

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ХЕРСОНСЬКИЙ ДЕРЖАВНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ІМ. М.Г. ХОЛОДНОГО НАН УКРАЇНИ

Кваліфікаційна наукова
праця на правах рукопису

ДАРМОСТУК ВАЛЕРІЙ ВІКТОРОВИЧ

УДК 582.282: 582.284: 582.288: 582.291


ДИСЕРТАЦІЯ
ЛІХЕНОФІЛЬНІ ГРИБИ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ

091 Біологія

09 Біологія


Подається на здобуття наукового ступеня доктора філософії

Дисертація містить результати власних досліджень. Використання ідей, результатів і текстів інших авторів мають посилання на відповідне джерело

 В.В. Дармостук

Науковий керівник: Ходосовцев Олександр Євгенович, професор кафедри ботаніки Херсонського державного університету, доктор біологічних наук, професор, Заслужений працівник освіти України

Київ – 2020

Всі правліннями ідентичні 

АНОТАЦІЯ

Дармостук В.В. Ліхенофільні гриби степової зони України. – Кваліфікаційна наукова праця на правах рукопису.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора філософії за спеціальністю 091 «Біологія». – Херсонський державний університет, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Київ, 2020.

Дисертаційна робота присвячена вивченню видового та таксономічного багатства, особливостей вибору лишайника-господаря, відношення у системі «паразит-господар» та поширенню ліхенофільних грибів (включаючи ліхенофільні лишайники) на території степової зони України. Встановлено особливості росту окремих модельних видів ліхенофільних грибів на агаризованих живильних середовищах, проведено критико-таксономічний аналіз представників трьох родів, а також проаналізовано сучасні тенденції охорони ліхенофільних грибів відповідно до біотопічних поглядів на збереження видів.

За результатами аналізу літературних джерел, критичної ревізії гербарних колекцій CWU, KHER та KW-L, даних з відкритих ресурсів (GBIF, iNaturalis, UkrBin тощо), а також власних зборів автора, встановлено, що на території степової зони України наразі виявлено 155 видів ліхенофільних грибів та 13 ліхенофільних лишайників, які належать до 75 родів, 41 родини, 24 порядків та 7 класів відділу Ascomycota, а також 8 родів, 6 родин, 5 порядків та 2 класів відділу Basidiomycota.

Вперше для регіону дослідження зареєстровано трапляння 92 видів ліхенофільних грибів та 4 види ліхенофільних лишайників, що становить 57,1 % від їх загальної кількості. Описано як нові для науки 5 видів ліхенофільних грибів (*Didymocyrtis trassii*, *Pleospora xanthoriae*, *Roselliniella lecideae*, *Trichoconis hafellneri*, *Zwackhiomyces polischukii*). Три види наведено як нові для Європи, 9 видів – нові для Східної Європи, а 41 вид ліхенофільних грибів та 2 види

ліхенофільних лишайників (21,3 % від загальної кількості відомих в Україні) наведено як нові для території України.

Результати аналізу систематичної структури дали змогу встановити, що на території степової зони України найбільше різноманіття видів демонструє клас Dothideomycetes (80 видів). Найбільшими за кількістю виявлених видів є порядки Arthoniales, Dothideales, Collemopsidiales, Hypocreales, Lichenotheliales, Mycosphaerellales, Pleosporales та Verrucariales. Встановлено, що провідними родами ліхенофільної мікобіоти степової зони України є *Stigmidium* (10), *Zwackhiomyces* (8), *Lichenostigma* (7), *Lichenocodium* (7), *Pronectria* (6) та *Arthonia* (5). Значне видове представлення родів *Lichenostigma* та *Lichenocodium* може вказувати на регіональні особливості мікобіоти, що визначаються несприятливими (високі показники сонячної радіації) умовами навколишнього середовища, а також поширенням видів лишайників-господарів на території дослідження.

Під час дослідження ліхенофільної мікобіоти степової зони України було встановлено, що загальний рівень спеціалізації становить 79,7 %, адже з 168 виявлених видів ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників 34 зростають на 2 і більше родах господарів. Отримані відомості відповідають загальним тенденціям світової ліхенофільної мікобіоти.

Найчисельнішими за кількістю ліхенофільних грибів виявились роди *Xanthoria* (18 видів), *Lecanora* (17), *Caloplaca* (15), *Cladonia* (12) та *Aspicilia* (11), що підтверджує гіпотезу про те, що домінанті роди лишайників-господарів репрезентують високе різноманіття ліхенофільних грибів, цим самим визначаючи взаємозв'язок регіональної ліхено- та мікобіоти. Виявлено, що індекс ліхенофільності дослідженої мікобіоти становить 0,32 (168 видів ліхенофільних грибів до 528 видів лишайників) і може бути оцінений як високий. Цей показник дозволяє стверджувати, що ліхенофільна мікобіота степової зони України є вивченою на достатньому рівні у порівнянні з іншими регіональними ліхенофільними мікобіотами. Прослідковується взаємозв'язок між низькою чисельністю видів лишайників господарів та досить високими показниками

різноманіття ліхенофільних грибів. Скоріше за все, цей взаємозв'язок не вказує на строгу математичну залежність між двома показниками, а лише підкреслює особливості ліхенофільної мікобіоти степової зони та аридних регіонів у цілому.

За типом взаємозв'язків ліхенофільні гриби є досить гетерогенною групою, представники якої пристосувались до взаємодії як з фікобійонтом (105 видів), так і з мікобійонтом (64 види) лишайників. Підтверджується гіпотеза, що більша частина ліхенофільних грибів представлена видами-коменсалами (90 видів), які трофічно взаємодіють з фікобійонтом, проте не призводять до зниження показників біохімічних процесів або деградації останнього.

Розглянуто лишайники як типові консорції та встановлено, що у таких системах детермінуючим ядром є клітини фікобійонту, а різні рівні консортів сформовані кількома грибними організмами, що взаємодіють з ядром та між собою. Під час дослідження проаналізовано ураження однієї лишайникової слані кількома ліхенофільними грибами. Відповідно до результатів аналізу було змодельовано схему консортивних зв'язків ліхенофільних грибів з лишайниками *Xanthoparmelia conspersa* та *Xanthocarpia crenulatella*. Встановлено, що ураження однієї лишайникової слані кількома грибами – це досить часті явища, які, гіпотетично, спричинені різними трофічними стратегіями ліхенофільних грибів, а також взаємодією з різними компонентами слані.

Частина видів ліхенофільної мікобіоти степової зони України приурочені до зростання у вологих умовах та проявляють ознаки сезонності. Серед сумчастих грибів, сезонні гриби становлять 14 видів або 9,1 % від загальної кількості, і ці види у більшості випадків належать до порядку *Hypocreales*. Серед виявлених ліхенофільних базидієвих грибів усі види проявляють ознаки сезонності.

Проведено моніторинг та ідентифіковано вплив ліхенофільних грибів на угруповання *Xanthoparmelietum pokornyi* Khodosovtsev 2011, *Amandineo punctati-Xanthorietum parietinae* Khodosovtsev et al., 2017 та *Parmelietum somloensis* V. Wirth 1995. У результаті встановлено, що значний вплив на просторову структуру згаданих угруповань здійснюють агресивні ліхенофільні гриби, які уражають домінантні види лишайників. Отримані відомості є лише первинними результатами

аналізу сукцесійних змін лишайникового покриву під дією ліхенофільних грибів, тому необхідним є проведення подальших багаторічних моніторингових досліджень різних угруповань.

У результаті проведених досліджень отримано культури на агаризованому живильному середовищі представників родів *Acremonium* та *Didymocyrtis*. Вперше отримано культуру ліхенофільного гриба "*Phoma candelariellae*". Отримані культури дозволили встановити морфологічні особливості колоній, а також виділили послідовності регіону ITS рибосомальної ДНК, що є важливим компонентом для подальших таксономічних досліджень вказаних родів.

Відповідно до результатів аналізу територіального поширення ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників встановлено, що 110 видів (або 65,4 % від загальної кількості) трапляються у межах територій та об'єктів природно-заповідного фонду України. За допомогою методу кластерного аналізу, проведено порівняння окремих об'єктів за списками ліхенофільних грибів і встановлено, що розподіл окремих гілок кладограми корелює з особливостями біотопів, що представлені на цих територіях. Зважаючи на складну ідентифікацію представників групи та їх залежність від поширення лишайників-господарів, важливим методом їх збереження є охорона цінних біотопів зі значним різноманіттям лишайників.

Матеріали дисертації використано в «Літописах природи» Чорноморського біосферного заповідника (2017), національних природних парків «Азово-Сиваський» (2018), «Білобережжя Святослава» (2016), «Нижньодніпровський» (2017-2019), регіонального ландшафтного парку «Приінгульський» (2017).

Ключові слова: біорізноманіття, коменсали, паразити, лишайники, симбіоз, консорції, нові види, *Cercidospora*, *Lichenosonium*, *Zwackhiomyces*

SUMMARY

Darmostuk V.V. Lichenicolous fungi of the steppe zone of Ukraine. – Qualifying scientific work as manuscript.

Thesis for PhD in Biology for specialty 091 «Biology». – Kherson State University, M.G. Kholodny Institute of Botany of the National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2020.

The dissertation is aimed to reveal species diversity and taxonomic structure of lichenicolous fungi, as well as their host specificity, interaction between fungus and host, distribution in the steppe zone of Ukraine. Critical taxonomic revision of three lichenicolous genera was provided. Culture characteristics were studied for a few taxa. Current state of lichenicolous fungi conservation was discussed.

The total list of lichenicolous fungi was prepared according to references based previous records, own collections and observations, revised material from CWU, KHER, KW-L and KW-M herbaria, as well as data from Open Source (GBIF, iNaturalist, UkrBin). It includes 155 species of lichenicolous fungi and 13 species of lichenicolous lichens. They belong to 75 genera, 41 families, 24 orders and 7 classes of Ascomycota and 8 genera, 6 families, 5 orders and 2 classes of Basidiomycota.

Among them, 96 species (or 57.1 % of total number) have been registered for the territory of Ukrainian steppe zone for the first time. *Didymocyrtis trassii*, *Pleospora xanthoriae*, *Roselliniella lecideae*, *Trichoconis hafellneri* and *Zwackhiomyces polischukii* were described as new for science species. 41 species of lichenicolous fungi and 3 species of lichenicolous lichens were for the first time reported to Ukraine, 9 species were new to Western Europe and 3 species were new to Europe.

The analysis of the taxonomic structure of lichenicolous mycobiota showed that the Dothideomycetes (80 species) is the most diverse class. Arthoniales, Dothideales, Collemopsidiales, Hypocreales, Lichenotheliales, Mycosphaerellales, Pleosporales and Verrucariales are orders with the largest number of species. *Stigmidium* (10 species),

Zwackhiomyces (8), *Lichenostigma* (7), *Lichenocodium* (7), *Pronectria* (6) and *Arthonia* (5) are the species richest genera of lichenicolous fungi in the steppe zone of Ukraine. Co-dominance of the genera *Lichenostigma* and *Lichenocodium* can indicate features of regional steppe lichenicolous mycobiota. There is the tolerance to hard environmental conditions and diversity of host species in this territory.

The host specificity of lichenicolous fungi was investigated. 79.7 % of examined species related to one lichen genus, as well as 20.3 % or 34 species can infect more than two host genera. These data fit well to the common trend of the world's lichenicolous mycobiota.

Xanthoria (18 species of lichenicolous fungi was observed), *Lecanora* (17), *Caloplaca* (15), *Cladonia* (12) and *Aspicilia* (11) are the most hospitable lichen genera in the steppe zone of Ukraine. Our data confirm the hypothesis about the relation between lichen biota and mycobiota. It means that the dominant genera of lichens represent higher diversity of lichenicolous fungi. The Lichenicolous Index of examined mycobiota was calculated. There is 0.32 (the ratio of 168 fungi species to 528 host species) and can be rated as high. This Index suggests that the lichenicolous mycobiota of the steppe zone of Ukraine has been studied at an adequate level in comparison with other regional mycobiotas. There is a correlation between the low number of lichens species and the high diversity of lichenicolous species. However, this relationship does not indicate a strict mathematical relationship between these two indicators, but only emphasizes the features of lichenicolous mycobiota of the Ukrainian steppe zone and arid regions in general.

Lichenicolous fungi are a very heterogeneous group by the type of fungus-host interaction. Some of them have interaction with lichen phycobiont (105 species) and mycobiont (64 species) as well. Our data confirm the hypothesis that most lichenicolous fungi are the commensals (92 species in our material). They have a few kinds of interaction with phycobiont, but infections are without any damages of the host.

Lichens are consortia of different organisms with determinant core (alga cells) and a few consort levels formed by several fungal organisms that interact with the core and among themselves. We analyzed the infection of one lichen thalli with several

lichenicolous fungi. According to the results of the analysis, the scheme of consortial relationship of *Xanthoparmelia conspersa* and *Xanthocarpia crenulatella* with lichenicolous fungi was modeled. Generally, several fungi which have different trophic strategies can grow together in one host specimen. Some fungi without host specificity have interaction with core and another fungus as well.

Some of the lichenicolous fungi are confined to growth in wet conditions and show features of seasonality. 14 species (9.1 %) of Ascomycota (mostly from the order *Hypocreales*) are ephemeral fungi, as well as all observed lichenicolous Basidiomycota are also ephemeral.

Lichenicolous fungi are important components of lichen communities. The influence of lichenicolous fungi to *Xanthoparmelietum pokornyi* Khodosovtsev 2011, *Amandineo punctati-Xanthorietum parietinae* Khodosovtsev et al., 2017, and *Parmelietum somloensis* V. Wirth 1995 community was monitored and identified. As a result, it was found that a significant influence on the spatial structure of these communities is exerted by aggressive lichenicolous fungi, which infect dominant lichen species. The obtained data are only the primary results of the analysis of successive changes of the lichen community under the action of lichenicolous fungi, so it is necessary to conduct further long-term monitoring studies.

Cultures on artificial nutrient medium of *Acremonium* and *Didymocyrtis* were obtained. A culture of lichenicolous fungus "*Phoma candelariellae*" was obtained for the first time. These cultures allowed to establish the morphological features of the colonies, as well as identified the sequences of the ITS region of ribosomal DNA, which is an important component for further taxonomic studies of these genera.

110 species of lichenicolous fungi and lichens (65.4 % for total number) were found within protected territories. The comparison of a few Nature Reserves used cluster analysis method was provided. It was established that the distribution of separate clusters correlates with the diversity of the biotopes presented in these territories. In particular, we conclude that the level of species richness of lichenicolous mycobiota and lichen biota as a whole depends on the biotopes diversity in the territory.

Lichenicolous fungi as a separate specific group of organisms can be protected from loss of species diversity due to several factors. Firstly, the protection of host lichens is an important part of achieving this goal. It may not be effective enough, since 80 % of lichenicolous fungi in the steppe zone are growing on lichens that are not included in the Red Lists. Secondly, an important method of their conservation is the protection of valuable habitats with a significant diversity of lichens.

The materials of the dissertation are used in the «Chronicles of Nature» of the Black Sea Biosphere Reserve (2017), «Biloberezhzhia Sviatoslava» (2016), «Nyzhniodniprovskiyi» National Nature Park (2017-2019), as well as «Pryinhulskiyi» Regional Landscape Park (2017).

Key words: *biodiversity, commensals, parasite, lichens, symbiosis, consortia, new species, Cercidospora, Lichenocodium, Zwackhiomyces*

ПЕРЕЛІК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Статті у наукових виданнях, що індексовані у наукометричних базах даних

Web of Science та Scopus:

1. Braun, U., Khodosovtsev, A. Ye., Darmostuk, V. V., & Diederich, P. (2016). *Trichoconis hafellneri* sp. nov. on *Athallia pyracea* and *Xanthoria parietina*, a generic discussion of *Trichoconis* and keys to the species of this genus. *Herzogia*, 29(2), 307–314. <https://doi.org/10.13158/heia.29.2.2016.307> (Особистий внесок дисертанта: збір та камеральна обробка зразків ліхенофільного гриба, проведення їх анатомо-морфологічні досліджень).
2. 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). *Turkish Journal of Botany*, 42(3), 354–361. <https://doi.org/10.3906/bot-1709-5> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

3. Khodosovtsev, A. Ye., & 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> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

4. Khodosovtsev, A. Ye., & Darmostuk, V. V. (2016). *Pleospora xanthoriae* sp. nov. (Pleosporaceae, Pleosporales), a new lichenicolous fungus on *Xanthoria parietina* from Ukraine, with a key to the known lichenicolous species of *Dacampia* and *Pleospora*. *Opuscula Philolichenum*, 15, 6–11. (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів).

5. Khodosovtsev, A. Ye., & 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> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

6. 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> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, підготовка їх для молекулярно-генетичних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

7. Khodosovtsev, A. Ye., Darmostuk, V. V., Didukh, Y. 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. <https://doi.org/10.5209/MBOT.62891> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, загальний менеджмент

ліхеноценотичних описів, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

Статті у наукових фахових виданнях України та наукових періодичних виданнях інших держав:

1. Дармостук, В. В. (2015). *Codonmyces lecanorae* Calat. & Etayo – новий вид ліхенофільного гриба для України. *Чорноморськ. бот. ж.*, 11(3), 327–329. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/15.113/5>
2. Дармостук, В. В. (2016). Лишайники та ліхенофільні гриби заповідного урочища «Недогірський ліс» (Великоолександрівський район, Херсонська область). *Вісник ОНУ. Біологія*, 21(1(38)), 43–49. [https://doi.org/10.18524/2077-1746.2016.1\(38\).60669](https://doi.org/10.18524/2077-1746.2016.1(38).60669)
3. Дармостук, В. В. (2016). Лишайники та ліхенофільні гриби Русової балки (Великоолександрівський район, Херсонська область). *Біологічні Студії*, 10(2), 133–140.
4. Дармостук, В. В. (2016). Рід *Cercidospora* (Dothideales) в Україні. *Укр. бот. журн.*, 73(3), 262–267. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.03.262>
5. Дармостук, В. В., & Головенко, Є. О. (2016). *Polycoccum aksoyi* Halıcı & V. Atienza – новий вид для мікобіоти України. *Вісник Запорізького Національного Університету*, 1, 123–127. (Особистий внесок дисертанта: ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання тексту статті).
6. Дармостук, В. В., & Наумович, Г. О. (2016). *Unguiculariopsis* (Helotiaceae, Helotiales) – новий рід для мікобіоти України. *Укр. бот. журн.*, 73(4), 378–381. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.04.378> (Особистий внесок дисертанта: ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).
7. Дармостук, В. В., & Ходосовцев, О. Є. (2014). Лишайники та ліхенофільні гриби Кальміуського відділення Українського степового заповідника. *Чорноморськ. бот. ж.*, 10(3), 322–327. (Особистий внесок дисертанта: збір,

ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

8. Наумович, Г. О., & Дармостук, В. В. (2015). Ліхенофільні гриби долини р. Інгулець (Україна). *Чорноморськ. бот. ж.*, 11(4), 512–520. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/15.114/7> (Особистий внесок дисертанта: ідентифікація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

9. Ходосовцев, О. Є., Дармостук, В. В., Мойсієнко, І. І., & Давидов, О. В. (2018). Лишайники та ліхенофільні гриби острова Березань з нотатками щодо його флористичного та ландшафтного різноманіття. *Чорноморськ. бот. ж.*, 14(3), 279–290. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/18.143/6> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

10. 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. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/16.122/6> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

11. Ходосовцев, О. Є., Дармостук, В. В., & Ходосовцева, Ю. А. (2017). Лишайники та ліхенофільні гриби національного природного парку «Білобережжя Святослава». *Чорноморськ. бот. ж.*, 13(3), 324–332. (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

12. 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. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2019-15-1-6> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та

гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

13. Ходосовцев, О. Є., Малюга, Н. Г., Дармостук, В. В., Ходосовцева, Ю. А., & Клименко, В. М. (2017). Епіфітні лишайникові угруповання класу *Physcietaea* старих парків Херсонщини (Україна). *Чорноморськ. бот. ж.*, 13(4), 481–515. (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, загальний менеджмент ліхеноценотичних описів, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

14. Ходосовцев, О. Є., Дармостук, В. В., Ходосовцева, Ю. А., Наумович, Г. О., & Малюга, Н. Г. (2018). Лишайники та ліхенофільні гриби Чалбаської арили нижньодніпровських пісків (Херсонська область). *Чорноморськ. бот. ж.*, 14(1), 69–90. (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

15. Darmostuk, V. V., & Khodosovtsev, A. Ye. (2017). Lichenicolous fungi of Ukraine: an annotated checklist. *Studies in Fungi*, 2(1), 138–156. <https://doi.org/10.5943/sif/2/1/16> (Особистий внесок дисертанта: опрацювання літературних джерел та написання частини тексту статті).

16. Khodosovtsev, A. Ye. & Darmostuk, V. V. (2018). New for Ukraine species of lichens and lichenicolous fungi from marl limestones in the Northern Black Sea Region. *Ukr. Bot. J.*, 75(1), 33–37. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.01.033> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

Матеріали конференцій та наукових семінарів:

1. Дармостук, В. В. (2015). Ліхенобіота Національного природного парку «Приазовський» (Запорізька область). *VI відкритий з'їзд фітобіологів*

Причорномор'я (19 травня 2015 р., Херсон-Лазурне) (С. 22–23). Херсон-Лазурне: ХДУ.

2. Дармостук, В. В. (2015). Перші данні про ліхенобіоту РЛП «Половецький степ». «Біологічні Дослідження – 2015»: Збірник наукових праць (С. 24–27). Житомир: ПП «Рута».

3. Дармостук, В. В. (2016). До історії вивчення ліхенофільних грибів Причорноморської низовини. «Біологічні Дослідження – 2016»: Збірник наукових праць (С. 115–117). Житомир: ПП «Рута».

4. Дармостук, В. В. (2016). Лишайники та ліхенофільні гриби запроєктованого заповідного урочища «Віршовчина балка» (м. Херсон). *Наука і Методика: Збірник наукових праць* (С. 16–19). Херсон: ХДУ.

5. Дармостук, В. В. (2016). Ліхенофільна мікобіота Національного природного парку «Білобережжя Святослава». *Матеріали міжнародна конференція молодих вчених "Актуальні проблеми ботаніки та екології" (29 червня – 3 липня 2016 р., Херсон, Україна)* (С. 31). Херсон: ХДУ.

6. Дармостук, В. В. (2016). Ліхенофільні гриби, що ростуть на представниках родини Lecanoraceae в Херсонській області. *Альманах QN (Questiones Naturales): Зб. Наукових Праць Студентів Факультету Природничої та Математичної Освіти* (С. 201–206). Суми: Видавничий дім «Ельдорадо».

7. Дармостук, В. В. (2017). Ліхенофільні гриби родини Vionectriaceae півдня України. *Матеріали XII Міжнародної конференції молодих учених «Біологія: від молекули до біосфери» (26 листопада – 1 грудня 2017 р., м. Харків, Україна)* (С. 159–160). Харків: ХНУ ім. В.Н. Каразіна.

8. Дармостук, В. В. (2017). Ліхенофільні гриби, що зростають на *Protorarmeliopsis muralis* (schreb.) M. Choisy в Україні. *Матеріали XIV з'їзду Українського ботанічного товариства (м. Київ, 25–26 квітня 2017 р.)* (С. 89). Київ: Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного.

9. Дармостук, В. В. (2018). Матеріали до вивчення роду *Lichenosonium* Petr. & Syd. в Україні. *Матеріали XIII Міжнародної конференції молодих учених*

«Біологія: від молекули до біосфери» (28 – 30 листопада 2018 р., м. Харків, Україна) (С. 178–179). Харків: ХНУ ім. В.Н. Каразіна.

10. Дармостук, В. В. (2018). Ліхенофільні гриби: від паразитів до коменсалів. *Міжнародна конференція молодих вчених "Актуальні проблеми ботаніки та екології"* (2 – 5 вересня, 2018 р., с. Кирилівка, Запорізька область) (С. 15). Мелітополь: Таврійський державний агротехнологічний університет

11. Ходосовцев, О. Є., Дармостук, В. В., & Ходосовцева, Ю. А. (2017). Стан вивченості лишайників та ліхенофільних грибів заповідників та національних природних парків степової зони України. *Заповідна справа у Степовій зоні України (до 90-річчя від створення Надморських заповідників), Праці Всеукраїнської науково-практичної конференції (с. Урзуф, 14-15 березня 2017 року)* (С. 181–187). Київ. (Особистий внесок дисертанта: опрацювання літературних джерел та написання частини тексту статті).

12. Darmostuk, V. V. (2017). First records of *Cercidospora macrospora* (Uloth) Hafellner & Nav.-Ros. anamorph stage, *Advances in botany and ecology (Lutsk, September 4, 2017)* (pp. 11). Lutsk: Vezha.

ЗМІСТ

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ.....	18
ВСТУП.....	19
РОЗДІЛ 1. ПРИРОДНІ УМОВИ ДОСЛІДЖЕНОЇ ТЕРИТОРІЇ	24
1.1 Географічне положення.....	24
1.2 Геологічна будова	25
1.3 Рельєф.....	28
1.4 Клімат	31
1.5 Флора та рослинність.....	32
РОЗДІЛ 2. ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ ТА ЇХ ВИВЧЕНІСТЬ НА ТЕРИТОРІЇ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ	36
2.1 Історичний розвиток поглядів на взаємовідносини ліхенофільних грибів та лишайників	36
2.2 Історія вивчення ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників степової зони України	44
РОЗДІЛ 3. МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ.....	55
3.1 Матеріали.....	55
3.2 Аналіз даних	57
3.2 Методи культивування та молекулярно-генетичних досліджень.....	58
РОЗДІЛ 4. ОСОБЛИВОСТІ ВИДОГО СКЛАДУ ЛІХЕНОФІЛЬНОЇ МІКОБІОТИ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ	63
4.1 Систематична структура	63
4.2 Оцінка видового різноманіття	71
4.3 Нові для науки види, описані під час дослідження.....	73
4.4 Нові для України види, виявлені під час дослідження	88
4.5 Критико-таксономічне дослідження окремих родів	100
4.5.1 Рід <i>Cercidospora</i>	100
4.5.2 Рід <i>Lichenoconium</i>	113
4.5.3 Рід <i>Zwakchiomyces</i>	124

РОЗДІЛ 5. АНАЛІЗ ЗВ'ЯЗКІВ ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ З ЛИШАЙНИКАМИ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ	163
5.1 Спеціалізація ліхенофільних грибів.....	163
5.2 Особливості лишайників, на яких виявлено ліхенофільні гриби степової зони України	169
5.3 Трофічні особливості ліхенофільних грибів степової зони України.....	176
5.4 Консорції ліхенофільних грибів	187
5.5 Сезонні особливості ліхенофільних грибів степової зони.....	193
5.6 Участь ліхенофільних грибів у лишайникових угрупованнях та біотопах	200
РОЗДІЛ 6. КУЛЬТУРАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ	217
6.1 Рід <i>Acremonium</i>	217
6.2 Рід <i>Didymocyrtis</i>	223
РОЗДІЛ 7. ОХОРОНА ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ	230
7.1 Ліхенофільні гриби в об'єктах природно-заповідного фонду.....	230
7.2 Ліхенофільні гриби лишайників занесених до Червоної книги України та регіональних списків	234
ВИСНОВКИ.....	239
ДОДАТОК А. АНОТОВАНИЙ СПИСОК ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ ТА ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ЛИШАЙНИКІВ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ.....	242
ДОДАТОК Б. ВИКЛЮЧЕНІ ВИДИ ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ	307
ДОДАТОК В. СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ ТА ВІДОМОСТІ ПРО АПРОБАЦІЮ РЕЗУЛЬТАТІВ ДИСЕРТАЦІЇ	310

ПЕРЕЛІК УМОВНИХ СКОРОЧЕНЬ

зібр. – зібрав

визн. – визначив

НПП – Національний природний парк

ПЗФ – природно-заповідний фонд

РЛП – Регіональний ландшафтний парк

УСПЗ – Український степовий природний заповідник

ВСТУП

Актуальність теми. Вивчення біорізноманіття є одним з пріоритетних завдань сучасної біологічної науки. Особливо актуальні дослідження мікроскопічних видів, які пов'язані симбіотичними, коменсальними або парасимбіотичними відносинами зі своїми господарями. Вони є важливими компоненти біотопів різного рівня, проте роль окремих груп організмів до сьогодні залишається невизначеною. Однією з таких груп можна вважати ліхенофільні гриби – високоспеціалізовані організми, які розвиваються на лишайниках та утворюють з ними три-, чотири-, а інколи й п'ятикомпонентні асоціації. Вивчення їх таксономії, особливостей життєдіяльності та поширення триває близько 200 років, але найвагоміші та систематизовані дослідження було зроблено за останні 50 років. За сучасними уявленнями вчених ліхенофільні гриби (включаючи ліхенофільні лишайники, як це подано в останньому світовому списку) представлені 2300 відомими видами, хоча за деякими гіпотезами їх чисельність у двічі більша (Diederich et al., 2018). Останнім часом учені активно обговорюють лишайники як багатокомпонентні системи, ядром яких є автотрофний компонент, а всі гриби, що пов'язані з ним (ті, що утворюють лишайник або ж ліхенофільні види) є складовими частинами різних рівнів мікобіому.

