315.
3. **Ходосовцев О.Є., Дармошук В.В.,** Мойсієнко І.І., Захарова М.Я., Деркач О.М. (2019). *Fulgensia desertorum* (Teloschistales, Teloschistaceae) та інші вразливі лишайники в угрупованні *Topiniopsisoretum decipiens* // *Український ботанічний журнал* 76(3): 236–242.
4. **Ходосовцев О.Є., Дармошук В.В.,** Ходосовцева Ю.А., Гайченя Ю.В. (2019). Лишайники та ліхенофільні гриби Трикратського гранітного масиву (Україна). *Чорноморськ. бот. ж.*, 15 (1): 54–68.
5. **Ходосовцев О.Є.,** Ширяєва Д.В., Безсмертна О.О., Вашеняк Ю.А., Кучер О.О., Чусова О.О., Куземко А.А. (2021). Лишайники роду

- Cladonia* P. Browne в трав'яних біотопах України. *Чорноморськ. бот. ж.* 17 (4): 247-285.
6. Ширяєва Д.В., Винокуров Д.С., Бойко Г.В., Деркач О.М., Дідух Я.П., Коломієць Г.В., Куземко А.А., Мойсієнко І.І., Мосякін С.Л., **Ходосовцев О.Є.** Загроза існуванню рідкісних видів флори та біотопів долини Південного Бугу за умови чергового підняття рівня Олександрівського водосховища. *Український ботанічний журнал*, 2021, 78 (2): 145-153.
 7. **Boiko M.**, Gapon S., Lobachevs'ka O., Mamchur Z., Virchenko V. Recent literature of bryophytes in Ukraine (2016–2020). (2021). *Chornomors'k. bot. z.*, 17 (2): 95-105.
 8. **Darmostuk V.V., Khodosovtsev A.Ye.** (2020). Notes to lichen-forming and lichenicolous fungi in Ukraine I. *Chornomors'k. bot. z.*, 16 (3): 257–274.
 9. **Darmostuk V.V., Khodosovtsev A.Ye.** (2021). Old artificial parks as a key spot of corticolous lichen diversity in Southern Ukraine *Chornomors'k. bot. z.*, 17 (2): 148-163.
 10. **Darmostuk V.V., Khodosovtsev A.Ye., Gromakova A.V., Sira O. Ye., Davydov D.A., Gavrylenko L.M., Khodosovtseva Y.A.** (2021). Notes to lichens and fungi in Ukraine II. *Чорноморськ. бот. ж.*, 17 (3): 180-197.
 11. **Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V.** (2020). Lichens and lichenicolous fungi of the Khortytsia Island (Ukraine). *Chornomors'k. bot. z.*, 16(1): 74–80.

Теми захищених дисертацій

1. Гавриленко Л.М. Лишайники яружно-балкових систем Нижнього Дніпра. – Кваліфікаційна робота на правах рукопису. Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук за спеціальністю 03.00.21 – мікологія. – Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного, Національна академія наук України, Київ, 2020.

2. Дармостук В.В. Ліхенофільні гриби степової зони України. – Кваліфікаційна робота на правах рукопису. Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 Біологія – Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного, Національна академія наук України, Київ, 2020.

Інші видання

1. Ходосовцев О. Є., Дармостук В. В. Знахідки лишайників, занесених до Червоної книги України, у Степовій зоні. В кн.: Знахідки рослин і грибів Червоної книги та Бернської конвенції (Резолюція 6). – Т. 1 / наук. ред. А. А. Куземко. – Київ – Чернівці: Друк Арт, 2019. – 496 с. – (Серія: «Conservation Biology in Ukraine»; вип. 11). – С. 431-434.

Теми магістерських робіт

1. Гайченя Ю.В. Лишайники Трикратського гранітного масиву. Кваліфікаційна робота на здобуття ступеня вищої освіти «магістр» Спеціальності 091 Біологія, Херсон, 2019.
2. Раківський В.М. Лишайники Національного природного парку «Бузький Гард». Кваліфікаційна робота на здобуття ступеня вищої освіти «магістр» Спеціальності 091 Біологія, Херсон, 2020.
3. Гаврилов Д.В. Лишайники роду *Porpidia* (Lecideales, Ascomycota) України. Кваліфікаційна робота на здобуття ступеня вищої освіти «магістр» Спеціальності 091 Біологія, Херсон, 2021.

РОЗДІЛ 1. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

1.1. Матеріали

В основу роботи покладено матеріали 12 експедиційних виїздів (Дніпропетровська, Закарпатська, Івано-Франківська, Кіровоградська, Миколаївська, Рівненська, Тернопільська, Чернівецька, Херсонська області), під час яких зібрано близько 1200 зразків лишайників та ліхенофільних грибів та зроблено більше 300 описів епілітних лишайникових угруповань. Також до роботи були залучені гербарні зразки, які збиралися протягом останніх років і зберігаються у вищезазначених колекціях. Крім того, матеріалами стали польові записи, зроблені учасниками проекту протягом експедиційних виїздів минулих років, і які не увійшли до публікацій.

1.2 Виділення ДНК з гербарних зразків лишайників

Виділення тотальної геномної ДНК із досліджуваних зразків проводився із застосуванням СТАВ-методу екстракції [Doyle, 1990]. Заморожені за допомогою газоподібного нітрогену зразки матеріалу (апотеції) спочатку гомогенізували до стану пудри у епендорфах, після чого додавали по 500 мкл попередньо підігрітого до 60°C СТАВ-буферу ($\omega = 3\%$) з 2-меркаптоетанолом ($\omega = 0,2\%$). Надалі проби інкубувати протягом 60 хв за температури 60°C в термостаті. По завершенні інкубації до пробірки додавали 600 мкл суміші хлороформ-ізоаміловий спирт і залишали на 10 хв. Після цього проводили центрифугування протягом 15 хв. при 11336.52 g. Отриманий супернатант переносили в окрему чисту пробірку. До отриманого супернатанту додавали 2/3 об'єму ізопропіловий спирт, перемішували та залишали у морозильній камері на 2-3 години за температури -20°C. Після відтаювання

проводили повторне центрифугування зразків протягом 25 хв при 11336.52 g, осад промивали розчином етанолу ($\omega=80\%$), підсушували та розчиняли у 20 мкл TE-буфера.

Візуалізацію виділеної ДНК проводили класичним методом електрофорезу ДНК в гелі агарози ($\omega=1\%$). Електрофорез проводили в TBE-буфері при напрузі 100 В протягом 60 хв. Після проходження електрофорезу гель фарбували шляхом занурення у розчин броміду етидію (0.05 мкг/мл) протягом 20 хв. В якості маркера ДНК для оцінки довжини отриманого продукту використовували DNA LadderMix 100-10000 bp (Fermentas).

Ампліфікацію здійснювали в термоциклері. Умови ампліфікації: початкова денатурація: 94°C – 30 сек (5 циклів), 55 °C – 30 сек, 72°C – 1 хв; кількість циклів – 33, завершальна елонгація: 72°C – 10 хв.

Для ампліфікації послідовності, яка включала ITS1-5,8-ITS2 кластеру рибосомальних генів, було використано пару праймерів ITS1 та ITS4, які вважаються універсальними евкаріотичними праймерами [White, 1990]. Аналіз продуктів ампліфікації проводили шляхом розділення фрагментів ДНК в гелі агарози ($\omega=1\%$).

Очікувана довжина отриманого продукту складала 650-750 п.н. Очистка та секвенування ампліконів здійснювалася на комерційній основі компанією MACROGEN (Нідерланди).

1.3 Анатомо-морфологічні методи ідентифікації лишайників, ліхенофільних грибів та мохоподібних

Під час мікроскопічних методів дослідження морфологічної та анатомічної будови лишайників проводили з використанням стандартної світлової мікроскопії з використанням LOMO мікроскоп (MBS–2, Micromed–2) із різним збільшенням (окуляр x15 і об'єктиви x4, x8, x12, x40), леза, препарувальні голки, покривні і предметні скельця, різноманітні хімічні реактиви. Для виготовлення зрізу потрібно об'єкт, наприклад плодове тіло

або частину слані, насамперед очистити від землі і пилу і розмочити його, поклавши на 3-4 хв. на предметне скло в краплю води. Коли об'єкт розмокне, його переносять на лист фільтрувального паперу, щоб прибрати зайву воду з його поверхні. Різати об'єкт потрібно, проводячи бритвою в напрямку до себе і навскіс, притому так, щоб зріз проходив через нього. З зроблених зрізів вибирають найтонші, на яких завжди краще видно деталі будови і правильніше можна визначити колір необхідних частин об'єкта. Серед хімічних реактивів ми використовували: КОН (10%-й розчин), гіпохлорид кальція $\text{Ca}(\text{ClO})_2$, ці два реактиви можуть використовуватись разом; розчин йоду в калій йодиді J в KJ ; спиртовий розчин парафенілендіаміна $\text{C}_6\text{H}_4(\text{NH}_2)_2$. Зразки були заміряні з точністю до 0.2 μm для аскоспор, конідій, сумок та конідіогенних клітин та до 5 μm плодових тіл. Виміри були зроблені як $(\text{min}-)\text{mean}-\text{SD}-\text{mean}+\text{SD}(-\text{max})$. Фотографії були зроблені камерою Levenhuk C510 NG. Усі зразки зберігаються в ліхенологічному гербарії Херсонського державного університету (KHER).

1.4 Методи дослідження лишайникових угруповань

Описи угруповань епілітних лишайникових угруповань проводилися на пробних ділянках 1×1 м. Лишайники на дрібних камінцях (щебінь 1-10 см завширшки) відбиралися у різних ділянках одноманітної пробної площі (до 10 різних камінців). Відсоток проективного покриття епілітних лишайників встановлювався від загальної площі щебню на пробній ділянці. Відсоток проективного покриття епігейних лишайників, мохоподібних та судинних рослин встановлювався від загальної площі пробної ділянки. Видовий склад лишайників та ліхенофільних грибів перевіряли у лабораторії біорізноманіття та екологічного моніторингу ім. Й.К. Пачоського Херсонського державного університету з використанням мікроскопів МБС-2 та MICROMED-2. В описах була використана шкала рясності Й. Браун-Бланке: r – вид дуже

рідкісний, покриття незначне; + – вид рідкісний, має мале проективне покриття до 1%; 1 – проективне покриття 1-4%; 2 – проективне покриття 5-25%; 3 – проективне покриття 25-50%; 4 – проективне покриття 50-75%; 5 – проективне покриття більше 75%. Класи постійності: I – менше 20%, II – 21-40%, III – 41-60%, IV – 61-80%, V-81-100%. Депонування описів лишайникових угруповань було проведено за допомогою програмного забезпечення Turboveg 1.4.2 [Hennekens & Schaminée, 2001]. У результаті досліджень створено базу даних силікатних лишайникових угруповань, яка налічує 354 описи.

Обробку описів лишайникових угруповань проводили за допомогою програмного забезпечення Juice [Tichý, 2002] з використанням методів ієрархічної кластеризації з використанням інстальованого пакету PC-ORD [Grandin, 2006] з перетворенням даних на рівні обрізання псевдовидів 0-5-25 %. Кількість кластерів визначали на основі результатів аналізу структури дендрограми. Для виявлення особливостей екологічної диференціації ми використали метод головних компонент. Діагностичні види визначали за значенням коефіцієнту $\rho_{hy} < 25\%$ та високим діагностичним значенням $< 50\%$. Постійні види становили $> 60\%$. Домінуючими видами є види з проективним покриттям понад 20% [Ходосовцев та ін., 2011]. Опис нових лишайникових та мохових угруповань проводився згідно рекомендацій фітоценотичного кодексу номенклатури [Weber et al., 2000]. DCA ординація сформованих кластерів була проведена за допомогою підключеного пакету R-project у середовищі Juice.

Порівняння подібних синтаксонів (асоціацій та субасоціацій) проводився в програмі STATISTICA 10.0 StatSoft Inc. 2018 (Ward's метод та City-block дистанція). Для побудови графу використано кілька синтасономічних таблиць, які було опубліковано раніше. Зокрема, константність видів [Klement, 1955; Drehwald, 1993] було трансформовано наступним чином: I – 10%, II – 30%, III – 50%, IV – 70%, V – 90%. У роботі А. Гіліцера (Hilitzer, 1923), ми використовували відсотки константності, які

наведені у таблицях, проте деякі види наведені без константності (e.g. Hilitzer, 1923: page 5, tab.I, column I-IX), тому ми призначили 10% константності для таких видів. У роботі А. Гіліцера (Hilitzer, 1927) було використано рівні константності К 90-100%, А 34-89%, О < 34%, які були трансформовано за середніми значеннями К – 95%, А – 61%, О – 17%. Назви видів було трансформовано за новими списками видів [Nimis et al., 2018].

Таблиця 1.2

Синоптичні таблиця, які були використані для порівняння

N	Асоціація	Література
	<i>Acarosporium sinopicae</i> Hilitzer 1923	Hilitzer, 1923
	<i>Acarosporium sinopicae</i> Hilitzer 1923	Klement, 1955
	<i>Acarospora fuscata</i> -ass. Hilitzer, 1925	Hilitzer, 1925
	<i>Aspicilia caesiocinerea</i> -ass. Hilitzer, 1925,	Hilitzer, 1925
	<i>Aspicilia cinerea</i> -ass. sensu Hilitzer, 1927	Hilitzer, 1927
	<i>Aspicilio cinerei</i> - <i>Ramalinetum pollinariae</i> Kapets et al. 2019	Kapets et al., 2018
	<i>Aspicilietum contortae</i> Keiser 1926 emend Klement 1955	Klement, 1955
	<i>Aspicilietum calcareae</i> subass. <i>caloplacaetosum oasis</i> Roux 1978 nom corr. Roux 2009	Roux, 1978
	<i>Aspicilia calcarea</i> subass. <i>caloplacetosum flavovirescentis</i> Roux 1978 nom corr. 2009	Roux 2009
	<i>Aspicilietum cinereae</i> Frey 1923	Klement 1955
	<i>Aspicilietum cinerea</i> Frey 1923	Kapetz et al., 2018
	<i>Gyrophora flocculosa</i> -ass. Hilitzer, 1925	Hilitzer, 1925
	<i>Gyrophora polyphylla</i> -ass. Hillitzer 1927	Hillitzer 1927
	<i>Caloplaca tegularis</i> -ass. Hilitzer, 1927	Hilitzer, 1927
	<i>Caloplacetum lacteae-marmoratae</i> Roux 2009	Roux, 1978, 2009
	<i>Candelarielletum corallizae</i> Masse 1964	Drehwald 1993

	<i>Lecanora orosthea</i> -ass. Hilitzer 1927;	Hilitzer 1927
	<i>Lecanora rupicola</i> coom. Egea, Llimona, 1987	Egea & Llimona, 1991
	<i>Lecanora sordida</i> -ass. Hilitzer, 1925	Hilitzer, 1925
	<i>Lecanoro-Aspicilietum epiglyptae</i> Egea & Llimona 1987	Egea, Llimona, 1987
	<i>Parmelia conspersa</i> -ass. Hilitzer, 1925	Hilitzer, 1925
	<i>Parmelietum conspersae</i> Hilitzer 1925	Drehwald, 1993
	<i>Parmelietum conspersae</i> Hilitzer 1925	Klement 1955
	<i>Parmelietum conspersae</i> Hilitzer 1925	Kapetz et al., 2018
	<i>Parmelia glomelifera</i> -ass. Hilitzer, 1925	Hilitzer, 1925
	<i>Parmelia glomelifera</i> -ass. Hilitzer 1925	Hilitzer 1927
	<i>Parmelietum molliusculae</i> Gray 1927	Klement, 1955
	<i>Parmelietum molliusculae</i> Grey 1927	Galle, 1965
	<i>Parmelietum somloensis</i> Grey 1927	Kapetz et al., 2018
	<i>Physcietum dubia</i> Santesson 1949	Klement, 1955
	<i>Physcietum tereteusculae</i> Hilitzer 1927	Hilitzer, 1927
	<i>Physcietum tereteusculae</i> Hilitzer 1927	Klement, 1955
	<i>Placocarpetum schaeereri</i> Klement 1955 emend Roux 1978	Roux, 1978
	<i>Placodium rubinum</i> -ass. Hilitzer 1925	Hilitzer, 1925
	<i>Placodium saxicola</i> -ass. Hilitzer, 1925	Hilitzer 1925
	<i>Ramalinetum strepsilis</i> Motyka 1925	Klement, 1955
	<i>Rinodina oreina</i> -ass. Hilitzer, 1925	Hilitzer, 1925
	<i>Ramalina strepsilis</i> -ass. Hilitzer, 1925	Hilitzer, 1925
	<i>Rhizocarpon geographicum</i> -ass. Hilitzer, 1925	Hilitzer, 1925
	<i>Rinodina oreina</i> -ass. Hilitzer 1925	Hilitzer 1925
	<i>Umbilicarietum deustae</i> Frey 1933	Klement, 1955
	<i>Umbilicarietum deustae</i> Frey 1933	Drehwald, 1993
	<i>Umbilicarietum hirsutae</i> Klement 1931	Klement, 1955

	<i>Umbilicarietum hirsutae</i> (a) Klement 1931	Drehwald, 1993
	<i>Umbilicarietum hirsutae</i> (b) Klement 1931	Drehwald, 1993
	<i>Umbilicaria pustulata</i> -ass. Hillitzer 1925	Hilitzer, 1925
	<i>Umbilicarietum murinae</i> (Massé, 1964), Wirth, 1972	Egea, Llimona, 1987
	<i>Xanthorietum calcicolae</i>	Klement 1955

РОЗДІЛ 2. РЕЗУЛЬТАТИ ДОСЛІДЖЕНЬ

2.1 Критико-таксономічний аналіз лишайників, ліхенофільних грибів та мохоподібних в літогенних біотопах

2.1.1 Лишайники

Aspicilia viridescens (A. Massal.) Hue

Вид морфологічно схожий на *Circinaria contorta* та *C. caesiocinerea*. Таксон характеризується більш-менш розсіяними (особливо в молодому віці) зелено-сірими чешуйчатими та суббубонатними ареолами, більш-менш піднятими зрілими апотеціями та зростанням на затінених вологих поверхнях граніту та пісковика. *Miriquidica complanata*, про яку йдеться у [Ходосовцев, Зав`ялова, 2008] із Запорізької області, слід вилучити з регіонального списку лишайників, оскільки єдиний відомий екземпляр (KNER 4213) належить до *Aspicilia viridescens*. *A. viridescens* був відомий лише з півострова Крим [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020]. Новий для Дніпропетровської, Черкаської, Миколаївської, Рівненської та Запорізької областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Aspiciliella inermutans (Nyl.) M. Choisy in Werner

Це поширений лишайник на гранітах Українського кристалічного щита, але в українських ліхенологічних працях він повідомляється як *Aspicilia cinerea* s. lat. [Ходосовцев, 1999; Ходосовцев, Зав`ялова, 2008а, 2008b; Оксер, 2010; Дармостук, Ходосовцев, 2014; Ходосовцев et al., 2013, 2019; Ходосовцев & Дармостук, 2017]. Таксономічний перегляд *Aspiciliella inermutans* s.lat. було надано нещодавно [Zakeri et al., 2019]. Серед цитованих екземплярів два екземпляри цього виду (генотип D) були зібрані з Миколаївської області (Україна). *A. inermutans* характеризується короткими конідіями довжиною 7–10 мкм та середньо-сірими до світло-коричневих

ареолами (старі зразки) з білими лініями навколо ареол та К + (червонуватим) талом. *Aspiciliella intermutans* була відома з АР Крим, Донецької [Ходосовцев et al., 2013] та Дніпропетровської [Наумович, 2009] областей. *Aspicilia cinerea* у цьому дослідженні не підтверджено на рівнинній частині України. Ми підсумовуємо, що *A. cinerea* є сумнівним таксоном, і всі зразки з України, зазначені як “*Aspicilia cinerea*”, потребують критичного перегляду.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Bacidia viridescens* (A. Massal.) Hellb.**

Bacidia viridescens морфологічно схожа на широко поширену *B. bagliettoana* (A. Massal. & De Not.) Jatta, але відрізняється безбарвним гіпотецієм та зростанням на затінених вапнякових поверхнях. Усі досліджені зразки *B. bagliettoana* (КНЕР) зі степової зони були зібрані на карбонатному ґрунті. Цей вид було відмічено з кількох локалітетів у Центральній Європі (Diederich et al., 1992; Purvis et al., 1992; Berger, Türk, 1993; van den Boom et al., 1995; Scholz, 2000; Mayrhofer et al., 2001; Czarnota, Coppins, 2007; Svoboda et al., 2007). Новий для України.

Досліджені зразки: [Khodosovtsev, Darmostuk, 2020].

***Buellia sequax* (Nyl.) Zahlbr.**

Відмічений на силікатних скелях, новий для рівнинної частини України.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Circinaria calcarea* (L.) A. Nordin, S. Savić et Tibell**

Звичайний вид на вапнякових відслоненнях, новий для Харківської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk et al., 2021].

***Cladonia acuminata* (Ach.) Norrl.**

Лишайник характеризується короткими, 1–3 см завдовжки шилоподібними соредіозними подеціями (як у *C. rei* та *C. subulata*), K+ (жовтіють, пізніше червоніють), Pd+ (червоніють). Новий для України вид.

Досліджені зразки: [Ходосовцев та ін., 2021].

***Cladonia asahinae* J.W. Thomson**

Лишайник розглядався як внутрішньовидовий таксон у складі комплексу *Cladonia chlorophaea*. При дослідженні лишайників Середземноморського регіону [BURGAZ et al., 2020] цей таксон був виокремлений у ранзі виду. Головними таксономічними ознаками *C. asahinae* автори вважають келихи з двома типами соредій – порохнистих (20–40 мкм діаметром) та зернистих (60–150 мкм діаметром), подеції K–, C–, Pd+ (червоніють) із зернисто-бородавчастим коровим шаром при основі. Близький за морфологією *C. chlorophaea* s. str. має лише зернисті соредії, а *C. conista* – лише порохнисті соредії. Лишайник переважно зростає на прошарках ґрунту між силікатними скелями. Новий вид для України.

Досліджені зразки: [Ходосовцев та ін., 2021].

***Cladonia cariosa* (Ach.) Spreng.**

Трапляється на прошарках ґрунту між силікатними відслоненнями. Новий для Миколаївської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020; Ходосовцев та ін., 2021].

***Cladonia conista* (Nyl.) Robbins**

Лишайник морфологічно схожий на *C. fimbriata*, проте відрізняється наявністю розвинутого корового шару у нижній частині келихоподібних подеціїв, K–, C–, Pd+ (червоніє). Схожий також і на *C. asahinae*, який має подібний коровий шар при основі і келихоподібні подеції, проте утворює крім порохнистих (20–40 мкм діаметром), також і зернисті (40–80 мкм діаметром)

соредії всередині та по краях келихів, а коровий шар при основі подеціїв нерівний, бугорчастий або перемішаний із зернистими соредіями. Невідома в Україні *C. homosekikaica* Nuno морфологічно не відрізняється від *C. conista*, проте містить хомосекікаїкову та секікаїкову кислоти, переважають хемотипи з Pd–. Уперше наводиться для України.

Досліджені зразки: [Ходосовцев та ін., 2021].

Cladonia decorticata (Flörke) Spreng.

Основними таксономічними ознаками виду є розколоті шилоподібні подеції (1–3 см завдовжки з відсутнім коровим шаром у верхній частині від чого вони мають білуватий колір та розвинутими лусочками у їх нижній частині, K–, C–, Pd–. *Cladonia decorticata* схожий на *C. rei*, проте останній має соредії у верхній частині. Новий для України вид.

Досліджені зразки: [Ходосовцев та ін., 2021].

Cladonia symphicarpa (Ach.) Fr.

Зрідка трапляється в Україні в петрофітних степах. Новий для Миколаївської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Diplotomma chlorophaeum (Hepp ex Leight.) Szatala

Рідкісний лишайник, знайдений на силікатних скелях. Новий для Миколаївської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk et al., 2021].

Diplotomma hedinii (H. Magn.) P. Clerc & Cl. Roux

Звичайний лишайник для вапнякових скель, проте новий для Харківської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk et al., 2021].

Haematomma nemetzii J. Steiner

Цей рідкісний вид відомий із середземноморського узбережжя Туреччини, Греції, Хорватії та Болгарії (Steiner, 1896; Staiger, Kalb, 1995; John, 1996; Sipman, Raus, 2002; Vondrák, 2006). Новий для України вид.

Lambiella insularis (Nyl.) T. Sprib.

Новий для Миколаївської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Lecanora orosthea (Ach.) Ach.

Новий для Черкаської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Lecania turicensis (Hepp) Müll. Arg.

Звичайний лишайник для вапнякових відслонень, проте новий для Харківської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk et al., 2021].

Lecidea sarcogynoides Körb.

Цей вид характеризується ендолітною сланню, нечисленними поодинокими чорними блискучими апотеціями, темно коричневим гіпотецієм та блідо рожевим гіменієм з K+ частинами. Лишайник зростає на силікатних відслоненнях у аридних регіонах. Це широко поширений вид на території Європи, Азії та Африки. Новий для України вид.

Досліджені зразки: [Khodosovtsev, Darmostuk, 2020].

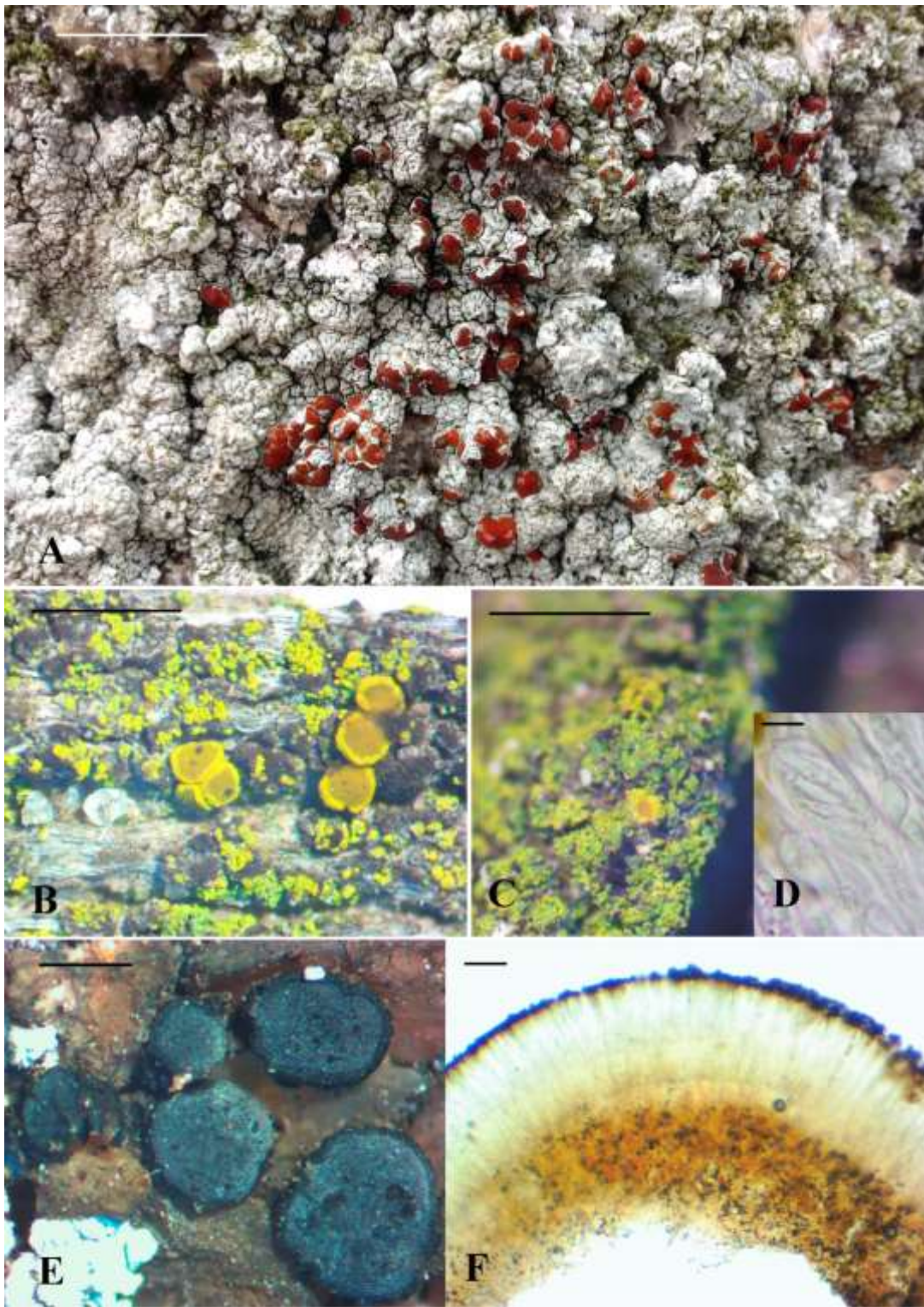


Рис. 2.1 *Haematomma nemetzii*: А – загальний вигляд; *Candelariella xanthostigmoides*: В – слань та апотеції (KHER 12216), С – загальний вигляд (KHER 12281), D – сумки з аскоспорами; *Lecidea sarcogynoides*: E – апотеції, F – зріз через апотеції. Мірна лінійка: А, В, С, E – 1 mm, D – 10 μ m, F – 50 μ m (за Khodosovtsev, Darmostuk, 2020).

Lepraria borealis Lohtander & Tensberg

В Україні, цей вид було наведено з АР Криму на основі двох зразків з Аю-Дагу (Окснер, 2010), які було ідентифіковано чеськими ліхенодогами J. Malíček та O. Peksa. Цей вид характеризується К+ жовтуватис, С-, КС-, Pd- (рідко жовтуватим) реакцією слані. Зразки *Lepraria neglecta* з Українських Карпат (KNER 2242, 8955) мають КС + рожеву реакцію. Зразки *Lepraria neglecta* було наведено у кількох роботах (Ходосовцев & Зав'ялова, 2008а; Дармостук & Ходосовцев, 2014; Ходосовцев et al., 2013, 2019), проте всі вони відносяться до *Lepraria borealis*.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Lepraria membranacea (Dicks.) Vainio

Новий для Черкаської лбласти.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Montanelia disjuncta (Erichsen) Divakar, A. Crespo, Wedin & Essl.

Новий для Донецької та Миколаївської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Placynthiella icmalea (Ach.) Coppins & P. James

Новий для Черкаської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Protoparmeliopsis achariana (A. L. Sm.) Moberg & R. Sant.

Новий для Миколаївської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Protoparmeliopsis versicolor (Pers.) M. Choisy

До цього виду ми відносимо зразки, переважно на вапняках, які мають білувату поволоку по краю лопатей. В більшості робіт з півдня України він цитується як *Protoparmeliopsis muralis* s. lat.

Protoparmeliopsis bolcana (Pollini) Lumbsch

Новий для Черкаської та Херсонської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Protoparmeliopsis garovaglii (Körb.) Arup, Zhao Xin & Lumbsch

Новий для Херсонської та Миколаївської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Porpidia contraponenda (Arnold) Knoph & Hertel

Вид зафіксовано з гори Карагач (АР Крим) [Ходосовцев, 2004], але екземпляр з півострова Крим (КНЕР 8052) має добре розвинену сіру слань, К⁺ жовте та Рd⁺ оранжевіє, голі чорні апотеції (0,6–1,2 мкм діаметром), чорний ексципул у середній частині та дрібні аскоспори (12–15 × 6–8 мкм), К[–] гіпотецій. Це не є ознаками *P. contraponenda*, і, ймовірно, екземпляр відноситься до комплексу *P. crustulata*. Нещодавно ми зібрали два екземпляри *P. contraponenda* в Закарпатській області [Darmostuk et al., 2021]. Вид майже не відрізняється від *P. crustulata*, але у *P. crustulata* білуваті та сіруваті талломи, великі аскоспори (до 16–20 × 6–9 мкм проти 14–17 × 4–7 мкм у *P. crustulata*) і повністю чорний до темно-коричневого внутрішній ексципул у *P. contraponenda* (проти середньо-коричневого у *P. crustulata*) можуть бути діагностичними ознаками. Це новий вид для Закарпатської області, але цей вид необхідно виключити зі списку лишайників Кримського півострова [Darmostuk et al., 2021].

Досліджені зразки: [Darmostuk et al., 2021].

Porpidia nigrocruenta (Anzi) Diederich & Sérus.

Основна діагностична ознака, що відрізняє *P. nigrocruenta* від *P. masgosagra* – це реакція К⁺ (малиновий колір) гіпотеція (на зрізі). Новий для Закарпатської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk et al., 2021].

Porpidia rugosa (Taylor) Coppins & Fryday

Наведено сучасні колекції з Українських Карпат. Зразок з Кримського півострова перевизначений як *Tephromela grumosa* (KHER 868) [Darmostuk et al., 2021].

Досліджені зразки: [Darmostuk et al., 2021].

Porpidia soledizodes (Lamy ex Nyl.) J. R. Laundon T

Лишайник характеризується стерильними соредіозними сланями K+ (жовтіє) та Pd + (оранжевіє). Новий для Івано-Франківської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk et al., 2021].

Pyrenodesmia aractina (Fr.) S.Y. Kondr.

Новий для Дніпропетровської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Pyrenodesmia atroflava (Turner) S.Y. Kondr.

Новий для Дніпропетровської та Миколаївської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Pyrenodesmia molariformis (Frolov, Vondrák, Nadyeina & Khodos.) S.Y. Kondr.

Новий для Дніпропетровської, Кіровоградської та Миколаївської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Pyrenopsis subareolata Nyl.

Новий для Дніпропетровської та Миколаївської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Rinodina confragosa (Ach.) Körb.

Новий для Дніпропетровської та Черкаської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Sarcogyne praetermissa* K. Knudsen & Kocourk**

Цей довгий час був сплутаний з *Sarcogyne privigna*, що зростає на вапняках. Зразки *S. praetermissa* (KNER 9039, 9384, 9903) були ідентифіковані як “*Sarcogyne privigna*” у наших кількох працях (Дармостук, 2016а). На сьогодні *S. praetermissa* відома з Чехії, Фінляндії, Угорщини, Монтенегро та Швеції (Knudsen & Kocourková, 2018). Новий для України вид.

Досліджені зразки: [Khodosovtsev, Darmostuk, 2020].

***Scythinium tenuissimum* (Hoffm.) Otálora, P. M. Jørg. & Wedin**

Новий для Миколаївської області, знайдений на пропашках ґрунту між силікатними скелями.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Staurothele frustulenta* Vainio**

Новий для Черкаської області вид з силікатних відслонень.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Staurothele rugulosa* (A. Massal.) Arnold**

Рідкісний лишайник на вапнякових відслоненнях, новий для Херсонської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Thallinocarpon nigrihellum* (Lettau) P. M. Jørg.**

Новий для Дніпропетровської області з силікатних відслонень.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Trapelia glebulosa* (Sm.) J. R. Laundon**

Новий для Черкаської області з силікатних відслонень.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Tephromela grumosa* (Pers.) Hafellner & Cl. Roux**

Знайдений в зразках на силікатних субстратах з АР Крим, один був під назвою '*Porpidia glaucophaea* (Korb.) Hertel & Knoph. Новий для АР Крим.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Xanthocarpia diffusa* (Vondrák & Llimona) Frödén, Arup & Søchting**

Лишайник було знайдено на періодично затоплених місцях на берегах річки Мертвовод. *X. diffusa* було відмічено по узбережжю Чорного та Середземного моря, проте подібні знахідки було відмічено на острівних системах Болгарії, Греції та Іспанії [Vondrák et al., 2011]. Новий для України вид.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Verrucaria viridula* (Schrad.) Ach.**

Звичайний лишайник на вапнякових відслоненнях, прте новий для Харківської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Xanthocarpia interfulgens* (Nyl.) Frödén, Arup & Søchting**

Після Navarro-Rossines et al. (1996), *Caloplaca interfulgens* був маловідомим таксоном з Алжиру та Тунісу. У Європі морфологічно подібні зразки публікувались як *Caloplaca interfulgens* auct. [Nimis et al., 1994; Ходосовцев, 2001]. Після перегляду групи *Caloplaca crenulatella* [Vondrák et al., 2011], зразки *Caloplaca interfulgens* були знайдені в колекціях з Ірану та Казахстану, а також в Австрії, Німеччині, Росії, Словаччині, Чехії (Vondrák et al., 2013), Туреччина [Vondrák et al., 2012] та Польщі [Wilk, 2015]. Ми переглянули зразки посушливих ландшафтів на вапняках під назвою гербарію '*Caloplaca interfulgens* auct' та підтвердили чотири зразки *Xanthocarpia interfulgens* (Nyl.) Frödén, Arup & Søchting з України. Серед них один зразок (KHER 2816) був названий як "*Caloplaca interfulgens* auct" [Ходосовцев, 2001].

Досліджені зразки: [Khodosovtsev, Darmostuk, 2020].

Xanthoparmelia pokornyi (Körb.) O. Blanco, A. Crespo, Elix, D. Hawksw. & Lumbsch

Новий для Черкаської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Xanthoparmelia pulla (Ach.) O. Blanco, A. Crespo, Elix, D. Hawksw. & Lumbsch

Звичайний лишайник для силікатних відслонень, проте новий для Харківської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

2.1.2 Ліхенофільні та альгофільні гриби

Adelococcus interlatens (Arnold) Matzer & Hafellner

Вид був відомий з Європи на ендолітних сланях кальцефільних лишайників, таких як *Clauzadea immersa* (Hoffm.) Hafellner & Bellem., *Hymenelia prevostii* (Duby) Kremp. та *Sarcogyne regularis* Körb. [Arnold, 1879, Matzer & Hafellner, 1990, Navarro-Rosinés, 1992]. Новий для України.

Досліджені зразки: [Khodosovtsev, Darmostuk, 2020].

Arthonia molendoi (Heufl. ex Frauenf.) R. Sant.

Знайдений на оп *Variospora aurantia* на вапнякових відслоненнях. Новий для Херсонської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Arthonia varians (Davies) Nyl.

Знайдений на *Lecanora rupicola*, на силікатних скелях. Новий вид для Черкаської, Дніпропетровської та Запорізької областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Ascochyta candelariellicola* D. Hawksw. & Kalb**

Наші зразки вкладаються в концепцію *Ascochyta candelariellicola* [Hawksworth & Kalb, 1992]. Вид характеризується круглястими, заглибленими, чорними конідіомами до 60 мкм діаметром, ампуліформними гіаліновими конідогенними клітинами (3.2–)3.6–4.8(–5.4) μm ($n=10$) та гіаліновими широко-еліпсоїдними (1–)3-септованими конідіями (8.4–)10.2–13.0(–15.8) × (2.8–)3.0–3.2(–3.8) мкм ($n=30$). Вид росте в гіменіальному шарі *Candelariella aurella*. Інфіковані апотеції стають безбарвними. *Ascochyta candelariellicola* був відомий лише з типового локалітету в Мексиці. Новий для Європи.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Buelliella poetschii* Hafellner**

Зростає на *Endocarpon adscendens*, новий для Миколаївської та Тернопільської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Cercidospora solearispora* Calat., Nav.-Ros. & Hafellner**

Знайдений на *Aspiciliella intermutans*, на силікатних скелях.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Clypeococcum cladonema* (Wedd.) D. Hawksw.**

Знайдений на *Xanthoparmelia pokornyi* (thallus), на пісках.

Новий для Миколаївської області та Рівненської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020; Darmostuk et al., 2021].

***Clypeococcum psoromatis* (A. Massal.) Etayo**

Clypeococcum psoromatis поширений у Середземномор'ї (Франція, Греція, Італія, Португалія та Іспанія) [Navarro-Rosinés et al., 1994; Etayo, 2010], але вперше наводиться для України.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Codonmyces lecanorae Calat. & Etayo

Знайдений на *Protoparmeliopsis muralis* (apothecia), на силікатних скелях. Новий для Луганської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Didymellopsis pulposi (Zopf) Grube & Hafellner.

Знайдений на *Enchylium tenax*, у петрофітних степах, новий вид Дніпропетровської, Миколаївської та Одеської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Didymocyrtis cladoniicola (Diederich, Kocourk. & Etayo) Ertz & Diederich

Знайдений на *Rusavskia papilifera* (на гіпсі), та *Cladonia foliacea* (на ґрунті), новий для АР Крим, Чернівецької та Запорізької областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020; Darmostuk et al., 2021].

Didymocyrtis ramalinae (Roberge ex Desm.) Ertz, Diederich & Hafellner

Знайдений на *Ramalina polymorpha* на силікатних скелях, новий для Дніпропетровської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Endococcus rugulosus Nyl. s.str.

Endococcus rugulosus був описаний Nylander у 1855 на *Verrucaria macrostoma*. Triebel [1989] також включив зразки кількох інших родів-господарів у свою широку концепцію виду, і, нарешті, Sèrusiaux et al. [1999]

уточнили, що назва *E. rugulosus* s. str. слід використовувати тільки для зразків на господарях роду *Verrucaria*. *Endococcus rugulosus* s. str. характеризується коричневими, виразно веррукулозними аскоспорами 10–12(–12,5) × 5,5–7,5 мкм, а також зростанням на *Verrucaria* spp. [Darmostuk, 2021]. В Україні цей вид зареєстровано переважно на видах *Aspicilia* та *Circinaria* [Darmostuk, Khodosovtsev, 2017], лише кілька зразків на *Verrucaria nigrescens* [Гавриленко, Ходосовцев, 2009].

Досліджені зразки: [Darmostuk, 2021].

***Epibryon kondratyukii* Khodos. & Darmostuk**

Опис цього нового для науки виду подано у спеціальній роботі [Darmostuk, Khodosovtsev, 2019]. Морфологічно новий для науки вид схожий на інші види роду *Epibryon*. Доблер [Döbbele, 1978] запропонував цю назву для бріосимбіотичних грибів, де визначив за типовий *E. plagiochilae* (Gonz. Frag.) Döbbele. Цей вид характеризується сетозними дрібними круглястими плодовими тілами, фісітунікатними сумками з двоклітинними гіаліновими аскоспорами та відсутністю парафізоїдів. Однак, рід включає як види з псевдопарафізами так і без них, плодові тіла з септами і без них, і навіть деякі з коричневими аскоспорами. Після молекулярних досліджень [Stenroos et al., 2010], типовий вид розмістився в класі Eurotiomycetes, однак інші зайняли відокремлені позиції і рід виявився поліфілетичним. Хайд [Hyde et al., 2013] включив рід до класу Dothideomycetes та асоціював його з родиною Pseudoperisporiaceae, видами, які мають розгалуджені септовані псевдопарафізи та желатинозний матрикс. Останні ознаки не є характерними для типового виду роду *Epibryon*. Морфологічно рід *Epibryon* схожий на рід *Antennulariella*, однак останній відрізняється довгими сетозними виростами. Типовий вид роду *A. fuliginosa* Woron. Описаний на листках *Ilex* з Кавказу, має неліхенізований міцелій, псевдотеції 60–75 μm у діаметрі, вирости на плодкових тілах до 100 μm завдовжки [Woronichin, 1915]. На жаль, молекулярні для *Antennulariella* видів відсутні [Hyde et al., 2013; Chomnunti et

al., 2014] та рід формально включений до класу Dothideomycetes. Короткі вирости на плодових тілах формуються в роді *Niesslia* [e.g. Etayo et al., 2013], які мають декілька ліхенізованих представників [Diederich et al., 2018]. Однак, останній рід має унітунікатні, довші аски та крупніші плодові тіла. *Wentiomycetes* також схожий на *Antennulariella* і має гіалінові, 1-септовані аскоспори, які утворюються у фісітунікатних сумках, однак сети мають дихотомічні розгалуження на верхівках. Принаймні це стосується типового виду *Wentiomycetes javanicus* Koord. [Koorders, 1907].

Epibryon kondratyukii морфологічно нагадує *E. casaresii* (Bubák & Gonz. Frag.) Döbbeler, який росте на мохових листях (*Barbilophozia*, *Frullania*, *Mnium*, *Mylia*, *Pogonatum*, *Scapania*, *Sphagnum*, *Tritomaria*) [Döbbeler, 1978], однак відрізняється наявністю парафізоїдів та асоціацією з *Coccomyxa*-подібними водоростями на листках *Polytrichum*. *Epibryon bryophilum* (Fuckel) Döbbeler має довгі аскоспори (15–18 × 6.5–7.5 μm vs. 7–13 × 2–3.8 μm у *E. kondratyukii*). *E. polyphagum* Döbbeler є іншим подібним видом, який утворює асоціації з зеленими водоростями та мохами (*Racomitrium*) (Döbbeler, 1978), однак відрізняється від *E. kondratyukii* відсутністю септ, більшими плодовими тілами та довгими аскоспорами (11–14 μm vs. 7.0–13 μm у *E. kondratyukii*). Паврафізоїди присутні лише у *E. dicrani* (Racov.) Döbbeler, однак цей вид має коротші аскоспори (7.5 × 2.5 μm vs. 7–13 × 2.0–3.8 μm у *E. kondratyukii*) та асоційований з *Dicranum scoparium* Hedw. Новий вид морфологічно схожий на ліхенізований епіфітний *Antennulariella lichenisata* Coppins & Aptroot, який має довші аскоспори (13–16 μm vs. 7–13 μm у *E. kondratyukii*), ширші аски (10–13.5 μm vs. 7–10 μm у *E. kondratyukii*) та *Trentepohlia* як фотобіонт (Coppins & Aptroot, 2008).

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2019].

***Epithamnolia rangiferinae* E. Zimm., Diederich & Suija (Fig. 2 A, B, C)**

Це нещодавно описаний вид (Suija et al., 2017), який має поверхневі коричневі пікніди (60–)65–85(–105) μm (n=15), гіалінові септовані

конідіофори, які розвиваються при основі кондіоми, гіалінові видовжені конідіогенні клітини та несептовані короткі палочкоподібні конідії (3.8–)4.4–5.6(–6.0) × (1.2–)1.4–1.8(–2.0) μm, відношення довжини до ширини складає (2.4–)2.8–3.6(–4.2) (n=30). Наші зразки мають довші конідіогенні клітини ((12.4–)14.2–16.0(–18.8) × (1.6–)2.0–2.2(–2.4) μm (n=30) vs. (9.5–)10.4–12.4(–13.3) μm у протолозі) та ростом на слані *Cladonia foliacea* (Huds.) Willd. vs. *Cladonia rangiferina* (L.) Weber ex F.H. Wigg. Деякі знебарвлені інфіковані частини слані були виявлені. *Cladonia foliacea* є новим хазяїном. Гриб був відомий з Австрії та Швейцарії (Suija et al., 2017; Zimmermann & Berger, 2018). Новий для України.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2019].

Katerinomyces cetrariae Khodos.

Наші зразки характеризуються заглибленим світло-коричневим міцелієм, гіфи (2.2–)3.0–4.2(–4.6) μm (n=30) завтовшки, прориваються чорними круглястими конідіомами, що ірегулярно відкриваються (90–)95–100(–110) μm (n=10) діаметром, коричнюватими тонкими стінками до 5 μm завтовшки. Конідіофори неясні. Конідіогенні клітини коричневі, еліпсоїдні, злегка бородавчасті, (5.0–)5.6–7.6(–8.4) × (2.2–)3.0–5.6(–6.2) μm (n=30). Конідії несептовані, широко еліпсоїдні до неправильних, коричневі, бородавчасті (6.6–)9.2–10.4(–12.0) × (3.2–)4.0–5.2(–6.0) μm, відношення довжини до ширини (1.3–)2.0–2.4(–3.2) (n=60). Інфіковані слані стають білуватими завдяки руйнуванню верхнього корового шару. Зразки відрізняються від типового опису більшою конідіомою (vs. 30–50 μm для голотипу). В першоджерелі, вид наводився лише для *Cetraria aculeate* (Schreb.) Fr., який не викликав жодних пошкоджень слані (Khodosovtsev et al., 2016, 2018). Можливо, що *Katherinomyces cetrariae* може уражати різні незв'язані види господарів, однак, для остаточного вирішення цього питання необхідно провести дослідження із залученням молекулярних даних.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2019].

Lawalreea lecanorae Diederich

Попередньо, вид був знайдений на апотеціях епіфітного лишайника *Lecanora* з Іспанії, Франції, Люксембургу, Німеччини, Польщі та Росії [Boqueras, 2000; Diederich, 1990; Jando & Kukwa, 2003; Kocourková & Brackel, 2005; Signoret & Diederich, 2003; Zhurbenko & Notov, 2015]. Новий для України вид.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2019; Darmostuk et al., 2021].

Lichenochora caloplacae Zhurb.

Знайдений на новому господарі (*Pyrenodesmia xerica*), на силікатних скелях. Новий для Дніпропетровської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Lichenopeltella coppinsii Earl.-Benn. & D. Hawksw.

Аскомата кататеція, поверхнева, чорна, куляста, (80–)95120(–140) мкм діаметром (n=10), верхня пластинка складається з темних червонувато-коричневих чотирикутних клітин, нижня пластина складається з більш блідих витягнутих клітин, остиол без щетинок, ынтераскальна тканина не розвинута, аски 8-спорові, (37,6–)43,6– 52,0(–54,6) × (12,8–)13,6–14,6(–15,0) мкм (n=15), аскоспори 1-септовані, гіалінові, еліпсоїдні із заокругленими верхівками, не звужені біля перегородки, з 2–4 виростами в центральній частині аскоспор, довжиною до 18 мкм, (11,6–)12,8–14,8(–15,2) × (4,4–)4,6– 5,0(–5,2) мкм (n=25), співвідношення довжини/ширини (2,5–)2,7–3,1(–3,2) [Darmostuk, 2021].

Досліджений матеріал має дещо вужчі сумки, ніж наведено в протолозі [(12,8–)13,6–14,6(–15,0) мкм проти 14,5–16 мкм у Earland-Bennett & Hawksworth (1999)], також ми не знайшли 0–3 -септовані аскоспори і вирости, що виходять з верхівки аскоспор. Дотепер *Lichenopeltella coppinsii*

була відома лише в кількох місцевостях в Естонії, Німеччині та Великобританії [Darmostuk et al., 2021]. У наших недавніх дослідженнях цей вид зареєстровано як «*Stigmidium clauzadei*» [Ходосовцев і Дармостук 2016]. Цей вид новий для України.

Досліджені зразки: [Darmostuk et al., 2021].

***Lichenostigma cosmopolites* Hafellner & Calatayud**

Звичайний вид на *Xanthoparmelia conspersa*, новий для Рівненської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Lichenostigma elongatum* Nav.-Ros. & Hafellner**

Знайдений на *Protoparmeliopsis muralis* та *Circinaria caesiocinerea*, на силікатних скелях.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Lichenostigma gracile* Calat., Nav.-Ros. & Hafellner**

Трапляється на *Acarospora fuscata*, новий для Запорізької області.

Досліджені зразки: [Darmostuk et al., 2021].

***Lichenostigma rouxii* Nav.-Ros., Calat. & Hafellner**

Знайдений на *Squamarina cartilaginea* на вапняках, новий для Херсонської області вид.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

***Lichenostigma svandae* Vondrák & Šoun**

Зростає на *Acarospora cervina* на вапняках, новий для Одеської та Тернопільської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Lichenothelia renobalesiana D. Hawksw. & V. Atienza

Знайдений на *Bagliettoa calciseda* та *Verrucaria nigrescens*, на вапняках. Новий для Чернівецької області та Херсонської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020; Darmostuk, 2021].

Llimoniella adnata Hafellner & Nav.-Ros.

Зразок характеризується напівзануреними до сидячих круглястих апотеціїв, точених власним краєм (150–)165–180(–195) μm у діаметрі, оранжевим коричневим ексципулом без волосків, К+ злегка стає фіолетовим, гіаліновим гіменіальним шаром до 100 μm , 8-споровими циліндричними сумками та гіаліновими несептованими еліпсоїдними аскоспорами з 1–2 великими краплинами масла, (9.8–)11.2–13.4(–13.8) \times (4.8–)5.5–6.5(–7.0) μm , відношення довжини до ширини (1.6–)2.0–2.4(–2.8) ($n=40$).

Ці зразки були зібрані на ціанобактеріальній ґрунтовій кірці, що розвивалася на зруйнованих сланях. Ймовірно, хазяїном є *Placidium squamulosum* (Ach.) Breuss, тому що цей вид масово поширений саме у цьому локалітеті. Раніше вид наводився з Іспанії та Росії (Diederich & Etayo, 2000). Новий для України вид.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2019].

Merismatium decolorans (Rehm ex Arnold) Triebel

Поширений у Європі вид з широкою специфічністю до хазяїна, відомий на представниках роду *Cladonia* [Zhurbenko & Pino-Vodas, 2017], що зростає на ґрунті. Новий для України.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2019].

Muellerella erratica (A. Massal.) Hafellner & Volk. John

Трапляється на широкому спектрі кальцефільних лишайників (*Aspicilia* sp., *Acarospora cervina*, *Athallia inconnexa*, *Circinaria contorta*, *Pyrenodesmia variabilis*), новий для АР Крим, Миколаївської та Херсонської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk et al., 2021].

***Opegrapha orasa* Nyl.**

Плодові тіла лірелоподібні, чорні, нерозгалужені, майже круглі або еліптичні, (150–)200–280(–300) мкм діам. (n=10), від плоских до злегка опуклих, агрегуючих до сильно опуклих скупчень діаметром до 1–1,2 мм. Екципул товщиною 20–25 мкм у бічній частині плодових тіл, темно-коричневий у воді, К–. Міжаскальні нитки, що складаються з товстостінних парафізів діаметром 2–2,5 мкм, у верхній частині неправильні та слабо розгалужені. Аски 4–6-спорові, ключоподібні, (65,0–)70,0–83,4(92,0) × (12,6–)14,0–16,2(–18,8) мкм (n=10). Аскоспори 3-септовані, у зрілості від гіалінового до світло-коричневого кольору, еліпсоїдні, із закругленими кінцями, злегка звужені біля перегородок, гладкі, з чіткою драглистою оболонкою до 2 мкм у молодих аскоспор, (15,0–)15,4–17,4(–18,0) × (4,6–)5,06,2(–7,0) мкм (n=20) (виміряно лише коричневі аскоспори), відношення довжини/ширини (2,2–)2,5–3,3(–3,5) [Darmostuk et al., 2021].

Цей вид, про який не рідко повідомляли, нещодавно було вилучено з синонімії *Opegrapha rupestris* Pers. [Coppins et al., 2021]. Досліджені зразки мають ширші аскоспори, ніж в описі у Coppins et al. [2021] [(4,6–)5,0–6,2(–7,0) мкм проти (3,4–)3,8–4,8 мкм], ймовірно, тому, що вони вимірювали незрілі аскоспори. Оригінальний опис також містить аскоспори шириною 7 мкм, тоді як Coppins et al. [2021] відзначили старі коричневі аскоспори довжиною до 19 мкм і шириною 6 мкм. Тому при будь-якому майбутньому огляді зразків слід окремо виміряти зрілі коричневі та незрілі гіалінові аскоспори [Darmostuk, 2021].

До цього часу *Opegrapha orasa* повідомлялося з Великобританії, Франції, Люксембургу, Іспанії та Ізраїлю, але, ймовірно, вона більш широко поширена в Європі [Coppins et al. 2021]. Усі українські екземпляри визначені як *Opegrapha centrifuga* A. Massal. [Гавриленко, 2012; Ходосовцев та ін.,

2016] на *Verrucaria nigrescens*, а також *Opegrapha verrucariae* ined. [Kondratyuk et al., 2014] відносяться до *O. opaca*.

Досліджені зразки: [Darmostuk et al., 2021].

Phoma candelariellae Z. Косакава & Наліс

Трапляється на *Candelariella aurella*, на бетоні. Новий для Херсонської та Миколаївської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Phaeospora lecanorae Eitner

Паразитує на *Lecanora albescens* на бетоні, новий для Херсонської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Polysporina subfuscescens (Nyl.) K. Knudsen & Kocourk.

Паразитує на *Acarospora* sp. на силікатних скелях, новий для Черкаської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Polycoccum marmoratum (Kremp.) D. Hawksw.

Досліджені зразки характеризуються напівзануреними або поверхневими кулястими аскомами, діаметр (160–)180–250(290) мкм. (n=10), 8-споровими сумками, аскоспорами з 1-перегородкою, темно-коричневого кольору у яких набагато більша верхня клітина, (23,0–)24,6–26,8(–27,8) × (12,6–)13,2–14,6(15,2) мкм (n =25). Наші зразки мають дещо вужчі аскоспори, ніж у Hawksworth & Diederich (1988) [(12,6–)13,2–14,6(–15,2) мкм проти 14–18 мкм] [Darmostuk, 2021].

Досліджені зразки: Darmostuk, 2021.

Polycoccum pulvinatum (Eitner) R. Sant.

Зростає *Physcia dimidiata*, на силікатних скелях, новий для Черкаської та Дніпропетровської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Rosellinella frustulosae (Vouaux) R. Sant.

Виявлений на *Lecanora argopholis*, на вапнякових відслоненнях, новий для Херсонської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Sarcopyrenia cylindrospora (P. Crouan & H. Crouan) M.B. Aguirre

Рідкісний ліхенофільний гриб, котрий трапляється на *Aspicilia* sp. на вапняках. Новий для Лісостепу України.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Sphinctrina leucopoda Nyl.

Цей каліціоїдний гриб зазвичай зростає на *Pertusaria* spp., проте інколи може бути знайдений на епілітних *Diploschistes* та *Lecanora*. Нещодавно, *S. leucopoda* було наведено для території Закарпатської області на *Pertusaria pertusa* (Malíček et al., 2018)

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Sphaerellothecium aculeatae Khodos., Gavrylenko & Klymenko

Рідкісний у світі лишайник, це перші його знахідки за межами типових локалітетів на *Cetraria aculeata*. Новий для Миколаївської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Sphaerellothecium cladoniae (Alstrup & Zhurb.) Hafellner

Досліджені зразки. Ukraine. Autonomous Republic of Crimea, Sudakskyi district, Cape Meganom, 44°48'41.3"N 35°04'48.0"E, alt. 68 m, on thallus of *Cladonia foliacea*, on soil, 8 August 2004, A. Khodosovtsev (KHER 12146).

Широко поширений вид в Голарктиці [e.g. Zhurbenko & Pino-Bodas, 2017]. Інфіковані слані стають білуватими. Новий для України вид.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2019].

Sphaerellothecium pumilum S (Lettau) Nav.-Ros., Cl. Roux & Hafellner (syn. *Stigmidium pumilum* (Lettau) Matzer & Hafellner)

Був знайдений на *Physcia caesia*, на силікатних відслоненнях, новий для Дніпропетровської та Миколаївської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Stigmidium bellemerei Cl. Roux & Nav.-Ros.

Досліджені зразки. Ukraine. Kherson region, Bilozerka district, Fedorivka village, 46°48'18.6"N 32°48'19.4"E, alt. 25 m, on *Lecania turicensis* (Hepp) Müll. Arg., on limestone, 13 June 2018, V. Darmostuk (KHER 11631).

Вид був відомий з Франції, Німеччини, Люксембургу та Чеської Республіки [Roux et al., 1998; Sérusiaux et al., 1999; Triebel & Scholz, 2001; van den Boom & Palice, 2006]. Новий для України вид.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2019].

Stigmidium clauzadei Cl. Roux & Nav.-Ros.

Відмічений на *Verrucaria viridula* на вапняках, новий для Запорізької області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020; Darmostuk, 2021].

Stigmidium marinum (Deakin) Swinscow

Наш екземпляр характеризується напівзануреними, чорними, кулястими аскомами діаметром до 120 мкм, відсутністю інтераскальною тканиною, 8-споровими булавовидними аском (29,2–)34,8–38,0 (40,4) (40,4) –)12,2–13,4(–14,8) мкм (n = 5), а аскоспори 1-септового гіалінового еліпсоїда

(9,8–)10,2–12,0(–12,8) × (4,2)4,4–5,6(–6,0) мкм (n = 15) без виразного периспорію [Darmostuk, 2021].

Цей гриб не є рідкістю в прибережній зоні Європи і відомий з кількох місць [Swinscow 1965; Schiefelbein et al. 2010]. Однак деякі автори припускають, що це непаразитичний лишайник [van den Boom & Aptroot 1996; Aptroot et al. 2017]. Новий для України вид.

Досліджені зразки: [Darmostuk, 2021].

Stigmidium squamarinae (B. de Lesd.) Cl. Roux & Triebel

Знайдений на *Protoparmeliopsis muralis* (apothecia), на силікатних скелях, Новий для Луганської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Stigmidium ramalinae (Müll. Arg.) Etayo & Diederich

Веgetативний міцелій заглиблений слань хазяїна, коричневий, тонкостінний, (5.4–)5.6–6.0(–6.4) μm завширшки. Плодові тіла розсіяні, круглясті, чорні, (45–)50–55(–65) μm (n=15). Стінки плодових тіл коричневі, 5–8 μm завтовшки, складається з двох шарів витягнутих видовжених клітин, *textura angularis*. Остіолярні та інтераскальні філаменти не були знайдені. Аски бітунікатні, булавоподібні, з товстою апікальною частиною, 8-спорові, (20.0–)22.4–26.6(–28.6) × (7.6–)12.2–13.8(–14.6) μm (n=15), ВCr+ синіє, I–. Аскоспори безбарвні, поверхня гладенька, з помітною желатінозною оболонкою, еліпсоїдні із злегка ширшою верхньою клітиною, 1-септовані (перезрілі аскоспори 3-septate), злегка звужені біля септи (10.8–)11.6–13.0(–14.2) × (3.2–)3.4–4.0(–4.6) μm, відношення довжини до ширини (2.4–)3.0–3.6(–4.4) (n=35).

Відомо два види *Stigmidium* на видах роду *Ramalina*: *Stigmidium epiramalina* (Vouaux) Hafellner та *Stigmidium ramalinae* (Müll. Arg.) Etayo & Diederich. Виходячи з пртологу, обидва види мають тільки дрібні відмінності у розмірі аскоспор, навіть деякі автори визначають їх як синоніми (e.g., Etayo

& Osorio, 2004). Типовий зразок *Stigmidium epiramalina* (= *Pharcidia epiramalina* Vouaux) скоріше всього був втрачений. Наш зразок найбільше співвідноситься з детальним описом Etayo & Osorio (2004) для *Stigmidium ramalinae*.

Stigmidium ramalinae широко поширений в Європі ліхенофільний гриб. Він відомий з Європи, Азії, Північної та Південної Америки (Hafellner, 1994; Hawksworth, 2003; Etayo & Osorio, 2004; van den Boom & Etayo, 2006; Etayo & Sancho, 2008; Kocourková et al., 2010; Kondratyuk et al., 2016). Новий для України вид.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2019].

***Stigmidium rivulorum* (Kernst.) Cl. Roux & Nav.-Ros.**

Наш зразок відповідає опису, наданому кількома авторами [Zhurbenko & Hafellner 1999; Shivarov 2017] і характеризується кулястими напівзануреними до поверхневих перитеціями (40–)45–65(–85) мкм у діаметрі. (n=10), псевдопарафізи типу a sensu Roux & Triebel (1994), 8-споровими сумками, (28,2–)32,8–36,0(–38,4) × (13,8)15,2–18,4(–20,2) мкм (n = 10), елипсоїдними аскоспорами з 1 перегородкою (12,6–)13,2–14,0(–14,8) × (4,2–)4,6–6,0(6,4) мкм (n = 20) без виразного периспорью. Вид росте на прісноводних Verrucariaceae в Європі [Aptroot et al. 1994; Molitor & Diederich 1997; Zhurbenko & Hafellner 1999; Łubek & Kukwa 2017; Shivarov 2017; Roux et coll. 2020]. Наш екземпляр був знайдений на *Verrucaria dolosa*, що росте на вапняку поблизу водоспаду. *Stigmidium rivulorum* є новим для України, а *V. dolosa* є новим видом-господарем [Darmostuk, 2021].

Досліджені зразки: [Darmostuk, 2021].

***Stigmidium xanthoparmelianum* Hafellner**

Відмічений на *Xanthoparmelia conspersa* (thallus), на гранітних скелях. Новий для Черкаської, Донецької, Рівненської та Запорізької областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020; Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Tonina talparum Timdal

Зростає на *Lecania turicensis*, новий для Херсонської та Миколаївської областей.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Weddellomyces epicallopisma (Wedd.) D. Hawksw.