Вивчення ліхенофільних грибів, як групи організмів, що асоційовані з лишайниками, в Україні розпочато відносно нещодавно, а результати цих досліджень представлені як додатковий компонент у ліхенологічних роботах. Для степової зони України характерним є широкий спектр екологічних умов (петрофітні та псамофітні степи, різні види відслонень, приморські коси, природні заплавні та байрачні ліси, штучні насадження тощо), що відображено у різноманітті біотопів. Ці дані дають нам підстави вважати, що степова зона – це цінний осередок різноманіття ліхенофільної мікобіоти, тому дослідження саме цієї складової біорізноманіття є перспективним напрямком сучасної мікології. Інформація відносно таксономічного складу ліхенофільних грибів степової зони України неповна та фрагментарна (Кондратюк та ін., 1999), що пов'язано зі специфікою

дослідження цієї групи та дозволяє визначити актуальність вказаного напрямку досліджень.

Мета та завдання досліджень. Метою роботи є аналіз видового складу, субстратних уподобань та поширення ліхенофільних грибів (включаючи ліхенофільних лишайників) степової зони України.

Для досягнення мети було визначено такі **завдання**:

– оцінити таксономічне різноманіття ліхенофільної мікобіоти території дослідження;

– провести критико-таксономічне дослідження родів *Cercidospora*, *Lichenosonium* та *Zwackhiomyces*;

– проаналізувати систематичну структуру ліхенофільної мікобіоти;

– дослідити особливості системи паразит-господар та консортивні зв'язки ліхенофільних грибів з лишайниками, а також їх участь у лишайникових угрупованнях та біотопах;

– встановити особливості росту на агаризованих живильних середовищах представників родів *Acremonium* та *Didymocyrtis* з метою подальшої таксономічної інтерпретації;

– оцінити соціологічну цінність ліхенофільних грибів (включаючи ліхенофільні лишайники) степової зони України та стан їх охорони.

Об'єкт дослідження. Ліхенофільна мікобіота степової зони України.

Предмет дослідження. Таксономічне багатство та різноманіття ліхенофільних грибів (включаючи ліхенофільні лишайники) степової зони України, особливості її екологічної, біотопічної, соціологічної структур та життєвих стратегій.

Методи дослідження. Збір матеріалу маршрутно-експедиційним методом, картування, ідентифікація зразків за допомогою методів світлової мікроскопії, визначення основних індексів видового багатства, методи культивування грибів, аналіз зв'язків ліхенофільної мікобіоти заповідників та національних природних парків за допомогою методів ієрархічної кластеризації, молекулярно-філогенетичні методи аналізу для окремих представників ліхенофільних грибів.

Наукова новизна отриманих результатів. На основі власних знахідок, матеріалів гербарних колекцій та літературних даних складено список ліхенофільної мікобіоти степової зони України, який налічує 155 видів ліхенофільних грибів та 13 ліхенофільних лишайників. Вперше для регіону зареєстровано 96 видів ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників, що становить 57,1 % від загальної кількості. Описано як нові для науки 5 видів ліхенофільних грибів (*Didymocyrtis trassii*, *Pleospora xanthoriae*, *Roselliniella lecideae*, *Trichoconis hafellneri*, *Zwackhiomyces polischukii*). Три види наведено як нові для Європи, 9 видів – нові для Східної Європи, а 41 вид ліхенофільних грибів та 2 види ліхенофільних лишайників (21,3 % від загальної кількості відомих в Україні) наведено як нові для території України. Вперше проаналізовано систематичну структуру, особливості відношень з лишайником-господарем, показано роль ліхенофільних грибів у процесах сукцесійних змін лишайникових угруповань. Проведено критико-таксономічний аналіз представників родів *Cercidospora*, *Lichenoconium* та *Zwackhiomyces*, які наводили для території України та складено авторські ключі для їх визначення. Показано, що різноманіття ліхенофільних грибів більшою мірою залежить від біотопічного різноманіття території, яке визначає багатство ліхенобіоти.

Практичне значення отриманих результатів. У ході дослідження зібрано колекцію зразків ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників, яка передана до фондів ліхенологічного гербарію Херсонського державного університету (КНЕР) і в майбутньому може бути використана для проведення наукових досліджень. Складено списки ліхенофільних грибів для Чорноморського біосферного заповідника, національних природних парків «Азово-Сиваський», «Білобережжя Святослава», «Нижньодніпровський», а також регіонального ландшафтного парку «Приінгульський» та включено до “Літописів природи” цих установ. Матеріали дисертації послужили основою для популяризації напрямку досліджень шляхом створення та розбудови Facebook спільноти «Lichenicolous fungi». Дані щодо видового складу ліхенофільних грибів можуть бути використані

під час укладання флористичних зведень та визначників, а також у навчальному процесі в Херсонському державному університеті.

Особистий внесок здобувача. Робота є самостійним науковим дослідженням здобувача. Особистий внесок полягав у польових дослідженнях ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників степової зони, ідентифікації зібраних зразків, критичній ревізії гербарних матеріалів, проведенні культивування та виділення тотальної ДНК з окремих зразків, обробці фотоматеріалів, гербаризації зразків, аналізі та інтерпретації даних. Написання опублікованих наукових статей та тез доповідей здійснено автором самостійно або у співпраці зі співавторами робіт. У працях, опублікованих у співавторстві, дисертант є повноправним учасником авторського колективу, права співавторів не порушені.

Апробація матеріалів дисертації. Основні положення дисертації були представлені та обговорені на засіданнях кафедри ботаніки Херсонського державного університету, VI відкритому з'їзді фітобіологів Причорномор'я (Херсон-Лазурне, 2015), Міжнародній конференції молодих вчених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Херсон, 2016; Луцьк, 2017; Кирилівка, 2018), XII, XIII Міжнародній конференції молодих вчених «Біологія: від молекули до біосфери» (Харків, 2017-2018), XIV з'їзді Українського ботанічного товариства (Київ, 2017), Міжнародній конференції «Заповідна справа у Степовій зоні України (до 90-річчя від створення Надморських заповідників)» (Урзуф, 2018).

Публікації. За матеріалами дисертаційного дослідження опубліковано 35 праць, серед яких 7 статей у виданнях, що індексовані у наукометричних базах даних Web of Science та Scopus, 16 статей у наукових фахових виданнях України, що рекомендовані Міністерством освіти і науки України, а також 12 статей в інших виданнях та матеріалах конференцій.

Матеріали дисертації використано в “Літописах природи” Чорноморського біосферного заповідника (2017), Національних природних парків «Азово-Сиваський» (2018), «Білобережжя Святослава» (2016), «Нижньодніпровський» (2017-2019), регіонального ландшафтного парку «Приінгульський» (2017).

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами, грантами. Дослідження проведено у рамках фундаментального наукового дослідження «Молекулярна філогенія, таксономія, різноманіття та охорона фіто- та ліхенобіоти Північного Причорномор'я» (номер державної реєстрації 0116U004735) та «Молекулярний баркод симбіотичних угруповань як основа для оцінки структури наземних літогенних біотопів» (номер державної реєстрації 0119U000105). Додатково фінансова підтримка польових досліджень була отримана у вигляді індивідуального гранту від The Next Challenge Expedition Grant (2017).

Структура і обсяг роботи. Дисертація складається з вступу, 7 розділів, висновків, списку використаних джерел та 3 додатків. Обсяг основного тексту дисертації складає 241 сторінок друкованого тексту. Робота ілюстрована 5 таблицями та 40 рисунками.

РОЗДІЛ 1.

ПРИРОДНІ УМОВИ ДОСЛІДЖЕНОЇ ТЕРИТОРІЇ

1.1 Географічне положення

Степова зона України є частиною Євразійської степової області та на півночі межує з лісостеповою зоною, а на півдні простягається до передгір'я Лісостепоного Криму та до Чорного та Азовського морів (Барбарич, 1977). Північна межа степової зони проходить по такій лінії: с. Знахарівка (Знахарівський р-н, Одеська обл.), далі на північний схід до м. Первомайськ (Миколаївська обл.), далі схід по р. Чорний Ташлик до с. Рівне (Новоукраїнський р-н, Кіровоградська обл.), далі на північ до витоків р. Інгул і відразу на схід до м. Кременчук. Перетинаючи Дніпро межа прямує на північний схід по р. Ворскла та р. Тагамлик, далі на південь до м. Красноград (Красноградський р-н, Харківська обл.), далі на північ до витоків р. Орчик та на схід до м. Балаклія (Балаклійський р-н, Харківська обл.), після чого на північ до Чугуєва і знов на південь до с. Сенькове (Куп'янський р-н, Харківська обл.) і далі на північ по р. Оскол. Південна межа зони на території Кримського півострова проходить від гирла р. Альма (с. Піщане), далі на північний схід до с. Кольчугіне, а від нього до с. Гвардійське, на схід до с. Новожилівка і до північних околиць м. Феодосія.

Отже, до складу степової зони України входять такі адміністративні одиниці: АР Крим (крім Бахчисарайського, Білогірського, Сімферопольського районів та Алуштинської, Сімферопольської та Ялтинської міських рад), Одеська область (крім Анан'ївського, Балтського, Любашівського, Котовського, Красноокнянського, Кодимського та Савранського районів), Миколаївська область (крім Кривоозерського району), Херсонська, Запорізька, Дніпропетровська, Донецька та Луганська області повністю, Кіровоградська область (лише Новоукраїнський, Бобринецький, Устинівський, Компаніївський, Устинівський, Новгородківський, Кіровоградський, Петрівський, Олександрійський та Онуфрієвський райони), Полтавська область (лише Кобелянський, Новосажанський, Машевський та Карпівський райони), Харківська область

(Зачепилівський, Сахновщинський, Лозівський, Близнюківський, Барвінківський, Кечигівський, Первомайський, Борівський райони) (Дідух & Шеляг-Сосонко, 2003).



Рис. 1.1 Межі степової зони України за геоботанічним районуванням (Дідух & Шеляг-Сосонко, 2003).

1.2 Геологічна будова

Кристалічний докембрійський фундамент степової зони України залягає досить нерівномірно. Зокрема, на півночі зони він залягає на глибині 150–170 м, а на південному-заході – до 1600 м (в районі м. Одеса). У південно-східній частині товща порід, що розміщені над фундаментом збільшується у напрямку Донецького кряжу, тому в цих районах глибина його залягання становить близько 3000 м. У цілому, докембрійський фундамент у межах степової зони не відрізняється за складом від аналогічних структур Українського кристалічного щита. Це складові частини єдиної докембрійської Східноєвропейської платформи, яка, пізніше, на південних окраїнах була занурена на значну глибину і перекрита потужним комплексом молодших відкладів (Бондарчук, 1949).

Докембрійський фундамент відслонюється на денну поверхню у низинних областях та долинах річок (околиці м. Кривий Ріг, м. Нова Одеса, окремі ділянки на території Донецького кряжу). Також, докембрій виступає на поверхню в Східному Приазов'ї, саме тут утворюються окремі височини-виступи кристалічних порід, які називають кам'яними могилами (висота окремих з них сягає понад 300 м н.р.м.) (Рослый та ін., 1990).

Просторове розміщення структур палеозойської ери має дві передумови: особливості структур докембрія та власне палеозойські тектонічні процеси. Силурійські відклади представлені в незначній кількості на території степової зони та пов'язані з соленосними відкладами Донецького кряжу, що знаходиться у межах давньої міжгірної області, яка поділяла Курсько-Воронезький та Азовсько-Подільський масиви. Відслонення девонських відкладів відомі у південних околицях Донецького кряжу, в основі яких залягають докембрійські відклади, а над ними – відклади нижнього карбону. Як і для всіх відкладів девону південної частини Східноєвропейської платформи, для структур Донецького кряжу характерна горизонтально-верстувата структура, що вказує на характер переміщення тектонічних структур, а їх глибина вказує на тектонічні умови періоду утворення осадів. Саме ранньосередньопалеозойські породи та головні геосинклінальні і орогенні комплекси пізнього полеозою є складчастою основою Скіфської плити, що залягає на глибині до 10 км (Рослый et al., 1990).

У геологічній будові степової зони України важливу роль мають відклади мезозойської ери. Вони поширені на значних площах Донецького кряжу, Правобережжя Дніпра, а крейдяні відклади відслонюються на Тарханкутському півострові та на південному-сході Харківської області. Товщина крейдяних відкладів степової зони нерівномірна і визначається геологічними процесами, що відбувались з докрейдяним рельєфом.

На території Причорномор'я крейдяні відклади вузькою смугою проходять по південній межі Азовсько-Подільського кристалічного масиву і далі на схід до Донецького кряжа. Крейдові відклади залягають у широкому діапазоні: у західній частині, в районі м. Одеси – 480 м, в м. Ново-Олексіївці, у східній частині – 1332 м,

в районі м. Джанкоя – 1404 м. Осадний чохол Скіфської плити побудований з мезозойських та кайнозойських відкладів, серед яких виділяють нижній – тріасово-юрський та верхній – післяюрських – структурні поверхи (Маринич, 1985).

На межі мезозойської і кайнозойської ер значна частина території степової зони перебувала в умовах континентальної денудації, але на початку третинного періоду знову встановився морський режим. Структури палеогену на Правобережжі Дніпра майже повністю знищені денудацією, проте відслонюються в окремих місцях вздовж північного краю Причорноморської низовини. Вони здавна відомі по долині Південного Бугу, вздовж гирла Гнилого Єланця та вздовж р. Інгулець – в районі с. Широке.

Неогенові відклади на території степової зони є одними з найкраще представлених. За повнотою виявлення вони поступаються лише перед Кримом і, щодо міоцену, перед Волинським і Подільськими височинами. Найбільше занурення понтійських відкладів, за К. І. Маковим, спостерігається по лінії Одеса – Софіївка – Армянськ – острів Коянли – Арабатська стрілка і в повній мірі повторює залягання середземноморських відкладів. Серед ярусів міоценових відкладів найбільш важливими є відклади верхнього сармату та меотісу, які поширені в басейні Південного Бугу, Інгула, Інгульця, в пониззі Дніпра, по Молочній, а також на Приазов'ї. Вони представлені як континентальними так і морськими відкладами (оолітовими, туфоподібними, черепашковими, мергелістими вапняками та піскуватими глинами). Саме верхній кайнозой вважають часом початку формування сучасної Причорноморської низовини (Бондарчук, 1949).

У подальшому, на початку третинного періоду утворення осадових порід на території степової зони пов'язане з низхідними рухами тектонічних елементів, що чергувались з нетривалими висхідними рухами, а також трансгресією моря, яка досягла максимальних показників під час понтичного періоду. Це пов'язано з надходженням великих мас талих льодовикових вод. Саме тому, в низинах накопичувались значні товщі алювіальних і флювіогляціальних відкладів. Північна межа понтичних відкладів проходить майже в широтному напрямку по лінії

Ольгопіль – Роздільна – Троїцьке – Кривий Ріг – Запоріжжя – Кирпотіно – Мелітополь. У нижній частині понтичного ярусу в Причорноморській низовині переважають відклади вапняку, а в районі м. Одеса нижні верстви оолітового вапняку часто заміщені відкладами мергелю та глини (Бондарчук, 1949).

Акумуляція алювіальних відкладів у четвертинному періоді завершилась встановленням у південно-західній частині Руської платформи континентальних умов, наслідком чого є значне накопичення червоних та бурих глин. Як результат, утворилась полігенна рівнина, подальші перетворення якої пов'язані з акумулятивними процесами під час відступання Дніпровського зледеніння, зниження рівня Евксинського моря і нового посилення ерозії в річкових долинах під час четвертинного періоду. Проте для деяких територій, наприклад Правобережжя Дніпра, характерні порушення залягання четвертинних відкладів внаслідок екзотектонічних, льодовикових та зсувних процесів. На території степової зони під час голоцену відбулось утворення морських кіс, лиманів, високих заплавлених терас, а також утворення Сивашу. Вважають, що в кінці голоцену умови степової зони стали близькими до сучасних (Физико-географическое..., 1962).

1.3 Рельєф

Степова зона України знаходиться у межах наступних геоморфологічних областей: Причорноморської низовини, південно-східної частини Азово-Придніпровської височини, Донецької височини, південно-східної частини Придніпровської низовини, південно-західної частини Середньоруської височини, а також Керченської рівнини (Росльий et al., 1990).

Азово-Придніпровська височина складається з Придніпровської та Приазовської височин та Запорізької рівнини. Південна межа Придніпровської рівнини є не чіткою і в основному тяжіє до північної межі понтичних відкладів. Вона являє собою слабо горбисту поверхню зі сплюсненими придолинними рівнинами. Абсолютні висоти південної частини рівнини сягають 160–170 м н.р.м. Приазовська височина у рельєфі являє собою виступ фундаменту, що є південно-східним виступом Українського кристалічного щита. Вона знижується в напрямку

з півночі на південь. Вододільні простори Приазовської височини слабо хвилясті, сильно розчленовані річковими долинами, балками та ярами. Найбільш розчленованими є басейни річок Обіточної та верхньої течії Берди. Запорізька рівнина представляє собою рівнинну область та є територіальним продовженням Причорноморської низовини, проте має інший онтогенез. Нахил рівнини направлений на північ в бік долини р. Самара. Це слабо хвиляста рівнина з незначним розчленуванням річковими долинами та показниками абсолютних висот 170–185 м н.р.м. практично по всій території (Маринич & Шищенко, 2005).

Причорноморська низовина як геоморфологічна область, відповідає Причорноморській западині як геоструктурному району. Найбільш підвищеними частинами низовини є північна та західна. На захід від с. Новопавлівка висота поверхні сягає 160 м н.р.м. і є найвищою на території низовини. Однією з характерних геоморфологічних особливостей низовини є значна розчленованість рельєфу долинами річок, що в деяких районах сягають 100 м. Найбільш розчленованою низовина є в межиріччі Дністра і Південного Бугу. Рельєф цієї території доповнюється численними великими балками.

Територія між Південним Бугом та Дніпром характеризується цілком рівними вододільними просторами. Поверхня Причорноморської низовини у східній частині – хвиляста. Вододіли сильно звужені та поступово знижуються до долин. Основними геоморфологічними структурами низовини є глибокі річкові долини, що врізані у корінні породи. Розташування річкової сітки Причорномор'я має певні закономірності, що визначаються геоструктурними особливостями території, саме тому для долин річок характерною є сильна звивистість (Бондарчук, 1949).

Придніпровська низовина розташована на півдні Східноєвропейської рівнини, на лівобережжі Дніпра. Вона представляє собою долину Дніпра та систему надзаплавних терас. Максимальні абсолютні висоти низовини складають 200 м н.р.м., проте на більшій частині території висоти становлять 170 м н.р.м. Для території характерним є значне розчленування ерозійними долинами. Їх глибина в долинах річок Полтавсько-Орільської рівнини досягає 60 м, проте на інших

територіях не перевищує 20–30 м. Саме ерозійна розчленованість робить територію більш хвилястою. Але зважаючи на те, що ерозійні долини проходять в основному через рихлі гірські породи, тому хвилястість поверхні незначна. Особливо цьому сприяє залягання у поверхневих шарах лесових формацій. У південній частині поширені заболочені ділянки, також, трапляються карстові форми рельєфу. Найбільш зниженою є західна частина низовини, зайнята широкими терасовими поверхнями долини Дніпра з численними староріччями, дюнними утвореннями та окремими ізольованими підняттями (Маринич, 1985).

Донецька височина простягається широкою смугою з північного заходу на південний схід і складається з Донецького кряжу та Бахмут-Торецької височини. Височина дуже порізана річковими долинами, ярами і балками, трапляються осипи, обвали, зсуви, різні карстові форми, різноманітні антропогенні форми – вугільні терикони, відвали, кар'єри. Типовими для Донецького кряжу є такі форми рельєфу: долини з крутими, скельними схилами і ділянками міжрічкових просторів з гривистим рельєфом, щебенистим ґрунтом і розрідженою рослинністю. Абсолютні висоти цієї території сягають 350 м н.р.м., а головний водорозділ поділяє кряж в широтному напрямку. Хоча розчленованість рельєфу залишається доволі значною, в орографічному плані територія слабо хвиляста, адже вимиваються в основному м'які породи.

Степова зона України частково розташована на території південно-західної частини Середньоруської височини. Абсолютні показники висоти поступово зменшуються в південному та південно-східному напрямку. Сучасний рельєф цієї ділянки височини сформувався під час неотектонічного етапу розвитку на місці міоценової ерозійно-денудаційної поверхні вирівнювання. На території південної частини височини типовими формами рельєфу виступають річкові долини, балки та яри, надпоймені тераси, флювіогліціальні рівнини (Маринич & Шищенко, 2005).

Рельєф Кримського півострова представляє собою горбисту рівнину з абсолютними висотами, що не перевищують 185 м. Найбільші підняття еліпсоїдної та витягнутої форми чергуються з пониженнями. У прибережній зоні розміщено

багато сольових озер. На морських берегах півострова виділяються ділянки абразивних та акумулятивних берегів з піщано-гальковими та піщано-ракушечними пляжами, комами та пересипами.

1.4 Клімат

Відповідно до класифікації, яку запропонував Б.П. Алісов (Алісов, 1956) степова зона України знаходиться у межах помірно континентальної зони. У цілому, клімат степової зони неоднорідний в різних її частинах, проте для нього характерними є збільшення континентальності та зменшення показників сумарної сонячної радіації у напрямку із заходу на схід, а також зменшення вологості та річної амплітуди температур із півночі на південь. Зона вирізняється значними тепловими ресурсами, найбільш тривалим вегетаційним періодом та постійним дефіцитом вологи.

Клімат північної частини зони, що відноситься до північностепової підзони є більш теплим та м'яким ніж в інших підзонах. Річна кількість опадів тут складає 420–520 мм, при цьому коефіцієнт зволоження складає 1,0–1,3. Безморозний період триває – 160–170 днів. Середні січневі температури від -7°C , а середні показники в червні становлять $+21^{\circ}\text{C}$ – $+22^{\circ}\text{C}$ (Логвинов & Щербань, 1984; Ліпінський та ін., 2003).

Характерними ознаками середньостепової підзони виступають нижчі показники річної кількості опадів (350–420 мм), коефіцієнт зволоження 0,8–1,0 та довший безморозний період до 180 діб. Середні температури січня становлять -5 – 6°C , а червневі – $+21^{\circ}\text{C}$ – $+22^{\circ}\text{C}$. Сума активних температур 3200°C – 3300°C .

Південно-степова або сухостепова підзона характеризується більш сухими умовами, показники річної кількості опадів становлять 300–360 мм. Літні температури високі, а зими короткі та малосніжні, що пов'язано близькістю моря. Середня температура червня становить $+23^{\circ}\text{C}$ – $+24^{\circ}\text{C}$, січня -3°C – -4°C . Безморозний період складає 180–190 діб, біля морського узбережжя – 200–220 діб (Маринич & Шищенко, 2005).

У холодну пору року переважають східні, південно-східні і північно-східні вітри, які формуються під дією азіатських антициклонів. Взимку вони обумовлюють морози і заметіль, навесні сильно висушують ґрунт та викликають пилові бурі. Влітку переважають західні і північно-західні вітри, які доволі часто призводять до засух. Серед несприятливих кліматичних явищ слід виділити зимову відлигу, ожеледицю, промерзання ґрунту, весняні заморожування, сухі східні вітри, град і часті тумани. Стік формується за рахунок талих снігових вод.

Кліматичні умови Кримського півострова характеризуються тривалим теплим літом, короткою та малосніжною зимою, а також значними тепловими ресурсами (Логвинов & Щербань, 1984). Безморозний період складає 175–225 діб.. Середньорічна сума опадів змінюється від 420 мм в центральній частині до 300 мм на узбережжях. Оскільки клімат провінції менш континентальний ніж всієї степової зони, то температура січня у середньому близька до 0°C, червня – до + 22°C.

1.5 Флора та рослинність

Територія досліджень згідно з геоботанічним районуванням розміщена в Понтичній (Причорноморській) степовій провінції Євразійської степової області, яка займає територію на південь від Східноєвропейської лісостепової зони до північного узбережжя Чорного та Азовського морів, включаючи рівнинний Крим (Геоботаническое районирование СССР, 1947). Домінуючими групами ембріофітів на території провінції є дернинні злаки такі як види як *Stipa capillata* L., *S. lessingiana* Trin. та *S. ucrainica* P. Smirn., *Festuca valesiaca* Gaud.. Серед кореневищних злаків характерним видом можна вважати *Bromopsis riparia* (Rehm.) Holub. Слід зазначити, що цей вид характерний лише для смуги різнотравно-дерниннозлакових степів, у той час як інші види широко поширені також в сухих дерниннозлакових степах (Лавренко и др., 1991).

У степах Понтичної провінції також відмічено низку середземноморських видів з родів *Cephalaria*, *Ornithogalum*, *Teucrium* та *Viola*, при цьому більшість з них є петрофітними. Наявність великої кількості середземноморських видів пояснюють

безпосередньою близькістю причорноморських степів до Середньоморської області (у вузькому сенсі). Також, у флористичному складі провінції досить багато видів панонсько-причорноморських видів. Слід зазначити, що більшість типово причорноморських видів зустрічаються на кам'янистих відслоненнях та ґрунтах легкого механічного складу (Маринич, 1985).

Більша частина степової зони України знаходиться в межах Приазовсько-Чорноморської степової підпровінції, що охоплює територію від пониззя Дунаю на заході до Сіверського Дінця на сході, а також степову частину рівнинного Криму. Лише незначна частина на північному-сході степової зони розміщена в межах Середньодонської підпровінції.

На території Приазовсько-Чорноморської степової підпровінції домінують *Stipa ucrainica* та *S. lessingiana*, а в опустелених степах на схід від річки Дніпро досить значним є участь причорноморського виду *Artemisia taurica* Willd. У флористичному плані провінція характеризується великою кількістю ендемічних причорноморських (південно-причорноморських) видів (*Koeleria lobata* (M. Bieb.) Roem. & Schult., *Bellevalia sarmatica* (Pall. ex Georgi) Woronow, *Cymbochasma borysthena* (Pall. ex Schlecht) Klokov et Zoz), а також західно-причорноморських видів (*Linaria biebersteinii* Schur, *Tanacetum odessanum* Tzvel. тощо).

Значна кількість ендемічних видів на території підпровінції приурочена до пісків терас річок та виходам гранітів. Зокрема, для території Нижнього Дніпра характерними є ендемічні псамофіти – *Agropyron dasyanthum* Ledeb, *Thymus borysthenicus* Klokov & Des.-Shost., *Centaurea breviceps* Pjlin тощо. Водночас, на гранітах Приазовського плато вздовж північного узбережжя Азовського моря зустрічаються середньоприазовські ендеми такі як *Erodium beketowii* Schmalh., *Thymus graniticus* Klokov & Des.-Shost., *Centaurea pseudoleucolepis* Kleopow.

Досить значною кількістю в цій смузі представлені ефемери та ефемероїди – *Veronica verna* L., *Erophila verna* (L.) Bess., *Gagea bulbifera* (Pall.) Roem. & Schult., *Tulipa schrenkii* Rgl., *Valerianella costata* (Stev.) Betcke (Шеляг-Сосонко, 1984; Мойсієнко, 2011).

Середньодонська геоботанічна підпровінція в межах степової зони України розташована на заході, займаючи лівобережжя Сіверського Дінця. У межах підпровінції виділяють один геоботанічний округ – Старобільський. На відміну від сусідньої смуги різнотравно-типчаково-ковилових степів, на цій території домінує *Stipa zalesskii* Wilensky. Тут поширені *Onosma simplicissimum* L., *Salvia stepposa* Schost., *Tanacetum achillefolium* (M.B.) Sch. Bip.

На схилах річкових берегів відслонюються поклади крейди, що зумовлює зростання ряду кальцефітних видів, таких як *Thymus cretaceus* Klok. et Schost., *Artemisia hololeuca* M. Bieb. ex Besser, *Scrophularia cretacea* Czern., *Festuca cretacea* Czern., *Hedysarum cretaceum* Fisch. тощо (Шеляг-Сосонко, 1984).

Таким чином, степова зона України має значну геологічну історію та градацію кліматичних умов, що дозволило сформувати велике різноманіття ландшафтів (виходи різних за віком і походженням кристалічних та осадових порід, алювіальні відклади, приморські ландшафти тощо). Разом з тим, на території степової зони України сформувались біотопи різних типів, що позитивно впливає на різноманіття лишайників, які є субстратом для дослідженої групи. Зважаючи на це, ми припускаємо, що степова зона України репрезентує значне різноманіття ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників, зокрема за рахунок різноманіття біотопів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ДО РОЗДІЛУ 1.

Алисов, Б. П. (1956). *Климат СССР*. Москва: Изд-во Московского Университета.

Барбарич, А. І. (Ред.) (1977). *Геоботанічне районування Української РСР*. Київ: Наукова думка.

Бондарчук, В. Г. (1949). *Геоморфологія УРСР (геологічний розвиток рельєфу УРСР)*. Київ: Радянська школа.

Геоботаническое районирование СССР. (1947). Москва: Изд-ва Акад. наук СССР.

Дідух, Я. П., & Шеляг-Сосонко, Ю. Р. (2003). Геоботанічне районування України та суміжних територій. *Укр. бот. журн.*, 60(1), 6–11.

Лавренко, Е. М., Карамышева, З. В., & Никулина, Р. И. (1991). *Степи Евразии*. Л.: Наука.