Зразок був відомий на сланях та апотеціях *Variospora aurantia* з Німеччини (Hawksworth & Diederich, 1991), Іспанії (Navarro-Rosinés & Roux, 1995), Франції (Weddell, 1873), Великої Британії (Hawksworth, 1986), Італії (Nimis & Poelt, 1987) та Ізраїлю (Calatayud & Navarro-Rosinés, 1998). *Flavoplaca austrocitrina* є новим господарем. Новий для України вид.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2019].

Weddellomyces heterochrous Nav.-Ros. & Cl. Roux

Паразитує на *Circinaria calcarea*, новий для Миколаївської області.

Досліджені зразки: [Darmostuk, Khodosovtsev, 2020].

Zwackhiomyces calcisedus Cl. Roux, in Roux et al., Catalogue des Lichens et Champignons Lichénicoles de France Métropolitaine, 2nd edn: 1313 (2014)

Досліджений зразок. Україна. Херсонська обл.: Бериславський р-н, окол. с. Бургунка, Бургунська балка, 46.80942° N 33.21411° E на вапняках, 18.07.2008, leg. Наумович Г.О., Ходосовцев О.Є., det. Дармостук В.В. (KNER 11784).

Досліджені зразки виявлено на слані *Verrucaria nigrescens* Pers. У протолозі виду вказано, що він зростає на неідентифікованих (мертвих?) *Verrucariaceae* Досліджені зразки: [Дармостук, 2019]. . Нещодавно описаний вид, що відомий з кількох місцезнаходжень у Франції (Roux, 2017). Новий для України вид.

Досліджені зразки: [Дармостук, 2019].

Zwackhiomyces lithoiceae (B. de Lesd.) Hafellner & V. John

Трапляється на *Verrucaria nigrescens* та *V. fusconigrescens*, на вапнякових та силікатних скелях, новий для Дніпропетровської та Миколаївської областей.

Досліджені зразки: [Дармостук, 2021].

Zwackhiomyces khodosovtsevii Darmostuk

Детальний опис нового для науки виду, який зростає на *Verrucaria nigrescens*, представлені у спеціальній роботі [Darmostuk, 2021].

Zwackhiomyces khodosovtsevii опубліковано як “*Zwackhiomyces* sp. у нашому попередньому дослідженні [Дармостук, 2019]. Деякі види роду мають подібне поєднання розмірів аском і аскоспор. Незважаючи на схожість з новим видом *Zwackhiomyces arenicola* R.C. Harris, який був описаний на неідентифікованому лишайнику на пісковикі з Сполучених Штатів, він має більші 8-спорові аски 110–135 × 30–45 мкм [у порівнянні з (6–) 8-споровими асками (65–)67–70(–74) мкм у *Z. khodosovtsevii*] та 1–3-перегородкові блідо-коричневі зрілі аскоспори (проти 1-перегородкових гіалінових у *Z. khodosovtsevii*) [Harris, 1995]. *Zwackhiomyces arenicola* не був включений до останнього всесвітнього переліку ліхенофільних грибів [Diederich et al., 2018] і, ймовірно, представляє інший вид, який не належить до *Zwackhiomyces*. *Zwackhiomyces aspiciiae* Halıcı & Candan можна відрізнити за вузькими асками та аскоспорами з вдвічі довгими та ослабленими нижніми клітинами [Halıcı & Candan 2009]. *Zwackhiomyces cervinae* також подібний до *Z. khodosovtsevii* за розміром аском і аскоспор із виразним ореолом [Calatayud et al. 2007]. Від нового виду його можна відрізнити за довгими 8-споровими асками (90–110 мкм проти (6–)8-споровими (65–)67–70(–74) мкм у *Z. khodosovtsevii*], товстими міжвузковими нитками (1,5–3,5 мкм проти до 1,5

мкм у *Z. khodosovtsevii*) та блідо-коричневі зрілі аскоспори (у порівнянні з гіаліном у *Z. khodosovtsevii*).

Zwackhiomyces inconspicuus Grube & Hafellner, *Nova Hedwigia* 51(3–4): 320 (1990)

Вид було описано на апотеціях *Myriolecis dispersa* (Pers.) Śliwa, Zhao Xin & Lumbsch, що зростав на вапняках. Наш зразок було виявлено на слані та апотеціях *Rinodina calcarea* (Hepp ex Arnold) Arnold поряд з яким також було виявлено і *Myriolecis dispersa* [Дармостук, 2019]. Тому, скоріше за все *Z. inconspicuus* може зростати на широкому спектрі кальцифільних лишайників. *Rinodina calcarea* новий вид господаря. Вид був відомий з кількох локалітетів в Австрії, Італії Гренландії та Хорватії [Grube & Hafellner, 1990]. Новий для України.

Досліджені зразки: [Дармостук, 2019].

Zwackhiomyces macrosporus Alstrup & Olech, *Polish Polar Research* 14(1): 40 (1993)

Вид було описано зі слані *Protopannaria pezizoides* (Weber) P.M. Jørg. & S. Ekman (Alstrup & Olech, 1993), проте подальші дослідження дозволили виявити цей вид і на інших епібріофільних та епігейних лишайниках з родів *Bryonora* та *Megaspora* (Zhurbenko & Brackel, 2013). Це дає підстави вважати, що вид не проявляє вузької субстратної специфічності, або, теоретично, може бути альгофільним видом. Досліджений зразок було виявлено на стерильній слані *Muscobilimbia* sp., що зростає на мохах [Дармостук, 2019]. Новий для України.

Досліджені зразки: [Дармостук, 2019].

2.1.3 Мохоподібні

Aloina rigida (Hedw.) Limpr.

Це перша знахідка виду для Причорноморської низовини та правобережної частини степової зони України. Мох зустрічається також на вапняково-глинистих ґрунтах при їх природному затвердінні, на відслоненнях крейди та на вапнякових схилах.

Досліджені зразки: [Ellis et al., 2020].

Atrichum tenellum (Röhl.) Bruch & Schimp.

Це перша знахідка виду мохів на півдні Причорноморської низовини [Ellis et al., 2017] та друга знахідка в степовій зоні України (Луганська область, Довжанський р-н, заповідник «Провальський степ»). В останньому місцезнаходженні вид зростає в тріщинах піщаникових скель [Бойко, 2009].

Досліджені зразки: [Ellis et al., 2020].

Hygroamblystegium tenax (Hedw.) Jenn.

Це перша знахідка даного виду мохів у підзоні типчакково-ковилових степів півдня степової зони України. З підзони різнотравно-типчакково-ковилових степів розташованої північніше, відомі ще два місцезнаходження у Миколаївській області, Первомайський район, ок. Южноукраїнська та ок. Мигії, тут мох зростає у воді на відслоненнях гранітів (Бойко, 2009). Зростання виду на різних за хімічним складом гірських породах – вапняках та гранітах свідчить про широку екологічну амплітуду виду та про певне нівелювання кислотності водним середовищем.

Досліджені зразки: [Ellis et al., 2020].

Hypnum cupressiforme Hedw. var. **subjulaceum** Molendo

Різновид *H. cupressiforme* var. *subjulaceum* зрідка зустрічається в Європі, Азії, Північній Америці, Японії, Новій Зеландії, на тихоокеанських островах. Зростає на кам'янистих субстратах, відмічений в степовій зоні в Луганській і Донецькій областях та на Керченському півострові у Криму.

Наша знахідка є новою для Правобережного Степу та інших регіонів України.

Досліджені зразки: [Ellis et al., 2020].

Physcomitrium arenicola Lazar.

Європейський ендемічний вид. Вид занесено до Red Data Book of European Bryophytes (1995) з категорією охорони (R). Спорогони моху під час їх збору були уже сформовані, але ще не зовсім дозрілі. Дернинки нещільні, стебла до 0,5 см заввишки. Листки цілокраї, яйцеподібно-ланцетні. Біля отвору відкритої коробочки 4-5 рядів поперечно видовжених клітин. Вид відомий з степової зони України та з Чернігівської області (Бойко, 2008, 2009).

Досліджені зразки: [Ellis et al., 2020].

Syntrichia ruralis (Hedw.) F. Weber & Mohr var. **polysporogonica** Boiko

Різновид (varietas) описаний нами раніше (Boiko, 2011) як новий для науки (*Syntrichia ruralis* (Hedw.) F. Weber & Mohr var. *polysporogonica* Boiko, var. nov.) на основі стабільних ознак. Ці рослини завжди зі спорогонами. На неправильно вильчастому стеблі до 6 спорогонів, як правило від 3 до 6, як виняток лише один. Тубус перистома дрібнопапілозний. Спори буруваті або жовто-зелені, майже гладенькі, 9-11 мкм. Клітини у верхній частині листка 10-13 мкм. Папіли клітин верхньої частини листка розгалужені. Листки біля основи з пучками, рідше з окремими нитками ризоїдів. Ризоїди розгалужені, з не багатьма прямими або косими перегородками. Апікальна клітина ризоїдів відокремлена перегородками, її діаметр більший, ніж ризоїдних ниток.

Досліджені зразки: [Ellis et al., 2020].

2.2 Молекулярний аналіз критичних таксонів та груп лишайників

2.2.1 Філогенетичний аналіз роду *Candelariella* s. lat.

Молекулярна філогенія представників родини Candelariaceae на сьогодні проведена лише для окремих родів, таких як *Candelaria* [Westberg et al., 2007; Liu & Hur, 2018] та *Candelariella* [Kondratyuk et al., 2015; Yakovchenko et al., 2017; Liu et al., 2019]. На жаль, з 2007 року (зокрема після роботи М. Вестберга з колегами [Westberg et al., 2007] до останнього часу всі роди родини канделярієвих Candelariaceae не включалися до філогенетичного аналізу. Філогенетичний аналіз представлений в спеціальній роботі [Kondratyuk et al., 2020].

Родина Candelariaceae Nakul. (типовий рід родини *Candelaria* A. Massal.) до останнього часу включала чотири роди *Candelaria* (типовий вид – *C. concolor* (Dicks.) Stein.), *Candelariella* Müll. Arg. (типовий вид – *Candelariella vitellina* (Ehrh.) Müll. Arg.), *Candelina* Poelt (типовий вид – *Candelina mexicana* (D. de Lesd.) Poelt) та *Placomaronea* Räsänen (типовий вид – *P. candelarioides* Räsänen).

Відповідно до результатів філогенетичного аналізу за послідовністю ITS1/ITS2 ділянки ядерної ДНК лише «*Candelariella*» *subdeflexa* група утворює окрему гілку у філогенетичному дереві родини Candelariaceae, що підтверджує результати попередніх дослідників [Westberg et al., 2007; Yakovchenko et al., 2017; Liu et al., 2019], у той же час представники родів *Candelina*, та *Placomaronea* розміщуються серед різних груп видів роду *Candelariella* s.lat.

За послідовностями ядерної ДНК види роду *Candelina*, зокрема: *C. mexicana* (B. de Lesd.) Poelt, типовий вид роду, та *C. submexicana* (B. de Lesd.) Poelt утворюють гілку з високим рівнем підтримки у сестринському положення до «*Candelariella*» *makarevichiae* групи.

П'ять видів роду *Placomaronea* Räsänen включаючи типовий вид *P. candelarioides* Räsänen та *P. fuegiana* M. Westb. & Frödén, *P. kaernefeltiana* M. Westb., Frödén & Wedin, *P. mendozae* (Räsänen) M. Westb. та *P. minima* M. Westb. & Frödén розміщені в окремій гілці в проміжному положенні між «*Candelariella*» *subdeflexa* гілкою та іншими гілками, що утворені різними видами родів *Candelaria* s.l. та *Candelariella* s.l.

Як раніше неодноразово наголошувалося рід є поліфілетичним за результатами філогенетичного аналізу [Westberg et al., 2007; Kondratyuk et al., 2015; Yakovchenko et al., 2017; Liu & Hur, 2018; Liu et al., 2019]. У вузькому розумінні рід *Candelariella* s.str. (тобто лише *Candelariella vitellina* група видів) включає всього 9 видів *Candelariella vitellina* (Hoff.) Müll. Arg., *C. coralliza* (Nyl.) H. Magn., *C. granuliformis* M. Westb., *C. xanthostigma* (Pers. ex Ach.) Lettau, *C. faginea* Nimis, Poelt & Puntillo, *C. lutella* (Vain.) Räsänen, *C. efflorescens* R.C. Harris & W.R. Buck, *C. arctica* (Körb.) R. Sant., *C. antennaria* Räsänen та *C. aggregata* M. Westb. У результаті проведених досліджень встановлено, що зразок поданий до Гено Банку як *Candelariella* sp. (під номером 534456) з Антарктиди насправді належить до *C. vitellina*.

Більшість видів, що на сьогодні включені до роду *Candelariella* s.lat. розташовані в кладі разом з групами «*Candelariella*» *medians*, «*Candelariella*» *placodizans* (Nyl.) H. Magn., «*Candelariella*» *citrina*, «*Candelariella*» *reflexa*, «*Candelariella*» *canadensis* (Рис. 1), а також як окремі види роду *Candelariella* s. lat. («*Candelariella*» *complanata* M. Westb., *C. corviniscalensis* C.A. Morse & M. Westb., *C. rosulans* (Müll. Arg.) Zahlbr., *C. kansuensis* H. Magn., *C. spraguei* (Tuck.) Zahlbr., *C. clarkiae* E. Tripp & Lendemer [as '*clarkii*']. не наведені на Рис 2.7), тоді як група '*Candelariella*' *makarevichiae* розташована у сестринському положення до роду *Candelina*.

Висновок про те, що рід *Candelaria* A. Massal. є поліфілетичним з молекулярної точки зору був ілюстрований декілька разів також [Westberg et al., 2007; Liu & Hur, 2018]. Однак статус кремих видів роду *Candelaria* s.l. до останнього часу спеціально не аналізувався. За нашими даними рід *Candelaria*

s.str. включає лише чотири види, зокрема: *C. concolor*, типовий вид роду, нещодавно описаний з Азії вид *C. asiatica* та пантропічні види *C. fibrosa*, та *C. crawfordii* (Рис. 2.7, 2.8).

Нами вперше проілюстровано, що «*Candelaria*» *murrayi* (Dodge) Poelt розташовується в найвіддаленішому положенні до клади *Candelaria* s.str. Рівень підтримки *Candelaria* s.str. субклади та «*Candelaria*» *murrayi* гілки є досить низьким.

Крім того, за результатами нашої філогенії два зразки ‘*Candelaria*’ *murrayi* послідовності яких подані до Гено Банку, перша під правильною назвою (номер в Гено Банку MH301303), а також інший зразок під неправильною назвою як *Candelaria fibrosa* (номер в Гено Банку GU929923). Послідовності цих двох зразків ідентичні. За даними, що сьогодні наявні для представників родини канделярієвих *Candelariaceae* за комбінованим матриксом послідовностей ядерної та мітохондріальної ДНК вирізняються такі окремі гілки у філогенетичному дереві родини: субклада *Candelariella* s.str. / «*Candelariella*» *medians* групи, *Candelaria* s.str. / «*Candelaria*» *murrayi* субклада, *Candelina* / «*Candelariella*» *makarevichiae* субклада, а також окремі субклади *Placomaronea* та «*Candelariella*» *deflexa*.

Такі три нові роди *Candelinella* S.Y. Kondr. для «*Candelariella*» *makarevichiae* групи, *Opeltiella* S.Y. Kondr. для «*Candelaria*» *fraudans* групи та *Protocandelariella* Poelt, D. Liu, J.-S. Hur et S.Y. Kondr. для «*Candelariella*» *subdeflexa* групи запропоновані нами для окремих монофілетичних гілок, що мають досить високий рівень підтримки як за nrITS ядерною ДНК. комбінованими послідовностями (nrITS, 12S mtSSU та 28S nrLSU) ядерної та мітохондріальної ДНК у філогенетичному дереві родини канделярієвих. Слід зазначити, що статус окремих видів ‘*Candelaria*’ *pacifica*, ‘*Candelariella*’ *hakulinenii* etc., як і всієї ‘*Candelariella*’ *medians* групи буде вирішено, коли будуть отримані дані на послідовності 28S nrLSU ядерної та 12S mtSSU мітохондріальної ДНК.

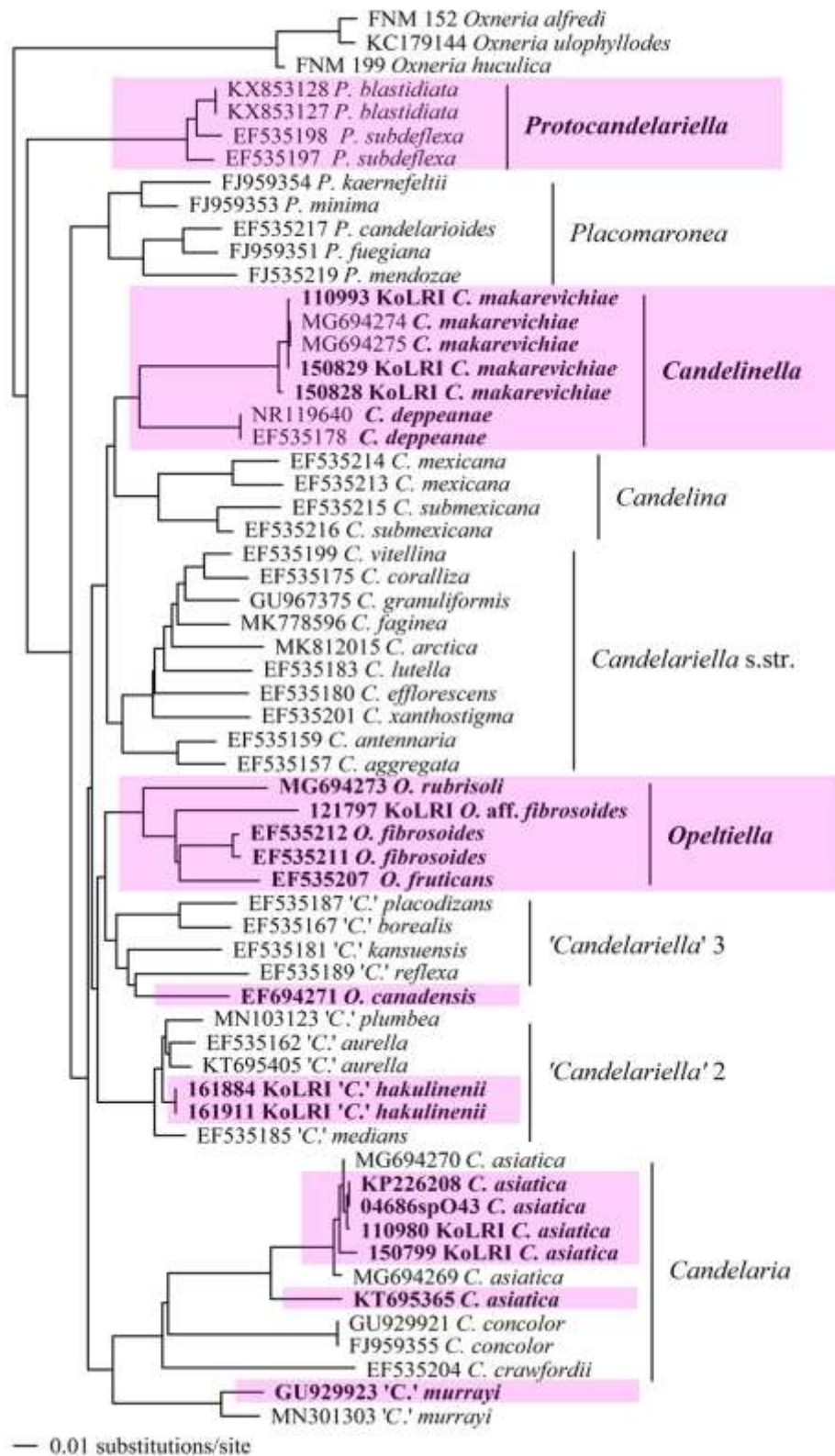


Рис. 2.8 Положення представників родів *Candelinella*, *Opeltiella* та *Protocandelariella* у філогенетичному дереві родини за послідовностями nrITS ядерної ДНК (за Kondratyuk et al., 2020).

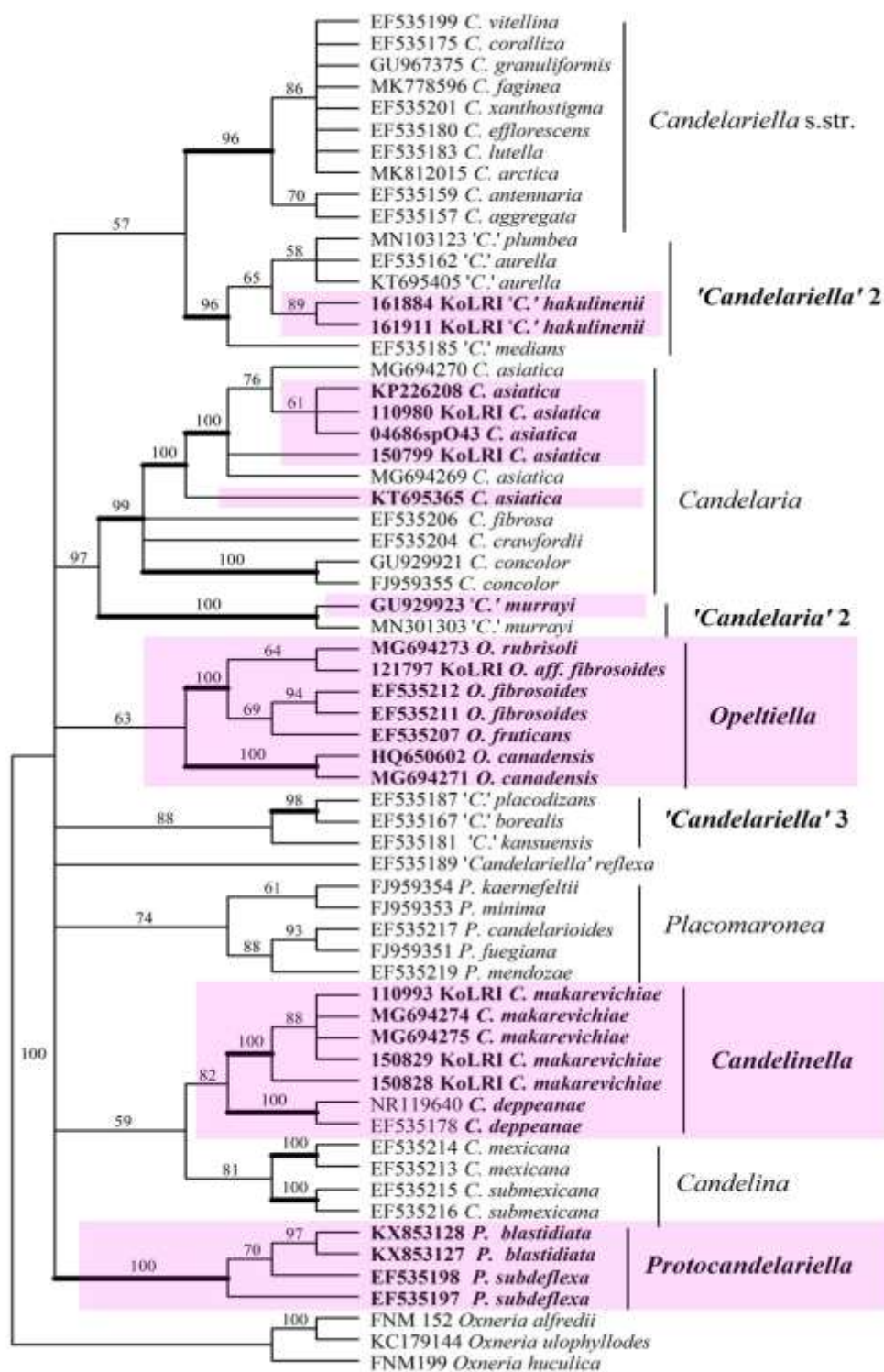


Рис. 2.9 Положення представників родів *Candelinella*, *Opeltiella* та *Protocandelariella* у філогенетичному дереві родини за мультигенною філогенією (за Kondratyuk et al., 2020).

2.2.2 Аналіз ITS-DNA критичних таксонів в літогенних угрупованнях

Aspiciliella intermutans (Nyl.) M. Choisy

Україна, Миколаївська область, Новобузький район, околиці села Розанівка, Регіональний ландшафтний парк «Приінгульський», на гранітних відслоненнях, 28.05.2017, Дармостук В.В., Ходосовцев О.Є. (KHER 11614, послідовність ITS UDB0754032).

На основі пошуку алгоритмами мегаблест бази NCBI's GenBank nucleotide database досліджені послідовності мають високий рівень ідентичності з *Aspiciliella intermutans* voucher Vondrak 7340 (PRA), зразки зібрані на території Миколаївської області (GenBank: MH248848.1; Identities = 504/523(96%), Gaps = 1/523 (0 %)) та *Aspiciliella intermutans* voucher Roux 26741 (CR) (GenBank: MH248847.1; Identities = 501/522(96%), Gaps = 0/522 (0 %)). Ці дані дають нам підстави вважати, що досліджені зразки відносяться до *Aspiciliella intermutans* комплексу [Zakeri et al., 2019].

Lecania tendraensis Kondratyuk, Khodos. & Darmostuk sp. nov.

Україна, Херсонська область, Голопристанський район, острів Тендра, Чорноморський біосферний заповідник, урочище «Білі кучугури», на мушлях, 05.10.2018, Дармостук В.В., Ходосовцев О.Є. (KHER 12111).

На основі пошуку алгоритмами мегаблест бази NCBI's GenBank nucleotide database досліджені послідовності мають високий рівень ідентичності зі зразками, що депоновані під назвою *Lecania cyrtella* (GenBank: AM504056.1; Identities = 467/492(95%), Gaps = 3/492(0%)) та *Lecania cyrtella* voucher Reese Naesborg 50 (UPS) (GenBank: AM292680.1; Identities = 468/495(95%), Gaps = 6/495(1%)). Безперечно досліджений зразок відноситься до *Lecania cyrtella* групи (Næsborg, 2008) та репрезентує новий не описаний вид, що зростає на мушлях старих літоральних валів. Подальші

дослідження та отримання нових нуклеотидних послідовностей дозволять повноцінно описати даний вид.

***Protoparmeliopsis garovaglii* (Körb.) Arup, Zhao Xin & Lumbsch**

Україна, Дніпропетровська область, Апостолівський район, околиці села Кам'янка, Токівський каньон, на гранітних відслоненнях, 02.07.2018, Дармостук В.В., Ходосовцев О.Є. (KHER 12807).

На основі пошуку алгоритмами мегаблест бази NCBI's GenBank nucleotide database досліджені послідовності мають високий рівень ідентичності із послідовностями депонованими як *Protoparmeliopsis garovaglii* voucher Flakus 9540 (GenBank: MK084629.1; Identities = 525/556(94%), Gaps = 4/556(0%)) та *Protoparmeliopsis garovaglii* voucher Flakus 21118 (GenBank: MK084627.1; Identities = 524/556(94%), Gaps = 4/556(0%)). На сьогодні, польським колективом авторів було неотипіфіковано *Protoparmeliopsis garovaglii* та проведені перші філогенетичні дослідження представників роду, результати яких показали гетерогенність видів, які розглядають під назвою *Protoparmeliopsis garovaglii*. Наші зразки потребують подальших молекулярно-генетичних досліджень для встановлення точної видової приналежності зразків з Українського кристалічного щита [Szczepańska et al., 2019].

***Xanthoria tendraensis* Kondratyuk, Khodos. & Darmostuk sp. nov.**

Україна, Херсонська область, Голопристанський район, острів Тендра, Чорноморський біосферний заповідник, урочище «Білі кучугури», на мушлях, 05.10.2018, Дармостук В.В., Ходосовцев О.Є. (KHER 12109 як *Xanthoria aureola* (Ach.) Erichsen).

Отримані послідовності нового виду на основі пошуку алгоритмами мегаблест бази NCBI's GenBank nucleotide database мають високий рівень ідентичності із послідовностями депонованими як *Xanthoria* sp. SH85-2001 (GenBank: AJ320140.1; Identities = 539/545(99%), Gaps = 2/545(0%)), *Xanthoria*

ectaneoides (GenBank: AJ320134.1; Identities = 537/545(99%), Gaps = 2/545(0%)), *Xanthoria mediterranea* (GenBank: AM408410.1; Identities = 524/531(99%), Gaps = 2/531(0%)).

***Xanthocarpia marmorata* (Bagl.) Frödén, Arup & Søchting**

Україна, Херсонська область, Голопристанський район, острів Тендра, Чорноморський біосферний заповідник, урочище «Білі кучугури», на мушлях, 05.10.2018, Дармостук В.В., Ходосовцев О.Є. (KHER 12109 як *Xanthoria aureola* (Ach.) Erichsen).

Досліджені послідовності на основі пошуку алгоритмами мегабаз бази NCBI's GenBank nucleotide database мають чітку відповідність до зразків, які депоновані під назвою *Xanthocarpia marmorata* isolate U1202 (GenBank: KC179131.1; Identities = 509/509(100%), Gaps = 0/509(0%)), *Xanthocarpia marmorata* isolate ALV20615HS688 (GenBank: MN512254.1; Identities = 557/559(99%), Gaps = 2/559(0%)), *Xanthocarpia marmorata* isolate ALV19419HS637 (GenBank: MN989259.1; Identities = 541/542(99%), Gaps = 1/542(0%)), *Caloplaca marmorata* isolate GB (GenBank: JN806216.1; Identities = 541/545(99%), Gaps = 3/545(0%)). Філогенетичні дослідження цього виду було проведено під час обробки *Caloplaca crenulatella* групи у 2011 році [Vondrák et al., 2011]. Автори показали, що всі досліджені зразки формують кладу з високим рівнем статистичної підтримки, проте відносини в цій кладі є недостатньо вивченими. Отримані нами послідовності є важливим доповненням до загальної філогенетичної картини цієї групи видів.

2.3 Лишайники та ліхенофільні гриби острова Хортиця

Аналіз та поширення лишайників та ліхенофільних грибів острова Хортиця подано у спеціальній роботі [Khodosovtsev, Darmostuk, 2019]. У цілому, 80 видів лишайників та 12 видів ліхенофільних грибів було знайдено на території острова Хортиця. *Verrucaria fusconigrescens* вперше наведено

для рівнинної частини України. Лишайники *Acarospora insolata*, *Bacidia fuscoviridis*, *Caloplaca chlorina*, *C. soralifera*, *C. xerica*, *Dermatocarpon miniatum*, *Lecanora argopholis*, *L. orosthea*, *L. swartzii*, *Lobothallia alphoplaca*, *Monerolechia badia*, *Rhizocarpon lecanorinum*, *Xanthocarpia crenulatella*, *Xanthoparmelia loxodes* та ліхенофільні *Abrothallus caerulescens*, *Lichenostigma elongatum*, *Marchandiomyces corallinus*, *Polycoccum pulvinatum*, *Stigmidium xanthoparmeliarum*, *Zwackhiomyces lithoiceae* вперше наведено для Запорізької області. Лишайники *Melanelixia fuliginosa*, *Protoparmelia badia* та *Evernia mesomorpha* [Василенко, 2016] були помилково наведені для території острова і повинні бути виключені із загального списку.

2.4 Лишайники та ліхенофільні гриби Трикратського гранітного масиву

Детально лишайники та ліхенофільні гриби Трикратського гранітного масиву описано у спеціальній статті [Ходосовцев та ін., 2019]. У результаті досліджень виявлено 156 видів лишайників та 44 види ліхенофільних грибів. Ліхенофільні гриби *Cercidospora xanthoriae*, *Endococcus fusiger*, *Rosellinula frustulosae*, *Stigmidium squamariae*, *Tremella phaeophysciae*, *Xenonectriella leptaleae* та лишайник *Coenogonium pineti* виявились новими для степової зони України. 79 видів лишайників та 36 ліхенофільних грибів є новими для Національного природного парку «Бузький Гард».