Ліпінський, В. М., Дячук, В. А., & Бабіченко, В. М. (Eds.) (2003). *Клімат України*. Київ: Вид-во Раєвського

Логвинов, К. Т., & Щербань, М. И. (1984). *Природа Украинской ССР. Климат*. Київ: Наукова думка.

Маринич, А. М. (Ред.) (1985). *Природа Украинской ССР. Ландшафты и физико-географическое районирование*. Київ: Наукова думка.

Маринич, О. М., & Шищенко, П. М. (2005). *Фізична географія України. Підручник*. Київ: Знання.

Мойсієнко, І. І. (2011). *Флора північного Причорномор'я (структурний аналіз, синантропізація, охорона)* (Дисертація на здобуття ступеня доктора біологічних наук). Київський національний університет імені Тараса Шевченка, Київ.

Росльий, И. М., Кошик, Ю. А., Палиенко, Э. Т., Андрияш, О. П., & Грубрин, Ю. Л. (1990). *Геоморфология Украинской ССР: Учеб. пособие*. Київ: Вища школа.

Физико-географическое районирование Украинской ССР. (1962). Киев: Изд-во Киевского Университета.

Шеляг-Сосонко, Ю. Р. (Ред.) (1984). *Природа Украинской ССР. Растительный мир*. Київ: Наукова думка.

РОЗДІЛ 2.

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ ТА ЇХ
ВИВЧЕНІСТЬ НА ТЕРИТОРІЇ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ**2.1 Історичний розвиток поглядів на взаємовідносини ліхенофільних
грибів та лишайників**

Лишайники – це відкриті симбіотичні системи, що включають мінімум два компоненти – біотрофний грибний (мікобіонт) та автотрофний компоненти (ціанобактерії та/або зелені водорості). Як і будь-яка інша жива система, вони є важливою екологічною нішею для розвитку та життєдіяльності інших організмів (бактерій, водоростей, грибів тощо). Сукупність усіх грибів, що зростають на лишайниках (як тих, що утворюють лишайники, так і інших) і можуть викликати певні симптоми ураження або не проявляти себе у сучасній літературі отримали назву лишайниковий мікобіом (Muggia & Grube, 2018) або ліхенофільні гриби в широкому розумінні (Hafellner, 2018). Цю групу зазвичай умовно розділяють на три підгрупи: (1) *ліхенофільні гриби у вузькому сенсі* – обмежується ліхенізованими та неліхенізованими грибами, що трапляються виключно на лишайниках; (2) *ендоліхенофітні гриби* включають в себе асимптоматичні гриби, що зростають у тканинах лишайників; (3) *лишайникові епіфіти* – лишайники, що зростають на інших лишайниках на ювенільних стадіях розвитку.

У цілому, ліхенофільні гриби – це високоспеціалізована та специфічна група організмів, що ростуть виключно на лишайниках, при цьому проявляють різні типи трофічних відносин з ними. Відповідно до останнього зведення ліхенофільних грибів (включаючи ліхенофільні лишайники та факультативно ліхенофільні види грибів) їх чисельність становить 2319 видів (Diederich et al., 2018). Зважаючи на те, що провідні світові фахівці у загальне поняття ліхенофільні гриби вкладають ліхенофільні лишайники та факультативно ліхенофільні гриби, то в даній роботі ми також використовуємо цей підхід.

Історично склалось, що обсяг терміну «ліхенофільні гриби» обмежується лише першою підгрупою, тому дослідження типів взаємовідносин цих грибів з лишайниками-господарями мають свою більш ніж сторічну історію (Дармостук, 2018).

Проте, намагання певним чином розділити лишайники, що автономно зростають на субстраті, від паразитів, що зростають на їх слані, прослідковуються від початку розвитку ліхенології як науки. Зокрема, Е. Ахаріус у своїх роботах вказував, що апотеції паразитів можуть бути виявлені на сланях інших лишайників, при цьому більшість з них виявлена на *Lecideae* та *Lecanorae* (назви таксонів подано відповідно до першоджерела) (Acharius, 1810, p. 233). Проте, систематики того часу не приділяли увагу феномену зростання інших грибів на лишайниках. Зокрема, Ф. Вальрот у 1827 році у своїй роботі «Naturgeschichte der Flechten» (Wallroth, 1829) намагався узагальнити уявлення про паразитичні лишайники (*lichens parasitastri*) і, як результат, розділяв їх на 4 групи. До першої групи автор відносив гриби, що час від часу можуть зростати на лишайниках – це лишайники, що проявляють ліхенофільний спосіб життя на ювенільних стадіях росту та гриби, які є сапротрофами (факультативні паразити), тому зростають на широкому спектрі субстратів. Також, до цієї групи автор відносив і ліхенофільні гриби, що не проявляють субстратної специфічності. Друга група фактично містить ліхенофільні лишайники, що мають розвинену власну слань та фікобіонт. При характеристиці третьої групи автор активно дискутував над проблемою паразитичної життєвої стратегії як первинної лінії розвитку чи як вторинного пристосування до нової екологічної ніші. До цієї групи він відносив ліхенофільні коменсали (у сучасному розумінні), які, як наголошує Ф. Вальрот, розглядались ліхенологами як нові види лишайників. Виділення четвертої групи є досить нечітким, адже в обсяг групи, згідно з визначенням, автор відносив ліхенофільні лишайники, що вже розглядались в межах другої групи. Проте, Ф. Вальрот також наводив приклади, коли генеративні структури лишайників розглядались як паразити, але автор групує всіх подібних представників під назвою лишайникові

синтрофи (*lichenes syntrophici*). Слід зазначити, що всіх цих паразити автор розглядав як лишайники, а тому про термін «ліхенофільні гриби» мови не йшлося.

Подальші згадки про окремі аспекти відносин грибів та лишайників на яких вони поселяються можна знайти у роботі В. Цопфа «Ueber Nebensymbiose (Parasymbiose)» (Zopf, 1897), де автор вказував на спостереження наступного «парадоксу» – деякі гриби, що живуть на лишайниках не викликають жодних видимих пошкоджень слані, а при мікроскопічному дослідженні, водорості залишаються життєздатними та не ушкодженими. Спираючись на свої спостереження автор розробив гіпотезу, що подібні гриби не проявляють себе як obligatні паразити, адже симбіотичні відносини між компонентами слані лишайників не порушені, тому він називає їх парасимбіонтами – третім компонентом симбіотичної системи. Для перевірки своєї гіпотези, автор вивчав три гриби, що зростають на лишайниках: *Rhymbocarpus punctiformis* Zopf, що зростає на слані *Rhizocarpon geographicum*, а також *Conida punctella* (Nyl.) (= *Arthonia punctella* Nyl.) та *C. rubescens* Arnold, що зростають на слані *Diplotomma alboatrum*. Оскільки гіфи грибів складно розрізнити між собою за допомогою методів світлової мікроскопії, то автор використовував хімічні методи візуалізації. Гіфи *Rhizocarpon* мають амілоїдну реакцію у розчині Люголя, у той час як гіфи *Rhymbocarpus* не проявляють подібної реакції. При обробці зрізів розчином Люголя, В. Зопф спостерігав, що частина клітин водоростей густо обплетені незафарбованими гіфами, які беруть свій початок від основи апотеція *Rhymbocarpus*, що вказує на те, що вони належать паразитичному грибу. Інша частина водоростевих клітин обплетена зафарбованими гіфами мікобіонту *Rhizocarpon*. Що стосується гіф *Conida* та *Diplotomma*, то автор вказує, що на зрізах у нижній частині апотеція *Conida* знаходиться значна кількість водоростей, що не виходять за межі гіпотеція *Conida*, тому не викликає сумнівів, що вони взаємодіють з гіфами паразита. Таким чином, на цих трьох конкретних прикладах, автор показав, що гриби можуть утворювати симбіотичні зв'язки з фікобіонтом лишайників і формувати трикомпонентні асоціації, саме такі гриби автор виділяв в групу «парасимбіонти».

Подібний інтерес до ліхенофільних грибів призводить до розуміння можливих змін життєвих стратегій під час онтогенезу гриба. Зокрема, Ф. Тоблер проводив дослідження двох видів – *Phacopsis vulpina* Tul., що зростає на слані *Letharia vulpina* (L.) Hue та *Karschia destructans* Tobler на слані *Chaenotheca chrysocephala* (Turn.) Th. Fr. (Tobler, 1911). Провівши серію анатомічних досліджень уражених сланей він встановив, що *Phacopsis vulpina* на початку життєвого циклу проявляє себе як парасимбіонт, а в подальшому переходить до паразитичного способу життя. Натомість *Karschia destructans* може мати широкий спектр життєвих стратегій – від парасимбіонта до паразита та коменсала. Таким чином, автор наголошує на динамічних процесах росту грибів на лишайниках та перехід від концепції «один гриб – одна життєва стратегія».

Через 50 років увага вчених знову прикута до встановлення закономірностей відносин між лишайниками та грибами, що зростають на них і тому подальші дискусії щодо цього питання знаходимо у роботі Р. Сантесона (Santesson, 1967). У своїй роботі особливу увагу автор приділяв тим родам, представники яких мають різні біологічні стратегії. Наприклад, роди, що мають як види, що утворюють лишайники, так і ліхенофільні – *Arthonia*, *Arthrorhaphis*, *Caloplaca* s. lat., *Carbonea*, *Diplotomma*, *Opegrapha* s. lat., *Rhizocarpon*, *Rimularia* s. lat., *Rinodina* та *Toninia*. Або ж родам, що включають ліхенофільні види та вільноживучі неліхенізовані види (*Cornutispora*, *Nectriopsis*, *Tremella*), та рід *Chaenothecopsis*, що включає ліхенофільні, мікофільні та сапрофітні види. У своїй класифікації, автор пропонував розділяти вказані роди на три групи: *ліхенізовані гриби* – види, що мають власну слань та утворюють симбіоз з водоростями; *ліхенофільні гриби* до яких він відносить неліхенізовані гриби, що уражають лишайники; а також *сапрофіти*. Категорію ліхенофільних грибів, на основі ліхенофільної стратегії (взаємовідносин між видами грибів та їх господарями), Р. Сантесон розділяв на три підгрупи: (1) ліхенофільні лишайники – до цієї групи автор відносив гриби, що «не мають власної слані», але з леканоровим типом апотеціїв, при цьому вказуючи на суб'єктивність такого розподілу, адже історично склалось, що гриби без слані, але з лецідеевим типом апотеціїв відносили до групи парасимбіонтів; (2)

парасимбіонти – обсяг цієї групи формують види, що використовують водорості господаря як власний фікобіонт, при цьому не викликаючи будь-яких пошкоджень слані; (3) паразити – це види, що викликають розвиток некротичних плям на слані господаря. До групи сапрофітів автор відносив види, що не стають ліхенізованими протягом життєвого циклу та розвиваються на мертвих сланях лишайників.

Відомий британський міколог Девід Ховкswорт у своїй роботі (Hawksworth, 1982) розділяв ліхенофільні гриби на три категорії: (1) паразити – представники цієї групи викликають деградацію господаря, знебарвлення слані або ж деформацію окремих структур; (2) сапрофіти, що уражають деградовані слані лишайників; (3) парасимбіонти – до цієї групи автор відносить гриби, що утворюють стабільні відносини з їх господарями, тобто симбіоз, що утворився вже на основі симбіозу. Як доповнення до зазначених категорій, автор виділяв групу ліхенізованих грибів (лишайників), які протягом усього життєвого циклу, або початкової його стадії, приурочені до зростання на лишайниках. Деякі з них проявляють себе як паразити, тобто мікобіонт гриба-паразита використовує клітини водоростей лишайника-господаря для формування власної ліхенізованої слані.

У подальших працях, що спрямовані на вивчення системи відношень між грибами та водоростями Д. Ховкswорт детально розглядав різні варіації подібних систем (Hawksworth, 1988). Серед розглянутих варіантів відносин, система «два мікобіонти та один фікобіонт» відповідає відношенню між ліхенофільними грибами та лишайниками. У цій статті автор вказував на те, що поняття «парасимбіонт», яке було досить поширене стосовно до ліхенофільних грибів, є некоректним та застарілим відповідно до концепції симбіозу, тому запропонував замінити вказаний термін на «коменсал». Згідно з ідеями автора, ліхенофільні гриби, що проявляють себе як коменсали уражають слані лишайників та використовують ресурси фікобіонту, при цьому не порушуючи та не послаблюючи симбіотичних відносин між мікобіонтом та фікобіонтом.

Ліхенофільні гриби можуть уражати не лише фікобіонт, а й мікобіонт проявляючи себе як мікопаразити. П. Джефріес та Т. Янг у 1994 році дискутували над концепцією двох різних типів мікопаразитизму, яку можна застосувати у

питаннях відносин між ліхенофільними грибами та лишайниками – біотрофних та некротрофних (Jeffries & Young, 1994). Відносини, під час яких відбувається деградація цитоплазми, а гіфи паразита не проникають в середину гіф господаря, автори визначають як контактні некротрофи. При проникненні гіф паразита до гіф господаря та руйнуванні цитоплазми некротрофні взаємовідносини називають інвазійними. Для такого типу відносин характерними ознаками є висока вірулентність та значні пошкодження слані в результаті життєдіяльності патогена. З іншого боку, при біотрофних відносинах цитоплазма залишається неушкодженою, тому і вірулентність таких патогенів є незначною. У випадку внутрішньоклітинних біотрофних відносин, гіфи мікопаразита проникають в середину гіф мікобіонту господаря. Для проникнення мікопаразит використовує короткі гаусторії, так звані гаусторії біотрофного типу. У подальших дослідженнях встановлено, що представники родини *Dacampiaceae* (*Dothideales*, *Ascomycota*) проявляють себе як типові некротрофи (de los Rios & Grube, 2000). Цікавою виявилась ситуація з *Clypeosocum hurosenomycis*, який розвивається на лусочках поширеного епіфітного лишайника *Hurosenomyce scalaris*. Гіфи цього паразита розвиваються в межах верхнього корового шару господаря, при цьому викликаючи деградацію останнього, тобто вид проявляє себе як типовий некротроф, але надалі, розвиток ліхенофільного гриба призводить до деградації окремих клітин мікобіонту, що дозволяє класифікувати його як агресивний паразит (de los Rios & Grube, 2000).

Подальші погляди на класифікацію відносин між ліхенофільними грибами та лишайниками знаходимо в узагальненій праці Дж. Лаврея та П. Дідеріха (Lawrey & Diederich, 2003). Автори у своїй роботі виділяють п'ять груп відносин. (1) *Сапрофітні відносини* – багато авторів (Petrini et al., 1990; Girlanda et al., 1997) вказують на те, що лишайники постійно знаходяться під впливом різноманітної мікобіоти, що сформована рослинними патогенами або ґрунтовими грибами. Ці гриби поселяються на лишайниках, що мають механічні, хімічні або біологічні пошкодження (не виключено, що вони спричинені діяльністю інших ліхенофільних грибів), викликаючи при цьому повну деградацію тканин слані господаря. (2)

Некротрофні та біотрофні (3) відносини автори розглядали з позиції попередніх досліджень, що присвячені мікопаразитизму (Jeffries & Young, 1994). При цьому, вони розробляли гіпотезу, що некротрофи – це гриби, що поширені в лишайникових угрупованнях та приурочені до зростання на широкому спектрі господарів. У свою чергу, біотрофи є менш поширеними і проявляють високу специфічність при виборі господаря. (4) *Галоутворюючі гриби* здатні формувати на слані господаря так звані гали. Це деформації слані, що розвиваються у морфологічно чітку структуру, яка може як відрізнитись за кольором від слані, так і бути їй ідентичною (Grumann, 1960). Їх розвиток також може бути викликаний діяльністю кліщів та нематод (так звані зооцезидії). Деякі облигатні ліхенофільні гриби здатні викликати утворення гал або мікоцезидій (Hawksworth, 1982; Diederich, 1996). Анатомічні дослідження цих утворень, що викликані ліхенофільними грибами, дозволили встановити, що, як і у випадку з судинними рослинами, гали утворені з тканин господаря (гіфи мікобіонту та клітини фікобіонту), а також гіф патогена. Деякі автори вважають подібні структури найбільш врівноваженими системами взаємодії ліхенофільного гриба із господарем (Rambold & Triebel, 1992). (5) *Ліхенофільні лишайники*. У цілому, всі гриби, що утворюють лишайники, ведуть жорстку конкуренцію за фікобіонт. Зокрема, при розмноженні спорами відбувається утворення симбіотичних відносин з вільноживучими водоростями або ж фікобіонтом інших лишайників (як одного й того ж самого, так і різних видів). У подібному випадку мікобіонт *Xanthoria parietina* також можна розглядати як фікопаразит стосовно *Physcia adscendens* (Richardson, 1999). Деякі лишайники лише на початкових стадіях розвиваються на слані інших лишайників, при цьому викликають їх деградацію. Яскравий приклад, це *Diploschistes muscorum*, мікобіонт якого розвивається на слані представників роду *Cladonia*, формуючи асоціації з фікобіонтом господаря (Friedl, 1987). У цілому, ліхенофільність вважають однією з поширених життєвих стратегій розвитку багатьох груп лишайників (Rambold & Triebel, 1992).

Д. Ховкспорт під час огляду ліхенофільних грибів Великої Британії також повернувся до питання класифікації відносин цих грибів з лишайниками

(Hawksworth, 2003). Автор виділив 5 груп ліхенофільних грибів: I категорія – найбільш патогенні види, що можуть утворювати великі округлі колонії на кількох сланях чи на певній слані, або ж викликати почорніння та деструкцію окремих лопатей; II категорія – види, що викликають зміну забарвлення окремих частин слані, що морфологічно нагадують ураження багатьох рослинних патогенів; III категорія – галоутворюючі (або цезидіальні) види, до яких відносяться більшість представників окремих родів, таких як *Polycoccum* та *Epicladonia*, або ж окремі види (*Teloggalla olivieri* на *Xanthoria parietina* тощо); IV категорія – коменсали, які розвиваючись, не утворюють видимих пошкоджень слані або ж зміни забарвлення, а також не призводять до пригнічення розвитку структур (сумок, спор, тощо); V категорія – сапроби, що розвиваються на сланях або частинах слані мертвих лишайників. Д. Хоуксворт вказував на термінологічну невідповідність категорії «сапрофіти» у випадку ліхенофільних грибів та запропонував цю групу називати «сапробами», акцентуючи увагу на тому, що термін «сапрофіти» використовується для грибів, що уражають рослини.

Під час дослідження ліхенофільних грибів Російської Арктики, М.П. Журбенко розробив власну модифіковану класифікацію типів відносин і виділив такі групи (Журбенко, 2013b): сильні патогени – види, що не проявляють специфічності при виборі субстрату та призводять до деградації тканин господаря; слабкі патогени – до цієї групи автор відносить види, що викликають незначні пошкодження слані, а в деяких випадках її знебарвлення; коменсали та слабші патогени – це проміжна група, до якої автор відносить види, що можуть проявляти різні життєві стратегії залежно від лишайника-господаря; коменсали механічні деструктори – група видів, які через значні розміри репродуктивних структур мають деструктивний вплив на тканини господаря; галоутворюючі види – група видів, що утворюють спеціальні структури цезидії; коменсали – найбільш чисельна група видів, що зростають на лишайниках при цьому не викликаючи візуальних пошкоджень та пригнічення розвитку генеративних та вегетативних структур. Підхід М.П. Журбенка є доволі скрупульозним та показує складність виділення окремих чітко окреслених груп ліхенофільних грибів.

Таким чином, вивчення ліхенофільних грибів має значну історію та представлено кількома напрямками. Одним з важливих напрямків, поряд з таксономічним, залишається вивчення особливостей взаємовідносин між ліхенофільними грибами та лишайниками-господарями. Зокрема, напрацювання багатьох вчених показують, що ліхенофільні гриби – це гетерогенна топічна група грибів, що ростуть на лишайниках та можуть проявляти різні види впливу на них (від безсимптомних коменсальних відносин до деградації слані під дією агресивних паразитів).

2.2 Історія вивчення ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників степової зони України

Дослідження ліхенофільних грибів як степової зони, так і всієї території України було розпочато відносно нещодавно та, у більшості випадків, було приурочено до комплексних ліхенологічних досліджень. Лише нечисленні публікації окремо присвячені цій групі організмів (Дармоустук, 2016). Загалом, відомості щодо трапляння грибів на лишайниках присутні у низці мікологічних праць (Гіжицька, 1929; Minter & Dudka, 1996), проте ці згадки фрагментарні та безсистемні.

Початком нової ери у вивченні ліхенофільної мікобіоти України можна вважати роботу Девіда Ховкsworthа (Hawksworth, 1992), який у результаті дослідження мікорізноманіття Закарпатської області виявив 9 нових для України видів ліхенофільних грибів. Лише через 4 роки, у першому чеклісті лишайників України (Kondratyuk et al., 1996) знаходимо відомості про 5 видів ліхенофільних грибів для території степової зони України: *Arthonia apotheciorum*¹ (як *Arthonia clemens* senso ukr. auct.), *A. parietinaria* (як *A. destruens* Rabenh. s.lat), *Muellerella lichenicola*, *Phacothecium varium* (як *Opegrapha physciaria*) та *Stigmidium squamariae* (як *S. schaereri* senso ukr. auct.). Надалі, детальна інформація про ці види наведена

¹ Примітка: автори при таксонах наведені в додатку А.

у праці С.Я. Кондратюка та О.Є. Ходосовцева «Нові для мікобіоти України види ліхенофільних грибів» (1997).

Однією з перших комплексних робіт, що присвячена ліхенофільним грибам є розділ С.Я. Кондратюка «Ліхенофільні гриби України» у монографії «Вивчення різноманітності мікобіоти України (ліхенофільні, септорієві, пукцинієві гриби)» (Кондратюк, 1999). У роботі для степової зони наведено 9 видів ліхенофільних грибів, серед яких новими для зони були *Guignardia olivieri*, *Lichenodiplis lecanorae*, *Phoma denigricans*, *Sclerococcum sphaerale*.

У монографії «Лишайники причорноморських степів України» (Ходосовцев, 1999) О.Є. Ходосовцев цитує знахідки 5 видів ліхенофільних грибів, що були наведені у 1997 році та вказує місцезнаходження 4 видів ліхенофільних лишайників – *Caloplaca grimmiae*, *C. inconnexa*, *Diploschistes muscorum* та *Flavoplaca oasis*.

У 2006 році з лесових відслонень півдня України було описано новий вид ліхенофільного гриба *Llimoniella caloplacae* S.Y. Kondr. & Khodos., що уражає апотеції *Xanthocarpia borystenica* (Kondratyuk et al., 2006). Надалі, вид було зведено у синоніми до *Llimoniella groenlandiae* (Alstrup & D. Hawksw.) Triebel & Hafellner (Diederich et al., 2010). Ці дослідження стали початком нового етапу дослідження ліхенофільної мікобіоти території та привернули увагу до вивчення ліхенофільних грибів степової зони України (Рис. 2.1).

У 2007 році відомі чеські ліхенологи Я. Вондрак та Я. Шьон опублікували статтю присвячену новому для науки виду ліхенофільного гриба *Lichenostigma svandae*, що зростає на слані поширеного епілітного лишайника *Acarospora cervina* (Vondrák & Šoun, 2007). У цій роботі автори наводять інформацію щодо поширення виду в світі та цитують досліджені зразки з Керченського півострова.

Подальші дослідження ліхенофільної мікобіоти були частиною загального вивчення ліхенобіоти території Східної України (Nadyeina, 2009; Русіна et al., 2010). Ці дослідження дали змогу зареєструвати трапляння таких видів ліхенофільних грибів та лишайників: *Arthonia varians*, *Cercidospora macrospora*, *Endococcus propinquus*, *E. rugulosus*, *Intralichen christiansenii* (як *Bispora christiansenii*), *Lambiella insularis* (як *Rimularia insularis*), *Lichenodiplis lecanorae*,

Lichenostigma cosmopolites, *Lichenothelia convexa*, *Muellerella lichenicola*, *M. pygmaea* та *Zwackhiomyces coepulonus*.

У результаті планомірного вивчення ліхенобіоти Північного Приазов'я було, частково досліджено ліхенофільну мікобіоту території. Зокрема, у межах долини річки Молочна було виявлено 10 видів ліхенофільних грибів – *Athelia arachnoidea*, *Cercidospora macrospora*, *Endococcus fusiger*, *Intralichen christiansenii*, *Intralichen lichenicola*, *Lichenoconium erodens*, *Lichenostigma cosmopolitans*, *Muellerella pygmaea*, *Sarcopyrenia cylindrospora*, *Vouauxiomyces ramalinae* та *Xanthoriicola physciae* (Ходосовцев & Зав'ялова, 2008a,b; Зав'ялова, 2010). Також, на території відділення Українського степового природного заповідника «Кам'яні могили» наведено 5 видів ліхенофільних грибів (Ходосовцев et al., 2013).

Під час комплексного дослідження ліхенобіоти Єланецько-Інгулецького регіону було виявлено 11 видів ліхенофільних грибів, серед яких *Intralichen baccisporus*, *Stigmatidium glebarum* та *Zwackhiomyces calcariaie* було наведено як нові для території України (Бойко, 2008, 2010; Бойко & Ходосовцев, 2011).

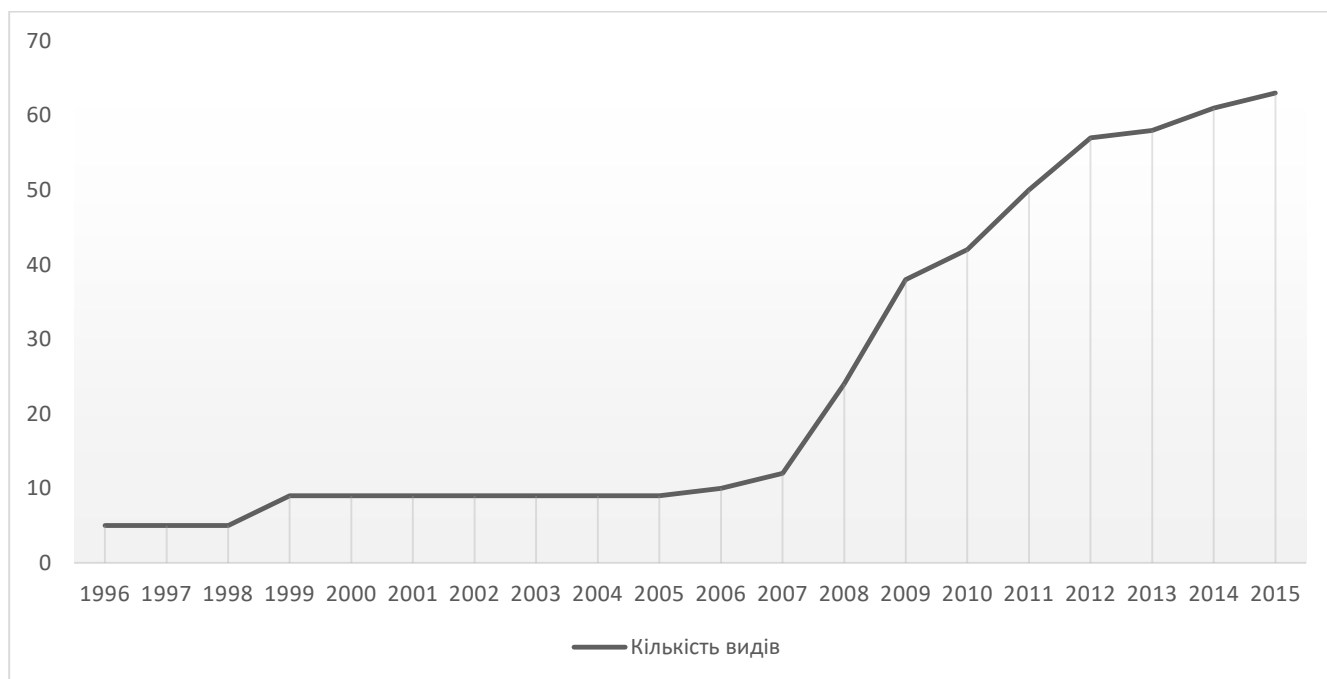


Рис. 2.1 Накопичення знахідок ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників степової зони України.

Одним з актуальних напрямів ліхенологічних досліджень півдня України була інвентаризація ліхенорізноманіття долини р. Інгулець, під час якої було знайдено 12 видів ліхенофільних грибів. Серед як них новими для степової зони виявились *Buelliella poetshii*, *Pyrenidium actinellum* та *Stigmidium rouxianum* (Наумович, 2009a,b; Khodosovtsev et al., 2009).

У 2010 році, під час дослідження ліхенофільних грибів, що зростають на епілітних аридних лишайниках О.В. Надієна разом з турецьким ліхенологом Г. Галіці, визначили нові для України види – *Muellerella ventosicola* та *Weddellomyces heterochrous* (Nadyeina & Halıcı, 2012).

У 2011 році було надруковано монографію «Лишайники, мохоподібні та наземні водорості гранітних каньйонів України», у якій для території НПП «Бузький Гард» (Миколаївська область) наведено 6 видів ліхенофільних грибів (Михайлюк et al., 2011): *Abrothallus caerulescens*, *Arthonia varians*, *Cercidospora macrospora*, *Lichenostigma cosmopolitans*, *L. gracilis* та *Stigmidium fuscatae*.

Значний внесок у вивчення ліхенофільних грибів півдня України зробив професор О.Є. Ходосовцев та його колеги (Гавриленко & Ходосовцев, 2009; Гавриленко et al., 2009; Гавриленко, 2012; Пірогов & Ходосовцев, 2013; Ходосовцев, 2010, 2011, 2012, 2015; Ходосовцев & Клименко, 2015; Ходосовцев & Уманець, 2009; Ходосовцев & Ходосовцева, 2014, 2015). У своїх роботах вони вказують на трапляння 29 видів ліхенофільних грибів, серед яких новими для степової зони було наведено види: *Arthonia lecanorina*, *Didymellopsis perigena*, *D. pulposi*, *Didymocyrtis cladoniicola* (як *Phoma cladoniicola*), *Erythricium aurantiacum* (як *Marchandiobasidium aurantiacum*), *Homostegia piggotii*, *Lichenoconium lecanorae*, *L. pyxidatae*, *L. xanthoriae*, *Lichenostigma rugosa*, *Marchandiomyces corallines*, *Opegrapha centrifuga*, *Polycoccum marmoratum*, *P. teresum*, *Pyrenochaeta xanthoriae*, *Taeniolella phaeophysciae*, *Zwackhiomyces diderichii* та *Z. lecanorae*.

Згадки про ліхенофільні гриби північного сходу степової зони обмежуються лише двома видами – *Didymellopsis perigena* та *D. pulposi*, що наведені з території НПП «Дворічанський» (Харківська область) (Громакова, 2017).

Також, з території степової зони України були описані нові для науки види ліхенофільних грибів – *Lichenochora hypanica* S.Y. Kondr., Lőkös & Hur (Kondratyuk et al., 2014), *Pronectria caloplacae* Khodos., J. Vondrák & A. Naumovich, *P. diplococca* Kocourk., Khodos., A. Naumovich, O. Vondráková & Motiejn. (Khodosovtsev et al., 2012), *Katherinomyces cetrariae* Khodos., *Sphaerellothecium aculeatae* Khodos., Gavrylenko & Klymenko (Khodosovtsev et al., 2016).

Отже, відповідно до результатів аналізу літературних джерел для території степової зони України наводили 66 видів ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників. Більшість відомостей про ліхенофільні гриби представлено як додаткову частину ліхенологічних робіт. Однак, практично відсутні цілеспрямовані дослідження окремих територій чи степової зони в цілому, що присвячені вказаній групі грибів. Зважаючи на те, що інвентеризацію ліхенофільної мікобіоти проводять досить активно лише протягом останніх 10 років, а територіально ці дослідження охоплюють лише окремі регіони степової зони, то цей показник є низьким і свідчить про актуальність обраного напрямку досліджень.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ДО РОЗДІЛУ 2.

Бойко, Т. О. (2008). Лишайники та ліхенофільні гриби вапнякових відслонень природного заповідника «Єланецький степ». *Чорноморськ. бот. ж.*, 4(1), 84–88.

Бойко, Т. О. (2010). Перші відомості про ліхенобіоту Регіонального ландшафтного парку «Приінгульський» (Миколаївська область). *Вісник Львів. Ун-ту. Серія Біологічна*, 54, 165–171.

Бойко, Т. О., & Ходосовцев, О. Є. (2011). Нові для України види ліхенофільних грибів з природного заповідника «Єланецький степ». *Укр. бот. журн.*, 68(2), 254–258.

Гавриленко, Л. М. (2012). Нові для України види лишайників та ліхенофільних грибів з Нижнього Придніпров'я. *Укр. бот. журн.*, 69(5), 717–720.

Гавриленко, Л. М., & Ходосовцев, О. Є. (2009). Лишайники та ліхенофільні гриби Бургунської балки. *Чорноморськ. бот. ж.*, 5(1), 28–36.

Гавриленко, Л. М., Ходосовцев, О. Є., & Наумович, Г. О. (2009). *Marchandiobasidium aurantiacum* (Lasch) Diederich & Schultheis – новий для України вид ліхенофільного гриба. *Чорноморськ. бот. ж.*, 5(4), 609–611.

Гіжицька, З. К. (1929). Матеріяли до мікофлори України. *Вісник Київського Ботанічного Саду*, 10, 4–41.

Громакова, А. Б. (2017). Рід *Didymellopsis* (Sacc.) Clem. & Shear (Xanthopyreniaceae, Ascomycota) на сході України. *Матеріали XIV з'їзду Українського ботанічного товариства (м. Київ, 25–26 квітня 2017 р.)* (С. 97). Київ.

Дармостук, В. В. (2016). До історії вивчення ліхенофільних грибів Причорноморської низовини. *«Біологічні Дослідження – 2016»: Збірник наукових праць* (С. 115–117). Житомир: ПП «Рута».

Дармостук, В. В. (2018). Ліхенофільні гриби: від паразитів до коменсалів. *Міжнародна конференція молодих вчених "Актуальні проблеми ботаніки та екології" (2 – 5 вересня, 2018 р., с. Кирилівка, Запорізька область)* (С. 15). Мелітополь: Таврійський державний агротехнологічний університет.

Журбенко, М. П. (2013). Ліхенофильная микобиота Российской Арктики. III. Паразито-хозяйный анализ. *Микология и Фитопатология*, 47(4), 223–230.

Зав'ялова, Т. В. (2010). Лишайники та ліхенофільні гриби Старобердянського та Алтагірського лісів. *Чорноморськ. бот. ж.*, 6(3), 400–403.

Кондратюк, С. Я. (1999). Ліхенофільні гриби. In *Вивчення різноманітності мікобіоти України (ліхенофільні, септорієві та пукцинієві гриби)* (pp. 8–43). Київ: Фітосоціоцентр.

Кондратюк, С. Я., & Ходосовцев, О. Є. (1997). Нові для мікобіоти України види ліхенофільних грибів. *Укр. бот. журн.*, 54(6), 588–590.

Михайлюк, Т. І., Кондратюк, С. Я., Нипорко, С. О., Дарієнко, Т. М., Демченко, Є. М., & Войцехович, А. О. (2011). *Лишайники, мохоподібні та наземні водорості гранітних каньйонів України*. Київ: Альтерпрес.

Наумович, Г. О. (2009а). Лишайники геологічної пам'ятки природи «Скелі Модру» (м. Кривий Ріг). *Чорноморськ. бот. ж.*, 5(3), 442–447.

Наумович, Г. О. (2009b). Нові та рідкісні для рівнинної частини України види лишайників та ліхенофільних грибів з долини річки Інгулець. *Чорноморськ. бот. ж.*, 5(2), 265–272.

Пірогов, М. В., & Ходосовцев, О. Є. (2013). Нові для України види ліхенофільних грибів – *Arthonia phaeophysciae* Grube & Matzer (Arthoniaceae) і *Taeniolella phaeophysciae* D. Hawksw. (Anamorphic Ascomycota). *Укр. бот. журн.*, 70(4), 535–537.

Русіна, Н. В., Надєїна, О. В., & Ходосовцев, О. Є. (2010). Анотований список ліхенізованих та ліхенофільних грибів Луганського природного заповідника. *Чорноморськ. бот. ж.*, 4(1), 247–258.

Ходосовцев, О. Є. (1999). *Лишайники причорноморських стенів України*. Київ: Фітосоціоцентр.

Ходосовцев, О. Є. (2010). *Pyrenochaeta xanthoriae* Diederich – новий для України вид ліхенофільного гриба. *Чорноморськ. бот. ж.*, 6(2), 280–281.

Ходосовцев, О. Є. (2011). Нові для України види ліхенофільних грибів. *Чорноморськ. бот. ж.*, 7(2), 194–198.

Ходосовцев, О. Є. (2012). Анотований список ліхенізованих та ліхенофільних грибів Чорноморського біосферного заповідника. *Чорноморськ. бот. ж.*, 8(4), 393–400.

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.

Ходосовцев, О. Є., & Зав'ялова, Т. В. (2008a). Лишайники та ліхенофільні гриби геологічної пам'ятки природи «Кам'яна Могила» (Запорізька область, Мелітопольський район). *Чорноморськ. бот. ж.*, 4(2), 264–272.

Ходосовцев, О. Є., & Зав'ялова, Т. В. (2008b). Ліхенологічне зонування скелястих відслонень р. Каїнкулак (Запорізька область, Чернігівський район). *Вісник Одеського Національного Університету. Біологія*, 13(16), 56–60.

Ходосовцев, О. Є., & Клименко, В. М. (2015). *Didymellopsis perigena* (Nyl.) Grube та *Zwackhiomyces cervinae* Calat., Triebel & Pérez-Ortega (Xanthopyreniaceae,

Ascomycota) – нові для України види ліхенофільних грибів. *Чорноморськ. бот. ж.*, 11(2), 217–222.

Ходосовцев, О. Є., & Уманець, О. Ю. (2009). *Phoma cladoniicola* Diederich, Kosourk. & Etayo – новий для України вид ліхенофільного гриба з Олешківських пісків. *Чорноморськ. бот. ж.*, 5(2), 273–275.

Ходосовцев, О. Є., & Ходосовцева, Ю. А. (2014). Лишайники та ліхенофільні гриби дендрологічного парку біосферного заповідника «Асканія–Нова» ім. Ф.Е. Фальц–Фейна. *Чорноморськ. бот. ж.*, 10(4), 515–526.

Ходосовцев, О. Є., & Ходосовцева, Ю. А. (2015). Лишайники та ліхенофільні гриби національного природного парку «Олешківські піски» (Херсонська область, Україна). *Чорноморськ. бот. ж.*, 11(1), 51–56.

Ходосовцев, О. Є., Надєїна, О. В., & Громакова, А. Б. (2013). Анотований список ліхенізованих та ліхенофільних грибів заповідника «Кам'яні Могили». *Чорноморськ. бот. ж.*, 9(4), 542–552.

Acharius, E. (1810). *Lichenographia Universalis*. Göttingen: J.F. Danckwerts.

de los Rios, A., & Grube, M. (2000). Host-parasite interfaces of some lichenicolous fungi in the Dacampiaceae (Dothideales, Ascomycota). *Mycological Research*, 104, 1348–1353.

Diederich, P. (1996). The lichenicolous heterobasidiomycetes. *Bibliotheca Lichenologica*, 61, 1–198.

Diederich, P., Ertz, D., & Etayo, J. (2010). An enlarged concept of *Llimoniella* (lichenicolous Helotiales), with a revised key to the species and notes on related genera. *The Lichenologist*, 42(03), 253–269.

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>

Friedl, T. (1987). Thallus development and phycobionts of the parasitic lichen *Diploschistes muscorum*. *The Lichenologist*, 19, 183–191.

Girlanda, M., Isocrano, D., Bianco, C., & Luppimosca, A. M. (1997). Two foliose lichens as microfungal ecological niches. *Mycologia*, 89, 531–536.

Grumann, V. J. (1960). Die Cedidien auf Lichenen. *Botanische Jahrbücher Der Systematik*, 80, 101–144.

Hafellner, J. (2018). *Focus on lichenicolous fungi: Diversity and taxonomy under the principle “one fungus – one name”*. 227–243. Budapest: Prime Rate kft.

Hawksworth, D. L. (1982). Secondary fungi in lichen symbioses: parasites, saprophytes and parasymbionts. *Journal of the Hattori Botanical Laboratory*, 52, 357–366.

Hawksworth, D. L. (1988). The variety of fungal-algal symbioses, their evolutionary significance, and the nature of lichens. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 96, 3–20.

Hawksworth, D. L. (1992). Nine lichenicolous fungi from Transcarpathians new for Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 49(3), 99–101.

Hawksworth, D. L. (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)

Jeffries, P., & Young, T. W. (1994). *Interfungal parasitic relationships*. Wallingford: Cab International.

Khodosovtsev, A. Ye., 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

Khodosovtsev, A. Y., Naumovich, G. O., Elix, J. A., & Kondratyuk, S. Y. (2009). *Lecanora panticipaensis* sp. nova and *Buelliella poetshii*, two noteworthy species from Ukraine. *Bibliotheca Lichenologica*, 100, 189–197.

Khodosovtsev, A., Vondrák, J., Naumovich, A., Kocourková, J., Vondráková, O., & Motiejnait, J. (2012). Three new *Pronectria* species in terricolous and saxicolous microlichen communities (Bionectriaceae, Ascomycota). *Nova Hedwigia*, 95(1), 211–220. <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2012/0026>

Kondratyuk, S., Lőkös, L., & Hur, J.-S. (2014). New lichen-forming and lichenicolous fungi from Ukraine. *Acta Botanica Hungarica*, 56(3–4), 361–368. <https://doi.org/10.1556/ABot.56.2014.3-4.11>

Kondratyuk, S. Y., Navrotskaya, I., Khodosovtsev, A. Ye., & Solonina, I. (1996). Checklist of Ukrainian lichens. *Bocconeia*, 6, 217–294.

Kondratyuk, S., Khodosovtsev, A., & Kärnefelt, I. (2006). *Llimoniella caloplacae* sp. nova (Leothiales), a new lichenicolous fungus on *Caloplaca borysthenica* sp. nova (Lecanorales, Ascomycota). *Mycologia Balcanica*, 3, 95–99.

Lawrey, J. D., & Diederich, P. (2003). Lichenicolous fungi: interactions, evolution, and biodiversity. *The Bryologist*, 106(1), 80–120. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2003\)106\(0080:LFIEAB\)2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2003)106(0080:LFIEAB)2.0.CO;2)

Minter, D. W., & Dudka, I. O. (1996). *Fungi of Ukraine. A Preliminary Checklist*. Egham, UK, International Mycological Institute & Kiev, Ukraine, M.G. Kholodny Institute of Botany.

Muggia, L., & Grube, M. (2018). Fungal diversity in lichens: from extremotolerance to interactions with algae. *Life*, 8(2), 15. <https://doi.org/10.3390/life8020015>

Nadyeina, O. (2009). The lichen-forming and lichenicolous fungi of the Donetsk Upland (Ukraine). *Mycologia Balcanica*, 6, 37–53.

Nadyeina, O., & Halıcı, M. G. (2012). New lichenicolous fungi records for Kyrgyzstan, Uzbekistan, and Ukraine. *Mycotaxon*, 118(1), 131–136.

Petrini, O., Hake, U., & Dreyfuss, M. M. (1990). An analysis of fungal communities isolated from fruticose lichens. *Mycologia*, 82, 444–451.

Rambold, G., & Triebel, D. (1992). The inter-lecanoralean associations. *Bibliotheca Lichenologica*, 48, 1–201.

Richardson, D. H. S. (1999). War in the world of lichens: parasitism and symbiosis as exemplified by lichens and lichenicolous fungi. *Mycological Research*, 103, 641–650.

Santesson, R. (1967). On taxonomical and biological relations between lichens and non-lichenized fungi. *Botaniska Notiser*, 120, 497–498.

Vondrák, J., & Šoun, J. (2007). *Lichenostigma svandae*, a new lichenicolous fungus on *Acarospora cervina*. *The Lichenologist*, 39(03), 211–216. <https://doi.org/10.1017/S0024282907006731>

Wallroth, K. F. W. (1829). *Naturgeschichte der Flechten: Nach neuen Normen und in ihrem Umfange bearbeitet* (Vols 1–2). Frankfurt am Main: Friedrich Wilmans.

Zopf, W. (1897). Ueber Nebensymbiose (Parasymbiose). *Berichte Der Deutschen Botanischen Gesellschaft*, 15, 90–92.

РОЗДІЛ 3.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

3.1 Матеріали

Матеріалами для дисертаційної роботи є колекція зразків ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників особисто зібрана автором під час 56 експедиційних виїздів на території степової зони України протягом 2012–2018 років, загальною кількістю 663 зразка, також було проаналізовано 207 спостережень (Рис. 3.1). Колекція передана на зберігання до ліхенологічного гербарію Херсонського державного університету (KHER), окремі зразки депоновано у гербаріях Інституту експериментальної ботаніки ім. В.Ф. Купрєвича (Білорусь) (MSK-L) та Швецького музею природничої історії (Швеція) (S). Ізотипи нових для науки видів ліхенофільних грибів також передано до персонального гербарію П. Дідеріха (Люксембург) та Музею природничої історії Університету Тарту (Естонія) (TU).

Проведена критико-таксономічна ревізія зразків, що зберігаються в гербарії Інституту ботаніки М.Г. Холодного НАН України (KW-L), ліхенологічному гербарії Херсонського державного університету (KHER) та Харківського національного університету ім. В.Н. Каразіна (CWU).

Збір матеріалу проводили відповідно до маршрутно-експедиційного методу, який модифікований для збору лишайників (Кондратюк, 2008) із зазначенням загальної інформації на етикетці ліхенологічного пакету. Особливу увагу приділяли збору лишайників, що мають візуальні прояви інфекції (нетиповий колір, некротичні плями, новоутворення, нетипову форму тощо) для подальшої перевірки наявності ліхенофільних грибів. Збори охоплювали всі типи субстратів на яких зростали лишайники.

Камеральну обробку зібраного матеріалу проводили на базі лабораторії біорізноманіття та екологічного моніторингу ім. Й.К. Пачоського Херсонського державного університету та лабораторії ліхенології та бріології Інституту ботаніки М.Г. Холодного НАН України. Визначення ліхенофільних грибів проводили

відповідно до сучасних поглядів щодо таксономії окремих груп, які засновані на анатомо-морфологічних особливостях, кольорових реакціях окремих структур та спектрі господарів. Для визначення використовували тимчасові мікроскопічні зрізи лезом, які виготовляли під бінокулярним мікроскопом МБС–1. Деталі будови плодових тіл вивчали під мікроскопом MICROMED–2. Виміри проводились у воді (або розчині КОН) з точністю до 0,2 мкм для аскоспор, конідій, конідіогенних клітин, конідіофорів, сумок, парафізоїд та клітин аскоми та конідіоми та 5 мкм для інших структур. Цифрові значення преставлені як (min.–)x-SD–x+SD(–max.) (n=), де x – середнє значення, а SD – стандартне відхилення, n – кількість вимірів. Кольорові реакції структур ліхенофільних грибів визначались за допомогою таких реактивів: 10% розчин КОН; розчин йоду в калій йодиді I в KI, розчин бриліантового крезилового синього ВCr. Фотографії було зроблено за допомогою кольорової камери для мікрооб’єктів «Levenhuk C510 NG».

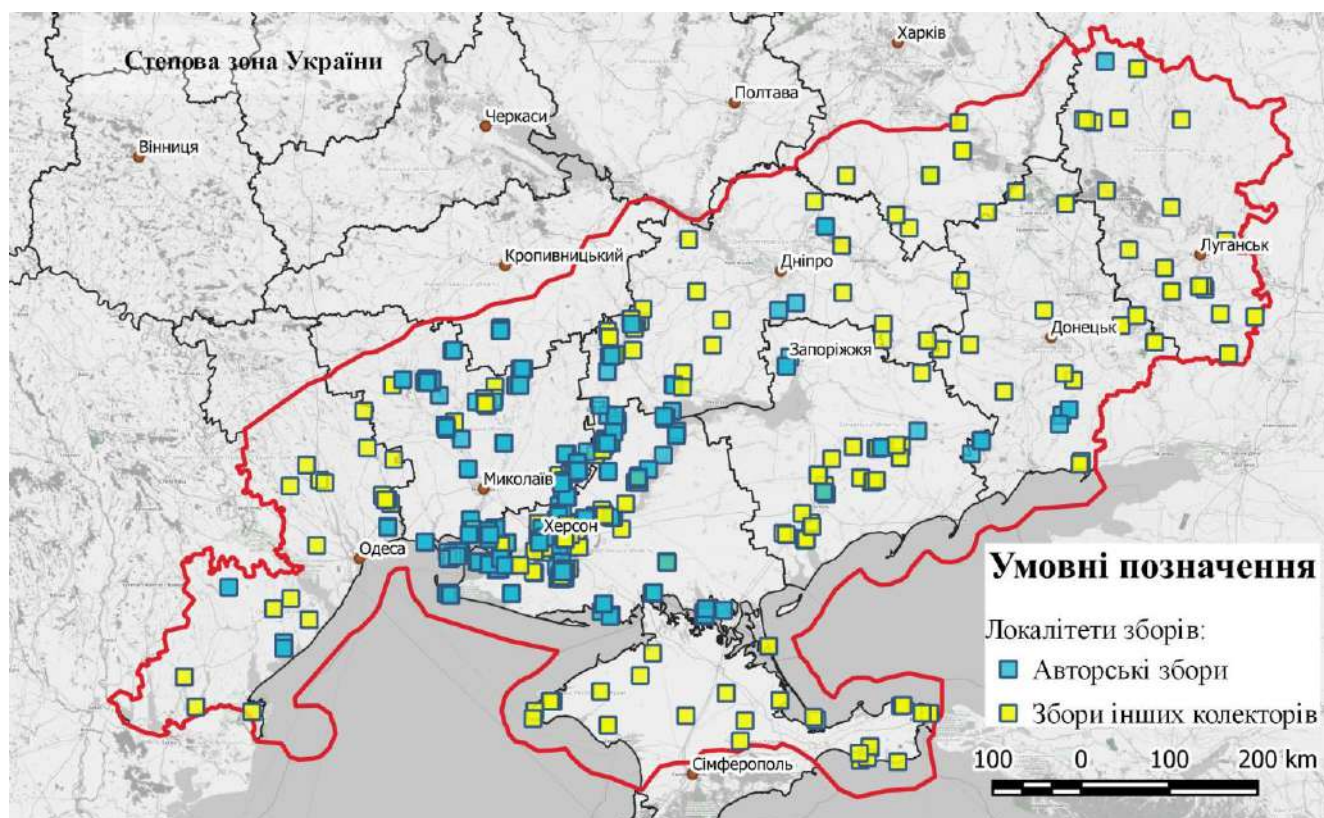


Рис. 3.1 Локалітети зборів ліхенофільних грибів на території степової зони України (за власними даними та гербарними матеріалами).

Назви видів, надвидових таксонів та авторів при них наведено відповідно до ресурсу Index Fungorum, з таксономічними нововведеннями в межах родів *Epicladonia* (Pino-Bodas et al., 2017), *Lichenothelia* (Ametrano et al., 2019).

Всі досліджені зразки та спостереження ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників опубліковано у вільному доступі на платформі онлайн менеджера по роботі з даними біорізноманіття PlutoF (Abarenkov et al., 2010).

3.2 Аналіз даних

Для визначення репрезентативності вибірки, повноти встановлення видового складу та прогнозування повної кількості видів, використовували міру Тюрінга (Леонт'єв, 2008), що обчислювали за формулою 1:

$$1. C = 1 - \frac{f_1}{S} \cdot 100\%$$

де f_1 — кількість синглетонів, S — кількість знайдених видів;

та показник Цао (Gotelli & Colwell, 2011), що обчислювали за формулою 2:

$$2. S = S_{obs} + \frac{f_1^2}{2f_2}$$

де S_{obs} — кількість виявлених видів, f_1 — кількість синглетонів, f_2 — кількість дублетонів.

Опис систематичної структури ліхенофільної мікобіоти степової зони України проводили відповідно до загальних рекомендацій при флористичному аналізові, а саме шляхом ранжування таксонів одного рівня за кількістю видів та виділення десяти найчисельніших (за видовим наповненням) таксонів як провідних для мікобіоти території дослідження.

Швидкість радіального росту отриманих культур ліхенофільних грибів розраховували за такою формулою 3:

$$3. V_r = \frac{R_t - R_0}{t_t - t_0}$$

де V_r — швидкість радіального росту колонії (мм/год),

R_0 — радіус колонії на початку фази лінійного росту, мм;

R_t — радіус колонії наприкінці фази лінійного росту, мм;

$t_0 - t_t$ — тривалість лінійної фази росту.

Кластерний аналіз проводили у програмному середовищі R з використанням Вардовського методу як міри агрегування даних. Матриця для аналізу була створена на основі відомостей про місцезнаходження видів на вибраних територіях та об'єктах природно-заповідного фонду. Зокрема, за умови присутності виду на території йому присвоювали індекс 1, у разі відсутності – 0. Візуалізацію кладограми проводили з використанням функції *plot* у середовищі R. Оцінку якості кластеризації проводили методом бутстрапування за допомогою функції *pvclust*. Над кожною гілкою отриманої кладограми показано значення *p-value* – ймовірність того, що кластер отримано не випадково, а на основі отриманих даних (*highly supported by data*). Зелене число – це показник *p-value*, який розраховано на основі вибірок, що отримані у результаті багатошкального бутстрапування (*multiscale bootstrap resampling, AU*), червоне число – це також *p-value*, проте розрахований за результатами звичайного нормального бутстрапування (*normal bootstrap resampling, BP*).

Отримані гістограми були побудовані з використанням пакету *ggplot 2* у середовищі R, програмного забезпечення *Statistica 6.0* та *Microsoft® Office Excel*.

Обробку отриманих фотографій ліхенофільних грибів та лишайників степової зони України проводили за допомогою програмного забезпечення *Adobe® Photoshop®*. При створенні картограм використовували географічну інформаційну систему *Quantum GIS 3.4.15* (*Quantum GIS Development Team, 2016*).

3.2 Методи культивування та молекулярно-генетичних досліджень

Культури грибів обраних модельних видів було отримано на базі лабораторії молекулярної біології Херсонського державного університету відповідно до протоколів, що прийняті в Інституті грибного біорізноманіття Вестердейк (*Crous et al., 2009*). Як поживні середовища для культивування використовували 2 % картопляно-декстрозний (КДА) та мальт екстракт (МЕА) агару. КДА готували таким чином: до 20 г очищеної картоплі додавали 50 мл дистильованої води та варили за температури 80-90°C протягом 15 хв. Суміш фільтрували, доводили до об'єму 100 мл за допомогою дистильованої води, додавали 2 г сухої глюкози та 2 г

агару. Отримане живильне середовище автоклавували та розливали по чашкам Петрі. МЕА готували таким чином: до 3 г солода додавали 50 мл дистильованої води та варили за температури 80-90°C протягом 15 хв. Суміш фільтрували, доводили до об'єму 100 мл за допомогою дистильованої води, додавали 2 г агару та 1,5 мл екстракту з *Xanthoria parietina*. Отримане живильне середовище автоклавували та розливали по чашках Петрі.

Для отримання чистої культури дослідженого гриба використовували метод мультиконідиальної культури (Vomar & Knöpfel, 1992). Відповідно до цього методу культуру отримували двома різними шляхами: 1) конідії целоміцетів та гіфоміцетів поміщали у краплю стерильної води (голкою чи петлею знімали верхню частину колонії гіфоміцетів або ж внутрішній вміст конідіями у випадку целоміцетів), гомогенізували суспензію та переносили її на поверхню живильного агарозного середовища в чашку Петрі; 2) лезом зрізали частину колонії гіфоміцета разом зі сланню лишайника та робили відбиток на поверхні живильного агарозного середовища.

Чашки Петрі поміщали до неосвітленого термостата за температури +25°C на 12 год з подальшим 12 годинним переміщенням чашок до ламінарного боксу під ультрафіолетовим світлом. Далі спостерігали за проростанням конідій та проводили відповідні розділення різнорідних колоній у нові чашки Петрі.

Для отриманих чистих культур проводили дослідження швидкості росту колонії (кожні 12 год) та її морфологічних показників. При описі колонії відмічали параметри, що наведені нижче: будова (пухка, ватоподібна, павутиноподібна тощо), поверхня (рівна, горбиста, складчаста, зональна), колір верхнього та нижнього боку, форма, будова крайової частини, будова центральної частини (кратероподібна, рівна, горбоподібна), наявність ексудату. Зберігали отримані чисті культури у лабораторному холодильнику за температури +2°C.

Виміри радіальної швидкості росту колоній проводили таким чином: частину колонії гриба пересаджували в центр чашки Петрі, наступного дня вимірювали відстань від центру колонії до її краю за допомогою стереомікроскопа Optica Italica та камери для мікрооб'єктів «Levenhuk C510 NG» (з відповідним програмним

забезпеченням). Виміри проводили кожного дня протягом тижня. Дані заносили до таблиці Excel, де проводили відповідні розрахунки.

Геномну ДНК виділяли з міцелію та пікнід, що зростають в умовах культури з використанням модифікованого СТАВ-методу (Doyle & Doyle, 1990; Тарєєв et al., 2011). Для проведення полімеразно-ланцюгової реакції використовували універсальні праймери ITS1 5'– TCCGTAGGTGAACCTGCGG –3' та ITS4 5'– TCCTCCGCTTATTTGATATGC –3' (White et al., 1990). Ампліфікацію проводили відповідно до такого протоколу (Ekman, 2001): 2 хв денатурації при 94°C, з подальшими 6 циклами 60 с денатурації при 94°C, 60 с відпалювання при 60°C та 105 с синтезу при 72°C; з подальшими 34 циклами 30 с денатурації при 94°C, 30 с відпалювання при 52°C та 105 с синтезу при 72°C; з фінальним синтезом тривалістю 2 хв при 72°C. Якість проведеної реакції перевіряли шляхом візуальної ідентифікації за допомогою електрофорезу у 1 % агарозному гелі з використанням етидіум броміду. Секвенування отриманого ПЛР продукту проводили з використанням праймерів ITS1 та ITS4 на комерційній основі у компанії Macrogen Inc. (<http://www.Macrogen.com>, The Netherlands).