2.5 Лишайникові угруповання біотопів петрофітних кальцефільних степів

Особливе місце в системі симбіотичних угруповань займають угруповання кам'янистих (зокрема, карбонатних) субстратів, що є ареною інтенсивного видоутворення та слугують оселищами багатьох рідкісних і ендемічних видів. У зв'язку з цим, для класифікації біотопів карбонатних відслонень у межах Північного Причорномор'я, нами були проведені

комплексні геоботанічні дослідження (рис. 2.1) , що включали описи ділянок судинних рослин та лишайників. Результати досліджень щодо характеристики біотопів балок із вимитими щербенистими вапняками та вапнистими мергелями на слабо профільних ґрунтах (літосолях), що поширені у межах Причорноморської низовини представлено в спеціальній роботі [Khodosovtsev et al. 2019]. Об'єктом більш детального аналізу стали епілітні кальцефільні лишайникові угруповання (нижче ми наводимо опис нової ждя науки лишайникової асоціації), оскільки їх синтаксономія майже не розроблена.



Рис. 2.1. Поширення асоціації *Verrucario viridulae-Staurotheletum hymenogoniae* (номери локалітетів представлені в таблиці 2.1).

2.5.1 Характеристика асоціації

Verrucario viridulae-Staurotheletum hymenogoniae Khodosovtsev, Darmostuk & Didukh (holotypus: Khodosovtsev et al., 2019: Table 2.1, relevé 8, Fig. 2.2).

Діагностичні види: *Staurothele hymenogonia*, *Verrucaria muralis*, *V. viridula* (Таблиця 2.3, 2.4).



Рис. 2.2. «Nord-Pontic calcicline pale fescue grasslands» біотоп з асоціацією *Verrucario viridulae-Staurotheletum hymenogoniae* на камінцях: А – схил балки в Національному природному парку «Кам'янська Січ» (Херсонська область, Бериславський район), В, С, D – Осокорівська балка в запроектованому регіональному ландшафтному парку «Гаврилівський» (Херсонська область, Нововоронцовський район); Е – схил балки біля села Новогригорівка

(Миколаївська область, Березнигуватський район); F – голотип асоціації (relevè N 8).

Константні види: *Bagliettoa calciseda*, *Candelariella aurella*, *Circinaria calcarea*, *C. contorta*, *Rinodina bischoffii*, *Pyrenodesmia variabilis*, *Sarcogyne regularis*, *Verrucaria nigrescens*, *V. muralis* s.l., *V. viridula*, *Xanthocarpia crenulatella*, *X. marmorata*

Домінантні види: *Bagliettoa calciseda*, *Verrucaria nigrescens*, *V. viridula*.

Синхорологія: Причорноморська низовина.

Синекологія: Фотофільні, ксерофільні, базофільні, гемінітрофільні, піонерні угруповання епілітних накипних лишайників на мергелістих вапняках в умовах півдня степової зони України. Угруповання звичайно утворюється на дрібних камінцях (3-10 см завширшки), які вимиваються з ґрунту, переважно на схилах балок (нахил від 10 до 30 градусів) у місцях максимального переносу речовин (середня частина схилу).

Синморфологія. Асоціація представлена 43 видами накипних лишайників ліхенофільних грибів. В одному описі було від 7 до 27 видів лишайників. Характерною особливістю асоціації є те, що серед накипних таксонів близько 40% лишайників (*Arthonia calcicola*, *Aspicilia coronata*, *Bagliettoa calciseda*, *B. parmigera*, *Clauzadea monticola*, *C. immersa*, *Rinodina immersa*, *Sarcogyne regularis*, *Staurothele hymenohonia*, *Verrucaria papillosa*, тощо) представлено ендолітними лишайниками, слань яких розвивається усередині вапнякового субстрату. Інші види представлені одноманітно-накипними або ареольованими життєвими формами, і лише декілька видів з низькою константністю (*Lobothallia radiosa*, *Calogaya saxicola*, *C. decipiens*) представлені плакодіоїдними (з лопатями на периферії) життєвими формами. В угрупованні представлені головним чином фертильні таксони, що утворюють апотеції та перитеції і лише *Pyrenodesmia concreticola*, *Verrucaria tectorum* утворювали соредії, як вегетативні діаспори.

2.5.2 Зв'язок з іншими угрупованнями

За наявністю діагностичних (характерних) видів *Rinodina bischoffii*, *Sarcogyne regularis*, *Clauzadea metzleri* ми віднесли нову асоціацію до союзу *Aspicilion contortae* Roux 2009, порядку *Aspicilietalia calcareae* Roux 2009 класу *Verrucarietea nigrescentis* Wirth 1980. Для дрібних вапнякових камінців також характерним видом є *Staurothele hymenogonia*, який ми вперше додаємо до списку діагностичних видів союзу *Aspicilion contortae*. Асоціація *Verrucario viridulae-Staurotheletum hymenogoniae* є третьою асоціацією цього союзу. Типовою асоціацією є *Aspicilietum contortae* Kasser 1926 em. Klement 1955, яка включає 12 видів

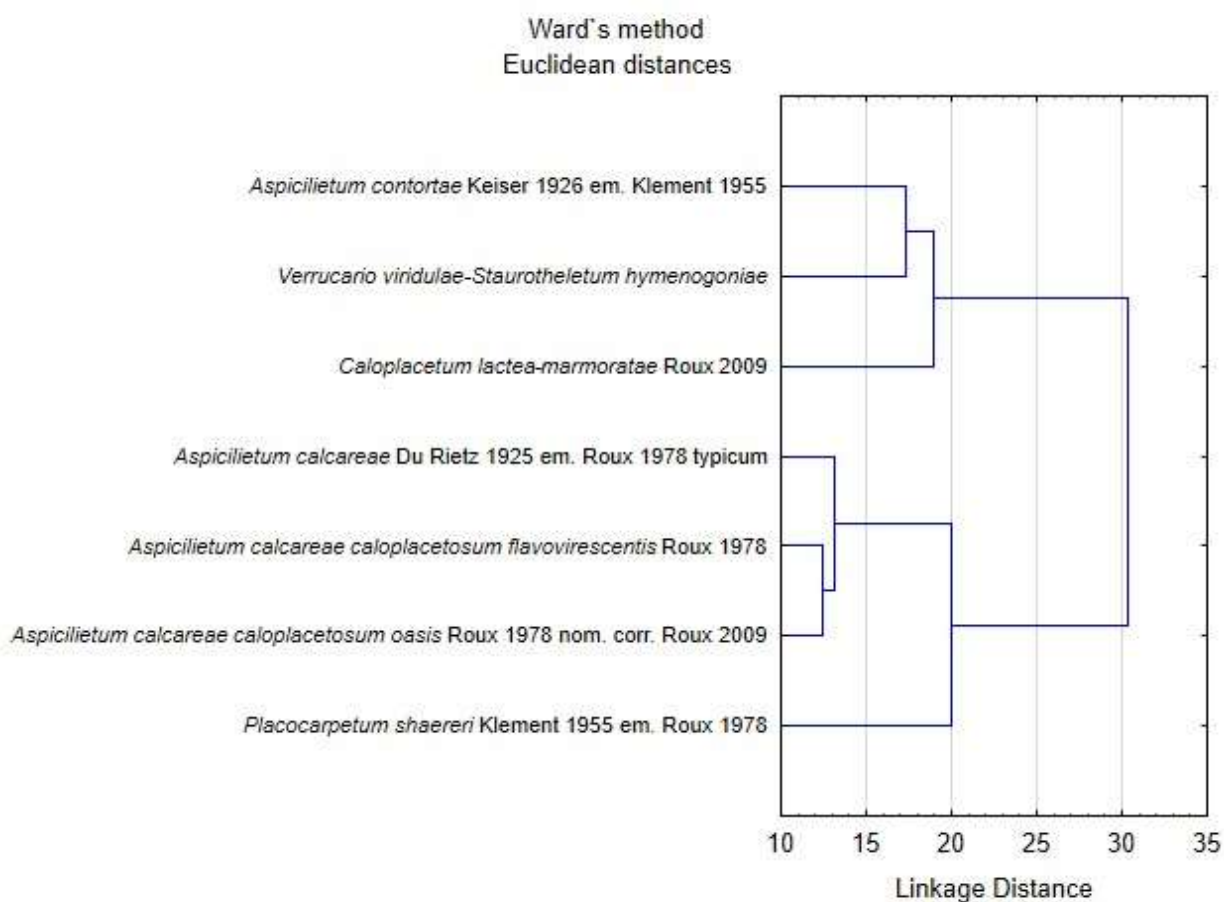


Рис. 2.3. Подібність та відмінність між асоціаціями та субасоціаціями згідно показників константності та видового складу.

лишайників [Klement, 1955]. В асоціації висока константність представлена для характерних видів вищезазначеного союзу (*Circinaria contorta* V3-5), порядку (*Bagliettoa calciseda* IV+-2) та класу (*Verrucaria nigrescens* V+-2). Характерні види союзу *Aspicilion contortae* (*Rinodina bischoffii* I+-2, *Sarcogyne regularis* II+-1) також зустрічаються в описі, але з низькою константністю. Сі. Roux (2009) відмічає, що з таблиць, представлених у Kaiser (1926) та Klement (1955) неможливо виділити лектотип, тому треба визначитися з неотипом. У цій ж роботі С. Ру [Roux, 2009] валідизує нову асоціацію *Caloplacetum lactea-marmoratae* Roux 2009 (= *Aspicilion contortae* pro parte), ґрунтуючись на своїй таблиці, що була опублікована у 1978 році (типовий опис № 9, а також усі інші описи крім N 4). Характерними видами цієї асоціації є *Xanthocarpia marmorata* та *X. lactea*, а також ліхенофільний гриб *Verrucula lactearia* (паразит на *Verrucaria lactea*). Асоціація поширена на вапнякових камінцях та блоках у Середземномор'ї (Франція, Іспанія). Вона містить 55 видів лишайників та 9 видів ліхенофільних грибів. Однак, 15 видів, наведених у даному списку не зустрічається у наших описах, з них половина представлена західно-середземноморськими видами, хоча із малою константністю. З іншого боку, асоціація *Caloplacetum lactea-marmoratae* не містить дифференціальних видів асоціації *Verrucario viridulae-Staurotheletum hymenogoniae*, а саме *Verrucaria muralis* та *V. viridula*. Крім того 12 видів лишайників, *Arthonia calcicola*, *Aspicilia subfarinosa*, *Flavoplaca coronata*, *Candelariella oleifera*, *Rinodina calcarea*, *Protoblastenia rupestris*, *Psorotichia montinii*, *Pyrenodesmia concrecicola*, *Staurothele hymenogonia*, *Variospora glomerata*, *Verrucaria papillosa* не відмічалися в асоціації *Caloplacetum lactea-marmoratae*. Таким чином, асоціація *Verrucario viridulae-Staurotheletum hymenogoniae* є східно-європейським вікаріантом союзу *Aspicilion contortae*,

яка має оригінальний набір видів та зустрічається на мергелистих вапнякових камінцях по балках Причорноморської низовини.

Епігейні лишайникові угруповання, що утворюються на дресві та малопрофільних ґрунтах в біотопах на схилах балок відносяться до:

Cl. *Psoretea decipientis* Mattik (1951)

Ord. *Toninietalia coeruleonigrantis* Hadač in Klika ex Hadač 1962

All. *Toninion coeruleonigrantis* Hadač (1948)

Ass. *Enchylietum tenaxis* Khodosovtsev (2014)

All. *Sphaerothallio-Xanthoparmelion vagantis* Crespo et Barreno (1978)

Comm. *Agrestia hispida* + *Xanthoparmelia camtschadalis*

Угруповання асоціації *Enchylietum tenaxis* Khodosovtsev (2014) поширені у межах Причорноморської низовини, як ксерофітні, кальцефільні піонерні лишайникові угруповання відкритих степових ділянок [Khodosovtsev et al., 2014]. Діагностичними видами асоціації виступають *Enchylium tenax* та *Placidium squamulosum* разом із *Toninia sedifolia* - діагностичним видом союзу *Toninion coeruleonigrantis* Hadač (1948). Вона приурочена до старих перелогів, сильно збитих випасом ділянок пасовищ або степових ділянок на схилах балок, що почали відновлюватися після інтенсивних ерозійних або дефляційних процесів. Саме біля вапнякових камінців на дресві та малопрофільних ґрунтах (літосолях), що звичайно вкривають середні частини балок і формуються умови для існування цих маловидових угруповань лишайників. Крім того, у верхній частині схилу вздовж Інгульця нами було знайдено угруповання з союзу *Sphaerothallio-Xanthoparmelion vagantis* Crespo et Barreno (1978), яке потребує подальших досліджень. Воно містить такі види як: *Agrestia hispida* (III+) мають *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr. (IV+), *Schytnium schraderi* (Bernh.) Otálora (III+), P.M. Jørg. & Wedin, *Xanthoparmelia camtschadalis* (Ach.) Hale (III+), *X. pokornyii* (Körb.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. (IV+–1), *Enchylium tenax* (Sw.) Gray (III+–1), *Placidium squamulosum* (Ach.) Breuss (V+–2), *Toninia*

sedifolia (Scop.) Timdal (IV+-1), *Cladonia furcata* (Huds.) Schrad (III+), *C. foliacea* (Huds.) Willd. (V+-2), *C. rangiformis* Hoffm. (IV+-1) і потребує подальших досліджень [Наумович та ін., 2017].

Угрупування судинних рослин, що утворюються на літосолях (томіляри):

Cl. ***Festuco-Brometea*** Br.-Bl. Et Tx ex Soo 1947

Ord. ***Stipo pulcherrimae-Festucetalia pallentis***

All. ***Potentillo arenariae-Linion czernjajevii*** Krasova et Smetana 1999

Ass. ***Lino tenuifolii-Juniperetum brachycephalae*** Krasova et Smetana 1999

Ці томілярні угруповання поширені у вигляді невеликих локалітетів (до кількох метрів) у місцях відслонення вапнякових плит або нагромадження дрібного щебеню та дресви. Хоча на різних ділянках домінувати можуть різні із згаданих видів, проте найвищий ступінь трапляння у флористичному складі мають *Alyssum tortuosum* s.l., *Bromopsis riparia*, *Centaurea marschalliana*, *Cephalaria uralensis*, *Genista scythica*, *Jurinea brachycephala*, *Linum flavum* (L. *czernjajevii*), *Potentilla arenaria*, *Poterium polygamum*, *Salvia nutans*, *Teucrium polium*, *Thymus dimorphus*, тобто, на відміну від степових угруповань, злаки тут відіграють другорядну роль.

У таких умовах степові злакові зімкнуті ценози не формуються, а домінують чагарнички, напівчагарники, які інколи хоча і мають сланкі плагіотропні пагони, але проективне покриття рослин становить лише 10-80%. Це аналоги середземноморських томілярів. Домінантами виступають *Jurinea brachycephala*, *Thymus dimorphus*, *Genista scythica*, *Pimpinella lithophila*, *Teucrium polium*, *Centaurea marschalliana*, *Poterium polygamum* та злаки *Festuca valesiaca*, *Bromopsis riparia*, серед яких багато ендемічних видів. Особливо слід наголосити на наявності серед домінуючих ксеротичного злака *Poa sterilis*, розповсюдженого у Гірському Криму, що є близькоспорідненим до подільського *P. versicolor*, що зростає на кам'янистих

субстратах стінок Дністра та його притоків. Все це свідчить про те, що такі умови є ареною інтенсивного видоутворення. Ценотична конкуренція у таких ксерофітних умовах послаблена і такі субстрати є оселищем, що заселяється численними видами лишайників і деяких мохів.

2.5.3 Паннонсько-петрофітний трав'яний біотоп

Такий природний комплекс ми розглядаємо як біотоп 6190 Трав'яно-петрофітні паннонські угруповання *Stipo pulcherrimae-Festucetalia pallentis* Pop 1968, які ми трактуємо як паннонсько-понтичні, що підлягають охороні на європейському рівні (NATURA 2000). Біотопів балок із вимитими щербенистими вапняками та вапнистими мергелями на слабо профільних ґрунтах (літосолях) має діагностичні угруповання союзу *Potentillo arenariae-Linion czernjajevii* (судинні рослини) та асоціації *Verrucario viridulae-Staurotheletum hymenogoniae* (епілітні лишайники). Крім того, на дресві та малопротильних ґрунтах серед незамкнених угруповань судинних рослин поширені піонерні угруповання лишайників *Enchylietum tenaxis* Khodosovtsev (2014). Угруповання мохоподібних потребують подальших досліджень. Ці біотопи містять рідкісні для рівнинної частини України види лишайників *Aspicilia subfarinosa*, *Psorothichia montinii*, *Rinodina immersa*, *Verrucaria bernaicensis*, *Clauzadea immersa*, *V. shindleri*, *Caloplaca microstepposa*, *Protoblastenia rupestris*, *Staurothele hymenogonia*.

Отже, місце цього біотопу в системі біотопів Європи можна представити як:

E1.2 – Perennian calcareous grassland and basic steppes;

E1.29 – *Festuca pallens* grasslands (*Stipo pulcherrimae-Festucetalia pallentis*);

E1.292 – Calcicline pale fescue grasslands;

E1.2923 – Nord-Pontic calcicline pale fescue grasslands.

Таблиця 2.3

Виділені описи асоціації *Verrucario viridulae-Staurotheletum hymenogoniae* (Khodosovtsev et al., 2019)

Number of relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	
Author number	210	211	214	240	242	480	269	476	479	249	483	245	246	247	C
Altitude, m	41	16	29	44	22	21	28	25	42	25	16	41	50	39	
Inclination, °	30	10	25	20	30	20	30	30	15	20	10	30	10	25	
Exposition	SW	E	E	NE	S	E	N	S	SE	S	E	S	W	N	
Coverage of pebbles with lichens, %	20	15	30	25	40	50	35	40	20	40	40	40	40	50	
Number of species	7	24	18	23	14	16	19	21	12	24	12	12	26	16	
D.s. ass. <i>Staurotheletum hymenogoniae</i>															
<i>Verrucaria viridula</i> (Schrad.) Ach.	2	2	2	+	2	2	3	1	+	+	2	1	2	1	V ^{r-3}
<i>Verrucaria muralis</i> Ach. s. lat.	1	1	+		+	1	2	+		+	+	+	+	1	V ⁺²
<i>Staurothele hymenogonia</i> (Nyl.) Th. Fr.	1					+	2	2	r		+		+	1	III ⁺²
D.s. <i>Caloplacatum lactea-marmoratae</i>															
<i>Xanthocarpia marmorata</i> (Bagl.) Frödén, Arup & Söchting		2	1	+	+	+	2	+	+	+	+		+	+	IV ⁺²
D.s. all. <i>Aspicilion contortae</i> Roux 2009															
<i>Circinaria contorta</i> (Hoffm.) A. Nordin, Savić & Tibell s.str.		2	+	2		+	2	+		2	+	2	2	2	V ⁺²
<i>Rinodina bischoffii</i> (Hepp) A. Massal.		2	+	+	+	1	2	+	+	2	+		2	2	V ⁺²
<i>Sarcogyne regularis</i> Körb.	+	2	1	+	1	+	1	+	+	1	1	+	1	1	V ⁺²
<i>Clauzadea metzleri</i> (Körb.) Clauzade & Cl. Roux ex D. Hawksw.		+	1								+				II ⁺¹
D.s. all. <i>Aspicilion calcareae</i> Albertson 1946 ex Roux 1978															
<i>Placopyrenium fuscillum</i> (Turner) Gueidan & Cl. Roux		+		1	1		+		+	+			1	1	III ⁺¹
<i>Lobothallia radiosa</i> (Hoffm.) Hafellner		+		+											I ⁺¹
D.s. <i>Caloplacion decipiens</i> Klement 1950 em. Roux 2009															
<i>Calogaya pusilla</i> (A. Massal.) Arup, Frödén & Söchting				+									r		I ^{r+}
<i>Calogaya decipiens</i> (Arnold) Arup, Frödén & Söchting				+											I ⁺
D.s. all. <i>Acarosporion cervinae</i> Roux 2009															
<i>Verruculopsis lecideoides</i> (A. Massal.) Gueidan & Cl. Roux	+	1				+	2	+			+				II ⁺²
D.s. all. <i>Caloplacion arnoldii</i> Roux 2009															
<i>Myriolecis crenulata</i> (Ach.) Śliwa, Zhao Xin & Lumbsch		+	+		+					2		+	+	+	III ⁺²

D.s. ord. *Aspicilietalia calcareae* Roux 2009

<i>Circinaria calcarea</i> (L.) A. Nordin, Savić & Tibell	2	+	1	2	2	2	+	+	2	2	2	2	IV ⁺²
<i>Bagliettoa calciseda</i> (DC.) Gueidan & Cl. Roux	+		+	1		2	+	+	3	1	2	2	IV ⁺³
<i>Diplotomma hedinii</i> (H. Magn.) P. Clerc & Cl. Roux											r		I ^r
D.s. cl. <i>Verrucarietea nigrescentis</i> V. Wirth 1980													
<i>Verrucaria nigrescens</i> Pers.	+	4	4	2	2	2	2	2	2	3	2	2	V ⁺⁴
<i>Pyrenodesmia variabilis</i> (Pers.) A. Massal.		1	2	2	2	+		+	+		+	2	IV ⁺²
<i>Candelariella aurella</i> (Hoffm.) Zahlbr.		1	+	2	+			+	+	1	1	1	IV ⁺¹
<i>Xanthocarpia crenulatella</i> (Nyl.) Frödén, Arup & Söchting s. lat.		2	+	2		1	2	+	+	2	2	1	V ⁺²
<i>Flavoplaca oasis</i> (A. Massal.) Arup, Frödén & Söchting			+	2			+	+	1		1		III ⁺²
<i>Myriolecis semipallida</i> (H. Magn.) Śliwa, Zhao Xin & Lumbsch				1	+				+		+	+	II ⁺¹
<i>Myriolecis dispersa</i> (Pers.) Śliwa, Zhao Xin & Lumbsch		+					+		1				II ⁺¹
<i>Lecania turicensis</i> (Hepp) Müll. Arg.		+		+		+					+		II ⁺
<i>Rinodina calcarea</i> (Hepp ex Arnold) Arnold				+									I ⁺
<i>Verrucaria macrostoma</i> Dufour ex DC.											1		I ¹
D.s. cl. <i>Clauzadeetea immersae</i> Roux 1978 em Roux 2009													
<i>Aspicilia coronata</i> (A. Massal.) B. de Lesd.		1							1	+			I ¹
<i>Bagliettoa parmigera</i> (J. Steiner) Gams				+					+				I ⁺
<i>Clauzadea immersa</i> (Hoffm.) Hafellner & Bellem.											+		I ⁺
<i>Protoblastenia rupestris</i> (Scop.) J. Steiner						1						r	I ^r
<i>Rinodina immersa</i> (Körb.) J. Steiner									2				I ²
Other species													
<i>Pyrenodesmia concreticola</i> (Vondrák & Khodos.) Söchting, Arup & Frödén		+					+	+					I ⁺
<i>Aspicilia calcarea</i> (L.) Mudd morpho. xerophile		+											I ⁺
<i>Caloplaca microstepposa</i> Frollov, Nadyeina, Khodos. & Vondrák						+			2				I ⁺²
<i>Flavoplaca coronata</i> (Kremp. ex Körb.) Arup, Frödén & Söchting				2									I ²
<i>Variospora glomerata</i> (Arup) Arup									+		r		I ^{r+}
<i>Arthonia calcicola</i> Nyl.						+			2				I ²
<i>Verrucaria tectorum</i> (A. Massal.) Körb.							1						I ⁺¹
<i>Candelariella rosulans</i> (Müll. Arg.) Zahlbr.				1									I ¹
<i>Verrucaria cf. transiliens</i> (Arnold) Lettau											+		I ⁺
<i>Scytinium plicatile</i> (Ach.) Otálora, P.M. Jørg. & Wedin												+	I ⁺

Синоптична таблиця *Aspicilion contortae* Roux 2009

<i>The species</i>	<i>Aspicilietum contortae</i> Keiser 1926 em. Klement 1955	<i>Caloplacetum lactea-marmoratae</i> Roux 2009	<i>Verrucario viridulae-Staurotheletum hymenogoniae</i> (present paper)
D.s. ass. <i>Verrucario viridulae-Circinarietum contortae</i> ass. nov.			
<i>Verrucaria viridula</i> (Schrad.) Ach.			V
<i>Verrucaria muralis</i> Ach. s. lat.		I	V
<i>Staurothele hymenogonia</i> (Nyl.) Th. Fr.			III
D.s. ass. <i>Caloplacetum lactea-marmoratae</i> Roux 2009			
<i>Xanthocarpia lactea</i> (A. Massal.) A. Massal. s. str.		IV	
<i>Verrucula lactearia</i> Nav.-Ros. & Cl. Roux		*?	
<i>Xanthocarpia marmorata</i> (Bagl.) Frödén, Arup & Söchting		*III	IV
<i>Caloplaca lacteoides</i> Nav.-Ros. & Hladún		*II	
D.s. ass. <i>Aspicilietum contortae</i> and all. <i>Aspicilion contortae</i> Roux 2009			
<i>Circinaria contorta</i> (Hoffm.) A. Nordin, Savić & Tibell s. str.	V	V	V
<i>Rinodina bischoffii</i> (Hepp) A. Massal.	I	V	V
<i>Sarcogyne regularis</i> Körb.	II	II	V
<i>Clauzadea metzleri</i> (Körb.) Clauzade & Cl. Roux ex D. Hawksw.		II	II
D.s. all. <i>Aspicilion calcareae</i> Albertson 1946 ex Roux 1978			
<i>Lobothallia radiosa</i> (Hoffm.) Hafellner		I	I
<i>Placopyrenium fuscillum</i> (Turner) Gueidan & Cl. Roux			III
D.s. all. <i>Caloplacion decipientis</i> Klement 1950 em. Roux 2009			
<i>Calogaya pusilla</i> (A. Massal.) Arup, Frödén & Söchting	II		I
<i>Flavoplaca flavocitrina</i> (Hoffm.) Arup, Frödén & Söchting s.lat.		II	
<i>Calogaya decipiens</i> (Arnold) Arup, Frödén & Söchting			I
D.s. all. <i>Acarosporion cervinae</i> Roux 2009			
<i>Verruculopsis lecideoides</i> (A. Massal.) Gueidan & Cl. Roux		I	II
D.s. all. <i>Caloplacion arnoldii</i> Roux 2009			
<i>Myriolecis crenulata</i> (Ach.) Śliwa, Zhao Xin & Lumbsch		I	IV
D.s. ord. <i>Aspicilietalia calcareae</i> Roux 2009			
<i>Bagliettoa calciseda</i> (DC.) Gueidan & Cl.	IV	V	IV

Roux			
<i>Diplotomma hedinii</i> (H. Magn.) P. Clerc & Cl. Roux	III	II	I
<i>Circinaria calcarea</i> (L.) A. Nordin, Savić & Tibell		V	IV
D.s. cl. <i>Verrucarietea nigrescentis</i> V. Wirth 1980			
<i>Verrucaria nigrescens</i> Pers.	V	V	V
<i>Circinaria hoffmanniana</i> (S. Ekman et Froberg) A. Nordin		V	
<i>Lecania turicensis</i> (Hepp) Müll.			II
<i>Flavoplaca oasis</i> (A. Massal.) Arup, Frödén & Söchting		III	III
<i>Pyrenodesmia variabilis</i> (Pers.) A. Massal. s. lat.		IV	IV
<i>Myriolecis dispersa</i> (Pers.) Śliwa, Zhao Xin & Lumbsch	III		II
<i>Xanthocarpia crenulatella</i> (Nyl.) Frödén, Arup & Söchting s. lat.	III		V
<i>Lecania rabenhorstii</i> (Hepp) Arnold		IV	
<i>Pyrenodesmia chalybaea</i> (Fr.) A. Massal.		II	
<i>Caloplaca inconnexa</i> (Nyl.) Zahlbr.		II	
<i>Candelariella aurella</i> (Hoffm.) Zahlbr.			IV
<i>Myriolecis semipallida</i> (H. Magn.) Śliwa, Zhao Xin & Lumbsch			III
<i>Flavoplaca coronata</i> (Kremp. ex Körb.) Arup, Frödén & Söchting			I
<i>Candelariella rosulans</i> (Müll. Arg.) Zahlbr.			I
<i>Rinodina calcarea</i> (Hepp ex Arnold) Arnold			I
<i>Verrucaria macrostoma</i> Dufour ex DC.			I
D.s. cl. <i>Clauzadeetea immersae</i> Roux 1978 ex Roux 2009			
<i>Protoblastenia rupestris</i> (Scop.) J. Steiner	V		I
<i>Rinodina immersa</i> (Körb.) J. Steiner	I	III	I
<i>Bagliettoa parmigera</i> (J. Steiner) Gams		II	I
<i>Thelidium decipiens</i> (Hepp) Kremp.	II	I	
<i>Bagliettoa marmorea</i> (Scop.) Gueidan & Cl. Roux		II	
<i>Pyrenodesmia agardhiana</i> (Flot.) A. Massal.		II	
<i>Pyrenodesmia alociza</i> (A. Massal.) Arnold		II	
<i>Staurothele immersa</i> (A. Massal.) Dalla Torre & Sarnth.		II	
<i>Thelidium incavatum</i> Nyl. ex Mudd.		II	
<i>Verrucaria hochstetteri</i> Fr.		II	
<i>Bagliettoa baldensis</i> (A. Massal.) Vězda		I	
<i>Bagliettoa limborioides</i> A. Massal. (= <i>Bagliettoa sphinctrina</i> auct.)		I	
<i>Hymenelia prevostii</i> (Duby) Kremp.		I	
<i>Toninia athallina</i> (Hepp) (= <i>Catillaria athallina</i> (Hepp) Hellb).		I	

<i>Verrucaria pinguicula</i> A. Massal.	I	
<i>Aspicilia coronata</i> (A. Massal.) B. de Lesd.		I
<i>Clauzadea immersa</i> (Hoffm.) Hafellner & Bellem.		I
Other species		
<i>Verrucaria</i> cf. <i>transiliens</i> (Arnold) Lettau	I	I
<i>Verrucaria tectorum</i> (A. Massal.) Körb.	I	I
<i>Verrucaria ochrostoma</i> Borrer	II	
<i>Variospora dolomiticola</i> (Hue) Arup, Söchting & Frödén	II	
<i>Verrucaria polysticta</i> Borrer	II	
<i>Acarospora dolophana</i> (Nyl.) H. Magn	I	
<i>Candelariella vitellina</i> (Hoffm.) Müll. Arg.	I	
<i>Staurothele orbicularis</i> (A. Massal.) Th. Fr.	I	
<i>Petractis clausa</i> (Hoffm.) Kremp.	I	
<i>Sagiolechia protuberans</i> (Ach.) A. Massal.	I	
<i>Caloplaca lecideina</i> (Müll. Arg.) Clauzade & Rondon	I	
<i>Verruculopsis minuta</i> (Hepp) Krzew	I	
<i>Verrucaria adelminienii</i> Zschacke	I	
<i>Verrucaria ruderum</i> DC.	I	
<i>Pyrenodesmia concreticola</i> (Vondrák & Khodos.) Söchting, Arup & Frödén		II
<i>Aspicilia calcarea</i> (L.) Mudd morpho. xerophile		I
<i>Caloplaca microstepposa</i> Frolov, Nadyeina, Khodos. & Vondrák		I
<i>Variospora glomerata</i> (Arup) Arup		I
<i>Arthonia calcicola</i> Nyl.		I
<i>Verrucaria bernaicensis</i> Malbr.		I
<i>Scytinium plicatile</i> (Ach.) Otálora, P.M. Jørg. & Wedin		I
<i>Psorotichia montinii</i> (A. Massal.) Forssell		I
<i>Verrucaria papillosa</i> Ach.		I
Lichenicolous fungi		
<i>Intralichen christiansenii</i> (D. Hawksw.) D. Hawksw.	V	IV
<i>Muellerella lichenicola</i> (Sommerf.) D. Hawksw. (sub <i>Discothecium gemmiferum</i> in Roux 1978, sub <i>Tichothecium pygmeum</i> on <i>Xanthocarpia lactea</i> in Roux 1978)	II	I
<i>Opegrapha rupestris</i> Pers.	II	
<i>Lichenothelia renobalesiana</i> D. Hawksworth et V. Atienza (= <i>Microthelia marmorata</i> auct. notamment Roux 1978)	II	
<i>Arthonia lapidicola</i> (Taylor) Branth et Rostr. (= <i>Arthonia</i> cf. <i>epimela</i> (Almq.) I.M. Lamb dans Roux 1978)	II	
<i>Zwackhiomyces calcisedus</i> Cl. Roux (sub <i>Pharcidia dispersa</i> in Roux 1978, sub	II	

<i>Didymella sphinctrinoides</i> in Roux 1978)	
<i>Adelococcus interlatens</i> (Arnold) Matzer et Hafellner	I
<i>Acaroconium punctiformis</i> Kocourk. & D. Hawksw.	I
<i>Arthonia apotheciorum</i> (A. Massal.) Almq.	I
<i>Lichenochora wasserii</i> S. Kondr. s.lat.	I
<i>Stigmatidium clauzadei</i> Cl. Roux & Nav.-Ros.	I
<i>Zwackhiomyces lithoiceae</i> (B. de Lesd.) Hafellner & V. John	I
<i>Zwackhiomyces</i> sp. 1	I
<i>Zwackhiomyces lecanorae</i> (Stein) Nik. Hoffm. & Hafellner	I

* - characteristic species in Roux *et al.* (2009)

2.6 Лишайникові угруповання пустельних степів

Лишайникові угруповання пустельних степів на лесовій основі описано нами у спеціальній роботі [Ходосовцев и др., 2019]. Одним з біотопів, який містить низку зникаючих видів з аридною екологією [Nadyeina et al., 2013; Khodosovtsev, Darmostuk, 2016; Khodosovtsev et al., 2011, 2014, 2018] є лесові відслонення півдня України. Саме тут, в межах Херсонської області, на лесових кліфах Дніпро-Бузького лиману була знайдена єдина в континентальній частині України популяція *Squamarina lentigera* (Weber) Poelt, лишайника, занесеного до Червоної книги України [Khodosovtsev, 2009, 2015].