Обробку отриманих нуклеотидних послідовностей проводили у програмному середовищі MEGA X (Kumar et al., 2008). Таксономічну приналежність отриманих послідовностей визначали шляхом порівняння з депонованими у профільних базах даних зразками, з використанням інтегрованого інструменту пошуку BLAST (у випадку бази даних послідовностей NCBI) та аналогічних інструментів на платформі UNITE. Отримані послідовності депоновані до бази UNITE (Nilsson et al., 2018).

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ДО РОЗДІЛУ 3.

Кондратюк, С. Я. (2008). *Індикація стану навколишнього середовища України за допомогою лишайників*. Київ: Наукова думка.

Леонт'єв, Д. В. (2008). *Флористичний аналіз у мікології: підручник*. Харків: Вид. група «Основа».

Тарєєв, А. С., Гірін, А. І., Карпенко, Н. І., Тищенко, О. В., & Костіков, І. Ю. (2011). Модифікована методика виділення ДНК з гербарних зразків. *Чорноморськ. бот. ж.*, 7(4), 309–317.

Abarenkov, K., Tedersoo, L., Nilsson, R. H., Vellak, K., Saar, I., Veldre, V., ... Kõljalg, U. (2010). PlutoF – a web based workbench for ecological and taxonomic research, with an online implementation for fungal ITS sequences. *Evolutionary Bioinformatics*, 6, 189–196. <https://doi.org/10.4137/EBO.S6271>

Ametrano, C. G., Knudsen, K., Kocourková, J., Grube, M., Selbmann, L., & Muggia, L. (2019). Phylogenetic relationships of rock-inhabiting black fungi belonging to the widespread genera *Lichenothelia* and *Saxomyces*. *Mycologia*, 1–34. <https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1543510>

Bomar, M. T., & Knöpfel, S. A. (1992). A method for the estimation of the culturing quality of dehydrated mycological media. *International Journal of Food Science and Technology*, 27(5), 589–592.

Crous, P. W., Verkley, G. J. M., Groenewald, J. Z., & Samson, R. A. (2009). *Fungal Biodiversity. (CBS Laboratory Manual Series no.1.)*. Utrecht: CBS-KNAW Fungal Biodiversity Centre.

Doyle, J. J., & Doyle, J. L. (1990). Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*, 12, 13–15.

Ekman, S. (2001). Molecular phylogeny of the *Bacidiaceae* (Lecanorales, lichenized Ascomycota). *Mycological Research*, 105(7), 783–797.

Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2011). Estimating species richness. *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*, 12, 39–54.

Kumar, S., Nei, M., Dudley, J., & Tamura, K. (2008). MEGA: A biologist-centric software for evolutionary analysis of DNA and protein sequences. *Briefings in Bioinformatics*, 9(4), 299–306. <https://doi.org/10.1093/bib/bbn017>

Nilsson, R. H., Larsson, K.-H., Taylor, A. F. S., Bengtsson-Palme, J., Jeppesen, T. S., Schigel, D., ... Abarenkov, K. (2018). The UNITE database for molecular identification of fungi: handling dark taxa and parallel taxonomic classifications. *Nucleic Acids Research*, 1, 1–7.

Pino-Bodas, R., Zhurbenko, M. P., & Stenroos, S. (2017). Phylogenetic placement within Lecanoromycetes of lichenicolous fungi associated with *Cladonia* and some other genera. *Persoonia - Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*, 39(1), 91–117. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2017.39.05>

White, T. J., Bruns, T., Lee, S., & Taylor, J. (1990). Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In *PCR protocols: a guide to methods and applications* (pp. 315–322). San Diego: Academic Press.

РОЗДІЛ 4.

ОСОБЛИВОСТІ ВИДОГО СКЛАДУ ЛІХЕНОФІЛЬНОЇ МІКОБІОТИ СТЕПОВОЇ
ЗОНИ УКРАЇНИ**4.1 Систематична структура**

Відповідно до результатів проведеного дослідження складено список, що містить інформацію про 155 видів ліхенофільних грибів та 13 ліхенофільних лишайників, які відносять до 75 родів, 41 родини, 24 порядків та 7 класів відділу Ascomycota, а також 8 родів, 6 родин, 5 порядків та 2 класів відділу Basidiomycota.

Аналіз розподілу видів між таксонами вищих рангів на сьогодні є поширеним методом індикації регіональних особливостей біоти. Зокрема, у світовому масштабі переважна більшість представників ліхенофільної мікобіоти представлена сумчастими грибами, тому відсоткове співвідношення складає 96 % : 4 %. Як зазначають автори в останньому зведеному чеклісті цих грибів (Diederich et al., 2018), подібне кількісне співвідношення між представниками двох відділів є досить стабільним та не змінювалось протягом останніх 15 років (Lawrey & Diederich, 2003). Ці показники у межах дослідженої мікобіоти майже відповідають загальним світовим тенденціям і становлять 94,6 % : 5,4 % (Табл. 4.1).

З метою аналізу систематичної структури дослідженої мікобіоти та можливості коректного порівняння між кількома біотами визначають провідні таксони (роди, родини, порядки), кількість видів у межах яких більша ніж таксономічний коефіцієнт. Останній розраховується як середнє значення кількості видів у межах таксонів одного рівня. Отже, таксономічний коефіцієнт на рівні класу становить 18,6, порядку – 5,8, родини – 3,6, роду – 2,02. Загалом, значення родового коефіцієнта, який визначає родову представленість видів на конкретній території, що надалі використовують для порівняльно-флористичних досліджень, знаходиться біля нижньої межі цього показника (2,2–3,8) для регіональних мікобіот (Журбенко, 2011). Ці дані, з одного боку, можуть вказувати на відносно таксономічне багатство ліхенофільної мікобіоти степової зони, адже частка видів, що належать до 10 провідних родів досить низька, а з іншого боку, сучасні

таксономічні дослідження цієї групи неминуче призводять до збільшення кількості таксонів надвидового рангу, що відображається на таксономічних співвідношеннях, що використовують під час класичного флористичного аналізу (Леонт'єв, 2008). Таксони, що містять число видів більше середнього, розглядаємо як провідні для території дослідження.

Провідними класами для території дослідження виявились *Dothideomycetes* та *Sordariomycetes* (80 та 19 видів відповідно), а також анаморфні гриби відділу *Ascomycota* (18 видів) (Рис. 4.1). Загальний спектр представлених класів, що містять ліхенофільні види є цілком ідентичним до світового (Журбенко, 2011; Diederich et al., 2018), а переважання за чисельністю трьох класів *Dothideomycetes*, *Sordariomycetes* та *Lecanoromycetes* (якщо не брати до уваги гриби з не визначеною таксономічною позицією *Ascomycota Incertae sedis*) дає змогу припустити, що спектр класів ліхенофільної мікобіоти відображає загальні таксономічні тенденції такої екологічної групи як ліхенофіли, проте постає не дієвим при визначенні регіональних особливостей мікобіоти.

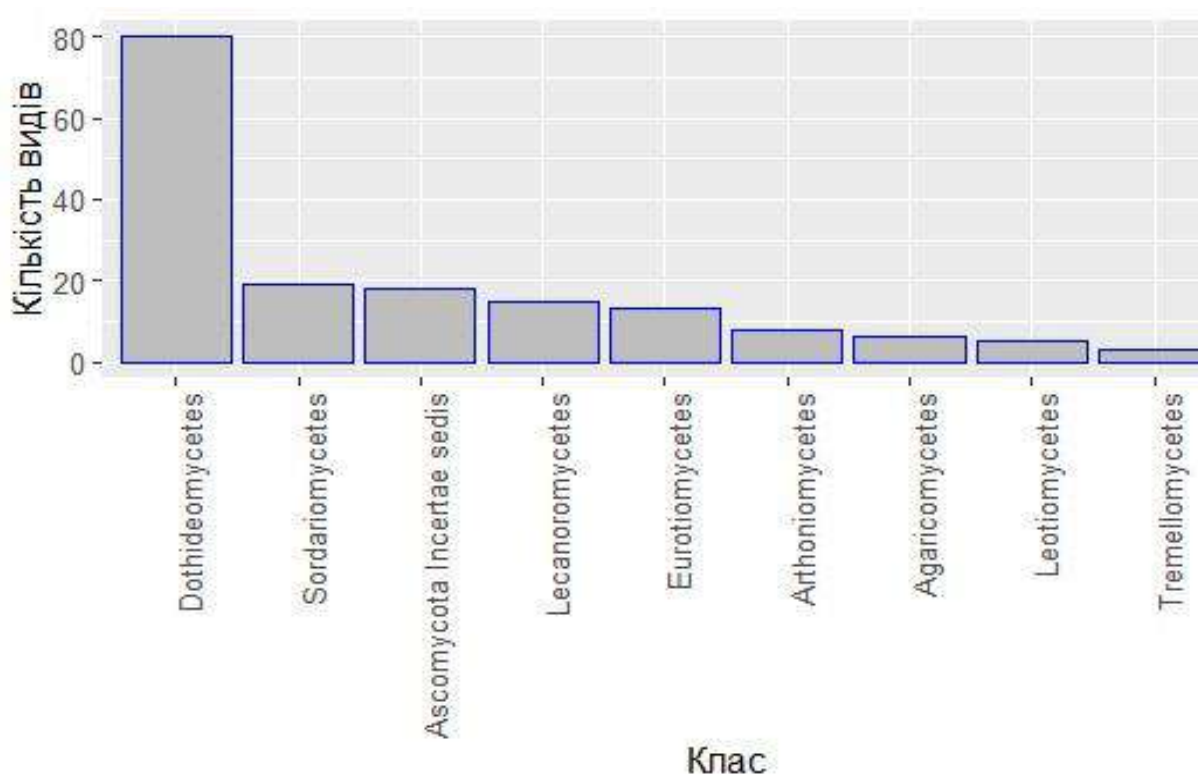


Рис. 4.1 Розподіл класів виявленої мікобіоти за кількістю видів.

Під час аналізу таксономічних спектрів ліхенофільних грибів степової зони та світу на рівні порядків встановлено, що провідні позиції обох мікобіот займають Arthoniales, Dothideales, Collemopsidiales, Hypocreales, Lichenotheliales, Mycosphaerellales, Pleosporales та Verrucariales, проте градація порядків відповідно до кількості видів варіює (Рис. 4.2). Зокрема, такий порядок як Arthoniales у світовій ліхенофільній мікобіоті займає передову позицію, проте у дослідженій біоті – він досить нечисельний та знаходиться в кінці списку провідних таксонів. Подібну ситуацію можна пояснити тим, що ліхенофільні представники порядку – це вузькоспецифічні види, значна частина яких описана за межами Голарктичного царства (Diederich et al., 2018), тому і кількість видів у межах степової зони не може бути значною.

Особливістю ліхенофільної мікобіоти степової зони у порівнянні зі світовою є дуже низька чисельність видів порядку Tremellales, що є численним у світовому масштабі, проте приурочений до конкретних видів лишайників господарів, які не трапляються на території степової зони України.

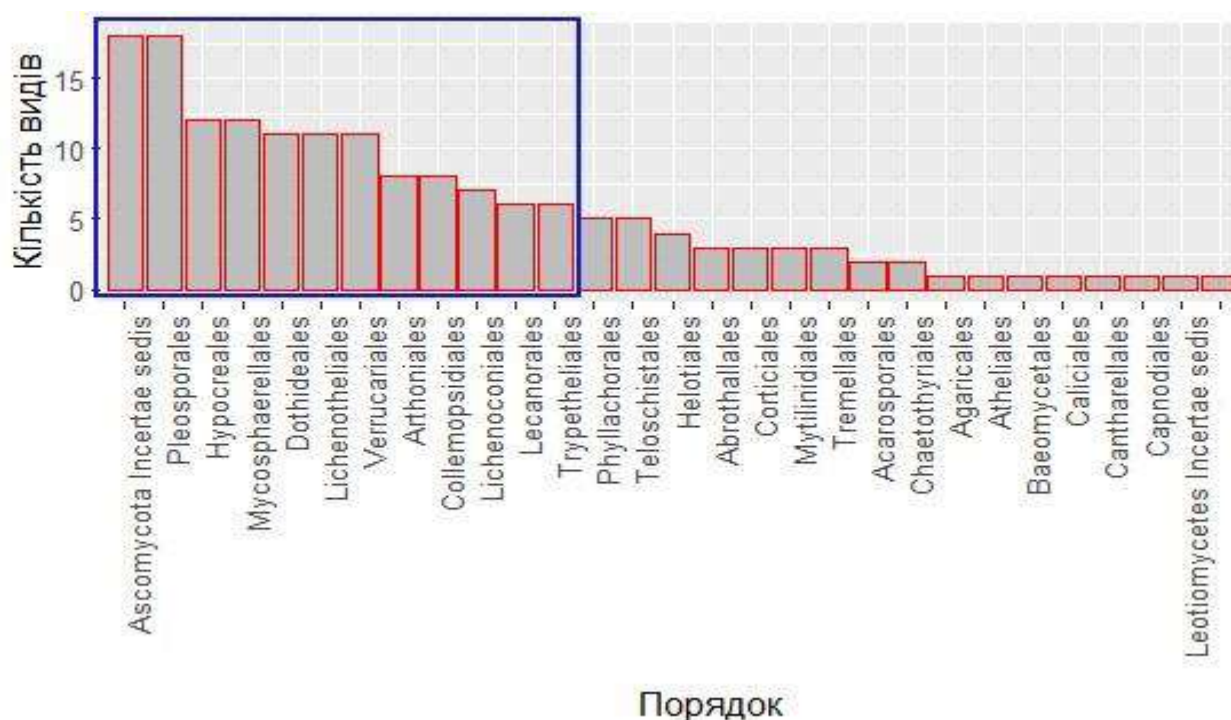


Рис. 4.2 Спектр порядків ліхенофільної мікобіоти за кількістю видів. Провідні порядки виділені синім квадратом.

Ще однією виявленою особливістю дослідженої мікобіоти є значна кількість видів порядку *Lichenotheliales*. Види цього роду широко поширені на територіях з екстремальними умовами навколишнього середовища. Разом з кількома іншими порядками, *Lichenotheliales* об'єднують в групу грибів, що поселяються на гірських породах (англ. *rock-inhabiting fungi*) (Ametrano et al., 2019). Тому така значна чисельність порядку в межах степової зони частково зумовлена природною стійкістю представників до несприятливих умов середовища, що зумовлює колонізацію як відкритих ділянок субстрату (силікатні відслонення тощо), так і подальше ураження лишайників та перехід до ліхенофільного способу життя.

Основні провідні роди (родовий коефіцієнт яких є більшим від середнього показника для роду – 2,02) представлені в таблиці 4.2. Найбільшою кількістю видів, як і в світовій ліхенофільній мікобіоті, так і в більшості регіональних мікобіот, представлений рід *Stigmatidium* (Табл. 4.2). Це космополітний рід, що включає 94 описані види піреноміцетів із слабо розвиненим гаматецієм, фізітунікатними сумками та здебільшого двоклітинними безбарвними спорами (Diederich et al., 2018). Ці види можуть уражати широкий спектр лишайників, проте одним з основних критеріїв внутрішньородової диференціації є субстратна приуроченість, саме тому деякі автори (Журбенко, 2013) зазначають, що виділення видів таким чином є некоректним і призводить до плутанини. Рід *Zwackhiomyces*, який на території дослідження представлений 8 видами, також входить у 20 найчисельніших ліхенофільних родів світу.

Роди *Lichenostigma* та *Lichenoconium*, які є провідними у ліхенофільній мікобіоті степової зони, не мають подібних провідних позицій на світовому рівні. Подібне домінування цих родів відображає регіональні особливості мікобіоти, що визначаються несприятливими (високі показники сонячної радіації) умовами навколишнього середовища, а також поширенням видів лишайників господарів на території дослідження.

Положення за чисельністю видів роду *Pronectria* відповідає аналогічним показникам світової ліхенофільної мікобіоти, а от у випадку видів роду *Arthonia* – позиція є досить низькою.

Систематична структура ліхенофільної мікобіоти степової зони України

Клас	Порядок	Родина	Рід
1	2	3	4
Відділ Ascomycota			
Arthoniomycetes	Arthoniales	Arthoniaceae	<i>Arthonia</i> (5)
			<i>Briancoppinsia</i> (1)
		Roccellaceae	<i>Opegrapha</i> (1)
			<i>Phacothecium</i> (1)
Ascomycota Incertae sedis	Ascomycota Incertae sedis	Ascomycota Incertae sedis	<i>Acaroconium</i> (3)
			<i>Codonmyces</i> (1)
			<i>Cornutispora</i> (1)
			<i>Epithamnolia</i> (1)
			<i>Henfellra</i> (1)
			<i>Intralichen</i> (3)
			<i>Katherinomyces</i> (1)
			<i>Lawalreea</i> (1)
			<i>Lichenohendersonia</i> (2)
			<i>Refractohilum</i> (2)
			<i>Rosellinula</i> (1)
			<i>Trichoconis</i> (1)
			<i>Vouauxiella</i> (1)
			<i>Xanthoriicola</i> (1)
Dothideomycetes	Abrothallales	Abrothallaceae	<i>Abrothallus</i> (3)
	Capnodiales	Cladosporiaceae	<i>Cladosporium</i> (1)
	Collemopsidiales	Xanthopyreniaceae	<i>Zwackhiomyces</i> (8)
	Dothideales	Dothideales Incertae sedis	<i>Buelliella</i> (1)
			<i>Cercidospora</i> (4)
			<i>Endococcus</i> (4)
			<i>Homostegia</i> (1)
			<i>Plowrightia</i> (1)
	Lichenoconiales	Lichenoconiaceae	<i>Lichenoconium</i> (1)
	Lichenotheliales	Lichenotheliaceae	<i>Lichenostigma</i> (8)
			<i>Lichenothelia</i> (3)
	Mycosphaerellales	Mycosphaerellaceae	<i>Sphaerellothecium</i> (2)
			<i>Stigmatidium</i> (10)
	Mytilinidiales	Mytiliniaceae	<i>Taeniolella</i> (3)
	Pleosporales	Didymellaceae	<i>Ascochyta</i> (1)
			<i>Chaetopyrena</i> (1)
			<i>Didymellopsis</i> (2)
			<i>Epicoccum</i> (1)
		Dacampiaceae	<i>Dacampia</i> (1)
			<i>Pyrenidium</i> (1)

Продовження табл. 4.1

1	2	3	4
			<i>Weddellomyces</i> (2)
		Phaeosphaeriaceae	<i>Didymocyrtis</i> (5)
		Montagnulaceae	<i>Microsphaeropsis</i> (1)
		Pleosporaceae	<i>Pleospora</i> (1)
		Cucurbitariaceae	<i>Pyrenochaeta</i> (1)
	Trypetheliales	Polycoccaceae	<i>Clypeococcum</i> (3)
			<i>Polycoccum</i> (3)
Eurotiomycetes	Chaetothyriales	Herpotrichiellaceae	<i>Cladophialophora</i> (1)
		Rhynchostomataceae	<i>Sclerococcum</i> (1)
	Verrucariales	Adelococcaceae	<i>Adelococcus</i> (1)
		Verrucariaceae	<i>Lichenodiplis</i> (1)
			<i>Merismatium</i> (1)
			<i>Muellerella</i> (4)
			<i>Phaeospora</i> (1)
			<i>Placocarpus</i> (1)
			<i>Placopyrenium</i> (1)
			<i>Verrucula</i> (1)
Lecanoromycetes	Acarosporales	Acarosporaceae	<i>Acarospora</i> (1)
			<i>Polysporina</i> (1)
	Baeomycetales	Xylographaceae	<i>Lambiella</i> (1)
	Caliciales	Caliciaceae	<i>Diplotomma</i> (1)
	Lecanorales	Catillariaceae	<i>Catillaria</i> (1)
		Pilocarpaceae	<i>Epicladonia</i> (2)
		Ramalinaceae	<i>Lecania</i> (1)
			<i>Toninia</i> (2)
	Teloschistales	Teloschistaceae	<i>Caloplaca</i> (5)
Leotiomycetes 5	Helotiales	Helotiaceae	<i>Brackelia</i> (1)
			<i>Unguiculariopsis</i> (1)
		Helotiales Incertae sedis	<i>Llimoniella</i> (2)
	Leotiomycetes Incertae sedis	Leotiomycetes Incertae sedis	<i>Epicladonia</i> (1)
Sordariomycetes	Hypocreales	Hypocreales Incertae sedis	<i>Acremonium</i> (3)
		Bionectriaceae	<i>Nectriopsis</i> (1)
			<i>Pronectria</i> (7)
		Hypocreales Incertae sedis	<i>Trichothecium</i> (1)
	Phyllachorales	Phyllachoraceae	<i>Lichenochora</i> (5)
	Sordariales	Sordariales Incertae sedis	<i>Roselliniella</i> (1)
	Sordariomycetes Incertae sedis	Sordariomycetes Incertae sedis	<i>Sarcopyrenia</i> (1)
Відділ Basidiomycota			
Agaricomycetes	Agaricales	Hygrophoraceae	<i>Eonema</i> (1)

Продовження табл. 4.1

1	2	3	4
	Atheliales	Atheliaceae	<i>Athelia</i> (1)
	Cantharellales	Ceratobasidiaceae	<i>Ceratobasidium</i> (1)
	Corticiales	Corticaceae	<i>Erythricium</i> (1)
			<i>Laetisaria</i> (1)
			<i>Marchandiomyces</i> (1)
Tremellomycetes	Tremellales	Carcinomycetaceae	<i>Heterocephalacria</i> (2)
		Tremellaceae	<i>Tremella</i> (1)

Таблиця 4.2

**Спектр провідних родів за кількістю видів ліхенофільної мікобіоти
степової зони України**

Рід	К-ть видів	% від загальної кількості	% від відомих в світі
<i>Stigmidium</i>	10	5,9	10,6
<i>Zwackhiomyces</i>	8	4,7	22,8
<i>Lichenostigma</i>	7	4,1	33,3
<i>Lichenoconium</i>	7	4,1	46,6
<i>Pronectria</i>	6	3,6	13,6
<i>Arthonia</i>	5	2,9	4,2
<i>Caloplaca s.l.</i>	5	2,9	12,5
<i>Didymocyrtis</i>	5	2,9	19,2
<i>Lichenochora</i>	5	2,9	11,3
<i>Cercidospora</i>	4	2,3	10,0
<i>Endococcus</i>	4	2,3	9,1
<i>Muellerella</i>	4	2,3	33,3
<i>Polycoccum</i>	4	2,3	6,6

Зокрема, у світі ліхенофільні представники останнього налічують 140 видів, що поширені на широкому спектрі господарів, які, у більшості своїй, є тропічними, бореальними та неморальними видами.

Також, положення за кількістю видів таких родів як *Lichenochora*, *Cercidospora*, *Endococcus* та *Polycoccum* відповідає загальносвітовим тенденціям. Проте їх представлення відносно загальної кількості описаних видів не коливається у межах від 6% до 10%. У випадку роду *Cercidospora* досить низьку представленість видів у порівнянні із їх загальною кількістю можна пояснити тим, що гіпотетично центром поширення цієї групи є Північна Голарктика. Це

припущення було зроблено на основі аналізу поширення видів роду, 60 % яких приурочені до зростання у межах альпійських та бореально-альпійських біомів (Zhurbenko & Triebel, 2003). Ця гіпотеза знаходить своє підтвердження у подальших дослідженнях, які констатують відсутність (Etayo & Sancho, 2008) або низьку їх представленість (1 вид) (Hafellner & Mayrhofer, 2007) на території Південної Півкулі.

Діаметрально протилежна ситуація з родом *Lichenochora*, який у світі представлений 44 видами (Diederich et al., 2018). Види цього роду уражають ксерофільні середземноморські лишайники, тому спеціалісти з таксономії та екології цього роду припускають, що оптимум зростання *Lichenochora* тяжіє до більш аридних південних біомів (Navarro-Rosinés et al., 1998), тому значного поширення на території степової зони України вид не має.

Провідні позиції за кількістю видів у межах території дослідження має рід *Didymocyrtis*, характерними ознаками якого є перитеціоїдні плодові тіла, парафізоїдні стерильні елементи, фісситунікатні 4–8-спорові сумки, 1–3 септовані коричневі аскоспори та *Phoma*-подібну анаморфну стадію (Ertz et al., 2015). Враховуючи значний сплеск молекулярно-генетичних досліджень роду та опису нових видів (van den Boom & Clerc, 2017; Khodosovtsev et al., 2018), що призводить до встановлення відповідності між анаморфною та телеоморфною стадіями, таксономічне розуміння видів постійно змінюється, а сама кількість видів збільшується. Саме тому значна чисельність видів цього роду не може бути об'єктивно характеристикою регіональних особливостей дослідженої ліхенофільної мікобіоти.

Характерною особливістю дослідженої ліхенофільної мікобіоти є відсутність родів *Chaenothecopsis*, *Lichenopeltella* та *Plectocarpon*, які є провідними у світовій мікобіоті. Подібну ситуацію можна пояснюють тим, що лишайники господарі на яких зростають представники цих родів є бореальними або неморальними видами, а також не були відмічені у межах степової зони України.

Отже, в результаті аналізу систематичної структури ліхенофільної мікобіоти степової зони України, встановлено, що розподіл надвидових таксонів, у загальних

рисах, відповідає світовому, проте має низку особливостей. По-перше, це домінування таких родів як *Lichenostigma* та *Lichenosonium*, що відображає регіональні особливості дослідженої мікобіоти, а саме поширення на території ксерофільних лишайників-господарів. По-друге, для окремих родів, які у світовій ліхенофільній мікобіоті представлені значною кількістю видів, представленість є низькою (*Lichenochora*) або вони не були виявлені (*Chaenothecopsis*, *Lichenopeltella* та *Plectocarpon*). Це може бути пов'язане з особливостями поширення лишайників-господарів.

4.2 Оцінка видового різноманіття

Під час опрацювання власних зборів, колекцій провідних ліхенологічних гербаріїв України та аналізу літературних джерел встановлено, що ліхенофільна мікобіота степової зони України представлена 168 видами.

Аналіз видового складу та багатства мікобіоти з використанням сучасних підходів та статистичних методів, постає важливим та базовим завданням будь-яких флористичних досліджень. Широкого використання отримали індекси повноти вивчення дослідженої біоти та репрезентативності отриманої вибірки. Основним завданням таких індексів є опосередковане відображення абсолютних показників (кількість видів та зразків) та створення умов для коректного порівняння кількох вибірок (зазвичай різних за об'ємом).

Одним з найпростіших показників, що відображає багатство видового складу є представленість світової біоти на території дослідження, що розраховують як відношення виявлених видів до загальної кількості описаних у світі. Під час дослідження ліхенофільної мікобіоти степової зони було виявлено 168 ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників, що становлять 7,2 % від світової (загальна кількість описаних видів цієї групи 2319 (Diederich et al., 2018)). У межах України цей показник становить 66,9 % (за умови 257 видів у межах України відповідно до бази даних автора). Проте, жоден з цих показників не може коректно відобразити флористичне багатство території дослідження, адже вони сильно тяжіють до таких суб'єктивних показників як ступінь вивчення

ліхенофільних грибів у світі чи Україні (зокрема, у випадку світової мікобіоти цей відсоток може бути досить низьким, а у випадку України – надто високим, через недостатній рівень дослідження всієї території).

Одним з досить поширених індексів, що використовують у мікофлористичних дослідженнях є міра Тюринга (Леонт'єв, 2008). Відповідно до розрахунків цієї міри, прогнозована кількість видів на території степової зони України становить 218 (Рис. 4.3).

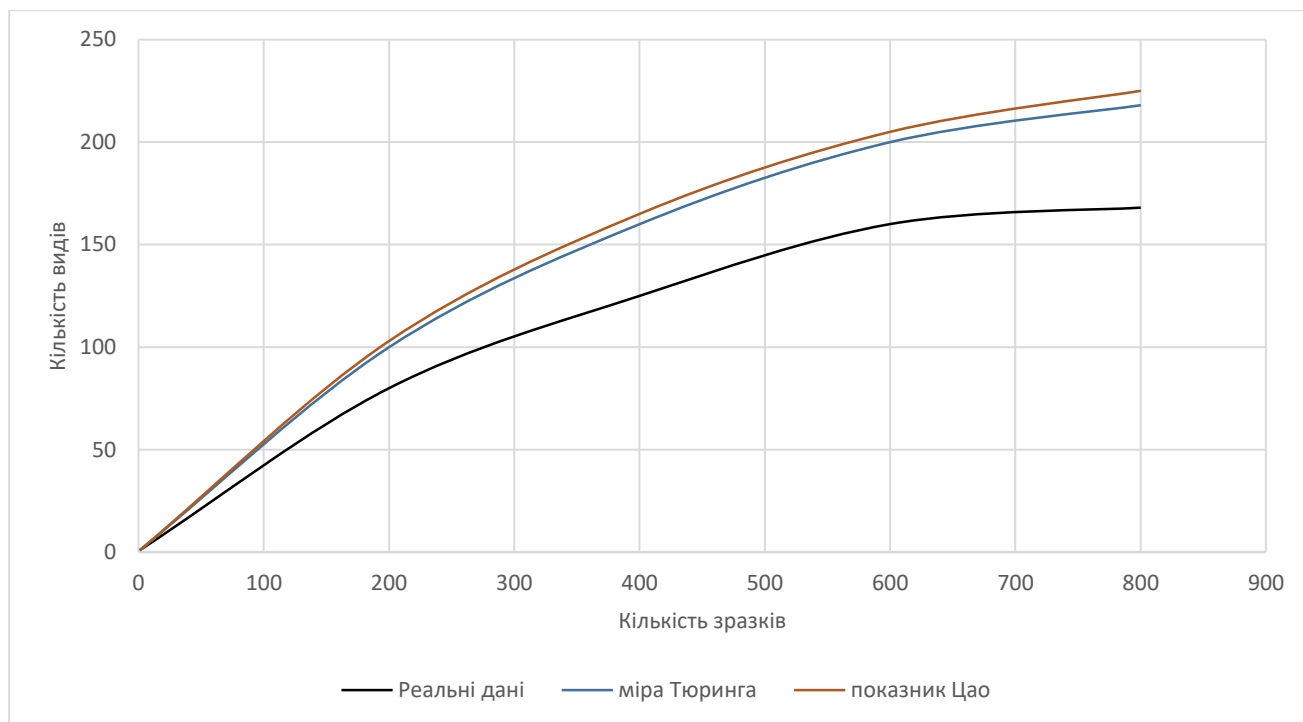


Рис. 4.3 Криві накопичення кількості видів за власними даними, мірою Тюринга та показником Цао.