2.6.1 Опис асоціації *Toninio-Psoretum decipientis*

Toninio-Psoretum decipientis Stodiek 1937

Діагностичні види: *Fulgensia fulgens*, *Squamarina lentigera*

Домінантні види: *Placidium squamulosum*, *Fulgensia fulgens*,
Squamarina
lentigera

Синморфологія. Угрупування представлені накипними видами з плакодіоїдною життєвою формою: *Fulgensia desertorum*, *Squamarina lentigera*, лукскатою життєвою формою *Placidium squamulosum*, *Psora decipiens*, та накипними лишайниками *Megaspora verrucosa*, *Fulgensia desertorum* тощо. Кущисті (*Cladonia pyxidata*) та листуваті (*Enchylium tenax*) лишайники не відіграють суттєвої ролі в цьому угрупуванні.

Синхорологія. Угрупування асоціації диз'юнктивно поширені на відкритих аридних ділянках пологих схилів ярів та балок правого берега Дніпро-Бузького лиману, де проективне покриття судинних рослин складає 60–80%. У Європі центичний оптимум *Gyalolechia desertorum* пов'язаний з ариднішими угрупуваннями порядку *Fulgensietalia desertori* Crespo et Barreno 1975, де вид має невисоку константність та проективне покриття (Π^{+1}) [Crespo, Barreno, 1975].

Синліхенобіота. В складі угрупування знайдено 16 видів лишайників та ліхенофільних грибів. Значна кількість раритетного генофонду знаходиться в цих угрупуваннях. Накипний епігейний лишайник *Gyalolechia desertorum* (Tomin) Søchting, Frödén & Arup (= *Caloplaca desertorum* Tomin, *Fulgensia desertorum* (Tomin) Poelt) був відомий з території України лише з г. Опук (Кримський півострів) за зборами А.М. Окснера та Є.Г. Копачевської 1959 року [Kopachevskaya, 1986, Oxner, 1993]. Існування цього виду на південному схилі цієї гори було також підтверджено колекціями 1994 року (KHER 2036) [Khodosovtsev, 1999]. Спираючись на його вразливість внаслідок руйнації південних степових біотопів, лишайник був унесений до другого видання Червоної книги України [Kondratyuk, 2009]. Друга знахідка *Gyalolechia desertorum* була відмічена на лесових відслоненнях, що простягнулися вузькою смугою вздовж правого берега Бузького лиману між селами Котилино та Прибузьке (Очаківський район, Миколаївська область). Лишайник зростав на північному пологому схилі балки у 20–30 м від лесового кліфу. Його щільність складала близько 20 сланей на ділянці опису.

Детальні дослідження 25 подібних локалітетів (кожен площею близько 0,1 га) в межах Херсонської та Миколаївської області на правому Березі Дніпро-Бузького лиману, дозволив виявити цей вид лише в одному. Отже, виявлену площу існування нижньо-бузької популяції можна оцінити лише в 0,01 га, тоді як область поширення цієї популяції складає 25 га (рис. 2.3).



Рис. 2.3. Біотопи сарматських лесових степів: а – місцезнаходження угруповання *Toninio-Psoretum decipiensis*; б – загальний вигляд біотопів; с – зовнішній вигляд рідкісного лишайника *Gyalolechia desertorum* в угрупованні *Toninio-Psoretum decipiensis*.

Разом з *G. desertorum*, у дослідженому локалітеті був знайдений *Squamarina lentigera* занесений до Червоної книги України (Рис. 2.4). Це є другим її місцезнаходженням в континентальній частині України. Крім того, в угрупованні знайдений *Psora decipiens* (Hedw.) Hoffm., лишайник, який суттєво зменшив площу існування у зв'язку із розорюванням степів та лісорозведенням, тому є претендентом до наступного видання Червоної книги України [Khodosovtsev, Darmostuk, 2016].

2.6.2 Особливості біотопу сарматських лесових степів

Біотоп, де зустрічається лишайник *Gyalolechia desertorum* та *Squamarina lentigera* з Червоної книги України, характеризується наявністю угруповань лишайників та судинних рослин принаймні чотирьох союзів: *Toninion coeruleonigricantis* Hadač in Klika 1948, *Endocarpo-Xanthocarpion tominii* Khodosovtsev 2015, *Artemisio-Kochion* Soo 1964 (син. *Agropyro-Kochion* Soo 1959) і *Festucion valesiacaе* Klika 1931, що розвиваються в аридних умовах на лесових відслоненнях півдня України. За класифікацією EUNIS біотоп відноситься до:

E Grasslands and lands dominated by forbs, mosses or lichens,

E1 Dry Grasslands; E1.2D Ponto-Sarmatic steppes;

E1.2D2 Sarmatic steppes; E1.2D21 Sarmatic loess steppes
(Lutskina, 2018).

Лишайникові угруповання *Toninio-Psoretum decipientis* територіально перетинаються з угрупованнями союзу *Festucion valesiacaе*, що вкривають пологі схили балок та невеликі за площею плакорні ділянки. Домінуючими видами виступають *Festuca valesiaca* Schleich. ex Gaudin – 30%, *Galatella villosa* (L.) Rchb. – 15%, *Stipa lessingiana* Trin. et Rupr. – 5%, *Poa bulbosa* L. –

5%, *Potentilla arenaria* Borkh. – 5%. Рідше зустрічаються *Teucrium polium* L., *Iris pumila* L., *Veronica stepacea* Kotov, *Jurinea multiflora* (L.) В. Fedtsch. На прямовисних кліфах та стінках ярів трапляється лишайникова асоціація *Caloplacaetum albolutescentis* Khodosovtsev 2015 союзу *Endocarpo-Xanthocarpion tominii* Khodosovtsev 2015, а на крутих (45–70°) схилах та прилеглих до них надсухих ділянках формуються угруповання союзу *Artemisio-Kochion* за участю судинних рослин. Вони за своїми характеристиками (видовим складом – домінування *Artemisia lerchiana* Weber ex Stechm., *Agropyron pectinatum* (M. Bieb.) P. Beauv. та *Kochia prostrate* (L.) Schrad., бідністю видового складу, незначним проективним покриттям тощо) є досить подібними до напівпустельних білополинних угруповань Центральної Азії, а тому є унікальними для Північного Причорномор'я. Крім того, тут зростає значна кількість судинних рослин, що охороняються (*Tulipa gesneriana* L., *Tulipa biebersteiniana* Schult. & Schult., *Stipa capillata* L., *Eremogone cephalotes* (M. Bieb.) Fenzl, *Colchicum ancycense* В.Л. Вуртт тощо).

Біотопи степів на лесових відслоненнях півдня степової зони України знаходяться під сильним антропогенним впливом, серед яких: 1) розорювання степу майже до краю кліфу; 2) розбудова лісосмуг по краях ярів та балок вздовж правого берега Дніпро-Бузького лиману; 3) руйнування вузької смуги лесових степів «чорними археологами». Останній негативний вплив досягає максимальних масштабів в місцях розташування поселень античного полісу «Ольвія» на захід від археологічного заповідника.

Отже, біотоп сарматських лесових степів відзначається значною своєрідністю і високим ступенем вразливості, тому повинен бути включений до Додатку 1 оселищної директиви. Для збереження видів лишайників *Gyalolechia desertorum* та *Squamarina lentigera*, судинних рослин *Tulipa gesneriana*, *Tulipa biebersteiniana*, *Stipa capillata*, *Eremogone cephalotes*, *Colchicum ancycense* з Червоної книги України; вразливих лишайникових

(*Toninio-Psoretum decipientis* та *Caloplacetum albolutescentis*) угруповань та угруповань судинних рослин (*Festucion valesiacaе* та *Artemisio-Kochion*);



Рис. 2.4. Вразливі епігейні лишайники в угрупованні *Toninio-Psoretum decipientis*: **a** – *Fulgensia fulgens*, **b** – *Psora decipiens*, **c** – *Squamarina lentigera*, **d** – *Megaspora verrucosa*.

а також в цілому біотопів сарматських лесових степів, пропонуємо створити у межах Миколаївської області заказник місцевого значення «Прибузький», який в подальшому може стати об'єктом Смарагдової мережі [Ходосовцев та ін., 2019].

2.7 Лишайникові угруповання гранітних відслонень Українського кристалічного щита

Аналіз лишайникових угруповань Українського кристалічного щита буде опубліковано в одному з номерів журналу Applied Vegetation Science [Khodosovtsev et al., 2022a]. За результатами аналізу 217 описів лишайникових угруповань на гранітних відслоненнях Українського кристалічного щита було виділено 8 кластерів, які включали 130 видів лишайників. Основні характеристики кластерів представлені у таблицях (таблиця 2.5, 2.6).

2.7.1 Характеристика кластерів

Кластер 1.

Синекологія. Помірно ацидофільні до нейтральних, анітрофільні, аномброфільні, ксерофільні, аерогідрофільні та сціофільні лишайникові угруповання на нависаючих затінених силіктних скелях в аридних ландшафтах.

Діагностичні види: *Buellia abstracta*, *Chaenotheca furfuracea*, *Lecanora orosthea*, *L. swartzii*, *Lepraria incana*, *Rinodina confragosa*, *Scoliciosporum umbrinum*

Домінінтні види: *Lecanora orosthea*, *Lepraria incana*, *Rinodina confragosa*

Константні види: *Lecanora swartzii*, *L. orosthea*, *Rinodina confragosa*

Симфізіогномія. Лишайникові угруповання утворюють мозаїку накипних, кущистих лишайників та голих гранітів (30-50%) на негативних поверхнях скель. Домінують накипні лишайники (e.g. *Lecanora swartzii*, *L. orosthea*, *Rinodina confragosa*) (таблиця 2). Плакодіоїдні (e.g. *Caloplaca demissa*) та листуваті (e.g. *Dermatocarpon miniatum*) слако представлені в угрупованні, на відміну від кущистих (e.g. *Ramalina intermedia* – 53%).

Таблиця 2.5

Головні характеристики отриманих кластерів

Кластер N	Кількість видів	Середня кількість видів	Середній позитивний phi- коефіцієнт	Індекс різкості	Середня Евклідова відстань	Середнє Whittaker beta- різном.
1	26	6.00	27.93	65.34	39.04	3.67
2	22	9.14	6.12	13.90	43.21	4.36
3	27	10.81	19.50	31.30	34.60	3.07
4	8	7.50	38.40	71.80	39.72	1.67
5	18	8.72	25.11	85.59	47.22	3.70
6	22	5.77	29.98	80.61	20.44	3.33
7	46	9.85	7.83	15.68	36.21	6.11
8	50	12.44	22.66	45.31	31.33	2.78

Таблиця 2.6

Функціональні характеристики лишайникових угруповань на силікатних відслоненнях Українського кристалічного щита

Клас тер	Кількі сть видів	Життєва форма (%)				Репродуктивна стратегія (%)							Фотобіонт (%)	
						Вегетативні діаспори			Плодові тіла		Анамо рфи	Зміша ні		
		Ареол	Плак	Лист	Кущ	Соредії	Ізидії	Ін	Апот	Перит	Пікн		Треб	Ціан
1	28	73	7	10	10	36	3	-	48	3	10	-	100	-
2	49	56	8	30	6	26	13	-	51	4	6	-	100	-
3	44	64	2	30	4	25	16	-	57	2	-	-	100	-
4	20	71	7	21	-	21	-	-	46	33	-	-	90	10
5	41	67	11	20	2	2	-	4	63	18	9	4	82	18
6	25	21	8	46	25	17	17	-	-	21	4	42	100	-
7	70	66	15	24	5	19	8	2	59	12	-	-	100	-
8	47	65	13	18	4	10	8	4	76	2	-	-	100	-

* - ареол – ареольовані, плак – плакодіоїдні, лист – листуваті, кущ – кущисті, ін – з іншими вегетативними діаспорами, апот – апотеціоїдні, перитезіоїдні – перитеціоїдні, треб – требуксіоїдні лишайники, ціан – ціанолишайники.

Одна з репродуктивних стратегій є формування соредій (e.g. in *Caloplaca demissa*, *Lecanora orosthea*, *Lepraria* spp., *Ramalina intermedia*).

Синфлористика. Маловидові лишайникові угруповання (28 видів в 26 описах, від 3 до 11 видів на один опис). *Buellia abstracta*, *Chaenotheca furfuracea*, *Lecanora swartzii* та *L. orosthea* є рідкісними лишайниками для степової зони України.

Синдинаміка. Піонерні угруповання.

Кластер 2.

Синекологія. Помірно ацидофільні до нейтрофільних, помірно нітрофільні, помірно омброфільні, ксерофільні, аерогідрофільні та помірно геліофільні лишайникові угруповання на вертикальних та сильно нахилених поверхнях ссилікатних скель в аридних ландшафтах.

Діагностичні види: *Lassalia pustulata*, *Scoliciosporum umbrinum*, *Rhizocarpon distinctum*

Домінантні види: *Aspicilia intermutans*, *Circinaria caesiocinerea*, *Lassalia pustulata*, *Ramalina intermedia*, *Rhizocarpon distinctum*, *Scoliciosporum umbrinum*

Константні види: *Aspicilia intermutans*, *Dermatocarpon miniatum*, *Candelariella vitellina*, *Rhizocarpon distinctum*, *Scoliciosporum umbrinum*

Симфізіогномія. Звичайно угруповання мають темний колір угруповань завдяки наявності темно-зелених сланей та чорних апотеціїв домінантного накипного виду *Scoliciosporum umbrinum* та великих монолистуватих сланей домінанта *Lassalia pustulata*. Домінують види з ареольованою накипною сланню (e.g. *Aspicilia intermutans*, *Immersaria cupreoatra*, *Candelariella vitellina*, *Lecanora rupicola*, *Rhizocarpon geographicum*, *R. distinctum*, *Scoliciosporum umbrinum* ets) (table 2). Провідні позиції залишаються за листуватими лишайниками (e.g. *Lassalia pustulata*, *Xanthoparmelia conspersa*, *X. pulla*, *X. stenophylla*). Майже половина видів лишайників утворює апотеції, третина має соредії (e.g. *Tephromela grumosa*, *Physcia dimidiata*, *Ramalina*

polymorpha) та невелика частина формує ізидії (e.g. *Xanthoparmelia conspersa*, *X. loxodes*).

Синфлористика. Видове багатство угруповання – середнє (49 видів у 22 описах, від 5 до 19 видів на один опис). Рідкісніє для степової зони України види *Diplotomma chlorophaeum*, *Lecanora campestris*, *Lepra albescens*, *Protoparmeliopsis achariana*, *Tephromela atra*, *Tephromela grumosa*, *Umbilicaria polyphylla*, *U. hirsuta*. *Lassalia pustulata* включена до Червоної книги України.

Синдинаміка. Піонерні угруповання.

Кластер 3.

Синекологія. Помірно ацидофільні до нейтрофільних, помірно-нітрофільні, помірно омброфільні, ксерофільні, аерогідрофільні до аерогідрофільних, та помірно геліофільні лишайникові угруповання на вертикальних та сильно нахилених поверхнях силікатних скель в аридних ландшафтах.

Діагностичні види: *Lecanora gangaleoides*, *L. rupicola*, *L. subcarnea*, *Dermatocarpon miniatum*, *Haematomma nemetzii*, *Protoparmelia montagnei*, *Ramalina intermedia*, *R. polymorpha*, *Rhizocarpon distinctum*, *Scoliciosporum umbrinum*, *Tephromela grumosa*

Домінантні види: *Aspicilia intermutans*, *Haematomma nemetzii*, *Lecanora rupicola*, *Protoparmelia montagnei*, *Dermatocarpon miniatum*, *Ramalina polymorpha*, *Scoliciosporum umbrinum*

Константні види: *Aspicilia intermutans*, *Candelariella vitellina*, *Dermatocarpon miniatum*, *Lecanora rupicola*, *Protoparmelia montagnei*, *Rhizocarpon distinctum*

Симфізіологія. Угруповання утворюють сірі та сірувато-коричнюваті кольори на поверхнях переважно північної експозиції завдяки домінантам *Aspicilia intermutans*, *Lecanora rupicola* та *Protoparmelia montagnei*. Тут найбільший відсоток накипних (e.g. *Candelariella vitellina*, *Lecanora rupicola*, *L. subcarnea*, *Protoparmelia montagnei*, ets) та листуватих видів (e.g. *Xanthoparmelia loxodes*,

X. pulla) (table 2). Соредіозні (e.g. *Lecanora orosthea*, *Lepraria membranacea*, *Montanelia disjuncta*) та ізидіозні (e.g. *Parmelina saxatilis*, *Xanthoparmelia conspersa*) види також присутні.

Синфлористика. Угрупування із середньою чисельністю видів (44 види у 27 описах, від 6 до 19 видів в одному описі). Лишайники *Candelariella coralliza*, *Dimelaena oreina*, *Lecanora campestris*, *L. gangaleoides*, *Lepra amara*, *Montanelia disjuncta*, *Tephromela grumosa* є рідкісними для степової зони України. Нещодавно, *Haematomma nemetzii* була знайдена вперше для України (Khodosovtsev & Darmostuk, 2020).

Syndynamic. Клімаксові угруповання.

Кластер 4.

Синекологія. Нейтрофільні до помірно базофільних, помірно нітрофільні до нітрофільних, помірно омброфільні, ксерофільні, субгідрофільні, помірно геліофільні лишайникові угруповання на силікатних скелях річкових кліфів в геоліторальній зоні.

Діагностичні види. *Bacidia fuscoviridis*, *Caloplaca chlorina*, *Collema flaccidum*, *Endocarpon psorodeum*, *Myriolecis dispersa*, *Placopyrenium trachyticum*, *Scythinium gelatinosum*, *Staurothele frustulenta*, *Verrucaria umbrinula*

Домінантні види: *Dermatocarpon miniatum*, *Verrucaria umbrinula*

Константні види: *Bacidia fuscoviridis*, *Endocarpon psorodeum*, *Myriolecis dispersa*, *Placopyrenium trachyticum*, *Verrucaria umbrinula*

Симфізіогномія. Угрупування утворюють чорні лінії вище дзеркала води завдяки домінуванню *Verrucaria umbrinula*. Ареольовані накипні види домінують (table 2). Перитеціодні лишайники мають високий відсоток видів. Лишайники *Endocarpon psorodeum* та *Staurothele hymenogonia* мають гіменіальні водорості в перитеціях. Ймовірно, ці види мають таку специфічну репродуктивну стратегію в біотопах з тимчасовим зрошенням бризками прісної води. Ці угруповання містять ціанолишайники (e.g. *Collema flaccidum*,

Scythinium gelatinosum). Серед соредіозних видів є *Bacidia fuscoviridis*, який включається як зеленуваті плями серед інших лишайників.

Синфлористика. Бідні на лишайники угруповання (20 видів у 8 описах, від 6 до 11 видів на один опис). *Bacidia fuscoviridis* та *Verrucaria umbrinula* є рідкісними для України.

Синдинаміка. Піонерні угруповання. Угруповання можуть злегка флюктуувати завдяки впливу водних потоків, проте несильно, тому що рівнинні річки зарегульовані водосховищами.

Кластер 5.

Синекологія. Нейтрофільні до помірно базофільних, нітрофільних, омброфільних, ксерофільних, субгідрофільних, геліофільних лишайникових угруповань. Що утворюються в місцях тимчасових водостоків на гранітних плитах в аридних ландшафтах.

Двагностичні види: Aspicilia desertorum, A. viridescens, Caloplaca atroflava, Caloplaca crenulatella, Caloplaca molariformis, Caloplaca xerica, Candelariella aurella, Circinaria caesiocinerea, Collemopsidium angermannicum, Lathagrium cristatum, Myriolecis invadens, Lobothallia praeradiosa, Lichinella stipatula, Pteryropsis affinis, Pyrenopsis subareolata, Staurothele frustulenta, Thallinocarpum nigrithellum, Verrucaria beltraminiana, V. endocarpoides, Xanthoria parietina

Домінантні лишайники: Aspicilia viridescens, Caloplaca molariformis, Caloplaca xerica, Caloplaca soralifera, Circinaria caesiocinerea, Collemopsidium angermannicum, Lathagrium cristatum, Lichinella stipatula, Pteryropsis affinis, Pyrenopsis subareolata, Staurothele frustulenta

Константні види: Caloplaca xerica, Protoparmeliopsis muralis, Staurothele frustulenta

Симфізіогномія. Угруповання чітко виділяються завдяки чорному кольору ціанолишайників *Lichinella stipatula, Pyrenopsis subareolata, Pteryropsis*

affinis та требуксіоїдних лишайників *Caloplaca molariformis* and *Caloplaca xerica*. Іноді також такі угруповання формуються у зоні ксеричної геоліторалі по берегах річок. Домінуючий вид *Staurothele frustulenta* з коричневим кольором слані також надає темного кольору угрупованню в цих біотопах. Це унікальне угруповання, тому що містить найбільшу кількість ціанолишайників (таблиця 2). Домінують ареольовані види (e.g. ареольований ціанолишайник *Collemopsidium angermannicum*, *Pyrenopsis subareolata*). Серед плакодіоїдних, *Pterigeropsis affinis* містить ціанобактерії. Іноді, листуваті ціанолишайники також присутні (e.g. *Lathagrium cristatum*, *L. flaccidum*, *Scythinium plicatile*, *Thallinocarpum nigrithellum*). Серед дрібнокущистих ціанобактероїдних лишайників *Lichinella stipatula*. Угруповання має значну кількість перитеціоїдних втдів (e.g. ціанолишайник *Collemopsidium angermannicum* та требуксіоїдні *Placopyrenium trachyticum*, *Verrucaria endocarpoides*, *V. fuscoatroides*, *V. beltraminiana*). Вегетативні діаспори є рідкісними. Лобулі та лобулі-формні ізидії були знайдені у *Caloplaca xerica* та *Collema flaccidum*.

Синфлористика. Угруповання з середньою кількістю видів (41 вид у 18 описах, від 3 до 22 видів в одному описі). *Lobothallia praeradiosa*, *Myriolecis invadens*, *Pterigeropsis affinis* та *Verrucaria beltraminiana* є новими для України. *Caloplaca atroflava*, *Caloplaca molariformis*, *Caloplaca soralifera*, *Collema flaccidum*, *Endocarpon psorodeum*, *Lichinella stipatula*, *Pyrenopsis subareolata*, *Thallinocarpon nigrithellum*, *Lecanora polytropa*, *Verrucaria fuscatroides*, *V. endocarpoides* є рідкісними для степової зони України.

Синдинаміка. Піонерні та динамічні угруповання, де змінюються домінантні види. Вимиті сильними потоками води нові ділянки гранітних поверхней можуть знов заселятися лишайниками.

Кластер 6.

Синекологія. Нейтрофільні до помірно ацидофільних, нітрофільні, омброфільні, ксерофільні, субгідрофільні до аерогідрофільних, геліофільні та бріофільні лишайникові угруповання, що розвиваються на мохах поверх силікатних скель.

Діагностичні види: *Cladonia pyxidata*, *C. diversa*, *C. foliacea*, *C. rei*, *C. rangiformis*, *Endocarpon adscendens*, *Lepraria borealis*, *Parmelina tiliacea*, *Xanthoparmelia stenophylla*

Домінантні види: *Cladonia pyxidata*, *C. rangiformis*, *Lepraria borealis*, *Parmelina tiliacea*, *Xanthoparmelia stenophylla*

Константні види: *Cladonia pyxidata*, *C. rei*, *C. diversa*, *Xanthoparmelia stenophylla*

Симфізіогномія. Лишайникові угруповання гарно помітні завдяки утворенню ціаноморфних лишайників на подушках мохоподібних поверх силікатних скель. Вони розіянні на скелях та не утворюють континуального угруповання. Домінують в угрупованні лишайники, що є типовими для силікатних скел (e.g. *Xanthoparmelia stenophylla*, *X. pulla*) та представники роду *Cladonia spp.* (table 2). Найпоширенішими репродуктивними структурами у лишайників є пікніди. Вони утворюються головним чином на представниках роду *Cladonia spp.* Соредіозні види (e.g. *Lepraria boreales*) та ізидіозні види (e.g. *Parmelina tiliacea*) також присутні в таких угрупованнях.

Синфлористика. Бідні на лишайники угруповання (25 видів у 22 описах, від 3 до 11 видів на один опис).

Синдинаміка. Піонерні угруповання.

Кластер 7.

Синекологія. Помірно ацидофільні до нейтрофільних, нітрофільні, омброфільні, ксерофільні, аерогідрофільні та геліофільні лишайникові угруповання на нахилених або рідше горизонтальних силікатних скелях в аридних ландшафтах.

Діагностичні види: *Acarospora oligospora*, *Aspicilia intermutans*, *Polysporina simplex*, *Protoparmeliopsis muralis*, *Physcia caesia*, *Ph. dimidiata*, *Verrucaria endocarpoides*, *Xanthoparmelia pulla*

Домінантні види: *Aspicilia intermutans*, *Caloplaca aractina*, *Circinaria caesiocinerea*, *Protoparmeliopsis muralis*, *Physcia caesia*, *Ph. dimidiata*, *Verrucaria endocarpoides*, *Xanthoparmelia pulla*

Константні види: *Aspicilia intermutans*, *Physcia dimidiata*, *Protoparmeliopsis muralis*, *Xanthoparmelia pulla*

Симфізіогномія. Домінантні сірі дрібно-листуваті слані *Physcia dimidiata* та *Ph. caesia* з чорними включеннями видів *Verrucaria* на голих гранітних поверхнях є головними фізіогномічними характеристиками. Ареольовані види (e.g. *Caloplaca aractina*, *Polysporina simplex*, *Verrucaria fuscoatroides*) домінують (таблиця 2). Листуваті лишайники грають головну роль в структурі угруповання (e.g. *Physcia dimidiata*, *Ph. caesia*, *Xanthoparmelia pulla*). Кущиїти види є рідкісними. Апотеції грають вагому роль в репродуктивних стратегіях лишайників даного угруповання, проте тут також виявлена доволі значна участь і лишайників з перитеціями (e.g. *Verrucaria endocarpoides*, *V. fuscoatroides*). Соредіозні та ізидіозні види також присутні (e.g. *Trapelia obtegens*, *Physconia grisea*).

Synfloristic. Угруповання багате на види (70 видів у 46 описах, від 4 до 20 видів в одному описі). *Lobothallia praeradiosa* є новим для України. *Acarospora oligospora*, *Lecidea grisella*, *Lobothallia alphoplaca*, *Phaeophyscia sciastra*, *Trapelia obtegens*, *Verrucaria fuscoatroides*, *V. endocarpoides* є рідкісними для степової зони.

Syndynamic. Піонерне угруповання.

Кластер 8.

Синекологія. Помірно ацидофільні до нейтрофільних, помірно нітрофільні, омброфільні, ксерофільні, аерогідрофільні та геліофільні лишайникові

угруповання на нахилених або рідше горизонтальних силікатних скелях в аридних ландшафтах.

Діагностичні види: *Acarospora fuscata*, *Aspicilia intermutans*, *Caloplaca arenaria*, *Candelariella vitellina*, *Immersaria cupreoatra*, *Lecanora argopholis*, *L. rupicola*, *Lecidea fuscoatra*, *Protoparmeliopsis laatokkensis*, *P. muralis*, *Ramalina capitata*, *R. polymorpha*, *Rimularia insularis*, *Rhizocarpon geographicum*, *R. viridiatrum*, *Xanthoparmelia conspersa*, *X. pulla*, *X. stenophylla*

Домінантні види: *Aspicilia intermutans*, *Candelariella vitellina*, *Immersaria cupreoatra*, *Lecanora argopholis*, *L. rupicola*, *Lecidea fuscoatra*, *Protoparmeliopsis muralis*, *Ramalina capitata*, *R. polymorpha*, *Xanthoparmelia conspersa*, *X. pulla*, *X. stenophylla*

Константні види: *Aspicilia intermutans*, *Candelariella vitellina*, *Protoparmeliopsis muralis*, *Xanthoparmelia pulla*

Симфізіогномія. Найпоширеніші лишайникові угруповання в межах Українського кристалічного щита, що утворюють сірувату до сірувато-жовтуватої мозаїки на гранітних поверхнях. Ареольовані лишайники (e.g. *Acarospora fuscata*, *Aspicilia intermutans*, *Immersaria cupreoatra*, *Candelariella vitellina*, *Lecidea fuscoatra*, *Lecanora rupicola*, *Rhizocarpon geographicum*, *Caloplaca arenaria* ets) є домінуючими (table 2). До домінуючих також приєднуються і плакодіоїдні форми (e.g. *Protoparmeliopsis muralis*, *P. garovaglii*, *P. bolcana*). Листуваті лишайники (e.g. *Xanthoparmelia conspersa*, *X. pulla*, *X. stenophylla*) створюють архітектуру угруповання. Кущисті лишайники (*Ramalina capitata*, *R. pollinaria*) також можуть домінувати та іноді вкривають значні за розмірами ділянки. Апотеції утворюються у більшості видів. Соредії та ізидії не є основними репродуктивними стратегіями для таких угруповань.

Синфлористика. Угруповання із середньою кількістю видів (47 видів для 50 описів, від 8 до 21 виду для одного опису). *Lecidea sarcogynoides* нещодавно наводилася як новий для України вид (Khodosovtsev & Darmostuk, 2020).

Acarospora insolata, *Lecanora polytropa*, *Lecidella carpathica*, *Protoparmeliopsis achariana*, *Rimularia insularis*, *Xanthoparmelia tinctoria* є рідкісними для України.

Syndynamic. Клімаксове лишайникове угруповання.

2.7.2 Ординація угруповань

Доступ до світла та водних ресурсів є критичним для існування лишайникових угруповань. Однак спільний вплив багатьох факторів довкілля призводить до формування їх мозаїки угруповання. Лишайникові угруповання на силікатних відслоненнях сформувалися в аридних ландшафтах степової зони України з помірним континентальним кліматом. У зв'язку з цим ми вважаємо усі угруповання лишайників ксерофільними. Наявність мінералів та поживних речовин у лишайників залежить від мінерального складу субстрату та ступеня евтрофікації довкілля. Зазвичай важко зрозуміти роль певних мінералів у диференціації лишайникових угруповань, особливо на більш-менш однорідному субстраті. У цьому випадку універсальним фактором є рН-значення субстрату (Wirth, 1972, 1995). Ми інтерпретуємо вісь *X* як вектор евтрофікації та вісь *Y* як рН субстрату і розглядаємо ці два фактори як основні фактори, що впливають на диференціацію лишайникових угруповань на силікатних відслоненнях Українського кристалічного щита (рис. 2.5).

Евтрофікація (вісь *X*). Кластер 1 складається з угруповань на негативних поверхнях гірських порід із низьким вмістом органічних речовин. Кластер 3 подібний до 1 і включає угруповання на вертикальних силікатних поверхнях. Ці угруповання ми охарактеризували як анітрофільні. Кластери 2, 7 і 8 потрапляють у центральну частину шкали ординації. Вони

включають угруповання на нахилених та горизонтальних поверхнях силікатних порід з обмеженим доступом до органічних речовин.

Ці угруповання характеризуються як помірно нітрофільні. Угруповання лишайників кластерів 4 і 5 розвиваються на кліфах річкових скель і тимчасових водотоках. Ці угруповання є частково зануреними у воду або зрошуються евтрофною водою з рівнинних річок (Дніпро, Південний Буг, Мертвовод).

Наземні води, що протікають по тимчасовим водостокам на скелях, стікають із чорноземних ґрунтів і несуть багато органіки і є основними. Кластер 6 включає угруповання, сформовані над подушками мохів, збагачених поживними речовинами. Ці угруповання характеризуються як нітрофільні. Коефіцієнт евтрофікації тісно пов'язаний із зволоженням дощем та світлом.

Угруповання з кластеру 1 є аномброфільними та скіофільними, в кластерах 2, 3 помірно омрофільними та помірно геліофільними, з кластерів 4, 5, 6, 7, 8 омброфільні та геліофільні. Вологість субстрату також накладається на вісь X: кластер 1 є аерогідрофільним, кластери 2, 3, 7, 8 є аерогідрофільними, кластери 4, 5 і, можливо, 6 є субгідрофільними. Загалом, інтенсивність водних потоків є одним з головних факторів доступу до поживних речовин та мінералів, її утримання субстратом та диференціації угруповань лишайників на силікатних породах.

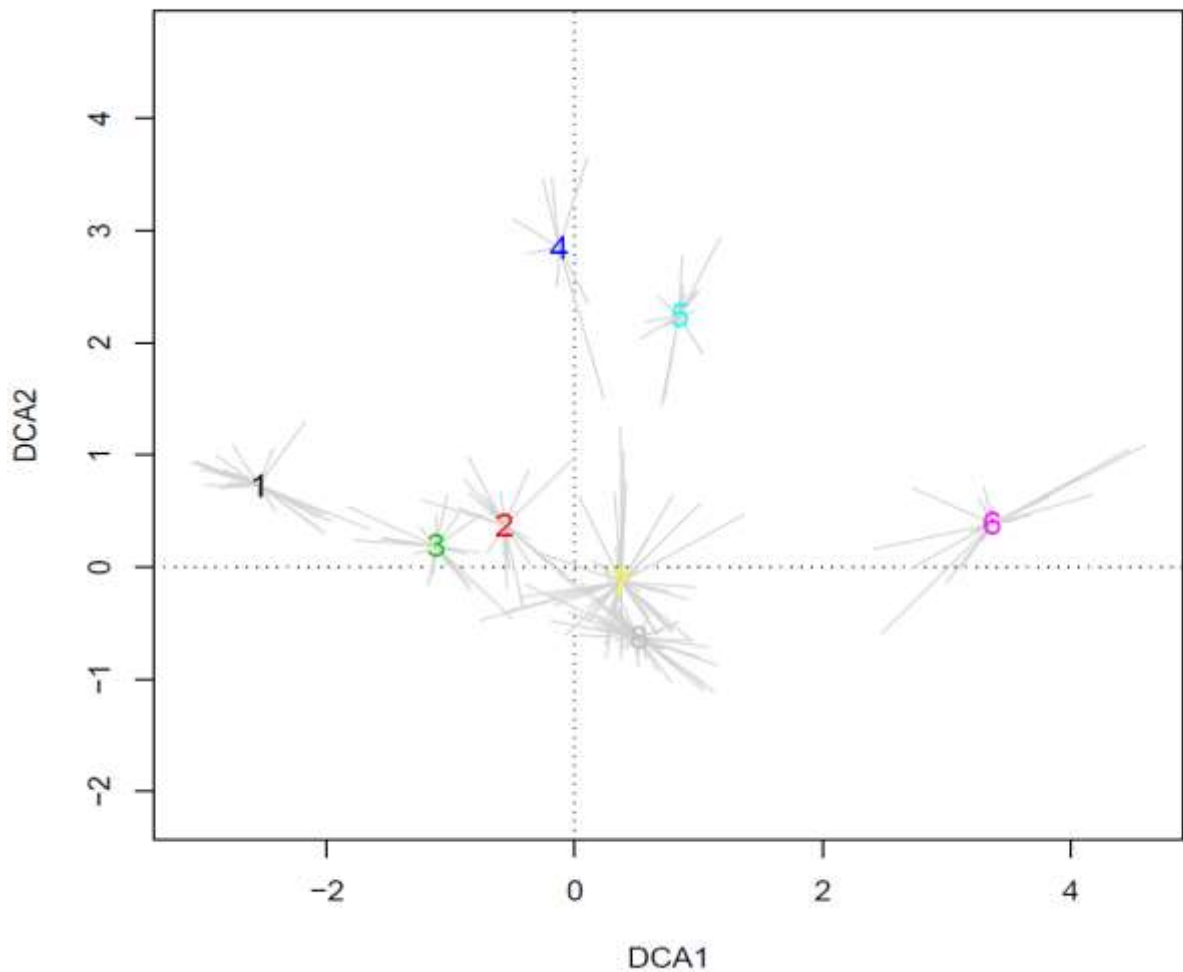


Рис. 2.5. Ординація лишайникових угруповань на силікатних скелях Українського кристалічного щита (Eigenvalues DCA 1 – 0.6054, DCA2 – 0.4493, Axis length DCA1 – 7.6810, DCA2 – 4.7601).

pH субстрату (вісь *Y*). Значення *pH* субстрату є основним фактором адсорбції мінералів та поживних речовин [Nash, 2008]. Часто кислотні кремнієві породи на основі високого вмісту SiO₂ (геологічне визначення) плутають з кислотним значенням *pH* силікатних відслонень (хімічне визначення). Отже, значення *pH* на кремнієвих поверхнях може бути кислим, нейтральним до основного. Таким чином, кластери 5 і 6 включають викиди на силікатних періодично занурених `тимчасових водостоків` та зрошуваних

бризками річкових кліфх. У посушливих умовах поверхні кремнієвих порід покриваються тонкою карбонатною кіркою після зрошення прісною водою. Для цих біотопів характерна висока концентрація Ca^{2+} . Більше того, великі площі, покриті чорноземами, лежать навколо відслонень граніту. Їх ґрунти мають основний характер і впливають на рН води, що під час дощів стікає на гранітні брили, що вкриті лишайниковими угрупованнями (кластери 4 і 5). Ці угруповання інтерпретуються нами як базофільні до помірно базофільних. Кластери 1, 2, 3, 7, 8 складаються із залишків на різних гранітних поверхнях з нейтральним до слабокислого рН і характеризуються як нейтрофільні до помірно ацидофільних. Однак біотопи для угруповань в кластерах 1, 2, 3 (нависаючі та вертикальні кремнієві поверхні) вдень більш вологі (особливо влітку), тоді як біотопи угруповань в кластерах 7 і 8 надзвичайно сухі (горизонтальні та злегка похилі силікатні поверхні). Угруповання 6, утворене на живих або мертвих мохах на силікатних породах. Можливо, значення рН субстрату пов'язане із вмістом Ca^{2+} на силікатних субстратах: кластери 4, 5 мають відносно велику кількість Ca^{2+} (карбонатна кірка на силікатних породах), кластери 1, 2, 3, 6, 7, 8 – низький вміст Ca^{2+} (голі кремнієві поверхні або мохи).

2.7.3 Порівняння з подібними Європейськими угрупованнями лишайників

Ми перетворили наші кластери на синоптичні таблиці та порівняли їх із синоптичними таблицями подібних європейських угруповань лишайників. Лишайники розподілились за 12 кладами (рис. 2.6). В основному вони корелювали з союзами лишайникових угруповань. “Кластер 1” подібний до *Lecanoretum orosthea* Hilitzer 1927 та *Leprarietum* Hilitzer 1927. Три угруповання лишайників утворили кладу “*Leprarion chlorinae*”. Він має

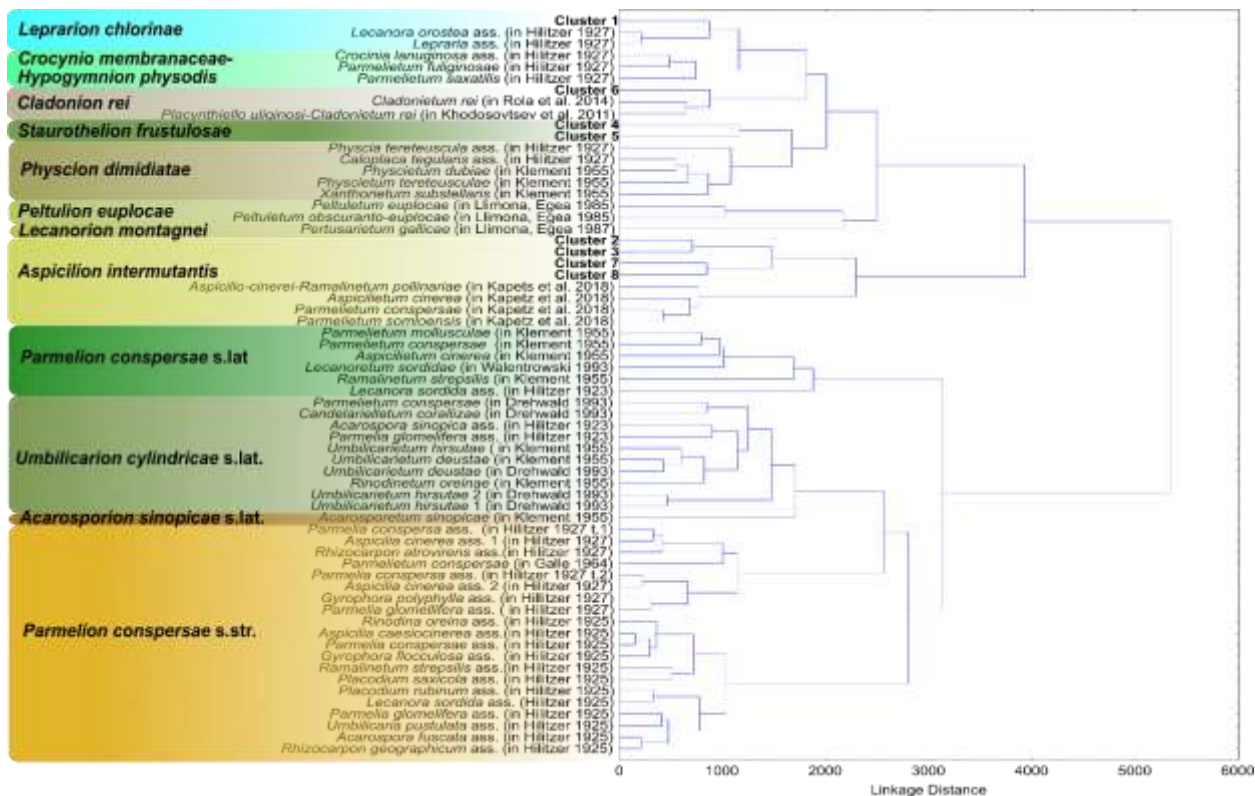


Рис. 2.6. Схожість та відмінність між синоптичними таблицями відомих лишайникових угруповань Європи та виділених угруповань (кластерів) Українського кристалічного щита.

подібну екологію та низьке видове багатство. *Lecanora orosthea* має високий phi-індекс у «Кластері 1». Цей вид також є діагностичним для *Lecanoretum orosthea* Hiltzer 1927. Синоптична таблиця *Lecanoretum orosthea* включає *Aspicilia cinerea* (відсутня в «Кластері 1»), *Acarospora fuscata*, *Lecanora orosthea*, *L. rupicola* (= *L. sordida*), *Hypogymnia physodes* (відсутні в «Кластері 1»), *Hypocenomyce scalaris* (= *Psora ostreata*) (відсутній у «Кластері 1»), *Lepraria membranacea* (= *Crocina lanuginosa*); *Lepraria* sp., *Melanelixia fuliginosa* (= *Parmelia fuliginosa*) (відсутній в «Кластері 1»); *Parmelia saxatilis* (відсутній в «Кластері 1»), *Umbilicaria polyphylla* (відсутній в «Кластері 1»), *Xanthoparmelia verrucullifera* (= *Parmelia glomellifera*) (відсутній в «Кластері 1»). З іншого боку, «Кластер 1» включає види *Rinodina confragosa*, *Lecanora swartzii*, *Lecanora subcarnea* з високою частотою та достовірністю, які

відсутні у *Lecanoretum orosthea*. Відстань між *Lecanoretum orosthea* та угрупованнями лишайників у “Кластері 1” більша, ніж між *Leprarietum* та *Lecanoretum orosthea*. Ми описали угруповання, що входять до «Кластеру 1», як нову субасоціацію *Lecanoretum orostheae subass. rinodino confragosi-Lecanoretosum swartzii* (дивись нижче). Ці омброфобні лишайникові угруповання на силікатних породах ми включаємо до союзу *Leprarion chlorinae* Smarda і Hadač 1944, клас *Leprarietea chlorinae* Wirth 1972 [Wirth, 1972; Mucina et al., 2016].

«Кластер 6» подібний до *Cladonietum rei* Paus 1997 та *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* Khodosovtsev 2011. Ці асоціації утворюють кластер «*Cladonion rei*». Перша асоціація характерна для порушеного ґрунту по всій Європі [Rola et al., 2014], а друга – для дефляційних піщаних дюн на півдні України [Ходосовцев et al., 2011]. Обидві асоціації включені в бідний на види союз *Cladonion rei*. Види *Cladonia diversa s.lat.* та деякі інші типи, характерні для силікатних порід (наприклад, *Xanthoparmelia pulla*, *X. stenophylla*), беруть участь у формуванні угруповань Кластеру 6 і відсутні у *Cladonietum rei* Paus 1997 та *Placynthiello uliginosi-Cladonietum rei* Ходосовцев 2011. Більш того, угруповання в “Кластері 6” характеризуються специфічними екологічними особливостями. Вони трапляються на мохах над силікатними породами. Ми пропонуємо описати угруповання з “Кластеру 6” як нову асоціацію *Xanthoparmelio stenophilli-Cladonietum diversae*.

Кластери 2, 3, 7 та 8 сформували оригінальну кладу «*Aspicion intermutantis*», яка має інше положення від подібних центральноєвропейських угруповань. У видовому складі «Кластера 2» *Lassalia pustulata* має високу константність та проєктивне покриття (до 40%). На перший погляд, ці угруповання схожі на угруповання *Umbilicarium hirsutae*. Однак після порівняльного аналізу (рис. 3) *Umbilicarietum hirsutae* потрапляє в “*Umbilicarium cylindricae s.str.*” кладу з іншими угрупованнями умбілікатних лишайників. Цікаво, що оригінальна синоптична таблиця *Umbilicarietum*

pustulatae Hilitzer 1925 споріднена з *Parmelietum conspersae* Hilitzer 1925 s. lat. (рис. 3) і потрапляють разом до клади “*Parmelion conspersae* s.str.”. Видовий склад обох асоціацій значно відрізняється від угруповання у “Кластері 2”. Ці угруповання мають постійні та діагностичні види *Rhizocarpon distinctum* та *Scoliciosporum umbrinum*. Більше того, «Cluster 2» має кілька описів з рідкісними для Українського кристалічного щита *Umbilicaria hirsuta* та *U. polyphylla* на вертикальних гранітних поверхнях. У цій роботі ми розглядали угруповання “Кластеру 2” як нову для науки асоціацію *Lasallio pustulati-Scoliciosporetum umbrinae* (дивись нижче). “Кластер 3” має 100% константність *Lecanora rupicola* і повинен потрапляти в *Lecanoretum rupicola* Hilitzer 1923 (= *Lecanora sordida*-ass у Hilitzer 1923). Однак оригінальна синтаксономічна таблиця (Hilitzer, 1923) потрапляє в кладу “*Parmelion conspersae* s. lat. ” (Рис. 3) де знаходяться інші європейські угруповання, включаючи *Lecanoretum rupicola* [Walentowski, 1993]. До цього угруповання належать *Acarospora sinopica*, *Hypogymnia physodes*, *Lecanora polytropa*, *Protoparmelia badia* та *Xanthoparmelia verrucullifera*, які відсутні в спільнотах “Кластеру 3”. З іншого боку, в угрупованнях «Кластеру 3» є діагностичні види *Lecanora gangaleoides*, *L. subcarnea*, *Dermatocarpon miniatum*, *Haematomma nemetzi*, *Protoparmelia montagnei*, *Ramalina intermedia*, *R. polymorpha*, *Rhizocarpon distinctum*, *Scoliciosporum umbrinum*, *Tephromela grumosa*. Лишайник *Protoparmelia montagnei* є діагностичним видом для *Pertusarietum gallica* Egea et Llimona 1987. Останнє угруповання було описане в Середземномор'ї та має відмінний видовий склад [Egea & Llimona, 1987], включаючи діагностичні види *Pertusaria gallica*, *Lecanora schistina*, *Rinodina clementiana*, *Rhizocarpon lusitanicum*, що не відомі в Українському кристалічному щиту. Ці угруповання утворюють самостійну кладу “*Lecanorion montagnei*” (рис. 3). На основі порівняльного аналізу ми розглядаємо угруповання «Кластеру 3» як нову асоціацію *Lecanoro rupicoli-Protoparmelietum montagnei*. Асоціація *Lecanoretum rupicola* Hilitzer 1923 (=

Lecanora sordidae-ass.) була забута через широку концепцію *Aspicilietum cinereae* Frey 1923 [Klement, 1955], але це ім'я використано в декількох останніх роботах [Galle, 1965; Walentowski, 1993; Roux et al., 2009]. Нами запропоновано лектотип *Lecanoretum rupicola* (Додаток 1). Для «кластеру 7» та «кластеру 8» характерними є домінування листуватого лишайника *Xanthoparmelia stenophylla*. Цей лишайник є діагностичним видом у *Parmelietum molliusculae* Grey 1927 (= *Parmelietum somloensis* Wirth 1995). Однак ця асоціація дуже неоднорідна. Синоптичні таблиці [Klement, 1955] потрапляють в класи «*Parmelion conspersae* s.lat.». *Parmelietum somloensis* sensu Karpetz 2018 (= *Parmelietum molliusculae* Grey 1927) дуже відрізняється від центральноєвропейської *Parmelietum molliusculae*.

Подібні угруповання зі статті Н. Капець з колегами [Karpets et al., 2018] належать до інших асоціацій і потребують подальшого вивчення. Інколи у лишайникових угрупованнях «Кластеру 7» переважають види *Physcia caesia* (проективне покриття до 20%, константність 24%) та *Physcia dimidiata* (проективне покриття до 30%, константність 43%). Фізіогномічно ці угруповання, подібні до лишайникових угруповань союзу *Physcion dimidiatae* Wirth 1972, де *Physcia dimidiata* є одним з діагностичних видів. Цей союз включає омрофобні *Xanthorietum substellaris* Schindler 1935 і *Lecanoretum demissae* Wirth 1969. Синоптичні таблиці нітрофільних *Physcietum tereteusculum* Hilitzer 1927 [Hilitzer, 1927; Klement, 1955], *Caloplacetum tegularis* Hilitzer 1927 [Hilitzer, 1927] і *Physcietum dubia* Santesson 1944) подібні до *Xanthorietum substellaris* і потрапляють до клади «*Physcion dimidiatae*» (рис. 3). Однак видовий склад цих асоціацій не схожий на лишайникові угруповання «Кластеру 7» (рис. 3). В оригіналі *Physcietum tereteusculum* Hilitzer 1927 [Hilitzer, 1927] є одна синоптична таблиця та два описи (одне з них було запропоновано як лектотип, див. нижче). Таким чином, «Кластер 7» не має високо діагностичних видів, але має діагностичні види з індексом $\phi > 25\%$: *Acarospora oligospora*, *Aspicilia intermutans*,

Physcia dimidiata, *Ph. caesia*, *Protoparmeliopsis muralis*, *Verrucaria endocarpoides*, *Xanthoparmelia pulla*. Ми розглядаємо ці угруповання як більш нітрофільні, ніж угруповання з “Кластеру 8”.

Клада «*Aspicilion intermutantis*» включає лишайникові угруповання на слабокислих до нейтральних кременистих породах і відрізняється від інших клад, особливо від «*Parmelion conspersae s. lat.*” та “*Parmelion conspersae s. lat.*”, *Umbilicaria cylindrica s. lat.*”, які включають угруповання лишайників на кислих силікатних гірських породах Європи. Нещодавно угруповання *Rinodino confragosae-Rusavskietalia elegantis* Creveld у Bültmann et al. 2015 було валідизовано [Bültmann et al., 2015]. Воно включає субнітрофільні угруповання лишайників на слабокислих гірських породах та кислих породах, зрошуваних водою, багатих на кальцій. Порядок включає три союзи з північно- або центральноєвропейським поширенням горах Європи. Союз *Rhizocarpo geographici-Rusavskion elegantis* Creveld in Bültmann et al. 2015 складається з омброфільних угруповань лишайників на відкритих до дощу силікатних гірських породах [Mucina et al., 2016], описаних в альпійській зоні півдня Норвегії [Creveld, 1981]. Союз *Physcion dimidiatae* має омрофобні (не омрофільні, як у Mucina et al., 2016) теплолюбні угруповання лишайників *Xanthorion substellaris* та *Caloplacion demissae* [Klement, 1955; Wirth, 1972; Berger, 2000], описані з Німеччини. *Lecanorion rubinae* Frey 1933 включає омброфільні та субнітрофільні до сильно орніто-копрофільних угруповань лишайників, слабо на кислих до основних силікатних порід у субальпійському до нівальному поясі, арктичній зоні та на прибережних породах [Mucina et al., 2016]. З іншого боку, лишайникові угруповання *Lecanorion montagnei* [Llimona & Egea, 1984], описані з Південної Європи, покривають кремнієві породи з безпосереднім вмістом карбонатних включень або вуглецевим пилом, що покриває силікатні субстрати. Цей союз слід віднести до порядку *Rinodino confragosae-Rusavskietalia elegantis*. Однак фізіономічно, екологічно (крім вмісту карбонатів на поверхнях субстрату) та

географічно *Lecanorion montagnei* відрізняються від інших альянсів *Rinodino confragosae-Rusavskietalia elegantis*. На наш погляд, концепція іншого порядку *Pertusarietalia leucosorae* Egea & Llimona 1987 ном. інвал. для південноєвропейських угруповань на силікатних відслоненнях [Llimona & Egea, 1985] є найбільш прийнятною. Лишайникові угруповання класу «*Aspicilion intermutantis*» на Українському кристалічному щиті (Південний Схід Європи) є ксерофільними та термофільними на відміну від мезофільних та психрофільних альянсів у *Rinodino confragosae-Rusavskietalia elegantis* (переважно Північна та Центральна Європа). Більше того, лишайники *Immersaria cupreoatra*, *Lecanora subcarnea*, *Rufoplaca arenaria*, *Protoparmelia montagnei*, *Protoparmeliopsis laatokkensis* не є діагностичними в жодних союзах та асоціаціях порядку *Rinodino confragosae-Rusavskietalia elegantis*, але вони є характерними (високодiагностичними) видами ($\phi > 50\%$) видів ($\phi > 50\%$) в класі «*Aspicilion intermutantis*». З іншого боку, *Protoparmelia montagnei* ($\phi > 50$ в «Кластері 3») є діагностичним для союзу *Lecanorion montagnei* Egea et Llimona 1987, а також для порядку *Pertusarietalia leucosorae* Egea & Llimona 1987 (*Rhizocarpetea geographici* Wirth 1972). Оригінальний видовий склад лишайників, екологічні та географічні особливості є основою для виділення нового альянсу *Aspicilion intermutantis*. *Aspicilia intermutans* має високу частоту та коефіцієнт ϕ у чотирьох асоціаціях і може бути характерним видом альянсу. На наш погляд, новий союз повинен бути включений до порядку *Pertusarietalia leucosorae*. Асоціація *Aspicilio cinerei-Ramalinetum pollinariae* Kapetz et al. 2018 [Kapetz et al. 2018] потрапляє до класу «*Aspicilion intermutantis*» (рис. 2), проте потребує певної корекції видового складу. Так, правильність *Aspicilia cinerea* для цієї асоціації потребує уточнення, тому що цей вид відсутній на силікатних відслоненнях Українського кристалічного щита [Darmostuk & Khodosovtsev, 2020]. Угруповання, що називаються «*Aspicilietum cinerei*», «*Parmelietum conspersae*» та «*Parmelietum somloensis*» [Kapetz et al., 2018], подібні до

Aspicilio cinerei-Ramalinetum pollinariae Kapetz et al. 2018 і потребують подальшого вивчення. «Кластер 5» схожий на кладу «*Physcion dimidiatae*», оскільки має низьку частоту *Physcia dimidiata* та інших нітрофільних лишайників. З іншого боку, клада «*Peltulion euplocae*» також подібна до «Кластеру 4». В обох є ціанолишайники (наприклад, *Lichinella stipatula*, *Thallinocarpum nigrithellum*). Однак “Кластер 4” добре розрізняється екологічно, як було згадано вище. Найбільш частими видами є *Caloplaca xerica*, *Caloplaca molariformis*, *Lichinella stipatula*, *Pyrenopsis subareolata*, *Staurothele frustulenta*. Ми описали ці угруповання як нову асоціацію *Lichinello stipatuli-Caloplacetum xericae* (Додаток 1). “Кластер 4” схожий на “Кластер 5”, але він включає помірно омброфільні угруповання лишайників, які утворюють чорні лінії на гранітних скелях в геоліторальній зоні на берегах рівнинних річок.

2.7.4 Нові синтаксони та лектотипи

Immersario cupreoatri-Protoparmeliopsietum laatokkensis Khodosovtsev, Darmostuk & Kuzemko *ass. nova prov.*

Holotype hoc loco *prov.*: relevé number 683: Ukraine, Mykolaiv oblast, Domanivka district, near village Buzki Porohy, “Buzkiy Gard” National nature park, on horizontal surfaces of granite, alt 58 m a.s.l., field number SphX1, 47,878667N, 31,108662 E, 5 July 2020, A. Khodosovtsev

Character species of the association: Immersaria cupreoatra, Protoparmeliopsis laatokkensis, Caloplaca arenaria

Synchorology. Ukrainian Crystalline Shield (South-Eastern Europe).

Note. Detail see in section “Characteristic of clusters” (Cluster 8)

Immersario cupreoatri-Protopermeliosietum laatokkensis subass. ***physcio dimidiati-protopermeliosietum muralis*** Khodosovtsev, Darmostuk et Kuzemko subass. *nova prov.*

Holotype hoc loco prov.: relevé number 325 (Supplement A: Cluster 7): Ukraine, Mykolaiv region, Noviy Bug district, “Pryingulsky regional landscape park”, on slightly inclined granite surfaces, alt. 22 m a.s.l., 47,68423 N 32,37743 E, field number Pr.1, 29 May 2017, A. Khodosovtsev

Diagnostic species of the association: *Acarospora oligospora*, *Aspicilia intermutans*, *Physcia dimidiata*, *Ph. caesia*, *Protopermeliosis muralis*, *Verrucaria endocarpoides*, *Xanthoparmelia pulla*

Synchorology. Ukrainian Crystalline Shield (South-Eastern Europe).

Note. Detail see in section “Characteristic of clusters” (Cluster 7).

Lecanoro rupicolae-Protopermelietum montagnei Khodosovtsev, Darmostuk & Kuzemko *ass. nova prov.*

Holotype hoc loco prov.: relevé 615: Ukraine, Mykolaiv region, Domanivka district, near village Bogdanivka, “Buzkiy Gard” national nature park, alt. 44 m a.s.l., on vertical granite rocks of N exposition, 47,79462 N 31,17289 E, field number BG-106, 6 May 2020, A. Khodosovtsev

Character species of the association: *Lecanora rupicola*, *L. subcarnea*, *Protopermelia montagnei*

Synchorology. Ukrainian Crystalline Shield (South-Eastern Europe).

Note. Detail see in section “Characteristic of clusters” (Cluster 3).

Lecanoro rupicolae-Protopermelietum montagnei subass. ***lasallio pustulatiscoliciosporetosum umbrinae*** Khodosovtsev, Darmostuk & Kuzemko *ass. nova prov.*

Holotype hoc loco prov.: relevé number 619 (Supplement A: Cluster 2): Ukraine, Mykolaiv oblast, Voznesensk region, near village Actove, “Buzky Gard” National

Nature Park, department “Thrykratske”, canyon, on vertical granite rocks of N exposition, 47,712408 N 31,466448 E, field number AkC-3, 6 May 2020, A. Khodosovtsev

Diagnostic species of the association: Dermatocarpon miniatum, Lassalia pustulata, Scoliciosporum umbrinum, Rhizocarpon distinctum

Synchorology. Ukrainian Crystalline Shield (South-Eastern Europe).

Note. Detail see in section “Characteristic of clusters” (Cluster 2).

Lichinello stipatuli-Caloplacetum xericae Khodosovtsev, Darmostuk et Kuzemko *ass. nova prov.*

Holotype hoc loco prov.: relevé number 698: Ukraine, Mykolayiv region, Pervomaisk district, near village Kuripchyne, Buzkiy Gard” national nature park, alt. 44 m a.s.l., 92 m a.s.l., on granite plate, water track, 47,99213 N 31,02179 E, field number 982, 1 July 2020, V. Darmostuk et A. Khodosovtsev

Character species of the association: Caloplaca molariformis, C. xerica, Lichinella stipatula, Lobothallia preradiosa, Pyrenopsis subareolata, Staurothele frustulenta

Synchorology. Ukrainian Crystalline Shield (South-Eastern Europe).

Note. Detail see in section “Characteristic of clusters” (Cluster 5)

Lecanoretum orostheae Hil. subass. rinodino confragosi-lecanoretosum swartzii Khodosovtsev, Darmostuk et Kuzemko *subass. nova prov.*

Holotype hoc loco prov.: relevé 652: Ukraine, Mykolaiv oblast, Pervomaysk district, “Buzky Gard” National nature park, village Ostapivka, left bank of Korabel`na river, in front of Ivanivka bridge, overhanging granite surface, 55 m a.s.l., 47,97105 N 31,03987 E, field number K6X2, A. Khodosovtsev

Character species of the association: Lecanora swartzii, L. orosthea, Lepraria incana, Rinodina confragosa

Synchorology. Ukrainian Crystalline Shield (South-Eastern Europe).

Note. Detail see in section “Characteristic of clusters” (Cluster 1).

Verrucario umbrinuli-Endocarponetum psoroideae Khodosovtsev, Darmostuk et Kuzemko *ass. nova prov.*

Holotype hoc loco prov.: relevé number 332: Dnipro oblast, near village Zvonetske, “Dniprovy Porogy” Regional landscape park, right bank of Dnipro, on vertical submerged granite surfaces, geolittoral zone, alt. 56 m a.s.l., 48,205 N 35,1381 E, field number 585.4, 1 July 2018, A. Khodosovtsev

Character species of the association: *Bacidia fuscoviridis*, *Caloplaca chlorina*, *Endocarpon psorodeum*, *Myriolecis dispersa*, *Placopyrenium trachyticum*, *Verrucaria umbrinula*

Synchorology. Ukrainian Crystalline Shield (South-Eastern Europe).

Note. Detail see in section “Characteristic of clusters” (Cluster 4).

Xanthoparmelio stenophilli-Cladonietum diversae Khodosovtsev, Darmostuk et Kuzemko *ass. nova prov.*

Holotype: hoc loco prov.: relevé number 654: Ukraine, Mykolaiv region, Pervomaisk district, near village Kuripchine, on mosses, on granite, alt. 55 m a.s.l., 47,97105 N 31,03987 E, field number K6X4, 1 July 2020, A. Khodosovtsev

Character species of the association: *Cladonia pyxidata*, *C. rei*, *C. diversa*, *C. rangiformis*, *C. foliacea*, *Lepraria borealis*

Synchorology. Ukrainian Crystalline Shield (South-Eastern Europe).