У сучасній мікологічній літературі, досить часто разом з мірою Тюринга використовують інші непараметричні індекси такі як показник Цао (Gotelli & Colwell, 2011). Відповідно до останнього, то прогнозована кількість видів ліхенофільних грибів на території дослідження складає 225 видів. Проте, цей показник здатен коректно відобразити результати лише за наявності значного представлення класів з низькою частотою, тобто рідкісних видів. Як показано на Рис. 4.16, крива значення прогнозованої кількості видів за двома індексами починає виходити на плато на рівні 800–900 зразків, це свідчить про те, що отримана вибірка

із 870 зразків є коректною та репрезентативною, а подальше її збільшення слабо вплине на збільшення чисельності видів.

Отже, середнє прогнозоване значення кількості видів за двома індексами становить 221 вид ліхенофільних лишайників та грибів. Станом на сьогодні, на території степової зони України відмічено 168 представників ліхенофільної мікобіоти, що складає 76,01 % від прогнозованої кількості видів. Подібний показник інтерпретують як високий рівень вивченості території та репрезентативності вибірки. Проте, якщо врахувати особливості життєвої стратегії ліхенофільних грибів та прогнозовані показники кількості видів, то подальші дослідження цього компонента мікобіоти є досить актуальними.

4.3 Нові для науки види, описані під час дослідження

Під час проведення досліджень ліхенофільної мікобіоти степової зони України було виявлено та описано як нові для науки 5 видів ліхенофільних грибів: *Didymocyrtis trassii*, що уражає слань *Cetraria aculeata*, виявлено з кількох локалітетів на території нижньодніпровських пісків. *Pleospora xanthoriae*, на слані та апотеціях *Xanthoria parietina*, що відомий з двох локалітетів на півдні України. *Roselliniella lecideae*, що уражає слань *Lecidea fuscoatra* на території м. Кривий Ріг. *Trichoconis hafellneri* – гіфоміцет, що уражає *Athallia pyracea* та *Xanthoria parietina* у Полтавській та Херсонській областях. *Zwackhiomyces polischukii*, який було виявлено на слані кількох епіфитних видів роду *Vacidia* на території Криму та Хмельницької області.

Didymocyrtis trassii Suija, Darmostuk & Khodos., in Khodosovtsev, Darmostuk, Suija & Ordynets, *Lichenologist* **50**(5): 532 (2018) (Рис. 4.4)

Мікобанк № 823931

Тип: Україна, Херсонська обл., Голопристанський р-н, дорога між с. Буркути та с. Промінь, 46°21'53.1" N, 32°46'22" E, alt 42 m, на слані *Cetraria aculeata*, на піщаних дюнах, 21.11.2015, збр. О. Ходосовцев (Голотип – KHER 9327, Ізотипи – KHER 9326, 9325, TU84808).

Аскоми невідомі. Конідіоми пікнідіальні, *Phoma*-типу. Вегетативний міцелій світло коричневий, занурений у слань господаря, 1–2 мкм завтовшки. Пікнідіальні конідіоми поодинокі, напівзанурені, чорні, овальні, (60–)70–100(–110) мкм (n=15) у діаметрі. Стінка 25–35 мкм завтовшки, складається з 3–4 шарів зовнішніх коричневих клітин та 2–3 – гіалінових внутрішніх; клітини псевдопаренхіматозні, товстостінні, (3,5–)3,5–5,5(–7,5) мкм (n=20), коричневий пігмент стає оливково-чорним у розчині К. Конідієносці відсутні. Конідіогенні клітини ампулоподібні, несептовані, безбарвні, гладкостінні, (5–)6,4–9,2(–10) × (3–)3,5–5,5(–6) мкм (n=20). Конідії глобластичні, грушоподібні до булавоподібних, прямі або злегка зігнуті, зазвичай зі звуженою нижньою частиною, безбарвні, гладкостінні, з незначним периспорієм, апікальна частина округла, базальна – округла до злегка усіченої, з численними олійними краплями, (12–)14,2–18,2(–20,5) × (4,2–)5,0–7,2(–8,3) мкм (n=100), периспорій до 2 мкм завтовшки, відношення довжина / ширина складає (1.8–)2.2–3.2(–3.9).

Екологія та поширення. Вид відомий лише на *Cetraria aculeata*. Згідно з поглядами Д. Ерца з колегами (Ertz et al., 2015) ліхенофільні представники роду *Didymocyrtis* проявляють високу специфічність при виборі господаря (такі види як *D. pseudeverniae*, *D. xanthomendozae*) або можуть вражати різні роди лишайників (*D. consimilis*, *D. cladoniicola*, *D. foliaceiphila*, *D. melanelixiae*). Новий вид належить до першої групи. Він зростає, зазвичай, на нижніх гілочках товстих куртин *Cetraria aculeata* на пісках і не викликає жодних видимих пошкоджень слані господаря. Відомий лише з піщаних дюн Нижнього Дніпра.

Обговорення. Реконструкція філогенетичних зв'язків за допомогою ITS фрагменту рибосомальної ДНК показує, що отримані послідовності нового виду є сестринською групою по відношенню до *D. pseudeverniae*. Обидва види утворюють довгі конідії з численними олійними краплями, в той час як інші ліхенофільні представники роду *Didymocyrtis* характеризуються значно меншими конідіями, що мають 1–2 олійні краплі, які локалізовані на кінцях (Ertz et al., 2015).

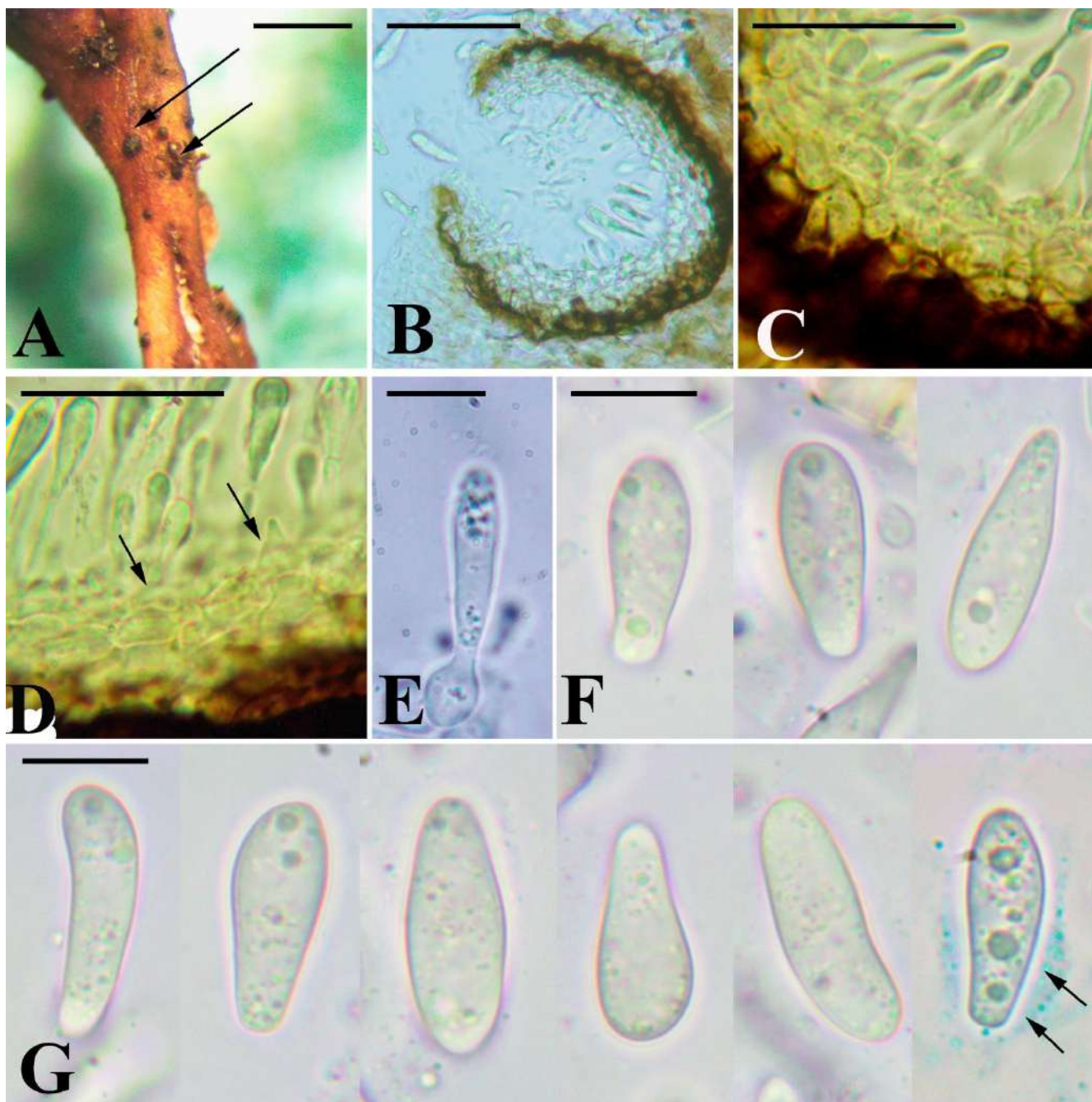


Рис. 4.4 *Didymocyrtis trassii* Suija, Darmostuk & Khodos: A – конідіоми на слані господаря; B – зріз через конідіоми; C – стінка конідіоми; D – конідіогенна клітина; E – конідія разом з конідіогенною клітиною; F–G – конідії у воді (остання у розчині ВСг, стрілкою ідентифіковано периспорій). Масштабна лінійка: A – 1 мм; B – 50 мкм; C, D – 25 мкм; E, F, G – 10 мкм.

Для порівняння морфологічних характеристик було досліджено кілька зразків *D. pseudeverniae* (KNER 9085, TU75667) і встановлено, що конідії цього виду також утворюють периспорій до 1 мкм завтовшки (виміри проводили у розчині ВCr). Окрім вибору господаря (*Pseudevernia* на противагу *Cetraria*), розміри пікнід та конідій *D. trassii* є меншими у порівнянні з *D. pseudeverniae*: конідіями 60–110 мкм у *D. trassii* на противагу 130–170 мкм у останнього (Etayo & Diederich, 1996); конідії у *D. trassii* $12\text{--}20.5 \times 4.2\text{--}8.5$ мкм на противагу $14\text{--}26 \times 6\text{--}9$ мкм (Etayo & Diederich, 1996). Клада, що містить *Didymocyrtis foliaceiphila* також є сестринською групою по відношенню до цих двох видів, проте останній має чіткі морфологічні відмінності (конідії містять дві олійні краплі та є набагато меншими $(5\text{--})5.8\text{--}7.1(-7.5) \times (2\text{--})2.2\text{--}2.7(-3)$ мкм (Diederich et al., 2007)). Деякі конідії *D. trassii*, що мають усічену базальну частину і тому нагадують конідії видів роду *Abrothallus*, проте для конідіогенних клітин останнього характерною особливістю є наявність від однієї до трьох аннеляцій та рефракційний периклинальний комірець при основі конідій (Hawksworth, 1981).

Нещодавно, Д. Ерц з колегами (Ertz et al., 2015) у своїх дослідженнях показав, що деякі види роду *Polycoccum* є телеоморфою видів роду *Didymocyrtis*. Серед відомих видів роду *Polycoccum* лише два види були описані на представниках родини *Parmeliaceae*. Це *Polycoccum montis-wilhelmii* Diederich на *Hypotrachyna* (Aptroot et al., 1997) та *P. crespoae* Váczi & D. Hawksw. на *Xanthoparmelia* (Váczi & Hawksworth, 2001). Обидва ці види відомі з Південної Півкулі та їхні анаморфи не описані.

Pleospora xanthoriae Khodos. & Darmostuk, in Khodosovtsev & Darmostuk, *Opuscula Philolichenum* **15**: 8 (2016) (Рис. 4.5)

Мікобанк № 816157

Тип: Україна, Херсонська обл., Голопристанський р-н, Чорноморський Біосферний Заповідник, на Пн. від озера Грязне, $46^{\circ}27'33''\text{N}$, $31^{\circ}57'38''\text{E}$, піщані дюни, на слані та апотеціях *Xanthoria parietina*, що зростає на рослинних залишках, 29.11.2008, зібр. О. Уманець (Голотип – KNER 9319).

Вегетативні гіфи розсіяні, оливково-коричневі, сконцентровані біля остіолярної частини, занурені у слань господаря, 2–3 мкм завтовшки. Псевдотеції поодинокі, з видимою остіолярною частиною, напівзанурені, зрілі псевдотеції чорні, майже кулясті, (90–)110–180(–220) мкм (n=15). Стінка псевдотеція на поперечному зрізі складається з багатокутних псевдопаренхіматозних клітин (*textura angularis*), (15–)20–30(–35) мкм (n=15) завтовшки. Стінка формується з трьох шарів: тонкий внутрішній шар, що складається з тонкостінних, безбарвних тангенціально подовжених клітин, (7,75–)8,25–9,75(–10,5) × (2,0–)2,25–3,25(–3,5) мкм (n=15); широкий центральний шар, що складається з тонкостінних, гіалінових до світло-коричневих стиснених клітин, (5,5–)5,75–6,75(–7,0) × (3,25–)3,5–4,0(–4,25) мкм (n=20); зовнішній шар тонких аморфних клітин (5,25–)6,0–7,0(–7,25) мкм (n=10) завширшки, з темно-коричневим пігментом, який зосереджений у зовнішніх клітинних стінках. Гаматеції складається з численних, простих або розгалужених та анастомозуючих парафізоїдів, (1,3–)1,7–2,5(–3,3) мкм (n=20), I–, стінка навколо остіолю в молодих псевдотеціях складається з безбарвних багатокутних клітин, 3–5 мкм завширшки, справжня основа перифізоїдів відсутня. Сумки булавоподібні, бітунікатні, 8-спорові, (90–)105–125(–130) × (18–)20–23(–25) мкм (n=20), стінка I–плазма I+ помаранчева. Аскоспори розміщені у сумках в один ряд, еліпсоїдні, блідо-коричневі до золотисто-коричневих (старі спори темно-коричневі), муральні, з 5 поперечними перегородками та 0–2 поздовжніми перегородками, 10–12 клітинні, злегка звужені в області середньої поперечної перегородки, (20,5–)23,0–26,0(–27) × (9–)10,0–12,5(–13) мкм, відношення довжина / ширина (1,9–)2–2,6(–2,9) (n=60); стінки спор 1,0–1,5 мкм завтовшки, периспорій 1,5–3,0 мкм завтовшки. Конідіальна стадія не виявлена.

Екологія та поширення. Новий вид відомий лише з півдня України, де був знайдений на слані та апотеціях *Xanthoria parietina*, яка зростає на корі *Populus tremula* та рослинних залишках (Khodosovtsev & Darmostuk, 2016a).

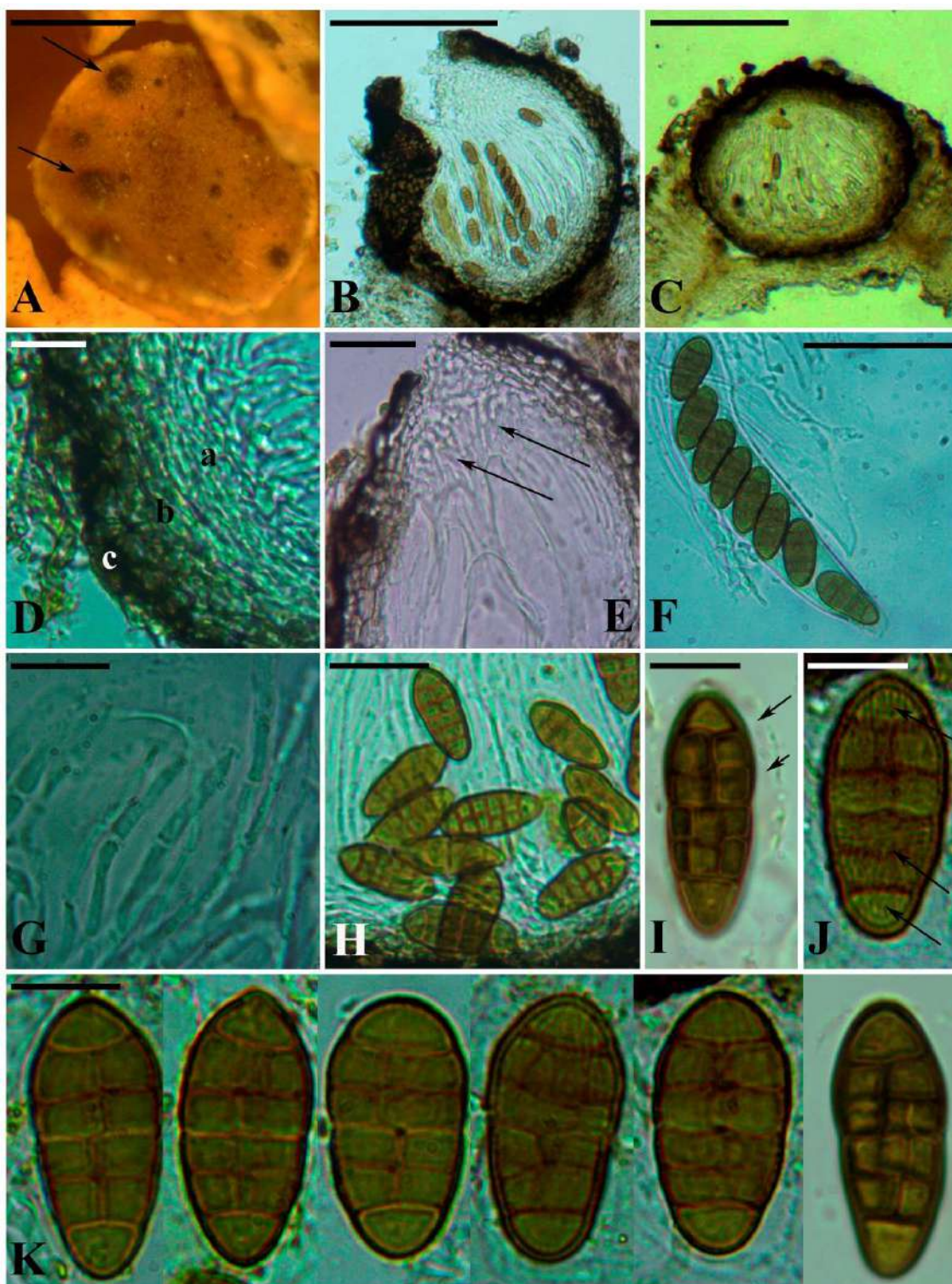


Рис. 4.5 Фенотипічні ознаки *Pleospora xanthoriae*: А – псевдотеції на апотеціях *Xanthoria parietina*, В-С – зріз через псевдотецій, D – трьохшарова стінка, E – апікальна частина, F – сумка з аскоспорами, G – псевдопарафізи, H – муральні аскоспори з штрихуватістю; I-K – муральні аскоспори (на аскоспорах у розчині Люголя видно периспорій). Масштабна лінійка: А – 1 мм; В, С – 100 мкм; E, F – 5 мкм; H – 25 мкм; D, G, I-K – 10 мкм.

Обговорення. Вид *Pleospora xanthoriae* морфологічно подібний до *P. bernandetae*, що росте на *Protoparmeliopsis muralis*, але останній має ширші еліпсоїдні аскоспори (15–17 мкм на противагу 9–13 мкм у *P. xanthoriae*), більші псевдотеції (400 мкм на противагу 90–220 мкм у діаметрі у *P. xanthoriae*) та довші сумки (150–200 мкм на противагу 90–130 мкм у *P. xanthoriae*) (van den Boom, 2015). *Pleospora tretiachii*, яка відмічена на *Aspicilia supertegens* має більші аскоспори (32–88 × 17–25 мкм на противагу 20,5–27 × 9–13 мкм у *P. xanthoriae*) та більші псевдотеції (260–420 мкм на противагу 90–220 мкм у діаметрі у *P. xanthoriae*) (Tretiach & Nimis, 1999). *P. collematum* та *P. croalzii* мають вузчі аскоспори 13 × 4 мкм та 16–21 × 6–7 мкм відповідно та ростуть на різних господарях (Clauzade et al., 1989). Морфологічно *P. xanthoriae* подібний до деяких видів родів *Dacampia* та *Didymocyrtis*. *Dacampia lecaniae*, що зростає на *Lecania fuscella* та має гладкостінні аскоспори з 7 поперечними септами (на противагу 9–11 септ у *P. xanthoriae*) (Kocourková & Knudsen, 2010). Також відомо два види роду *Dacampia*, які ростуть на представниках *Teloschistaceae*, тому теоретично можуть бути сплутані з новим видом. *Dacampia xanthomendozae*, що уражає представників роду *Xanthomendoza*, має довші аскоспори (26,5–35,5 мкм на противагу 20,5–27 мкм у *P. xanthoriae*), з 7 поперечними септами (на противагу 9–11 поперечними септами у *P. xanthoriae*) (Halıcı et al., 2009). *Dacampia caloplacicola* трапляється на *Xanthocarpia crenularia* та має вузчі аскоспори (6–8 мкм на противагу 9–13 мкм завтовшки у *P. xanthoriae*), з 3 поперечними септами (на противагу 9–11 поперечними септами у *P. xanthoriae*) (Halıcı et al., 2009). Новий вид морфологічно подібний до *Didymocyrtis physciae*, який зростає на видах роду *Physcia*, але відрізняється від останнього більшими аскоспорами (20,5–27 × 9–13 мкм на противагу 14,5–16,5 × 6–7 мкм у *D. physciae*) та різними господарями (Brackel, 2010; Hafellner & Zimmermann, 2012; Hafellner, 2015).

Roselliniella lecideae Darmostuk, Khodos. & Naumovich, in Darmostuk, Khodosovtsev, Naumovich & Kharechko, *Turk. J. of Botany* **42**: 356 (2018) (Рис. 4.6)

Тип: Україна, Дніпропетровська обл., м. Кривий Ріг, правий берег р. Демуріна, 47°56'22.4" N, 33°24'02.5" E, alt. 44 m, на слані *Lecidea fuscoatra*, на гранітних брилах, 17.10.2007, зібр. О. Ходосовцев, Г. Наумович (Голотип – KNER 10706; Ізотип – KNER 10707).

Веgetативний міцелій занурений у слань господаря, розгалужений, гладкостінний, світло коричневий, сетований, окремі клітини (6,0–)7,3–9,8(–11,8) × (2,0–)2,8–4,8(–6,5) мкм (n=25). Асками перитеціоїдні, кулясті до напівкулястих, чорна, без розвиненого субікулюму, 150–200 мкм завширшки та 200–250 мкм заввишки, спочатку повністю занурені до напівзанурених у зрілому стані, поодинокі або зібрані в групи по 4–6 перитеція на одній ареолі слані господаря. Стінка перитеція складається з 6–8 шарів клітин, (25–)30–35(–40) мкм (n=25) завтовшки, зовнішня темно коричнева частина стінки складається з 2–3 шарів ізодіаметричних клітин (5,0–)6,8–7,5(–9,0) мкм (n=25), внутрішня частина безбарвна та складається з 4–5 шарів овальних клітин (6,0–)7,3–9,8(–11,8) × (2,0–)2,8–4,8(–6,5) мкм (n=25), коричневий пігмент К–. Парафізи септовані та розгалужені, з численними олійними краплями, не потовщені в апікальній частині, (2,8–)3,3–3,8(–4,0) мкм (n=25) завширшки, до 80 мкм завдовжки. Перифізи присутні, безбарвні, 2–3 септовані, не розгалужені, (14,0–)16,3–19,8(–21,8) × (1,3–)2,3–2,5(–3,0) мкм (n=25). Сумки унітунікатні, циліндричні до злегка булавоподібних, 8–спорові, тонкостінні з видовженою базальною частиною, без видимих апікальних структур, (45–)55–75(–85) × (10–)12–13(–14) мкм (n=25), I–, K/I–. Аскоспори розміщені в один ряд у сумках, одноклітинні овальні до вузько еліпсоїдних, гладкостінні, спочатку безбарвні, але швидко стають коричневими, K+ оливкові, зазвичай з численними олійними краплями, без видимого периспорію, (10,5–)11,8–12,5(–13,5) × (5,0–)6,8–8,3(–9,0) мкм, відношення довжина / ширина (1,3–)1,7–2,2(–2,7) (n=50). Конідіальна стадія не виявлена.

Екологія та поширення. Новий відомий лише з типового локалітету (Дніпропетровська область), де його було виявлено на слані *Lecidea fuscoatra*, що зростає силікатних відслоненнях.

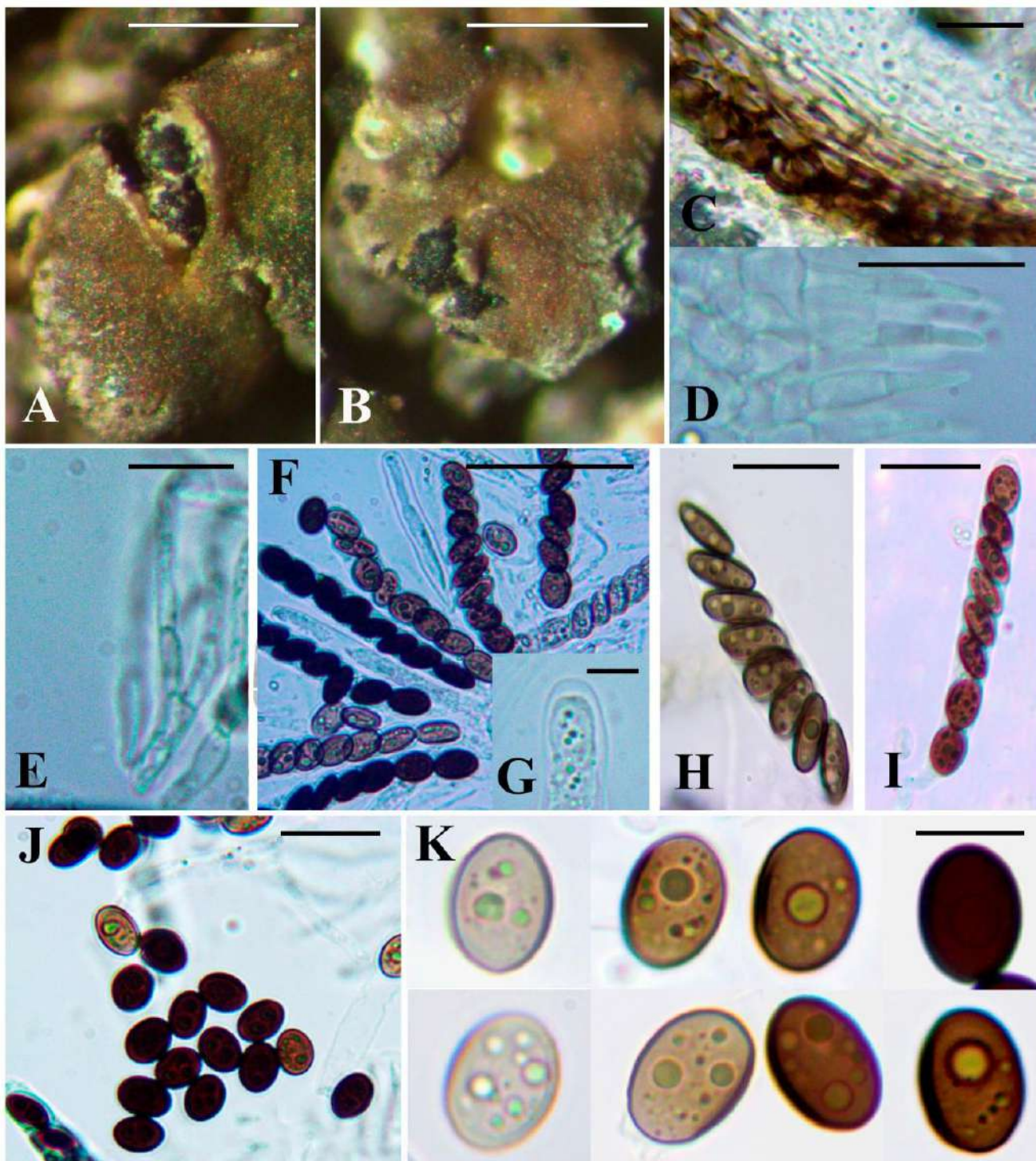


Рис. 4.6 *Roselliniella lecideae* (голотип): А, В – плодове тіла на слані *Lecidea fuscoatra*; С – зріз через плодове тіло; D – парафізи; Е – перифізи); F – сумки; G – апікальні структури сумки; H, I – сумки; J, K – аскоспори. Масштабна лінійка: А, В – 0.5 мм; С, D – 20 мкм; Е, G – 10 мкм; F – 50 мкм; H, I, J – 25 мкм; K – 10 мкм.

Ураження ліхенофільним грибом не викликає утворення гал, проте спостерігається знебарвлення інфікованих частин слані господаря (Darmsotuk et al., 2018).

Обговорення. Рід *Roselliniella* включає 18 видів ліхенофільних грибів, що зростають на різних родах лишайників (Diederich et al., 2018). В Україні був відомий лише один представник роду – *Roselliniella cladoniae* (Darmostuk & Khodosovtsev, 2017). Майже всі види роду проявляють родову специфічність при виборі господаря (Aptroot et al., 1997; Diederich et al., 2018). Новий чітко відповідає концепції роду *Roselliniella* для якого характерними є напівкулясті аскоми без розвиненого субікулюма, розгалужені парафізи, 8-спорові унітунікатні сумки без видимих апікальних структур та коричневі одноклітинні гладкостінні аскоспори (Matzer & Hafellner, 1990; Hafellner, 2004). *Roselliniella lecideae* відрізняється від інших видів комбінацією таких ознак, як невеликі розміри перитеціїв та спор, а також субстратними уподобаннями. Лише кілька видів роду мають подібні розміри аскоспор. *R. microthelia* відрізняється від нового виду довгими сумками (100–110 на противагу 45–85 мкм завдовжки у *R. lecideae*) та перифізами (до 30 мкм на противагу 15–21 мкм у *R. lecideae*), а також зростанням на представниках роду *Trapelia* (Hoffman & Hafellner, 2000).

Морфологічно, *R. lecideae* подібний до *R. stictae*, який відрізняється 4-споровими сумками (на противагу 8-спорові у *R. lecideae*) та зростанням на *Sticta weigelii* (Etayo, 2002). *R. epiphylla* відрізняється аскоспорами, що звужені в середній частині та зростанням на епіфільних видах роду *Sporopodium* (Matzer & Hafellner, 1990). *R. coccocarpiæ*, що зростає на *Degelia* spp., відрізняється від нового виду більшими плодовими тілами (200–400 мкм на противагу 200–250 мкм у діаметрі у *R. lecideae*), довгими сумками (80–105 мкм на противагу 45–80 мкм завдовжки у *R. lecideae*) та ширшими аскоспорами (9–11 мкм на противагу 5–9 мкм завширшки у *R. lecideae*) (Matzer & Hafellner, 1990). *R. oxyspora* також має подібні розміри сумок та аскоспор, але утворює більші аскоми (200–450 мкм на противагу 200–250 мкм у діаметрі у *R. lecideae*), еліпсоїдні аскоспори із загостреними кінцями та зростанням на епіфільних видах *Coccocarpiæ* (Matzer & Hafellner, 1990).

Trichoconis hafellneri U.Braun, Khodos., Darmostuk & Diederich, *Herzogia*, **29**(2): 308 (2016) (Рис. 4.7)

Мікобанк № 815798

Тип: Україна, Херсонська обл., Голопристанський р-н, Челбаська арена, окол. с. Промінь, озеро Шелеметське, 46°20'15" N, 32°49'7" E, на *Xanthoria parietina*, на *Populus tremula*, 21.11.2015, зібр. О. Ходосовцев, В. Дармостук (Голотип – KHER 9328, Ізотипи – KHER 9329, herb. Diederich).

Колонії зростають на апотеціях господаря, пухкі до агрегованих, білуваті. Міцелій занурений. Гіфи помірно розгалужені, септовані, 2–5 мкм завширшки, безбарвні, тонкостінні, гладенькі. Конідієносці поодинокі, вільно агреговані, виникають із внутрішніх гіф або опуклих гіфальних клітин, прямі, рідше вигнуті, нерозгалужені, субциліндричні в основному звужені від основи до вершини, 20–60 × 3–8 мкм, з 0–2-перегородками, перегородки у нижній половині, безбарвні, тонкостінні, гладенькі, на вершині більш-менш тупі. Конідіогенні клітини інтегровані, термінальні, близько 10–35 мкм завдовжки, зазубрені, з (1) 2–5 субциліндричними або конічними зубчиками, 1,5–3 × 1 мкм, які формуються як «відокремлені клітини» (тобто зубчики, відокремлені від конідіогенної клітини тонкою, не надто помітною перегородкою), термінальні, іноді бічні, розкидані. Конідії поодинокі, майже кулясті, яйцеподібні, до крапельно-подібних, зрілі конідії 9–22 × 5–10 мкм, малі незрілі конідії 5–10 мкм завдовжки, співвідношення довжина / ширина 1,3–2,5, несептовані, безбарвні, тонкостінні, гладенькі, апікальний кінець округлений до загостреного, 3–8 мкм завдовжки. Тип відділення конідії від конідіогенної клітини – рексолітичний.

Екологія та поширення. Новий вид відомий з півдня України та уражає апотеції поширених епіфітних лишайників *Athallia pyracea* та *Xanthoria parietina* (Braun et al., 2017).

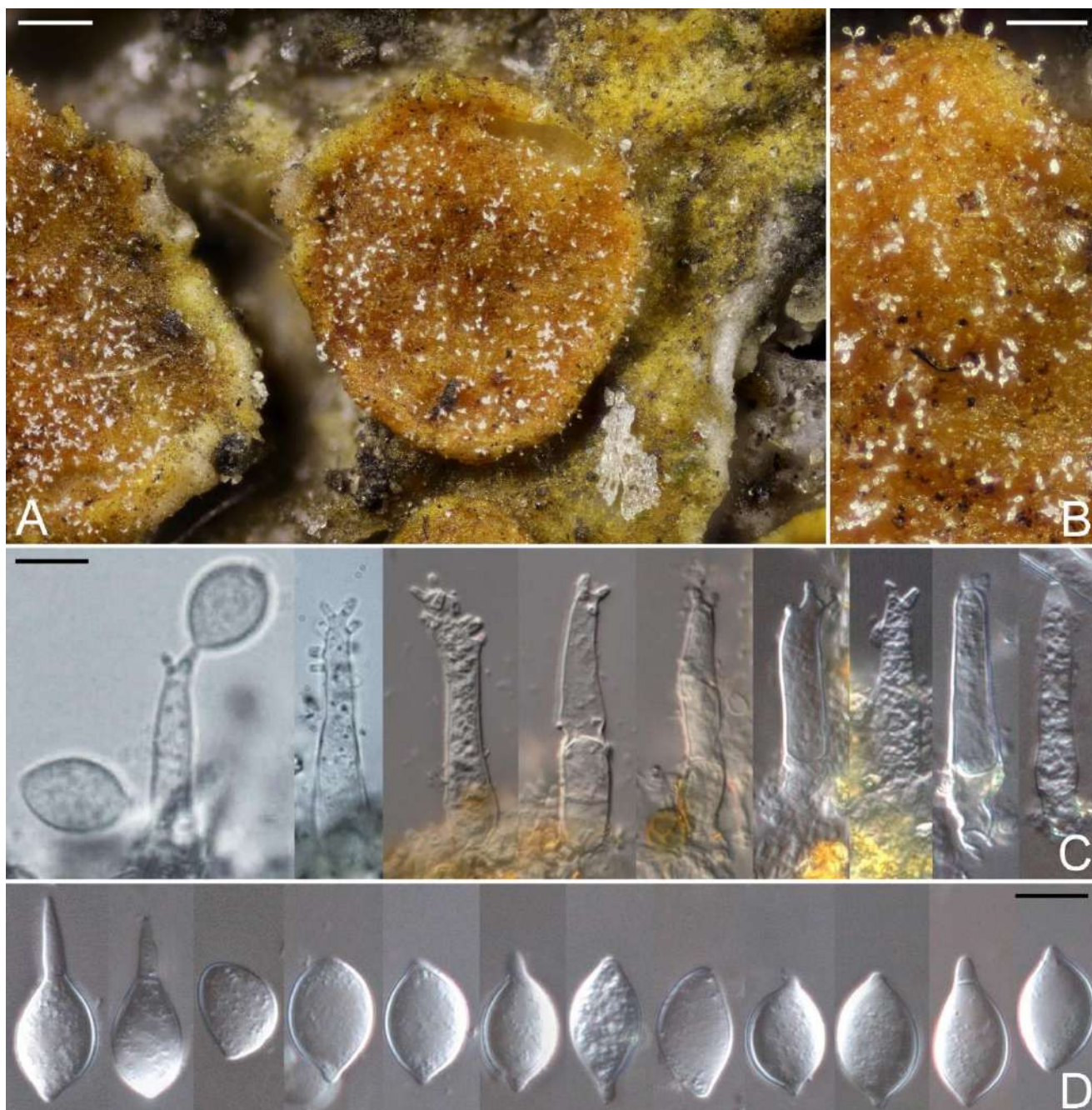


Рис. 4.7 Фенотипічні ознаки *Trichoconis hafellnerii*: А-В – загальний вигляд на апотеціях *Xanthoria parietina*; С – кондіогенні клітини; D – конідії. Масштабна лінійка: А – 200 мкм; В – 100 мкм; С–D – 10 мкм.

Обговорення. На основі сукупності морфологічних ознак, таких як безбарвні кондієносці, зубчасті кондіогенні клітини, рексолітичний тип відділення безбарвних конідій, новий вид може бути віднесений до роду *Trichoconis*. Рід *Trichoconis* представлений мікофільними видами, меншою кількістю представлені ліхенофільні та сапрофітні види (Deighton & Pirozynsky, 1972; Seifert et al., 2011).

Більшість видів роду, такі як *T. caudata* та *T. lichenicola* (Hawksworth, 1980), мають септовані фрагмоспорові конідії. *Trichoconis physciicola*, що росте на видах роду *Physcia* (Brackel, 2014), морфологічно подібний до нового виду та має аналогічні конідієносці та конідії, але останній відрізняється набагато довшими, 0–1 септованими конідіями та господарями. Конідії *T. hafellneri* несептовані, але на кінцях можуть утворюватись невеликі кінцеві виступи, які відокремлені малопомітною базальною перегородкою.

Zwackhiomyces polischukii Darmostuk & Khodos., in Khodosovtsev & Darmostuk, *Polish Bot. J.*, **62**(1): 31 (2017) (Рис. 4.8)

Мікобанк № 820101

Тип: Україна, Автономна Республіка Крим, Лівадія, 44°27'50.9"N, 34°08'26.6"E, alt. 102 m, на *Bacidia fraxinea*, на *Carpinus betulis*, 06.05.2006, збір. О.Є. Ходосовцев, Ю.А. Ходосовцева (Голотип – KHER 7208, Ізотип – KHER 7401).

Веgetативний міцелій не розвинений. Псевдотеції спочатку занурені в лусочки слані господаря, пізніше напівзанурені, поодинокі або зібрані в групи по 3–5 псевдотеціїв, чорні, напівкулясті (160–)170–190(–230) мкм у діаметрі (n=20). Стінка псевдотеція псевдопаренхіматозна, темно-коричнева ззовні, коричнева в середній частині до безбарвної з внутрішньої частини, (15–)25–30(–35) мкм завтовшки (n=20), складається з 5–8 шарів клітин. Округлі клітини складають зовнішню частину стінки, у середній та внутрішній частині вони стають радіально спресованими, (4,3–)6,8–8,3(–8,8) (n=25) завширшки. Гранулярний коричневий пігмент відкладається поза межами клітини, стає чорним до оливково-коричневого у розчині КОН. Гіменій не змінює забарвлення в розчинах І та К/І. Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, 1,5–2 мкм завтовшки. Сумки булавоподібні, (4–)8-спорові, (60–)65–70(–75) × (12–)13,5–15,0(–16) мкм (n=15), I–VCr–. Аскоспори у сумках розміщені в один, рідше в два ряди, еліпсоїдні, двоклітинні, безбарвні, бородавчасті, злегка звужені в області септи, інколи слабо гетерополярні, (17,0–)18,0–21,6(–23,0) × (5,0–)6,0–7,6(–8,3) мкм, верхня клітина округла інколи містить олійні краплі, нижня клітина більш витягнута та вужча ніж

верхня, відношення довжина / ширина складає (1,7–)2,0–2,7(–3,1) (n=30), гало розвинене слабко, до 0,5 мкм завтовшки. Стадію анаморфи не спостерігали.

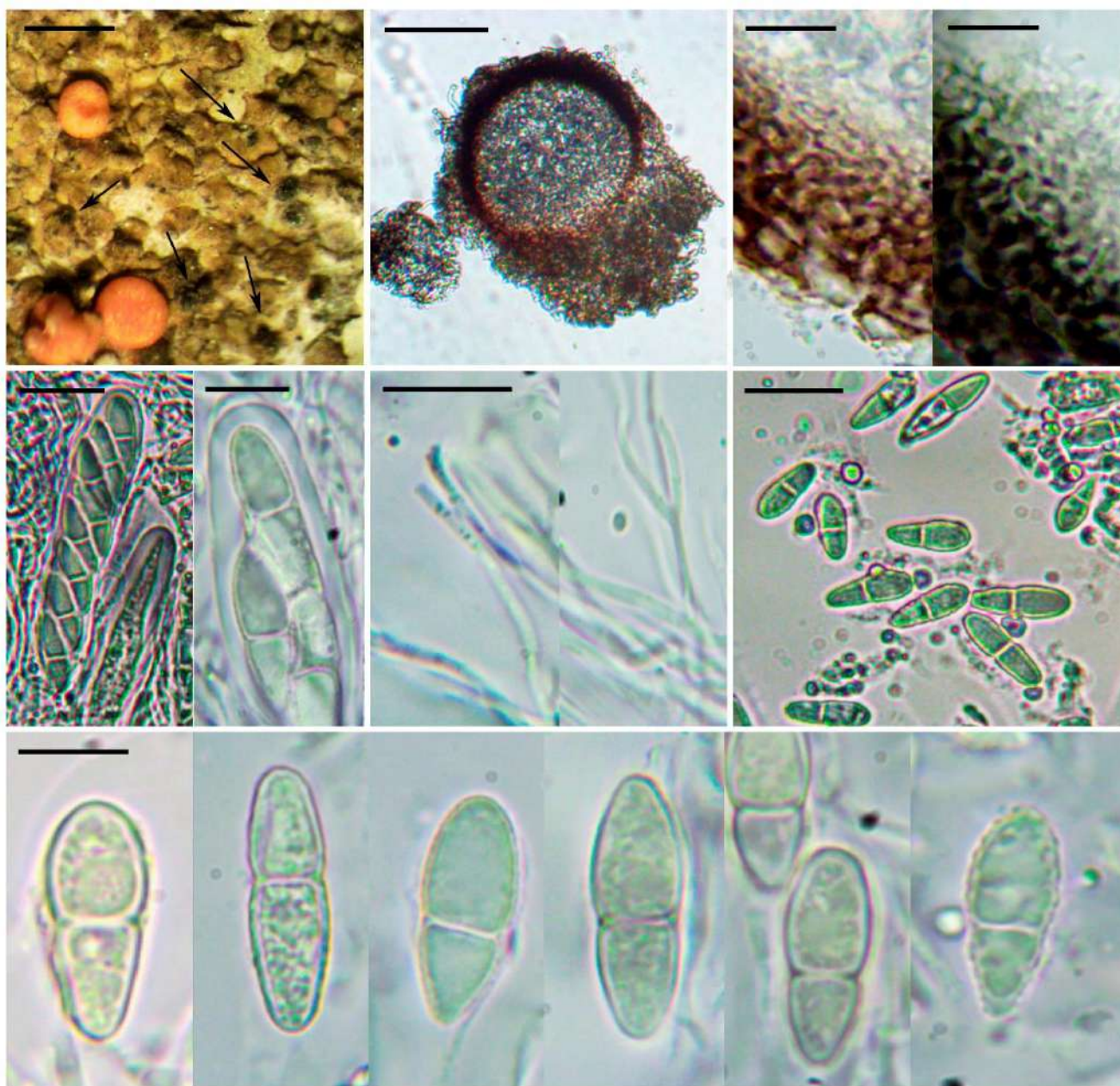


Рис. 4.8 *Zwackhiomyces polischukii*: А – плодові тіла на слані *Bacidia fraxinea*; В – зріз через плодове тіло; С – стінка плодового тіла (у воді); D – стінка плодового тіла (у розчині КОН); Е – сумки (у воді); F – сумка (у розчині КОН); G – парафізоїди (у розчині КОН); H – аскоспори (у воді); I – аскоспори (у воді). Масштабна лінійка: А – 500 мкм; В – 100 мкм; С, D, F, I – 10 мкм; Е, G, H – 20 мкм.

Екологія та поширення. Вид зростає на слані епіфітних лишайників *Bacidia fraxinea* та *B. rubella* на корі *Acer* та *Carpinus*. Проявляє себе як коменсал або слабкий паразит, адже викликає знебарвлення уражених частин слані. Деякі зразки (KNER 2106) були також уражені піреноміцетом *Muellerella hospitans*, що зростав на апотеціях *Bacidia rubella* (Khodosovtsev & Darmostuk, 2017).

Обговорення. Морфологічно *Zwackhiomyces polischukii* подібний до *Z. socialis* (= *Z. immersae* Arn.) Grube & Triebel), який був описаний з апотеціїв *Clauzadea monticola* та *C. metzleri* (Grube & Hafellner, 1990; Roux, 2009). Знахідка *Z. socialis* на слані епігейного виду *Bacidia baggiiettoana* (Vouaux, 1913) потребує ревізії. У цілому, *Zwackhiomyces socialis* відрізняється від нового виду меншими розмірами плодових тіл (120–150 мкм на противагу 160–230 мкм у діаметрі у *Z. polischukii*), меншими аскоспорами (15,7–18,0 × 5,0–5,8 мкм на противагу 18,0–21,6 × 6,0–7,6 мкм у *Z. polischukii*) та тоншою стінкою плодового тіла (до 20 мкм на противагу до 35 мкм *Z. polischukii*). *Zwackhiomyces berengerianus* має світло коричневі орнаментовані аскоспори (безбарвні у *Z. polischukii*), довші сумки (70–95 мкм на противагу 60–75 мкм у *Z. polischukii*), трішки більші аскоспори (17–27 × 5–10 мкм на противагу 17–23 × 5,0–8,3 мкм у *Z. polischukii*) та уражає *Mycobilimbia berengeriana* (Grube & Hafellner, 1990). Кілька видів *Zwackhiomyces* мають схожі розміри аскоспор з *Z. polischukii*.

Zwackhiomyces dispersus відрізняється від нового виду меншими грушоподібними плодовими тілами (100–170 мкм на противагу 160–230 мкм у діаметрі у *Z. polischukii*), а також зростанням на слані та апотеціях *Protoblastenia rupestris*. Нещодавно описаний *Zwackhiomyces solenopsorae* van den Boom має менші плодові тіла (70–150 мкм на противагу 160–230 мкм у діаметрі у *Z. polischukii*), ширші сумки (17–20 мкм на противагу 12–16 мкм завширшки у *Z. polischukii*) та уражає *Solenospora holophaea* (van den Boom, 2010). *Zwackhiomyces turcicus* утворює більші плодові тіла (200–450 мкм на противагу 160–230 мкм у діаметрі у *Z. polischukii*), ширшу стінку плодового тіла (30–60 мкм на противагу завширшки 15–35 мкм), 6–спорові сумки (на противагу 8–спорові у *Z. polischukii*), а також зростає на видах роду *Physcia* (Kosakaya et al., 2011).

4.4 Нові для України види, виявлені під час дослідження

Під час проведення досліджень ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників степової зони України було виявлено 168 видів. Серед них три види наведено як нові для Європи (*Ascochyta candelariellicola*, *Brackelia lunkei* та *Pronectria* cf. *dillmaniae*), 9 видів – нові для Східної Європи (*Ceratobasidium bulbillifaciens*, *Cladophialophora parmeliae*, *Epithamnolia rangiferinae*, *Laetisaria lichenicola*, *Lichenohendersonia varians*, *L. squamarinae*, *Refractohilum achromaticum*, *R. intermedium* та *Pronectria casaresii*), а 41 вид ліхенофільних грибів та 2 види ліхенофільних лишайників виявились новими для території України. Нижче подано короткі нотатки щодо поширення видів у світі та характерні морфо-анатомічні особливості досліджених зразків.

Abrothallus teloschistis Brackel, Herzogia 28: 219 (2015)²

Це нещодавно описаний вид, що відомий з Європи (Італія) та Центральної Америки (Куба та Мексики) (Brackel, 2015; Delgado, pers. comm.).

Acaroconium punctiforme Kocourk. & D. Hawksw., Lichenologist 40(2): 106 (2008)

Цей вид відомий з території Німеччини, Словаччини, США та Чехії (Kocourková & Hawksworth, 2008). Досліджений зразок характеризується зануреними напівкулястими пікнідами 55–70 мкм, ампулоподібними конідіогенними клітинами та широко еліпсоїдними одноклітинними світло коричневими конідіями з 1–2 олійними краплями, (5,6–)5,8–6,6(–7,4) × (3,0–)3,8–4,8(–5,2) мкм (n=20) (Khodosovtsev & Darmostuk, 2018).

Acremonium lichenicola W. Gams s. lat., Cephalosporium-artige Schimmelpilze (Stuttgart): 134 (1971)

Вид відомий з численних локалітетів на території Європи, де був ізольований з різноманітних субстратів (Gams, 1971).

Acremonium egyptiacum (J.F.H. Веума) W. Gams, Cephalosporium-artige Schimmelpilze (Stuttgart): 64 (1971)

² Примітка: досліджені зразки наведено у Додатку А.

Вид відомий кількох країн Європи, США та Туреччини (Gams, 1971; Summerbell et al., 2011, 2018).

Adelococcus interlatens (Arnold) Matzer & Hafellner, *Bibliotheca Lichenol.* 37: 41 (1990)

Цей вид відомий на території Європи зі слані таких кальцифільних лишайників як *Clauzadea immersa*, *Hymenelia prevostii* та *Sarcogyne regularis* (Arnold, 1879; Matzer & Hafellner, 1990; Navarro-Rosinés, 1992).

Ascochyta candelariellicola D. Hawksw. & Kalb, *Bryologist* 95(3): 338 (1992)

Виявлені зразки відповідають опису *Ascochyta candelariellicola* (Hawksworth & Kalb, 1992) та характеризуються кулястими зануреними конідіомами до 60 мкм, ампулоподібними безбарвними конідіогенними клітинами (3,2–)3,6–4,8(–5,4) мкм (n=10) та безбарвними 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). Цей вид уражає гіменій *Candelariella aurella* та викликає його знебарвлення. *A. candelariellicola* був відомий лише з типового локалітету у Мексиці. Новий для Європи.

Brackelia lunkei Zhurb., in Zhurbenko & Pino-Bodas, *Opuscula Philolichenum* 16: 199 (2017)

Цей вид нещодавно описали з Сполучених Штатів та Росії (Zhurbenko & Pino-Bodas, 2017). Досліджений зразок відповідає протологу і характеризується темно коричневими апотеціями (40–)55–85(–90) мкм (n=20), коричнево-помаранчевим гіменієм, 8–споровими сумками та 0(–1)–септованими безбарвними еліпсоїдними аскоспорами (5,5–)6,0–8,0(–9,5) × (1,8–)2,0–2,5(–3,0) мкм (n=35) та утвореннях локальних потемнінь на слані господаря. *Cladonia rangiformis* новий вид господаря. Наведено як новий для Європи (Darmostuk et al., 2018).

Ceratobasidium bulbifaciens Diederich & Lawrey, *Lichenologist* 46: 345 (2014)

Вид є досить поширеним на території Західної та Центральної Європи: Бельгії, Люксембургу, Нідерландів, Німеччини, Франції та Швеції (Diederich et al., 2014). Наведено як новий для Східної Європи (Khodosovtsev & Darmostuk, 2016).

Cercidospora epicarphinea (Nyl.) Grube & Hafellner s. lat., *Nova Hedwigia* 51(3-4): 337 (1990) (наведено як *Cercidospora caudata* Kernst. s.l. (Khodosovtsev & Darmostuk, 2017).

Додаткові відомості щодо виду наведені у підрозділі 4.5 (пункт 4.5.1).

Cercidospora lobothalliae Nav.-Ros. & Calat., Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region (Tempe) 2: 637 (2004)

Додаткові відомості щодо виду наведені у підрозділі 4.5 (пункт 4.5.1).

Cercidospora solearispora Calat., Nav.-Ros. & Hafellner, Mycotaxon 110: 11 (2009)

Додаткові відомості щодо виду наведені у підрозділі 4.5 (пункт 4.5.1).

Cladophialophora parmeliae (Etayo & Diederich) Diederich & Unter., in Diederich, Ertz, Lawrey, Sikaroodi & Untereiner, Fungal Diversity 58(1): 70 (2012)

Характерними ознаками виду є спородохіє-подібні анаморфи та бородавчасті, еліпсоїдні двоклітинні коричневі конідії (Diederich et al., 2013). Вид відомий з Австрії, Азорських островів, Великої Британії, Франції та Японії (Etayo & Diederich, 1996; Diederich et al., 2013; Zhurbenko et al., 2015).

Cladosporium licheniphilum Heuchert & U. Braun, Herzogia 19: 12 (2006)

Вид може уражати різні види лишайників та трапляється у Європі (Естонія (Suija et al., 2011), Італія (Brackel, 2008), Латвія (Motiejūnaitė et al., 2012), Німеччина (Brackel, 2009), Норвегія (Brackel, 2009)) та Азії (Індія (Zhurbenko, 2013) і Росія (Heuchert & Braun, 2006)).

Codonmyces lecanorae Calat. & Etayo, Lichenologist 31(6): 594 (1999)

Рід *Codonmyces* візуально нагадує *Xanthoriicola* – монотиповий рід ліхенофільних грибів, що зростає на *Xanthoria* (Дармостук, 2015). Роди відрізняються за формою конідій та конідіогенних клітин. Зокрема, *Codonmyces* має двоклітинні конідії, тоді як *Xanthoriicola* має одноклітинні конідії та інший тип конідіогенезу (Hawksworth, 1979, 1983). Стерильні зразки *Lichenothelia* (Hawksworth, 1981) інколи мають конідії, які схожі на *Codonmyces*, але в роді *Lichenothelia* конідії не містять слідів анеляції. Вид відомий з Італії (Calatayud & Etayo, 1999) та Туреччини (Yazıcı & Etayo, 2013).

Eonema pyriforme (M.P. Christ.) Redhead, Lücking & Lawrey, Mycol. Res. 113(10): 1169 (2009)

Це поширений вид, який наводили з Бельгії, Великої Британії, Італії, Канади, Нідерландів, Німеччини, Норвегії, Португалії, США, Чехії, Швейцарії (Lawrey et al., 2009; Bernicchia & Gorjón, 2010).

Epicladonia sandstedei (Zopf) D. Hawksw., Bull. Br. Mus. nat. Hist., Bot. 9(1): 16 (1981)

Вид космополіт, який трапляється в Австрії (Mayrhofer et al., 1989), Білорусі (Tsurukau et al., 2014), Бельгії (Diederich et al., 1991), Великій Британії (Hawksworth, 1981), Данії (Alstrup & Svane, 1998), Естонії (Suija et al., 2010), Німеччині (Sandstede, 1906), Італії (Brackel, 2013), Іспанії (Alvarez & Carballal, 1992), Канаді (Scholz, 1998), Латвії (Motiejūnaitė, 1999), Нідерландах (Brand et al., 2013), Норвегії (Sandstede, 1906), Польщі (Czyżewska et al., 2005), Росії (Zhurbenko & Himelbrant, 2002), США (Cole & Hawksworth, 2001), Франції (Hawksworth, 1981), Чехії (Bachmann, 1927), Чилі (Diederich, 2003), Швеції (Hawksworth, 1981) та Швейцарії (Hawksworth, 1981).

Epicladonia simplex D. Hawksw., Bull. Br. Mus. nat. Hist., Bot. 9(1): 19 (1981)

Цей поширений ліхенофільний гриб відомий з Данії (Alstrup, 1994), Фінляндії (Hawksworth, 1981), Ірландії (Heiðmarsson et al., 2009), Канади (Alstrup & Cole, 1998), Латвії (Motiejūnaitė, 2011), Південної Кореї (Joshi et al., 2015); Польщі (Kukwa et al., 2013), Росії (Zhurbenko, 2004), США (Esslinger & Egan, 1995) та Швеції (Ihlen & Wedin, 2006).