Note. Detail see in section “Characteristic of clusters” (Cluster 6).

Aspicilion intermutantis Khodosovtsev, Darmostuk et Kuzemko *union nova prov.*
(*Rinodino confragosae-Rusavskietalia elegantis*, *Rhizocarpetea geographici*)

Holotypus hoc loco prov.: *Bellemerio cupreoatri-Protopyrenium laatokkensis* Khodosovtsev, Darmostuk & Kuzemko hoc loco, relevés in `Cluster

Character species of the alliance: Aspicilia intermutans

Synecology. Xerophilous, neutrophilous to moderately acidophilous moderately nitrophilous to nitrophilous, ombrophilous lichen communities on horizontal and inclined siliceous rocks in arid and semiarid lowlands.

Synchorology. Ukrainian Crystalline Shield (South-Eastern Europe).

Staurothelion frustulentae Khodosovtsev, Darmostuk et Kuzemko *union nova prov.*

(*Peltuletalia euplocae*, *Collematetea cristati*)

Holotypus hoc loco prov.: *Lichinello stipatuli-Caloplacetum xericae* Khodosovtsev, Darmostuk & Kuzemko hoc loco, relevés in `Cluster 5`:

Character species of the alliance: Staurothele frustulenta

Synecology. Neutrophilous to moderately basophilous, nitrophilous, ombrophilous to moderately ombrophilous, xerophylous, subhydrophilous, heliophilous to moderately heliophilous, lichen communities on water tracks and submerged siliceous rocks in arid landscapes.

Synchorology. Ukrainian Crystalline Shield (South-Eastern Europe).

Pertusarietalia leucosorae Egea et Llimona *status niva prov.*

(*Rhizocarpetea geographicici*)

Validated name: *Pertusarietalia leucosorae* Egea et Llimona 1987 (Egea et Llimona, 1988: 28) [Art. 3 c,e].

Type: Lecanorion montagnei Egea et Llimona 1987

Character taxa of the order: Buellia subdisciformis, Lepra leucosora (=Pertusaria leucosora), Lecanora gangaleoides, Lecanora orosthea (= Lecanora sulphurea), Lecanora rupicola subsp. sulphurata (= Lecanora sulphurata), L. schistina, Lecidella asema (=Lecidea subincongrua), Pertusaria pseudocorallina, Ramalina requienii, Parmelina tiliaceae (?), Physcia wainio (?), Protoparmelia montagnei (= Lecanora psarophana), Scoliciosporum umbrinum

Synecology. Thermophilous, xerophilous, ombrophilous lichen communities on slightly acidic to base-rich siliceous rocks in arid landscapes with low precipitation of Southern Europe. The order unit *Aspicilion intermutantis* (this paper), *Dimelaenion radiatae* Llimona 1975, *Lecanorion montagnei* Egea et Llimona 1987, *Caloplacion irrubescens* Llimona et Egea 1984.

Notes. The character taxa follow Egea et Llimona, 1987.

Lecanoretum rupicolae Hilitzer 1923, Gas. Mus. Kral. Ges., Praha, 97: 119.

Lectotype (hoc loco prov.): Hilitzer, 1923, relevé N 9, tab. 1: *Acarospora fuscata* (= *Acarospora rufescens*) (cover 1%), *Acarospora sinopica* (1), *Circinaria caesiocinerea* (1), *Candelariella vitellina* (1), *Diploschistes scruposus* (1), *Hypogymnia physodes* (1), *Lecanora polytropa* (1), *Lecanora rupicola* (18), *Lecanora orosthea* (8), *Melanelixia fuliginosa* (= *Parmelia fuliginosa*) (1), *Montanelia disjuncta* (= *Parmelia sorediata*) (1), *Parmelia saxatilis* (1), *Protoparmelia badia* (= *Lecanora badia*) (8), *Rhizocarpon geographicum* (1), *Rh. disporum* (= *Rh. montagnei*) (1), *Xanthoparmelia conspersa* (= *Parmelia conspersa*) (1), *Xanthoparmelia pulla* (= *Parmelia prolixa*) (1), *Xanthoparmelia verrucullifera* (= *Parmelia glomelifera*) (18).

Diagnostic and constant species: *Acarospora fuscata* (90), *Diploschistes scruposus* (90), *Lecanora rupicola* (90), *Lecanora orosthea* (90), *Rhizocarpon geographicum* (90), *Rhizocarpon distinctum* (70), *Candelariella vitellina* (90), *Protoparmelia badia* (90), *Melanelixia fuliginosa* (90), *Xanthoparmelia conspersa* (90), *X. verrucullifera* (70).

Notes: Columns VI–IX in table 1 (Hilitzer, 1923) include one relevé each.

Physcietum tereteusculae Hilitzer 1927, Čas. Nár. Mus., sect. natur. Praha, 101: 32

Lectotype (hoc loco prov.): page 33, table I, rel. 1 (non synoptic): *Aspicilia cinerea* (+), *Candelariella vitellina* (15), *Dermatocarpon miniatum* (10), *Myriolecis*

dispersa (= *Lecanora dispersa*) (+), *Phaeophyscia orbicularis* (= *Physcia obscura*) (5), *Physcia caesia* (15); *Ph. dubia* (= *Physcia teretiuscula*) (15), *Placidium rufescens* (= *Dermatocarpon rufescens*) (10), *Xanthoria elegans* (+)

Diagnostic, constant and dominant species. Physcia caesia, Physcia dubia

Note. The lectotype of *Physcietum tereteusculae* Hillitzer 1927 includes two species of mosses (*Grimmia* sp., and *Orthotrichum anomalum*).

2.8 Лишайникові угруповання сірих дюн

Опис лишайникових асоціацій будже опубліковано у спеціальній роботі одного з випусків *Folia Geobotanica* [Khodosovtsev et al., 2022 in press].

2.8.1 Характеристика асоціації *Xanthorietum tendraensis*

Xanthorietum tendraensis Khodosovtsev, Darmostuk et S.Y. Kondr. ass. nova prov.

Holotype hoc loco prov.: table 2, relevé N 307: Ukraine, Kherson oblast, Gola Pristan district, Black Sea Biosphere Reserve, Tendra Spit Island, Bili Kuchugury Landmark, 46.24735°N 31.66142°E, alt. 4 m a.s.l., 06.10.2017, A. Khodosovtsev, V. Darmostuk.

Діагноз: *Xanthoria tendraensis* (15), *Polyozosia perpruinosa* (1), *Scythioria phlogina* (1), *Lecaniella sylvestris* (1), *Xanthocarpia marmorata* (7), *Rinodina bischoffii* (1), *Verrucaria nigrescens* (1), *Flavoplaca oasis* (1), *Polyozosia crenulata* (1), *Enchylium tenax* (3), *Arthonia lapidicola* (1), *Muellerella lichenicola* (1)

Синекологія. Базофільні, помірно нітрофільні, омброфільні, ксерофільні, аерогідрофільні, геліофільні угруповання лишайників на

черепашках на стабільних «сірих» дюнах піщаних кос та острова Північного Причорномор'я.

Діагностичні види: *Lecaniella sylvestris* s.lat., *Polyozosia perpruinosa*, *Scythioria phlogina* *Xanthoria tendraensis*

Характерний вид: *Xanthoria tendraensis*

Константні види: *Flavoplaca oasis*, *Lecaniella sylvestris* s. lat., *Muellerella lichenicola*, *Polyozosia perpruinosa*, *Rinodina bischoffii*, *Scythioria phlogina*, *Xanthocarpia marmorata* s.lat., *Xanthoria tendraensis*, *Verrucaria nigrescens*

Домінуючі види: *Xanthocarpia marmorata*, *Xanthoria tendraensis*

Симфізіогномія. Візуально угруповання можна впізнати за помаранчевими розкиданими плямами *Xanthoria tendraensis* на дюнах. Слані з ареолами налічують 85%. Листуваті лишайники представлені домінантою *Xanthoria tendraensis*. Розсіяні листяні талломи були знайдені для ціанолишайників (з *Nostoc*) *Enchylium tenax* і *Blennothallia crispa*. Інші лишайники требуксіодні. Характерний вид *Xanthoria tendraensis* має *Trebouxia crenularia* як симбіотичні водорості (рис. 4). Апотеціодні лишайники були однією з основних репродуктивних стратегій (60%), однак для *Circinaria contorta* умови існування не були оптимальними. Ми знайшли лише один апотецій на слоевище на один релєве. Серед грибів, що утворюють лишайники, перитеції виявлені лише у *Verrucaria nigrescens*, але лише у кількох екземплярів. Часто цей лишайник був присутній у вигляді піонерських талломів на раковинах. У кожному описі є уражена ліхенофільними грибами *Scythioria phlogina*. Останній вид лишайників був описаний із оселищ галофітів на півдні України під назвою *Caloplaca scythica* [Kondratyuk et al. 1998], але пізніше його синонімізували до *Scythioria phlogina* (= *Caloplaca phlogina*) [Vondrák et al. 2009]. Лише поодинокі апотеції цього лишайника були знайдені на раковинах, проте апотеції були в достатній кількості на чагарниках і кістках на острові Тендрівська Коса. У межах угруповань виявлено три ліхенофільні гриби.

Синфлористика. Це угруповання бідні на лишайники. На один опис налічується 7–11 видів (у середньому 8,78).

Синдинаміка. Піонерні угруповання.

Синхорологія: піщані коси та острови в Північному Причорномор'ї (Україна)

Молекулярні дані: *Xanthoria tendraensis* (GenBank MZ196456, MZ196457, MZ303030, relevé 307), *Xanthocarpia marmorata* (GenBank MZ196455, relevé 307), *Trebouxia crenulata* (GenBank MZ196456, relevé 307), *Trebouxia crenulata* (GenBank MZ196, MZ3030, Relevé 307) [Khodosovtsev et al., 2022 in press].

2.8.2 Порівняння з близькими синтаксонами

Xanthorietum tendraensis – унікальні угруповання лишайників на сірих дюнах Північного Причорномор'я. Має діагностичну комбінацію таких видів, як *Lecaniella sylvestris* s.lat., *Polyozosia perpruinosa*, *Scythioria phloginata* та *Xanthoria tendraensis*. Останній вид є новим для науки і характерним видом угруповань. *Xanthoria tendraensis* схожа на *Xanthoria aureola* s.lat. (в т.ч. *X. ectaneoides*), *X. calcicola*, *X. mediterranea* та *X. parietina*, але відрізняються аскоспорами з товстими стінками, що нагадують пісочний годинник. Ця ознака була виявлена у видів *Flavoplaca calcitrata* [Navarro-Rosinés et al., 2000], *F. dichroa* [Arup, 2006] та *Xanthodactylon* (наприклад, *X. wirthii* [Kondratyuk et al., 2008]). *Xanthoria tendraensis* подібна до *X. mediterranea*, *Xanthodactylon* (наприклад, *X. wirthii*), але відрізняється наявністю рідкісних вторинних плоских лопатей, подібних до ізидій, порівняно з численними розгалуженими, коралоподібними або злегка сплюснутими ізидіями у *X. mediterranea*. *Xanthoria calcicola* відрізняється від *X. tendraensis* горбкуватими і зморшкуватими структурами, подібними до

ізидій у центральній частині слані. Однак, *X. tendraensis* майже не відрізняється за морфологічними ознаками в стерильному стані від *X. aureola* [Khodosovtsev et al., 2022b in press].

Фізіогномічно *Xanthorietum tendraensis* є асоціацією *Verrucarietalia nigrescentis* Klement 1950. Ми порівняли її з іншими подібними угрупованнями лишайників (рис. 2.7). Екологічно угруповання *Aspicilion contortae* Roux у Roux et al. 2009 більше схожі на наші угруповання, ніж на кальцифільні угруповання *Aspicilion calcareae* Albertson 1946 ex Roux 1978 та *Acarosporion cervinae* Roux 2009. Союз *Aspicilion contortae* трапляється на невеликих вапнякових гальках у відкритих ландшафтах. Проте всі три відомі асоціації союзу досить чітко відрізняються від угруповань лишайників на вапнякових раковинах за видовим списком та діагностичними видами. З іншого боку, є кілька діагностичних видів *Aspicilion contortae* [Roux et al. 2009; Khodosovtsev et al., 2019] як *Xanthocarpia marmorata*, *Rinodina bischoffii* з високою частотою та *Circinaria contorta* з низькою частотою.

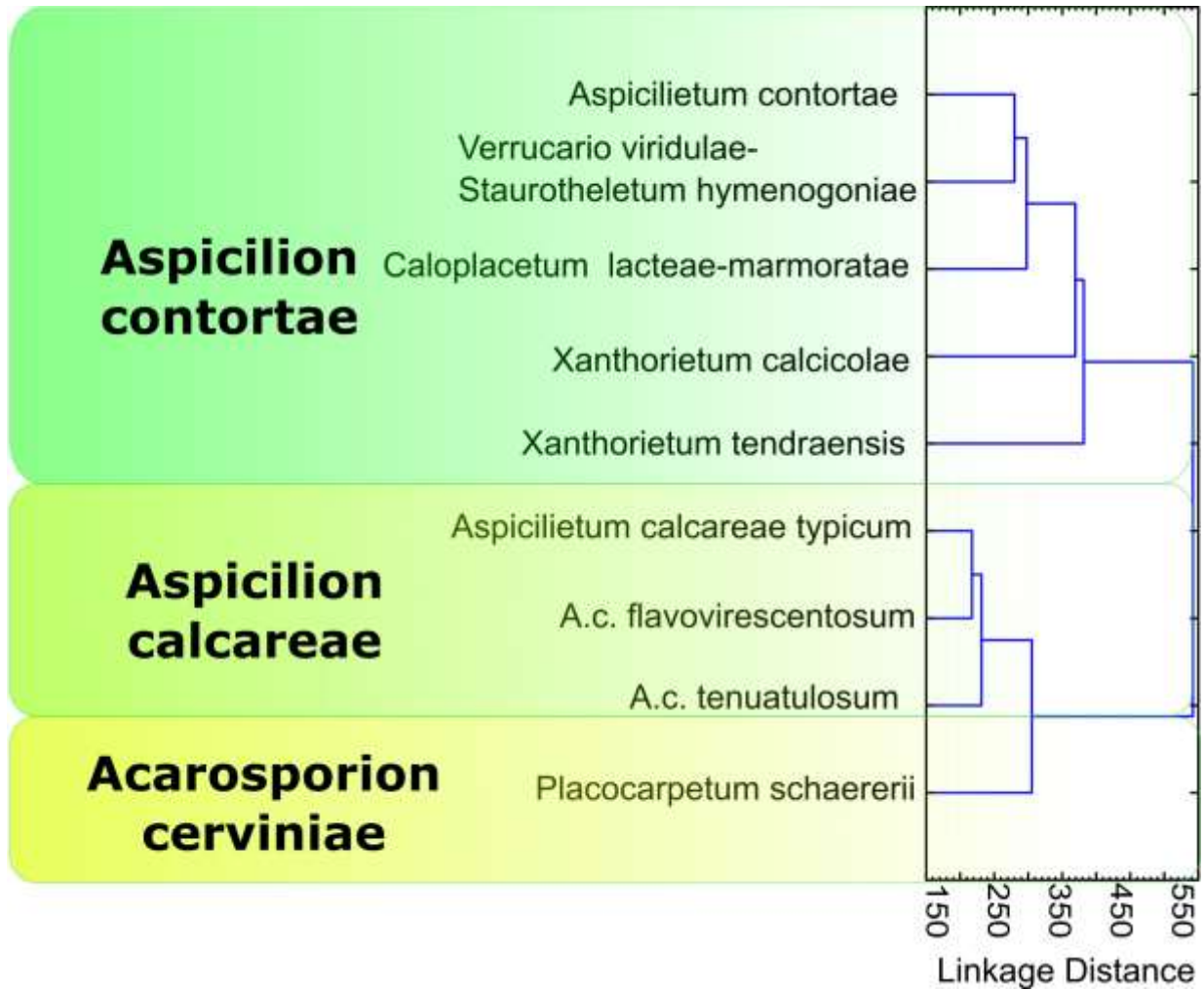


Рис. 2.7. Порівняння асоціації *Xanthorietum tendraensis* з іншими подібними угрупованнями.

В одному описі є вид *Enchylium tenax*, який є діагностичним у піонерній асоціації на карбонатних ґрунтах *Enchylietum tenacis* Khodosovtsev 2014 (*Toninion coeruleonigracantis* Nadač in Klika 1948) [Ходосовцев та ін., 2014]. Для порівняння ми залучили піонерське угруповання *Xanthorietum calcicola* Beschel ex Klement 1953 кор. Roux 2009 на карбонатних прибережних скелях Північної Європи [Klement 1955; Drehwald 1993; Roux et al. 2009]. Діагностичним видом тут є *Xanthoria calcicola*, фізіономічно близький до *X. tendraensis*. Однак ці два угруповання лишайників мають ще менше поширених видів, а *Xanthorietum calcicola* не має діагностичних

видів *Aspicilion contortae*. Тому ми пропонуємо віднести *Xanthorietum tendraensis* до *Aspicilion contortae* Roux у Roux et al. 2009 (*Aspicilietalia calcareae* Roux in Roux et al. 2009, *Verrucarietalia nigrescentis* Klement 1950).

На жаль, ми не змогли отримати дані nrITS для всіх видів у співтовариствах лишайників на прибережних косах. Проте навіть шість послідовностей області nrITS додали фітосоціологічний набір даних про оригінальність угруповань лишайників на косах Північного Причорномор'я (див. підрозділ 2.2). Три послідовності nrITS ксанторіоїдних зразків дозволили відокремити *Xanthoria tendraensis* від інших філогенетично та морфологічно подібних таксонів. *Xanthocarpia marmorata* є діагностичними видами асоціації *Caloplacetum lactea-marmoratae* Roux 2009, але цей вид є поліфілетичним, і наша послідовність nrITS відноситься до клади «*Xanthocarpia marmorata* I» (див. підрозділ 2.2). Цілком можливо, що дві молекулярні клади можна інтерпретувати як окремі види. У цьому випадку елементом *Xanthorietum tendraensis* буде «вид» за даними nrITS з клади «*Xanthocarpia marmorata* I». В основному симбіотичні водорості *Xanthorietum tendraensis* – це требуксіоїдні водорості. Дві послідовності некультурної *Trebouxia crenulata* були отримані з *Xanthoria tendraensis*. На нашу думку, дуже важливі молекулярні дані, отримані від зразків у вихідних описах. Це дозволяє: 1) порівнювати послідовності загадкових видів в екологічно та фізіологічно подібних спільнотах; 2) оновити та доповнити видовий склад асоціації після перегляду на основі молекулярних даних; 3) мати генетичні дані для спільнот.

Асоціація *Xanthorietum tendraensis* – це рідкісні угруповання лишайників у біотопі прибережних дюн Чорного моря (сірі дюни) (N17) [Chytry et al. 2019]. Знайдено в стійких сірих дюнах в пам'ятці «Білі Кучугури» на косі Тендра. Охороняється Чорноморським заповідником з 1927 року. На жаль, подібні геоморфологічні структури з угрупованнями лишайників, що покривають сірі дюни на острові Джарилгач (Херсонська

область) та Кінбурнському півострові (Миколаївська область), частково знищені рекреаційною діяльністю. Сподіваємося, що ці угруповання будуть відновлені у створених у 2009 році в Україні національних природних парках «Джарилгацький» та «Білоберезня Святослава».

2.9 Синтаксономічна схема літогенних угруповань лишайників України

Class *Rhizocarpetea geographici* Wirth 1972 (рис. 2.7)

Order *Pertusarietalia leucosorae* Egea et Llimona prov.

Alliane *Aspicilion intermutantis* prov.

Ass. *Immersario cupreoatri-Prototarmeliopsietum laatokkensis*
ass. prov.

Subass. *typicum*

Subass. *Physcio dimidiati-Prototarmeliopsietosum*
muralis subass. prov.

Ass. *Lecanoro rupicolae-Prototarmelietum montagnei* prov.

Subass. *typicum*

Subass. *Lasallio pustulati-Scoliciosporetum umbrinae*
subass. prov.

?Ass. *Aspicilio cinerei-Ramalinetum pollinariae* Kapetz et al.
2018

Class *Leprarietea chlorinae* Wirth 1972 (рис. 2.7)

Order *Leprarietalia chlorinae* Hadač ex Wirth 1972

Union *Leprarion chlorinae* Smarda et Hadač ex Wirth 1972

Ass. *Lecanoretum orosthea* subass. *rinodino confragosi-Lecanoretum*
swartzii subass. nov. prov.

Class *Collematetea cristati* Wirth 1980 (рис. 2.7)

Order *Peltuletalia euplocae* Morena et Egea ex Egea in Bültmann et al. 2015

Alliance *Staurothelion frustulosae* all. nov. prov.

Ass. *Verrucario umbrinuli-Endocarponum psoroideae* ass. nov.
prov.

Ass. *Lichinello stipatuli-Caloplacetum xericae* ass. nov. prov.

Class *Verrucarietalia nigrescentis* Klement 1950

Order *Aspicilietalia calcareae* Roux in Roux et al. 2009

Alliance *Aspicilion contortae* Roux y Roux et al. 2009

Ass. *Verrucario viridulae-Staurotheletum hymenogoniae*

Khodosovtsev et al. 2019

Ass. *Xanthorietum tendraensis* Khodosovtsev et al. ass. nov.
prov.

Class *Ceratodonto purpurei-Polytrichetea piliferi* Mohan 1978 (рис. 2.7)

Order *Peltigeretalia* Klement 1949

Alliance *Cladonion rei* Paus 1997

Ass. *Xanthoparmelio stenophilli-Cladonietum diversae* ass.
nov.

prov.

Ass. *Placynthiellum (uliginoso)-Cladonietum (rei)*

Khodosovtsev 2011

Ass. *Cladonietum subulato-fimbriatae* Khodosovtsev 2011

Alliance *Cladonion sylvaticae* Klement (1950)

Ass. *Cladonietum alcicornis* Klement (1953)

Ass. *Xanthoparmelietum pokornyi* Khodosovtsev

Order *Polytrichetalia piliferi* v. Hübschm. (1975)

Alliance *Ceratodonto-Polytrichion piliferi* (Waldh. 1947) v. Hübschm.
(1967)

Ass. *Syntrichietum ruraliformis* Boiko et Khodosovtsev

Class *Psoretea decipientis* Mattik (1951)

Order *Toninietalia coeruleonigricantis* Hadač in Klika ex Hadač 1962

Alliance *Toninion coeruleonigricantis* Hadač (1948)

Ass. *Cladonietum endiviaefoliae* Th. Müller (1951)

Ass. *Enchylietum tenaxis* Khodosovtsev (2014)

Ass. *Placidiopsietum cinerascentis* Khodosovtsev (2014)

Ass. *Toninio-Psoretum decipientis* Stodiek 1937

Ass. *Seiophoretum lacunosae* Khodosovtsev (2014)

Alliance *Sphaerothallio-Xanthoparmelion vagantis* Crespo et Barreno
(1978)

Ass. *Circinarietum fruticosae* Khodosovtsev 2014

Comm. *Agrestia hispida* + *Xanthoparmelia camtschadalis*

Alliance *Endocarpo-Xanthocarpion tominii* Khodosovtsev 2015

Ass. *Caloplacetum albolutelescentis* Khodosovtsev 2015

ВИСНОВКИ

1. Вперше для науки описано: альгофільний гриб *Epibryon kondratyukii* Khodos. & Darmostuk, який утворює симбіоз з плівкою водоростей *Coccomyxa*-типу поверх листків моха *Polytrichum piliferum* в тріщинах силікатних брил Українського кристалічного щита; ліхенофільний гриб *Zwackhiomyces khodosovtsevii* Darmostuk, який зростає на кальцефільному лишайнику *Verrucaria nigrescens* та лишайник *Xanthoria tendraensis* S. Kondr., Darmostuk et Khodos, який мешкає на флювіасолях Тендрівської коси.
2. Вперше для України з літогенних біотопів наведено 10 видів лишайників, *Bacidia viridescens*, *Cladonia acuminata*, *C. asahinae*, *C. conista*, *C. decorticata*, *Haematomma nemetzi*, *Lecidea sarcogynoides*, *Sarcogyne praetermissa*, *Xanthocarpia diffusa*, *X. interfulgens* та 17 видів ліхенофільних грибів *Adelococcus interlatens*, *Ascochyta candelariellicola*, *Clypeococcum psoromatis*, *Epithamnolia rangiferinae*, *Lawalreea lecanorae*, *Lichenopeltella coppinsii*, *Llimoniella adnata*, *Merismatium decolorans*, *Sphaerellothecium cladoniae*, *Stigmidium bellemerei*, *S. marinum* *S. ramalinae*, *S. rivulorum* *Weddellomyces epicallopisma*, *Zwackhiomyces calcisedus*, *Z. inconspicuus* та *Z. macrosporus*.
3. Отримані сиквенси ITS рДНК із зразків лишайників та водоростей в угрупованнях флювіасолей Тендрівської коси та силікатних відслонень Українського щита, а саме *Aspicilia intermutans* s. lat., *Lecania tendraensis* sp. nov. Prov., *Trebouxia crenulata* s.lat. *Xanthocarpia marmorata* s. lat., *Xanthoria tendraensis* sp. nov., дозволили ідентифікувати діагностичні види складних комплексів для подальшого виділення асоціацій лишайників.
4. Нами було запропоновано два нових для науки союзи *Aspicilion intermutantis* та *Staurothelion frustulosae*, сім нових для науки асоціацій

Immersario cupreoatri-Protoparmeliopsietum laatokkensis, *Lecanoro rupicolae-Protoparmelietum montagnei*, *Lichinello stipatuli-Caloplacetum xericae*, *Verrucario viridulae-Staurotheletum hymenogoniae*, *Verrucario umbrinuli-Endocarponum psoroideae*, *Xanthoparmelio stenophilli-Cladonietum diversae*, *Xanthorietum tendraensis* та три нові для науки субасоціації *Immersario cupreoatri-Protoparmeliopsietum laatokkensis* subass. *physcio dimidiati-protoparmeliopsietosum muralis*, *Lecanoretum orostheae* subass. *rinodino confragosi-lecanoretum swartzii*, *Lecanoro rupicolae-Protoparmelietum montagnei* subass. *lasallio pustulatiscoliciosporetum umbrinae*.

5. Продромус літогенних угруповань України включає 21 асоціацію, 10 союзів, 7 порядків та 6 класів, а наявність нових для науки асоціацій, які відрізняються від асоціацій лишайників Середньої Європи свідчить про їх унікальність та автохтонне їх формування в літогенних біотопах України.
6. Асоціація кальцефільних епілітних лишайників *Verrucario viridulae-Staurotheletum hymenogoniae* разом з угруповання судинних рослин союзу *Potentillo arenariae-Linion czernjajevii* є діагностичними для біотопу петрофітних паннонських угруповань, що підлягають охороні на європейському рівні (NATURA 2000), а угруповання *Toninio-Psoretum decipientis*, яке є вперше відмічено в Україні, є важливою складовою біотопів сарматських лесових степів, має високу ступінь вразливості і потребує охорони на національному рівні.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Гавриленко Л.М. 2012. Нові для України види лишайників та ліхенофільних грибів з Нижнього Придніпров'я. *Укр. Бот. Журн.*, 69(5), 717–720.
2. Дармостук В.В. 2019. До вивчення ліхенофільної мікобіоти України: рід *Zwackhiomyces* (Xanthopyreniaceae, Collemborsidiales). *Український ботанічний журнал*, 76(4): 301–315.
3. Кондратюк С.Я. 2009. *Fulgensia desertorum* (Tomin) Poelt. / *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Глобалконсалтинг, с. 770.
4. Луцкіна І.В. 2018. Класифікація біотопів лесових відслонень півдня України. *Науковий вісник Херсонського державного університету. Серія Географічні науки*, 7: 138–142.
5. МСОП. Категорії та критерії червоного списку МСОП: Версія 3.1. 2-ге вид. Пер. з англ. Київ, 2017, 36 с..
6. Окснер А.М. 1993. *Флора лишайників України. Т.2, Вип. 2*. Київ: Наукова думка, 541 с.
7. Ходосовцев О.Є. 2015. *Endocarpo-Xanthocarpion tominii* all. nov. та *Caloplacetum albolutescentis* ass. nov. – нові синтаксони лишайникових угруповань з лесових відслонень півдня України. *Чорноморськ. бот. ж.*, 11(3): 317–326. doi: 10.14255/2308-9628/15.113/4
8. Ходосовцев О.Є. 2009. *Squamarina lentigera* (G. H. Weber) Poelt. / *Червона книга України. Рослинний світ*. Ред. Я.П. Дідух, Київ: Глобалконсалтинг, с. 768.
9. Ходосовцев О.Є. 1999. *Лишайники причорноморських степів України*. Київ: Фітосоціоцентр, 236 с.
10. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. Лишайники *Lecanactis abietina* (Roscellaceae) та *Psora decipiens* (Psoraceae) як потенційні об'єкти

- Червоної книги України / Рідкісні рослини та гриби України та прилеглих територій: реалізація природоохоронних стратегій. Матеріали IV Міжнародної конференції (16 – 20 травня 2016 р., Київ, Україна). Київ: Паливода А.В., 2016. С. 196–199.
11. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В., Мойсієнко І.І., Захарова М.Я., Деркач О.М. 2019. *Fulgensia desertorum* (Teloschistales, Ascomycota) та інші вразливі види лишайників в угрупованні *Toninio-Psoretum decipientis*. Український ботанічний журнал, 76(3): 236–242. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.03.236>
12. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В., Назарчук Ю.С. 2016. Лишайники та ліхенофільні гриби регіонального ландшафтного парку «Тилігульський» (Одеська область, Україна). Чорноморськ. бот. ж., 12 (2): 165-177. doi:10.14255/2308-9628/16.122/6.
13. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В., Ходосовцева Ю.А., Гайченя Ю.В. 2019. Лишайники та ліхенофільні гриби Трикратського гранітного масиву (Україна). Чорноморськ. бот. ж., 15 (1): 54–68. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2019-15-1-6
14. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В., Ходосовцева Ю.А. 2018. *Xanthorparmelia incognita* у Червоній книзі України / Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження глобальної стратегії збереження рослин. Матеріали V міжнародної конференції (25-28 червня 2018 р., Херсон). Херсон: книжкове вид-во ФОП Вишемирський В.С., 2018. С. 134–136.
15. Ходосовцев О.Є., Клименко В.М. 2015. *Didymellopsis perigena* (Nyl.) Grube та *Zwackhiomyces cervinae* Calat., Triebel & Pérez-Ortega (Xanthorygeniaceae, Ascomycota) – нові для України види ліхенофільних грибів. Чорноморськ. бот. ж., 11(2): 217–222. doi: 10.14255/2308-9628/15.112/6

16. Ходосовцев О.Є., Надеїна О.В., Ходосовцева Ю.А. 2014. Епігейні угруповання лишайників Рівнинного Криму (Україна). *Чорноморськ. бот. ж.*, 10 (2): 202-223. <http://dx.doi.org/10.14255/2308-9628/14.102/5>.
17. Ходосовцев О.Є., Ширяєва Д.В., Безсмертна О.О., Вашеняк Ю.А., Кучер О.О., Чусова О.О., Куземко А.А. 2021. Лишайники роду *Cladonia* P. Brownе в трав'яних біотопах України. *Чорноморськ. бот. ж.* 17(4): 235-274.
18. Ходосовцев О.Є., Зав'ялова Т.В. 2008. Ліхенологічне зонування скелястих відслонень р. Каїнкулак (Запорізька область, Чернігівський район). *Вісник Одеського Національного Університету. Біологія*, 13(16), 56–60.
19. Alstrup V., Olech M. 1993. Lichenicolous fungi from Spitsbergen. *Polish Polar Research*, 14, 33–42.
20. Aptroot A., Christensen S.N., Hansen E.S., Svane S. 1994. The lichens of the Faroes. *Fróðskaparrit* 40: 61–121.
21. Aptroot A., Gumboski E.L., da Silva Cáceres M.E. 2017. Ocean view: A first assessment of the littoral, crustose lichen biota of south Brazil. *The Lichenologist* 49(6): 597–605.
22. Arnold F. 1879. Lichenologische Ausflüge in Tirol. XX. Predazzo. *Verhandlungen der kaiserlich-königlichen zoologisch-botanischen Gesellschaft in Wien* 29: 351–394.
23. Arup U. 2006. A new taxonomy of the *Caloplaca citrina* group in the Nordic countries, except Iceland. *The Lichenologist* 38(1): 1–20. <https://doi.org/10.1017/S0024282905005402>
24. Babichenko V.N., Barabash M.B., Logvinov K.T. 1984. Climate. In: Logvinov, K.T. & Scherban M.I. (Ed.). *Nature of Ukrainian SSR*. Pp. 132-152. Naukova dumka, Kyiv.
25. Boqueras M. 2000. *Líquens epífits i fongs líquenícoles del sud de Catalunya: flora i comunitats*. Barcelona, Institut d'Estudis Catalans (Arxius de les Seccions de Ciències 127, Secció de Ciències Biològiques).

26. Breuss O. 2007. *Verrucaria*. In: Nash III, T., Gries, C. & Bongartz, F. (Ed.). Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region. Vol. 3. Pp. 335-377. Tempe, Arizona.
27. Bültmann H., Roux C., Egea J.M., Julve P., Bricaud O., Giaccone G., Täuscher L., Creveld M., Di Martino V., Golubiç S., Takeuchi N. 2015. Validations and descriptions of European syntaxa of vegetation dominated by lichens, bryophytes and algae. *Lazaroa* 36: 107-129. http://dx.doi.org/10.5209/rev_LAZA.2015.v36.51255
28. Burgaz A.R., Ahti T., Pino-Bodas R. 2020. Mediterranean Cladoniaceae. Spanish Lichen Society, 117 p.
29. Calatayud V., Navarro-Rosinés P. 1998. *Weddellomyces xanthoparmeliae* sp. nov. and additions to the chorology of other species of the genus. *Mycotaxon* 69: 503–514.
30. Chomnunti P., Hongsanan S., Aguirre-Hudson B., Tian Q., Peršoh D., Dhami M. K., Alias A. S., Xu, J., Liu X., Stadler M., Hyde K. D. 2014. The sooty moulds. *Fungal Diversity* 66(1): 1–36. <https://doi.org/10.1007/s13225-014-0278-5>
31. Chytrý M., Tichý L., Hennekens S., Knollová I., Janssen J., Rodwell J., Peterka T., Marcenò C., Landucci F., Danihelka J., Hájek M., Dengler J., Novák P., Zúkal D., Jiménez-Alfaro B., Mucina L., Abdulhak S., Aćić S., Agrillo E., Attorre F., Bergmeier E., Biurrun I., Boch S., Bölöni J., Bonari G., Braslavskaya T., Bruehlheide H., Campos J.-A., Čarni A., Casella L., Čuk M., Čušterevska R., de Bie L., Delbosc P., Demina O., Didukh Y., Dítě D., Dziuba T., Ewald J., Gavilán R.G., Gégout J.C., Giusso del Galdo J.P., Golub V., Goncharova N., Goral F., Graf U., Indreica A., Isermann M., Jandt U., Jansen F., Jansen J., Jašková A., Jiroušek M., Kačeki Z., Kalníková V., Kavgacı A., Khanina L., Korolyuk A., Kozhevnikova M., Kuzemko A., Küzmič F., Kuznetsov O., Laiviņš M., Lavrinenko I., Lavrinenko O., Lebedeva M., Lososová Z., Lysenko T., Maciejewski L., Mardari C.,

- Marinšek A., Napreenko M., Onyshchenko V., Pérez-Haase A., Pielech R., Prokhorov V., Rašomavičius V., Pilar Rodríguez Rojo M, Rūsiņa S, Schrautzer J, Šibík J, Šilc U, Škvorc Z, Smagin V, Stančić Z, Stanisci A, Tikhonova E, Tonteri T, Uogintas D, Valachovič M, Vassilev K, Vynokurov D, Willner W, Yamalov S, Evans D, Palitzsch Lund M, Spyropoulou R, Tryfon E, Schaminée J. 2020. EUNIS Habitat Classification: Expert system, characteristic species combinations and distribution maps of European habitats. *Applied Vegetation Science* 23 (4): 648–675. <https://doi.org/10.1111/avsc.12519>
- 32.Coppins B.J., Kondratyuk S.Y., Etayo J., Cannon P.F. 2021. Notes on lichenicolous species of *Opegrapha* s. lat. (Arthoniales) on Arthoniaceae and Verrucariaceae, with a key to British and Irish lichenicolous Opegraphaceae. *The Lichenologist* 53(2): 159–169
- 33.Coppins B., Aptroot A. 2008. New species and combinations in The Lichens of the British Isles. *The Lichenologist* 40(5): 363–374.
- 34.Crespo A., Barreno E. 1975. Ensayo florístico y ecológico de la vegetación liquenica de los yesos del centro de España (Fulgensietalia desertori). *Anal. Inst. Bot. Cavanilles*, 1975, 32(2): 873–908.
- 35.Darmostuk V.V. 2021. Lichenicolous fungi on *Verrucaria* s. lat. in Ukraine with the description of *Zwackhiomyces khodosovtsevii* sp. nov. and a key to the lichenicolous fungi on *Verrucaria* s. lat. *Botanica Serbica* 45(2): 293–301. <https://doi.org/10.2298/BOTSERB2102293D>
- 36.Darmostuk V.V. 2021. *Pronectria gromakovae*, a new lichenicolous fungus on *Lecanora populicola* and notes on other records from Kharkiv region (Ukraine). *Lindbergia* 44: linbg.01141
- 37.Darmostuk V.V., Khodosovtsev A.Y. 2019. *Epibryon kondratyukii* sp. nov., a new algicolous fungus, and notes on rare lichenicolous fungi collected in Southern Ukraine *Folia Cryptog. Estonica*, Fasc. 56: 109–116.

38. Darmostuk V.V., Khodosovtsev A.Ye. 2020. Notes to lichen-forming and lichenicolous fungi in Ukraine I. Chornomors'k. bot. z., 16 (3): 257–274. doi: 10.32999/ksu1990553X/2020-16-3-6
39. Darmostuk V.V., Khodosovtsev A.Ye., Gromakova A.B., Sira O.Ye, Davydov D.A., Gavrylenko L.M., Khodosovtseva Yu.A. (2021). Notes to lichen-forming and lichenicolous fungi in Ukraine II. Chornomors'k. bot. z., 17 (3): 276–295. doi: 10.32999/ksu1990-553X/2021-17-3-6
40. Darmostuk V.V., Khodosovtsev A.Ye., Naumovich G.O., Kharechko N.V. 2018. *Roselliniella lecideae* sp. nov. and other interesting lichenicolous fungi from the Northern Black Sea region (Ukraine). *Turk. J. Bot.*, 42: 354–361. doi: 10.3906/bot-1709-5
41. Darmostuk V.V., Khodosovtsev A.Y. 2017. Lichenicolous fungi of Ukraine: an annotated checklist. *Studies in Fungi* 2(1): 138–156. <https://doi.org/10.5943/sif/2/1/16>
42. Davies C.E., Moss D., Hill M.O. 2004. EUNIS habitat classification revised 2004. Report to: European Environment Agency-European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity. Pp. 127-143.
43. Didukh Ya.P., Shelyag-Sosonko Yu.R. 2003. Geobotanical zoning of Ukraine and adjacent areas. *Ukr. Bot. J.* 60(3): 6–18.
44. Diederich P., Etayo J. 2000. A synopsis of the genera *Skyttea*, *Llimoniella* and *Rhymbocarpus* (lichenicolous Ascomycota, Leotiales). *The Lichenologist* 32(05): 423–485. <https://doi.org/10.1006/lich.2000.0290>
45. Diederich P. 1990. New or interesting lichenicolous fungi 1. Species from Luxembourg. *Mycotaxon* 37: 297–330.
46. Diederich P., Lawrey J. D., Ertz D. 2018. The 2018 classification and checklist of lichenicolous fungi, with 2000 non-lichenized, obligately lichenicolous taxa. *The Bryologist* 121(3): 340–425. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-121.3.340>

47. Döbbeler P. 1978. Moosbewohnende Ascomyceten I. Die Pyrenocarpen, den Gametophyten besiedelnden Arten. *Mitteilungen aus der Botanischen Staatssammlung München* 14: 1–360.
48. Döbbeler P. 1984. Symbiosen zwischen Gallertalgen und Gallertpilzen der Gattung *Epigloea* (Ascomycetes). *Beihefte zur Nova Hedwigia* 79: 203–239.
49. Doyle J.J., Doyle J.L. 1990. Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*. 12: 13–15.
50. Ellis L. T., Afonina O. M., Czernyadjeva I. V., Konoreva L. A., Potemkin A. D., Kotkova V. M., Alataş M., Blom H. H., Boiko M., Cabral R. A., Jimenez S., Dagnino D., Turcato C., Minuto L., Erzberger P., Ezer T., Galanina O. V., Hodgetts N., Ignatov M. S., Ignatova E. A., Kazanovsky S. G., Kiebacher T., Köckinger H., Korolkova E. O., Larraín J., Maksimov A. I., Maity D., Martins A., Sim-Sim M., Monteiro F., Catarino L., Medina R., Nobis M., Nowak A., Ochyra R., Parnikoza I., Ivanets V., Plášek V., Philippe M., Saha P., Aziz Md. N., Shkurko A. V., Ştefănuţ S., Suárez G. M., Uygur A., Erkul K., Wierzgoń M., Graulich A. 2020. New national and regional bryophyte records, 63. *Journal of Bryology* 42(3): 281–296.
51. Ellis L. T., Alataş M., Aleffi M., Álvaro Alba W. R., Becerra Infante D. A., Cárdenas Espinosa K. A., Aziz Md N., Bakalin V. A., Bergamo Decarli G., Boiko M., Zagorodniuk N., Boiko L. M., Borovichev E. A., Brusa G., Cano M. J., Jiménez J. A., Choi S. S., Draper I., Lara F., Dunlin M. V., Enroth J., Ezer T., Fedosov V. E., Fuertes E., Garilleti R., Albertos B., Gradstein S. R., Graulich A., Hugonnot V., Hyun C. W., Kırmacı M., Filiz F., Çatak U., Konstantinova N. A., Savchenko A. N., Kropik M., Kučera J., Kürschner H., Kuzmina E. Yu., Liksakova N. S., Maity D., Martin P., McIntosh T. T., van Melick H. M. H., Moncada B., Németh Cs., O’Leary S. V., Peñaloza-Bojacá G. F., Maciel-Silva S. A., Poponessi S., Cogoni A., Porley R. D., Potemkin A. D., Puglisi M., Sciandrello S., Rawat K. K., Sahu V., Paul R. R., Ryan M., Saha P., Salas D. S., Segarra-Moragues J. G., Sguazzin F., Shafigullina

- N. R., Shevock J. R., Ștefănuț S., Uygur A., Karaman Erkul S., Ursavaş S., Özen A., Zechmeister H. G. Zander R. H. (2021) New national and regional bryophyte records, 66, (2021). *Journal of Bryology* 43(2): 193-212.
52. Ellis, L. T., Aleffi, M., Bączkiewicz, A., Buczkowska, K., Bambe, B., Boiko, M., Zagrodniuk, N., Brusa, G., Burghardt, M., Calleja, J. A., Mazimpaka, V., Lara, F., Fedosov, V. E., Gremmen, N. J. M., Homm, T., Hugonnot, V., Ignatova, E. A., Klama, H., Kučera, J., ... Wolski, G. J. 2019. New national and regional bryophyte records, 60. *Journal of Bryology*, 41, 285-299.
53. Etayo J., Osorio H. S. 2004. Algunos hongos liquenícolas de Sudamérica, especialmente del Uruguay. *Comunicaciones Botánicas Museos Nacionales de Historia Natural y Antropología* 129(6): 1–19.
54. Etayo J., Sancho L. G. 2008. Hongos liquenícolas del Sur de Sudamérica, especialmente de Isla Navarino (Chile). *Bibliotheca Lichenologica* 98: 1–302.
55. Etayo J. 2010. Hongos liquenícolas de Perú Homenaje a Rolf Santesson. *Bulletin de la Société Linnéenne de Provence* 61: 1–46.
56. Etayo J., Flakus A., Kukwa M. 2013. *Niesslia echinoides* (Niessliaceae, Ascomycota), a new lichenicolous fungus on *Erioderma* from Bolivia. *The Lichenologist* 45(1): 21–24.
57. Frolov I., Vondrák J., Fernández-Mendoza F., Wilk K., Khodosovtsev A., Halıcı M.G. 2016. Three new, seemingly-cryptic species in the lichen genus *Caloplaca* (Teloschistaceae) distinguished in two-phase phenotype evaluation. *Ann. Bot. Fennici.* 53: 243-262.
<http://dx.doi.org/10.5735/085.053.0413>
58. Grube M., Hafellner J. (1990). Studien an flechtenbewohnenden Pilzen der Sammelgattung *Didymella* (Ascomycetes, Dothideales). *Nova Hedwigia*, 51(3–4), 283–360.

59. Hafellner J. 1994. Über Funde lichenicoler Pilze und Flechten auf Korsika (Frankreich). *Bulletin de La Société Linnéenne de Provence* 44: 219–234.
60. Harris R. D. 1995. *More Florida lichens, including the 10 cent tour of the pyrenolichens*. Bronx, NY: The New York Botanical Garden.
61. Hawksworth D. L. 1986. Notes on British lichenicolous fungi: V. *Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh* 43(3): 497–519.
62. Hawksworth D. 2003. The lichenicolous fungi of Great Britain and Ireland: an overview and annotated checklist. *The Lichenologist* 35(3): 191–232. [https://doi.org/10.1016/S0024-2829\(03\)00027-6](https://doi.org/10.1016/S0024-2829(03)00027-6)
63. Hawksworth D. L., Diederich P. 1991. Lichenicolous fungi from the Schwäbische Alb, Baden-Württemberg. *Jahreshefte der Gesellschaft für Naturkunde in Württemberg* 146: 85–88.
64. Hawksworth D. L., Kalb K. 1992. A New Species of *Ascochyta* on *Candelariella aurella* from Baja California, Mexico. *The Bryologist* 95(3): 338–339. <https://doi.org/10.2307/3243494>
65. Hyde K. D., Jones E. G., Liu J. K., Ariyawansa H., Boehm E., Boonmee S., Diederich, P., Dissanayake, A., Doilom, M., Doveri, F., Hongsanan, S., Jayawardena, R., Lawrey, J. D., Li, Y.-M., Liu, Y.-X., Lücking, R., Monkai, J., Muggia, L., Nelsen, M. P., Pang, K.-L., Phookamsak, R., Senanayake, I. C., Shearer, C. A., Suetrong, S., Tanaka, K., Thambugala, K. M., Wijayawardene, N. N., Wikee, S., Wu, H.-X., Zhang, Y., Aguirre-Hudson, B., Alias, S. A., Aptroot, A., Bahkali, A. H., Bezerra, J. L., Bhat, D. J., Camporesi, E., Chukeatirote, E., Gueidan, C., Hawksworth, D. L., Hirayama, K., De Hoog, S., Kang, J.-C., Knudsen, K., Li, W.-J., Li, X.-H., Liu, Z.-Y., Mapook, A., McKenzie, E. H. C., Miller, A. N., Mortimer, P. E., Phillips, A. J. L., Raja, H. A., Scheuer, C., Schumm, F., Taylor, J. E., Tian, Q., Tibpromma, S., Wanasinghe, D. N., Wang, Y., Xu, J.-C., Yacharoen, S., Yan J.-Y. & Zhang M. 2013. Families of Dothideomycetes. *Fungal Diversity* 63(1): 1–313. <https://doi.org/10.1007/s13225-013-0263-4> **36**

66. Index Fungorum 2017. Available at: <http://www.indexfungorum.org/> 28
67. I.U.S.S. Working Group WRB. 2015. World Reference Base for Soil Resources 2014, update 2015. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. World Soil Resources Reports No. 106. FAO, Rome.
68. Jando K., Kukwa M. 2003. Porosty, grzyby naporostowe i nazywiczne projektowanego rezerwatu "Wiszace Torfowiska nad jeziorem Jaczno" oraz terenów przyległych do jeziora Jaczno w Suwalskim Parku Krajobrazowym (Północno-Wschodnia Polska). *Parki Narodowe i Rezerваты Przyrody* 22(1): 3–17.
69. Kaiser, E. 1926. Die Pflanzenwelt des Hennbergisch-Fränkischen Muschelkalkgebietes. *Feddes Repert.* 44: 1–278.
70. Khodosovtsev A.Y., Darmostuk V. V. 2016. New species of lichenicolous fungi for Ukraine. *Folia Cryptogamica Estonica* 53: 93–99. <https://doi.org/10.12697/fce.2016.53.11>
71. Khodosovtsev A. Y., Darmostuk V. V. 2017. *Zwackhiomyces polischukii* sp. nov., and other noteworthy lichenicolous fungi from Ukraine. *Polish Botanical Journal* 62(1): 27–35. <https://doi.org/10.1515/pbj-2017-0006>
72. Khodosovtsev A., Darmostuk V., Kondratyuk S. 2022. *Xanthoria tendraensis* sp. nov. and *Xanthorietum tendraensis* ass. nova from the Northern Black Sea Coast (Ukraine). *Folia Geobotanica* (in press)
73. Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V. 2020. Lichens and lichenicolous fungi of Khortytsia Island (Ukraine). *Chornomors'k. bot. z.*, 16 (1): 74–80. doi: 10.32999/ksu1990553X/2020-16-1-5
74. Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V. 2020. Records of lichen species new for Ukraine from steppe habitats of the country. *Botanica Serbica* 44 (2): 243–250. Doi: 10.2298/BOTSERB2002243K
75. Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V., Diduch Ya.P., Pylypenko I.O. 2019. *Verrucario viridulae-Staurotheletum hymenogoniae*, a new calcicolous

- lichen community as a component of petrophytic grassland habitats in the Northern Black Sea region. *Mediterranean Botany* 40(1): 21-32.
76. Khodosovtsev A. Y., Gavrylenko L. M., Klymenko V. M. 2016. *Katherinomyces cetrariae* gen. et sp. nov. (asexual Ascomycota) and *Sphaerellothecium aculeatae* sp. nov. (Mycosphaerellaceae), new lichenicolous fungi on *Cetraria aculeata* in Ukraine. *Nova Hedwigia* 103(1): 47–55. https://doi.org/10.1127/nova_hedwigia/2016/0333
77. Khodosovtsev A., Darmostuk V., Suija A., Ordynets A. 2018. *Didymocyrtis trassii* sp. nov. and other lichenicolous fungi on *Cetraria aculeata*. *The Lichenologist* 50(05): 529–540. <https://doi.org/10.1017/S0024282918000294>
78. Khodosovtsev A. Ye., Boiko M. F., Nadyeina O. V., Khodosovtseva Yu. A. 2011. Lichen and bryophyte associations on the lower Dnieper sand dunes: syntaxonomy and weathering indication. *Chornomorski botanical journal* 7 (1): 44-66. <http://dx.doi.org/10.14255/2308-9628/11.71/5>
79. Khodosovtsev A. Ye., Darmostuk V. V. 2018. New for Ukraine species of lichens and lichenicolous fungi from marl limestone in the Northern Black Sea Region. *Ukrainian Botanical Journal* 75(1): 33-37. doi: 10.15407/ukrbotj75.01.033
80. Khodosovtsev A. Ye., Maluga N. G., Darmostuk V. V., Khodosovtseva Yu. A., Klymenko V. M. 2017. The corticolous *Physcietea* lichen communities in the old parks of Kherson region (Ukraine). *Chornomorski botanical journal* 13 (4): 481–515. <http://dx.doi.org/10.14255/2308-9628/17.134/6>
81. Klement O. 1955. Prodrömus der mitteleuropäischen Flechtengesellschaften. *Feddes Repertorium* 135: 5-194.
82. Kocourková J., Brackel W. von. 2005. Einige für Bayern neue flechtenbewohnende Pilze—Beitrag zu einer Checkliste I. *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft* 35: 3–10.

83. Kocourková J., Fryday A. M., Knudsen K., Lendemer J. 2010. Studies in lichens and lichenicolous fungi: more notes on taxa from North America 6. *Mycotaxon* 111(1): 423–429.
84. Kondratyuk S.Y., Lőkös L., Hur J.-S. 2014. New lichen-forming and lichenicolous fungi from Ukraine. *Acta Botanica Hungarica* 56(3–4): 361–368.
85. Kondratyuk S.Y., Kärnefelt I., Elix J.A., Thell A. 2008. A new circumscription of the genus *Xanthodactylon* (Teloschistaceae, lichenized Ascomycetes). *Sauteria* 15: 265–282.
86. Kondratyuk S.Y., Khodosovtsev A. Y. 1997. New for Ukraine species of lichenicolous fungi. *Ukrainian Botanical Journal* 54(6): 564–569.
87. Kondratyuk S. Y., Lőkös L., Halda J. P., Haji Moniri M., Farkas E., Park J. S., ... Hur J.-S. 2016. New and noteworthy lichen-forming and lichenicolous fungi 4. *Acta Botanica Hungarica* 58(1–2): 75–136. <https://doi.org/10.1556/034.58.2016.1-2.4>
88. Koorders S. H. 1907. Botanische Untersuchungen. *Verhandelingen Koninklijke Nederlandse Akademie van Wetenschappen Afdeling Natuurkunde* 13(4): 1–264.
89. Kress W.J., García-Robledo C., Uriarte M., Erickson D.L. 2015. DNA barcodes for ecology, evolution, and conservation. *Trends in ecology & evolution*, 30(1), 25–35. doi: 10.1016/j.tree.2014.10.008
90. Kopachevskaya Ye.G. *The lichen flora of Crimea and its analysis*. Kiev: Naukova dumka, 1986, 296 pp. [Копачевская Е.Г. *Лихенофлора Крыма и ее анализ*. К.: Наук. думка, 1986, 296 с.].
91. Łubek A., Kukwa M. 2017. Additions to the mycobiota of Poland. *Mycotaxon* 132(1): 183–195.
92. Marynych A.M., Paschenko M.V., Shyschenko P.G. 1985. Landscapes and physico-geographical zoning. In: Marynych, A.M. (Ed). *Nature of Ukrainian SSR*. Pp. 63–72. Naukova dumka, Kyiv.

93. Marynych O.M., Shyshchenko P.H. 2005. Physical geography of Ukraine. Znannia, Kyiv.
94. Matzer M., Hafellner J. 1990. Eine Revision der lichenicolen Arten der Sammelgattung *Rosellinia* (Ascomyceten). *Bibliotheca Lichenologica* 37: 1–138.
95. Molitor F., Diederich P. 1997. Les pyrénolichens aquatiques du Luxembourg et leurs champignons lichénicoles. *Bulletin de la Société des Naturalistes Luxembourgeois* 98: 69–92
96. Mosyakin S.L., Fedoronchuk M.M. 1999. Vascular Plants of Ukraine. A nomenclature Checklist. Kiev.
97. Khodosovtsev A., Darmostuk V., Prylutskyi O., Kuzemko A. 2022. Silicicolous lichen communities of the Ukrainian Crystalline Shield. *Applied Vegetation Science* (in press)
98. Mucina L., Bültmann, H., Dierßen, K., Theurillat, J.-P., Raus, T., Čarni, A., Šumberová, K., Willner, W., Dengler, J., García, R.G., Chytrý, M., Hájek, M., Di Pietro, R., Iakushenko, D., Pallas, J., Daniëls, F.J.A., Bergmeier, E., Guerra, A.S., Ermakov, N., Valachovič, M., Schaminée, J.H.J., Lysenko, T., Didukh, Y.P., Pignatti, S., Rodwell, J.S., Capelo, J., Weber, H.E., Solomeshch, A., Dimopoulos, P., Aguiar, C., Hennekens, S.M. & Tichý, L. 2016. Vegetation of Europe: Hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science* 19 (S.1): 3-264. <http://dx.doi.org/10.1111/avsc.12257>
99. Nadyeina O., Lutsak T., Blum O., Grakhov V., Scheidegger C. 2013. *Cetraria steppae* Savicz is conspecific with *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr. according to morphology, secondary chemistry and ecology. *The Lichenologist*, 45(6): 841–856.
100. Navarro-Rosinés P., Gaya E., Roux C. 2000. *Caloplaca calcitrapa* sp. nov. (Teloschistaceae) un nuevo liquen saxícola–calcícola mediterráneo. *Bull. Soc. Linn. Provence* 51: 145–152.

101. Navarro-Rosinés P., Roux C. 1995. Le genre *Weddellomyces* (Dothideales, Dacampiaceae) en Catalogne et en Provence. *Mycotaxon* 53: 161–187.
102. Navarro-Rosinés P. 1992. *Els líquens i els fongs líquenicoles dels substrats carbonatats de Catalunya meridiona*. Tesis Doctoral Univo Barcelona.
103. Navarro-Rosinés P., Roux C., Llimona X. 1994. Nelikenigintaj fungoj ĉe *Squamarina*: *Clypeococcum epicrassum* comb. nov. kaj *Lichenochora clauzadei* sp. nov. (Ascomycetes). *Bulletin de La Société Linnéenne de Provence* 45: 421–429.
104. Nimis P. L., Poelt J. 1987. The lichens and lichenicolous fungi of Sardinia (Italy). *Studia Geobotanica* 7: 1–269.
105. Roux C et coll. 2014. Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France métropolitaine (1e édition revue et augmentée). Éditions d'art, Henry des Abbayes, Paris.
106. Roux C. et coll. 2017. Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France metropolitaine. 2e edition revue et augmentee. Edit. Association francaise de lichenologie (A. F. L.), Fontainebleau, 1581 p.
107. Roux C. 1978. Complément à l'étude écologique et phytosociologique des peuplements lichéniques saxicoles–calcicoles du SE de la France. *Bull. Mus. Hist. nat. Marseille* 38: 65-185.
108. Roux C. 2017. Lichens et champignons lichénicoles d'Entrevennes (France, Alpes–de–Haute–Provence, 04). *Bulletin de la Societe Linneenne de Provence*, 68: 119-130.
109. Roux C., Bertrand M., Nordin A. 2016. *Aspicilia serenensis* Cl. Roux et M. Bertrand sp. nov., espèce nouvelle de lichen (groupe *d'A. calcarea*, Megasporaceae). *Bulletin de la Societe Linneenne de Provence*, 67: 165-182.

110. Roux C., Bültmann H., Navarro-Rosinés P. 2009. Syntaxonomie des associations de lichens saxicoles–calcicoles du sud-est de la France. 1. *Clauzadeetea immersae*, *Verrucarietea nigrescentis*, *Incertae sedis*. Bulletin de la Société linnéenne de Provence 60: 151-175.
111. Roux C., Navarro-Rosinés P., Tranchida F. 1998. *Stigmidium bellemerei* sp. nov., champignon lichénicole non lichénisé (Verrucariales). *Cryptogamie., Bryologie.-Lichénologie* 19(2–3): 221–228.
112. Schiefelbein U., de Bruyn U., Dolnik C., Stolley G., Neumann P. 2010. New or interesting records of lichen-formig and lichenicolous fungi from northern Germany. *Herzogia* 23: 85–91
113. Sérusiaux E., Diederich P., Brand A M., van den Boom P. P. G. 1999. New or interesting lichens and lichenicolous fungi from Belgium and Luxembourg. VIII. *Lejeunia* 162: 1–95.
114. Shivarov VV. 2017. First records of lichenicolous species from the Bulgarian freshwater habitats. *Phytologia Balcanica* 23(3): 349–353
115. Signoret J., Diederich P. 2003. Inventaire des champignons lichénisés et lichénicoles de la Réserve Naturelle des rochers et tourbières du Pays de Bitche. *Annales Scientifiques de La Réserve de Biosphère Transfrontalière Vosges Du Nord-Pfälzerwald* 11: 193–222.
116. Stenroos S., Laukka T., Huhtinen S., Döbbeler P., Myllys L., Syrjänen K., Hyvönen J. 2010. Multiple origins of symbioses between ascomycetes and bryophytes suggested by a five-gene phylogeny. *Cladistics* 26(3): 281–300. <https://doi.org/10.1111/j.1096-0031.2009.00284.x>
117. Suija A., van den Boom P., Zimmermann E., Zhurbenko M. P., Diederich P. 2017. Lichenicolous species of *Hainesia* belong to Phacidiales (Leotiomyces) and are included in an extended concept of *Epithamnolia*. *Mycologia* 109(6): 882–899. <https://doi.org/10.1080/00275514.2017.1413891>
118. Swinscow T. 1965. The marine species of *Arthopyrenia* in the British

- Isles: Pyrenocarpous lichens: 8. *The Lichenologist* 3(1): 55–64.
119. Triebel D. 1989. Lecideicole Ascomyceten. Eine Revision der obligat lichenicolen Ascomyceten auf lecideoiden Flechten. *Bibliotheca Lichenologica* 35: 1–278.
120. Triebel D., Scholz P. 2001. Lichenicolous fungi from Bavaria as represented in the Botanische Staatssammlung München. *Sendtnera* 7: 211–231.
121. van den Boom P., Aptroot A. 1996. De lichenologische najaarsexcursie van 1995 naar Ameland (prov. Friesland). *Buxbaumiella* 39: 47–52.
122. van den Boom P. P. G., Etayo J. 2006. New records of lichens and lichenicolous fungi from Fuerteventura (Canary Islands), with descriptions of some new species. *Cryptogamie, Mycologie* 27: 341–374.
123. van den Boom P. P. G., Palice Z. 2006. Some interesting lichens and lichenicolous fungi from the Czech Republic. *Czech Mycology* 58(1–2): 105–116.
124. Vondrák J., Khodosovtsev A., Ríha P. 2008. *Caloplaca concreticola* (Teloschistaceae), a new species from anthropogenic substrata in Eastern Europe. *The Lichenologist* 40(2): 97–104.
<http://dx.doi.org/10.1017/S002428290800755X>
125. Vondrák J., Ríha P., Redchenko O., Vondrakova O., Hrouzek P., Khodosovtsev A. 2011. The *Caloplaca crenulatella* species complex; its intricate taxonomy and description of a new species. *The Lichenologist*, 43(5), 467–481.
126. Weber H.E., Moravec J., Theurillat J.-P. 2000. International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. *J. Veg. Sci.* 11: 739–768.
127. Weddell H.-A. 1873. Nouvelle revue des lichens du jardin de Blossac, à Poitiers. *Mémoires de la Société des Sciences Naturelles de Cherbourg* 17: 353–373.

128. White T.J., Bruns T., Lee S., Taylor J. 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. *PCR protocols: a guide to methods and applications*. San Diego (CA): 315–322.
129. Woronichin N. N. 1915. Les fumaginees du département de Sotshi. *Trudy Byuro po Prikladnoi Botanike*. 8: 769–807.
130. Zhurbenko M.P., Hafellner J. 1999. Lichenicolous fungi from the Putorana plateau, Siberian Subarctic. *Folia Cryptogamica Estonica* 34: 71–79
131. Zhurbenko M., Notov, A. 2015. The lichenicolous lichen *Placocarpus americanus* and some noteworthy lichenicolous fungi from Russia. *Folia Cryptogamica Estonica* 52: 95–99. <https://doi.org/10.12697/fce.2015.52.12>
132. Zhurbenko M.P., Pino-Bodas R. 2017. A revision of lichenicolous fungi growing on *Cladonia*, mainly from the Northern Hemisphere, with a worldwide key to the known species. *Opuscula Philolichenum* 16: 188–266.
133. Zhurbenko M.P., Brackel W. von. 2013. Checklist of Lichenicolous Fungi and Lichenicolous Lichens of Svalbard, Including New Species, New Records and Revisions. *Herzogia*, 26(2), 323–359. <https://doi.org/10.13158/heia.26.2.2013.323>
134. Zimmermann E., Berger F. 2018. Ein Beitrag zur Kenntnis der Lichenicolen Mycobiota Österreichs. Funde aus Tirol I. *Herzogia* 31(1): 732–762. <https://doi.org/10.13158/heia.31.1.2018.732>