Epithamnolia rangiferinae E. Zimm., Diederich & Suija, Mycologia 109(6): 892 (2017)

Вид характеризується поверхневими коричневими конідомами (60–)65–85(–105) мкм (n=15), безбарвними септованими конідіофорами, які розміщені біля основи конідіоми, конідіогенні клітини безбарвні, циліндричні з фіалідою (12,4–)14,2–16,0(–18,8) × (1,6–)2,0–2,2(–2,4) мкм (n=30) та одноклітинними короткими паличкоподібними конідіями (3,8–)4,4–5,6(–6,0) × (1,2–)1,4–1,8(–2,0) мкм, відношення довжина/ширина (2,4–)2,8–3,6(–4,2) (n=30). Досліджені зразки мають довші конідіогенні клітини ніж зазначено у типовому описі (на противагу (9,5–)10,4–12,4(–13,3) мкм у протолозі (Suija et al., 2017)) та трапляється на слані *Cladonia foliacea* (на противагу *Cladonia rangiferina* у протолозі). Уражені ділянки

слані мають незначне знебарвлення. *C. foliacea* новий вид лишайника господаря. Вид наводили з території Австрії та Швейцарії (Suija et al., 2017; Zimmermann & Berger, 2018). Новий для Східної Європи.

Henfellra muriformis Halıcı, D. Hawksw., Z. Kocakaya & Kocakaya, in Hawksworth, Halıcı, Kocakaya & Kocakaya, *Herzogia* 29(2/1): 330 (2016)

Нещодавно описаний вид на апотеціях *Candelariella antennaria* з Туреччини (Hawksworth et al., 2016). Досліджені зразки характеризуються випуклими коричневими пікнідами (95–)110–140(–155) мкм, видовженими ентеробластичними конідіогенними клітинами (8,2–)10,5–12(–12,5) × (2,2–)2,8–3(–3,8) мкм та еліпсоїдними безбарвними муральними конідіями (15,7–)17,5–19,0(–21,5) × (6,0–)6,5–8,0(–8,2) мкм. *Polyozosia hagenii* новий вид лишайника-господаря. ***Laetisaria lichenicola*** Diederich, Lawrey & D. Broeck, in Diederich, Lawrey, Sikaroodi & Gillevet, *Mycologia* 103(3): 530 (2011)

Вид уражає слань поширеного епіфітного лишайника *Physcia adscendens* разом з *Erythricium aurantiacum*, проте від останнього відрізняється рожевими базидіомами. Вид відомий з кількох локалітетів у Бельгії, Німеччині та Люксембурзі (Diederich et al., 2011). Новий для Східної Європи.

Lawalreea lecanorae Diederich, *Mycotaxon* 37: 308 (1990)

Вид трапляється на апотеціях епіфітних видів роду *Lecanora* на території Іспанії, Люксембургу, Німеччини, Польщі, Росії та Франції (Boqueras, 2000; Diederich, 1990; Jando & Kukwa, 2003; Kocourková & Brackel, 2005; Signoret & Diederich, 2003; Zhurbenko & Notov, 2015).

Lecania triseptata (Vain.) Zahlbr., *Cat. Lich. Univers.* 5: 748 (1928)

Цей ліхенофільний лишайник характеризується чорними сидячими апотеціями без поволоки, 3–септованими прямими рідше зігнутими аскоспорами 14–18 × 3,5–5,5 мкм (van den Boom & Khodosovtsev, 2004). Він уражає слань та апотеції *Lazarenkoella polycarpoides* групи. *Coppinsiella substerilis* є новим видом господаря. *Lecania triseptata* відмічали з кількох локалітетів в Європі та Азії (Steiner & Poelt, 1987; van den Boom & Khodosovtsev, 2004).

Lichenochora caloplacae Zhurb., *Herzogia* 26(2): 338 (2013)

Анатомо-морфологічні особливості досліджених зразків *Lichenochora caloplacae* відповідають інформації, яку зазначено у протолозі (Zhurbenko & Brackel, 2013), проте відрізняється коротшими аскоспорами $18\text{--}23 \times 3,0\text{--}4,5$ мкм ($14\text{--}27 \times 3,5\text{--}6,0$ у оригінальному описі) та іншим господарем. Вид був відомий з полярних та альпійських біомів Центрального Сибіру та Кавказу (Zhurbenko & Brackel, 2013; Zhurbenko, 2017) на слані епігейних лишайників. *Fominiella skii* новий вид господаря для цього гриба, а *L. caloplacae* – це перший ліхенофіл, що відмічено на слані цього лишайника

Lichenochora wasseri S.Y. Kondr., in Navrotskaya, Kondratyuk, Wasser, Nevo & Zelenko, Israel Journal of Plant Sciences 44(2-3): 188 (1996)

Досліджені зразки характеризуються поверхневими чорними кулястими до грушоподібних плодовими тілами $230\text{--}280 \times 200\text{--}250$ мкм ($n=10$), перифізами до 25 мкм завдовжки та 4 мкм завтовшки унітунікатними сумками $60\text{--}75 \times 10\text{--}13$ мкм та еліпсоїдними двоклітинними гіаліновими аскоспорами, як злегка звужені біля септи $(14,2\text{--})15,0\text{--}17,2(-18,8) \times (7,6\text{--})8,2\text{--}9,2(-10,4)$ мкм ($n=25$). Наші зразки відрізняються від протологу *Lichenochora wasseri* (Navrotskaya et al., 1996) меншими плодовими тілами $(250\text{--}300(-360) \times 250\text{--}270(-300)$ мкм у типовому описі. Вид наводили з Ізраїлю, Росії та Швеції (Navrotskaya et al., 1996; Urbanavichus & Urbanavichene, 2014). Зразки під назвою «*Lichenochora* aff. *wasseri* S.Y. Kondr.» на слані *Variospora* cf. *velana* з Іспанії (Navarro-Rosinés et al., 1998) відрізняються більшими розмірами аскоспор $(10)14\text{--}15,8\text{--}17(20) \times (6,5)7\text{--}7,9\text{--}8,5(9)$ мкм і потребують ревізії. *Xanthocarpia lactea* новий вид господаря.

Lichenochora weillii (Werner) Hafellner & R. Sant., in Hafellner, Nova Hedwigia 48(3-4): 369 (1989)

Це поширений вид, що відомий з кількох численних локалітетів на території Азорських островів (Hafellner, 2002), Бельгії (van den Boom & Brand, 2008), Іспанії (Werner, 1937), Італії (van den Boom & Brand, 2008), Канади (Hafellner, 1989), Латвії (Motiejūnaitė et al., 2016), Нідерландів (van den Boom & Brand, 2008), Німеччини (Kocourková & Brackel, 2005), Росії (Zhurbenko & Santesson, 1996), Франції (Diederich et al., 2012) та Швеції (Hafellner, 1989).

Lichenoconium aeruginosum Diederich, M. Brand, van den Boom & Lawrey, Fungal Biology 115: 182 (2011)

Додаткові відомості щодо виду наведені у підрозділі 4.5 (пункт 4.5.2).

Lichenohendersonia squamarinae Calat. & Etayo, Can. J. Bot. 79(2): 225 (2001)

Вид був відомий лише з типового локалітету в Іспанії (Calatayud & Etayo, 2001). Дослідженні зразки мають занурені конідіоми 90–110 мкм у діаметрі, безбарвні ампулоподібні конідіогенні клітини та коричневі еліпсоїдні 3-септовані (рідше 1–2 септовані) конідії $(10,8\text{--}11,2\text{--}14,2(-16,2) \times (4,8\text{--}5,0\text{--}5,5(-6,7))$ мкм ($n=20$) і повністю відповідають протологу. Новий для Східної Європи.

Lichenohendersonia varians Calat. & Etayo, Can. J. Bot. 79(2): 226 (2001)

Вид відомий з кількох локалітетів в Іспанії (Calatayud & Etayo, 2001), де був відмічений на таких лишайниках як *Acarospora epithallina*, *A. hilaris*, *Rhizoplaca chrysoleuca* and *Lecanora valesiaca*. Зразки з України були виявлені на *Candelariella vitellina*, який є новим видом господаря. Наведено як новий для Східної Європи (Khodosovtsev & Darmostuk, 2016).

Lichenostigma dimelaenae Calat. & Hafellner, Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region (Tempe) 2: 666 (2004)

Вид відрізняється від інших згрупованими аскомами, які не з'єднані з поверхневими гіфальними тяжами, 8-споровими сумками та двоклітинними коричневими аскоспорами $(12,7\text{--}13,2\text{--}14,2(-15,8) \times (7,0\text{--}7,8\text{--}8,5(-9,2))$ мкм ($n=20$). Вид наводили з території Туреччини (Halıcı et al., 2010) та Сполучених Штатів (Calatayud et al., 2004).

Lichenothelia renobalesiana D. Hawksw. & V. Atienza, Lichenologist 40(2): 90 (2008)

Вид відомий з кількох локалітетів в Австрії, Бельгії, Великій Британії, Естонії, Іспанії, Марокко, Німеччині, Росії, Словаччині, США та Франції (Atienza & Hawksworth, 2008; Kocourková & Knudsen, 2009; Urbanavichus et al., 2011; Martin et al., 2012).

Llimoniella adnata Hafellner & Nav.-Ros., Herzogia 9(3-4): 773 (1993)

Досліджений зразок характеризується напівзануреними до сидячих апотеціями $(150\text{--}165\text{--}180(-195))$ мкм у діаметрі, помаранчево-коричневим

ексципулом без волосків, К⁺ швидко фіолетовий, безбарвним гіменієм до 100 мкм, 8-споровими циліндричними сумками та безбарвними одноклітинними аскоспорами з 1–2 великими краплями, (9,8–)11,2–13,4(–13,8) × (4,8–)5,5–6,5(–7,0) мкм, відношення довжина / ширина (1,6–)2,0–2,4(–2,8) (n=40). Вид було знайдено на ціанобактеріальних кірках поверх деградованих лишайникових сланей. Ймовірно, що вид трапляється на *Placidium squamulosum*, тому що цей вид також є в цьому локалітеті. *Llimoniella adnata* відомий з Іспанії та Росії (Diederich & Etayo, 2000).

Merismatium decolorans (Rehm ex Arnold) Triebel, *Bibliotheca Lichenol.* 35: 182 (1989)

Це поширений на теренах Європи вид, який має широкі субстратні вподобання, проте також інколи може уражати види роду *Cladonia* (Zhurbenko & Pino-Bodas, 2017).

Microsphaeropsis caloplacae Etayo & Yazıcı, *Mycotaxon* 107: 298 (2009)

Цей нещодавно описаний вид має кулясті пікнідіальні конідіями 30–50 мкм у діаметрі та безбарвні до коричневих одноклітинних конідій 7,2–8,3 × 4–6 мкм. Досліджені зразки мають конідії менших розмірів 6,5–7,5 × 3–5 мкм. Вид був відомий лише з типового локалітету в Туреччині на апотеціях *Calogaya persica* (Etayo & Yazıcı, 2009). *Calogaya lobulata* новий вид господаря.

Plowrightia mereschkowskyi Vouaux, *Bull. Soc. mycol. Fr.* 28: 194 (1912)

Веgetативний міцелій не розвинений. Плодові тіла строматичні, утворюють плями неправильної форми до 250–300 мкм, занурені до напівзанурених. Строма оливкова до світло коричневої, (80–)95–120(–150) мкм (n=15) завтовшки, складається з кулястих клітин, (4,6–)5,4–7,2(–8,6) мкм (n=15) у діаметрі. Відкриваються простою остіолою у верхній частині строми, зрілі плодові тіла нагадують апотеції. Сумки булавоподібні, з тонкою апікальною частиною, (6)–8 спорові, (34,8–)36,2–40,4(–45,8) × (15,2–)16,4–17,8(–19,0) мкм (n=15), I–, К/Л. Аскоспори 1-септовані, безбарвні, еліпсоїдні, з широкою та короткою верхньою клітиною, злегка звужені біля септи, (12,2–)13,8–15,4(–16,8) × (43,6–)5,4–6,6(–7,0) мкм, відношення довжина / ширина (1,9–)2,1–2,5(–2,7) (n=30). Конідіальну стадію не спостерігали. Цей вид був описаний французьким мікологом Л. Ву на *Agrestia*

hispidus за зборами К.С. Мережковського з Астрахані (Росія) (Vouaux, 1912). Це перша знахідка виду після 1912 року.

Polycoccum aksoyi Halıcı & V. Atienza, in Halıcı, Atienza & Hawksworth, *Mycotaxon* 101: 158 (2007)

Дослідження морфологічних та анатомічних ознак зразків *Polycoccum aksoyi* з України дозволили встановити деякі відмінності. Зокрема, в описі виду (Halıcı et al., 2007) вказані кулясті псевдотеції, але нами були знайдені як кулясті, так і грушоподібні. Ширина аскоспор виявилась з дещо більшим діапазоном (5,25–8,5 мкм) ніж в описі (6,5–7,5 мкм) (Дармостук & Головенко, 2016). Але всі ці відмінності відповідають діапазону морфометричних ознак *P. aksoyi*. Вид морфологічно схожий на *Endococcus rugulosus*, який також приурочений до зростання на епілітних представники *Aspicilia*. Однак *P. aksoyi* відрізняється від останнього наявністю нечисленних, іноді на зрізах малопомітних псевдопарафіз. *P. aksoyi* був відомий лише з типового локалітету в Туреччині (Halıcı et al., 2007, 2013).

Pronectria casaresii Etayo, *Nova Hedwigia* 67(3-4): 504 (1998)

Цей вид відомий з кількох локалітетів в Іспанії (Etayo, 1998; van den Boom & Etayo, 2014). Наведено як новий для Східної Європи (Khodosovtsev & Darmostuk, 2017).

Pronectria cf. dillmaniae Zhurb., *Mycotaxon* 92: 204 (2005)

Досліджений зразок досить слабо розвинений та представлений трьома перитеціями, проте ми ідентифікуємо його як *Pronectria cf. dillmaniae*, адже виявлені аскоспори $8,5\text{--}10,5 \times 5,2\text{--}6,3$ мкм (на противагу $6\text{--}12 \times 4\text{--}7$ мкм у протолозі) та перитеції до 120 мкм у діаметрі (на противагу 100–200 мкм). Наші зразки виявлені на *Placidium squamulosum*, у той час як голотип було виявлено на *Catapyrenium cinereum* в США (Zhurbenko et al., 2005). Новий для Європи.

Pronectria xanthoriae Lowen & Diederich, *Mycologia* 82(6): 788 (1990)

Дуже поширений вид, що відомий з численних локалітетів у Європі (Roux, 2012; Motiejūnaitė et al., 2016) та Азії (Halıcı et al., 2009).

Refractohilum achromaticum (B. Sutton) D. Hawksw., Bot. J. Linn. Soc. 75(2): 205 (1977)

Досліджений зразок характеризується припіднятими безбарвними конідіофорами $(29,5-35,5-42,2(-47,0)) \times (4,0-4,2-4,8(-5,2))$ мкм ($n=25$) та здебільшого 2–3 септованими конідіями $(10,2-13,2-16,0(-17,3)) \times (3,5-4,2-4,8(-5,5))$ мкм ($n=25$). Ліхенофільний гриб було відмічено на території Австрії (Hafellner, 2003), Британських островів (Hitch, 2007) та Канади (Sutton, 1973; Hawksworth, 1977; Roux et al., 1997). Наведено як новий для Східної Європи (Darmostuk et al., 2018).

Refractohilum intermedium Cl. Roux & Etayo, in Roux, Etayo, Bricaud & Le Coeur, Can. J. Bot. 75(9): 1597 (1997)

Серед представників роду *Refractohilum* на *Pachyphiale* трапляються три види *R. achromaticum*, *R. intermedium*, *R. pluriseptatum* (Roux et al., 1997). *R. achromaticum* відрізняється дрібнішими конідіями $(10-12-17(-20)) \times (3-3,5-5(-5,5))$ мкм, тоншими конідіогенними клітинами 4–5 мкм та відносно меншою кількістю септ в конідіях $(1-2-3(-5))$. *R. pluriseptatum* має більші конідії $(13-17,5-24,5-31,5(-39)) \times (4-5-6,1-7(-7,5))$ мкм, товстіші конідієносці 5,5–7,0 мкм та відносно більшу кількість септ в конідіях – $(1-3-7(-8))$. Зразки з України мають розміри конідій, конідіофорів та конідіогенних клітин, що співпадає з протологом, однак ми не спостерігали 6 септованих конідій. Вид відомий з кількох локалітетів у Франції та Іспанії (Roux et al., 1997). Новий для Східної Європи.

Sphaerellothecium cf. atryneae (Arnold) Cl. Roux & Triebel, Bull. Soc. linn. Provence 45: 525 (1994)

Досліджені зразки характеризуються коричневим поверхневим міцелієм, напівзануреними кулястими плодовими тілами $(46-55-70(-90))$ мкм ($n=10$), булавоподібними 8-споровими сумками $(18,8-22,4-23,6(-24,8)) \times (12,2-13,6-14,4(15,0))$ мкм ($n=10$), VCr–, 1–септованими еліпсоїдними аскоспорами, які звужені біля септи, $(9,4-11,0-12,6(-14,4)) \times (4,2-4,6-5,0(5,4))$ мкм ($n=25$). Типовий зразок виду має довші сумки VCr+ (фіолетові), незвужені біля септи аскоспори та інші види господарів (*Lecanora cenisia* та *Glaucotaria swartzii*) (Roux & Triebel, 1994).

Цей вид відомий з Європи (Roux & Triebel, 1994; Etayo, 2010; Roux, 2012; Schiefelbein et al., 2017), Азії (Joshi et al., 2016) та Північної Америки (Hafellner et al., 2002).

Stigmidium bellemerei Cl. Roux & Nav.-Ros., in Roux, Navarro-Rosinés & Tranchida, *Cryptog. Bryol.-Lichénol.* 19(2-3): 222 (1998)

Цей вид відомий з Люксембургу, Німеччини, Франції та Чехії (Roux et al., 1998; Sérusiaux et al., 1999; Triebel & Scholz, 2001; van den Boom & Palice, 2006).

Stigmidium clauzadei Cl. Roux & Nav.-Ros., *Bull. Soc. linn. Provence* 44: 445 (1994)

Вид відомий з Великої Британії (Hitch, 2007), Данії (Søchting et al., 2007), Естонії (Suija et al., 2011), Іспанії (Roux & Navarro-Rosinés, 1994), Люксембургу (Sérusiaux et al., 1999), Нідерландів (Brand et al., 2013), Німеччини (Brand et al., 2013), Польщі (Kukwa & Czarnota, 2006), Росії (Urbanavichus & Urbanavichene, 2015) та Франції (Roux & Navarro-Rosinés, 1994).

Stigmidium mycobilimbiae Cl. Roux, Triebel & Etayo, in Roux & Triebel, *Bull. Soc. linn. Provence* 45: 499 (1994) (Ходосовцев та ін., 2016)

Це поширений вид, який відомий з Австрії (Roux & Triebel, 1994), Гренландії (Alstrup et al., 2009), Естонії (Suija et al., 2009), Іспанії (Roux & Triebel, 1994), Італії (Roux & Triebel, 1994), Люксембургу (Sérusiaux et al., 2003), Нідерландів (Sérusiaux et al., 2003), Німеччини (Brackel, 2014), Польщі (Czarnota & Kukwa, 2004), Росії (Zhurbenko, 2009), США (Diederich, 2003), Франції (Diederich et al., 2006), Чорногорії (Strasser et al., 2015) та Швеції (Svensson & Palice, 2009).

Stigmidium stygnospilum (Minks) R. Sant., *Svensk bot. Tidskr.* 54(4): 511 (1960)

Вид відомий з кількох локалітетів в Європі та Гренландії (Alstrup & Hawksworth, 1990; Zhurbenko, 2009).

Stigmidium xanthoparmeliarum Hafellner, *Bull. Soc. linn. Provence* 44: 231 (1994) (Наумович & Дармостук, 2015)

Це поширений вид, що відомий з Австрії, Швейцарії (Hafellner, 1999), Великої Британії (Hawksworth, 2003), Іспанії (Calatayud & Triebel, 1999), Ірану (Sohrabi & Alstrup, 2007), Туреччини (Hafellner & John, 2006), Італії, Франції (Hafellner, 1994), Нової Зеландії (Hafellner, 2007) та Чехії (Kocourková, 1999).

Taeniolella rolfii Diederich & Zhurb., Symb. bot. upsal. 32(no. 1): 11 (1997)

Вид було описано зі слані *Cetraria nigricans* з території Російської Арктики (Diederich & Zhurbenko, 1997), проте зараз є згадки про трапляння виду на різних видах роду *Cetraria* з Британських островів, Гренландії, Канади, Монголії, Польщі, Росії, США, Фінляндії та Швеції (Diederich & Zhurbenko, 2001; Hawksworth, 2003; Zhurbenko, 2009; Kukwa et al., 2010).

Toninia subfuscae (Arnold) Timdal, Op. bot. 110: 101 (1991)

Вид відомий з Великої Британії (Aptroot et al., 2005), Греції (Timdal, 2001), Іспанії (van den Boom, 1999), Італії (van den Boom, 1992), Лівії (Thor & Nascimbene, 2010), Німеччини (Zwackh, 1864), Португалії (van den Boom & Giralt, 1996), Туреччини (John & Breuss, 2004), Франції (Timdal, 2001) та Швеції (Timdal, 2001).

Unguiculariopsis thallophila (P. Karst.) W.Y. Zhuang, Mycotaxon 32(1): 62 (1988)

Від інших представників роду відрізняється меншими еліпсоїдними спорами та господарем, зокрема *Unguiculariopsis thallophila* росте на слані та апотеціях лишайників роду *Lecanora* (Zhuang, 1988; Дармостук & Наумович, 2016). Розміри апотеціїв, сумок та спор співпадають з аналогічними показниками *Llimoniella muralicola*, що також уражає слань *Protoparmeliopsis muralis* (Налісі, 2008). Але останній відрізняється відсутністю волосків на краю апотецію. Оскільки типовий зразок виду *Llimoniella muralicola* містить лише кілька зрілих апотеціїв, то на думку П. Дідеріха (Diederich et al., 2010) цей вид можливо відноситься до роду *Unguiculariopsis*.

Weddellomyces epicallopisma (Wedd.) D. Hawksw. (as '*epicallopismum*'), Notes R. bot. Gdn Edinb. 43(3): 512 (1986)

Вид наводили зі слані та апотеціїв *Variospora aurantia* з Британських островів (Hawksworth, 1986), Ізраїлю (Calatayud & Navarro-Rosinés, 1998), Іспанії (Navarro-Rosinés & Roux, 1995), Італії (Nimis & Poelt, 1987), Німеччини (Hawksworth & Diederich, 1991) та Франції (Weddell, 1873).

Zwackhiomyces berengerianus (Arnold) Grube & Triebel, in Grube & Hafellner, Nova Hedwigia 51(3-4): 308 (1990)

Додаткові відомості щодо виду наведені у підрозділі 4.5 (пункт 4.5.3).

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

Додаткові відомості щодо виду наведені у підрозділі 4.5 (пункт 4.5.3).

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

Додаткові відомості щодо виду наведені у підрозділі 4.5 (пункт 4.4.3).

Zwackhiomyces lithoiceae (B. de Lesd.) Hafellner & Volk. John, Herzogia 19: 171 (2006)

Додаткові відомості щодо виду наведені у підрозділі 4.5 (пункт 4.5.3).

4.5 Критико-таксономічне дослідження окремих родів

Проведення ґрунтовних критико-таксономічних досліджень окремих родів – це важливий та необхідний спосіб визначення різноманіття роду на певній території, узагальнення та корекції відомостей про трапляння видів роду, а також встановлення особливостей поширення та субстратних уподобань на регіональному рівні. У цілому, в Україні було проведено ревізії ліхенофільних грибів родів *Carbonea* та *Lichenostigma* (Кондратюк 2005; Pirogov et al. 2014). Під час дослідження представників родів *Cercidospora*, *Lichenoconium* та *Zwackhiomyces* на території степової зони України було встановлено, що представники цих родів поширені в Україні, проте відомості досить фрагментарні, а інколи й сумнівні. Це і послугувало основою для проведення повної ревізії представників цих родів. У результаті, створено узагальнені описи видів, а також складено ключі для визначення видів відомих в Україні, які подані нижче.

4.5.1 Під *Cercidospora*

Концепція роду *Cercidospora* Körb. була чітко визначена у кількох працях австрійських мікологів М. Грубе та Й. Гафельнера (Hafellner, 1987; Grube & Hafellner, 1990). У трактуванні Й. Гафельнера (Hafellner, 1987) діагностичними ознаками роду є напівзанурені псевдотеції, блакитно-зелений ексципул у верхній частині та двоклітинні безбарвні аскоспори. Внутрішньовидова таксономія

базувалась на морфології та розмірах аскоспор, а також специфічністю при виборі господарями. Подальші монографічні зведення щодо таксономії *Cercidospora* (Grube & Hafellner, 1990) дали змогу провести ревізію багатьох зразків, що відповідають концепції роду, які розглядали у межах широкого поняття «*Didymella* s. lat.» (Vouaux, 1913; Clauzade & Roux, 1976). Подальші дослідження розширили трактування роду за рахунок опису нових видів із одно- і чотириклітинними спорами (Navarro-Rosinés et al., 2004; Etayo, 2010). Серед описаних видів лише для п'яти відома анаморфна стадія, що представлена кулястими конідіомами, які мають блакитний до фіолетово-блакитного ексципул, монобластичні циліндричні конідіогенні клітини та паличкоподібні безбарвні конідії (Navarro-Rosinés et al., 2004; Etayo, 2010; Calatayud et al., 2013). Для окремих видів (*Cercidospora anomala*, що зростає на слані *Pertusaria pertusa*) вчені активно дискутують гіпотезу співвідношення з ліхенофільним целоміцетом, що має аналогічну будову стінки конідіоми, *Viridiannula pertusariae* (Etayo, 2002b), проте, вони зазначають, що не відмічали ці два види на одній слані господаря. На сьогодні представлено результати двох монографічних обробок окремих груп роду *Cercidospora*, що зростають на *Lecanora* s.l., *Rhizoplaca* та *Squamarina* (Calatayud et al., 2013), а також види, що уражають представників родини *Megasporaceae* (Navarro-Rosinés et al., 2009). Проте залишається відкритим питання щодо видів, які зростають на *Teloschistaceae*, адже з цією групою є таксономічні проблеми (Santesson, 1993).

В Україні відомо 7 представників роду – *Cercidospora crozalsiana* на *Protoparmeliopsis* sp. (Капець, 2017), *Cercidospora epicarphinea* (як *C. caudata* Kernst. s.l. у (Darmostuk & Khodosovtsev, 2017; Khodosovtsev & Darmostuk, 2017), як *C. xanthoriae* (Wedd.) R. Sant. (Дармостук, 2016а; Darmostuk & Khodosovtsev, 2017; Khodosovtsev & Darmostuk, 2017)) на *Calogaya saxicola* s.lat., *Oleghlumia demissa*, *Rufoplaca subpallida* та *Rusavskia elegans*, *Cercidospora epipolytropa* на *Lecanora polytropa* (Пірогов & Чепелевська, 2013; Дармостук, 2016а), *Cercidospora lobothealliae* на *Lobothallia radiosa* (Дармостук, 2016а), *Cercidospora macrospora* на *Protoparmeliopsis muralis* (Darmostuk & Khodosovtsev, 2017), *Cercidospora solearispora* на *Aspicilia* sp. (Дармостук, 2016а).

Cercidospora cf. *crozalsiana* (H. Olivier) Nav.-Ros., Cl. Roux & Casares, *Cryptog. Bryol.-Lichénol.* **16**(2): 100 (1995) (Рис. 4.9 А, В)

Веgetативний міцелій не спостерігали. Плодові тіла кулясті до грушоподібних, напівзанурені у слань та апотеції господаря, (160–)175–205(–230) мкм (n=15). Екципул смарагдовий, (13–)15–23(–28) мкм (n=20) завтовшки, складається з 4–7 шарів псевдопараплектенхімних клітин, *textura intricata*. Парафізоїди нерозгалужені, 1,5–2 мкм завширшки. Сумки циліндричні, фісситунікатні, 8-спорові, (70–)80–85(–90) × (10–)11–13(–14) мкм (n=20). Аскоспори 1-септовані, безбарвні, злегка гетерополярні, молоді аскоспори інколи одноклітинні, злегка звужені в області септи, з незначним периспорієм до 1,5 мкм завтовшки, (25,4–)27,5–30,2(–33,4) × (5,6–)6,4–7,6(–8,2) мкм, відношення довжина / ширина складає (3,2)3,6–4,6(–5,2) (n=25). Конідіоми поодинокі, кулясті, напівзанурені, (90–)110–115(–120) мкм (n=10) у діаметрі, конідіогенні клітини циліндричні, монобластичні з фіалідою, (7,6–)8,2–9,4(–10,5) × (1,8–)2,4–2,6(–3,0) мкм (n=10), конідії безбарвні, паличкоподібні, одноклітинні, (4,0–)4,4–5,2(–5,8) × (0,8–)1,4–1,8(–2,0) мкм (n=25).

Господар. Вид було виявлено на слані та апотеціях поширеного епілітного лишайника *Protoparmeliopsis muralis*, що зростає на вапнякових відслоненнях. Виявлені зразки господаря також були інфіковані *Lichenostigma elongatum*.

Поширення в Україні. Вид трапляється у кількох локалітетах на території Житомирської (Darmostuk & Khodosovtsev, 2017), Миколаївської та Херсонської областей.

Примітки. Типовим господарем для *Cercidospora crozalsiana* наводять види роду *Squamarina*, що і послугувало причиною сумнівів щодо таксономічної приналежності зразків (Navarro-Rosinés et al., 1995). У цій роботі автори дискутують щодо подібності однієї з варіацій виду – “*Didymella crozalsiana* var. *saxicola*” до *Cercidospora macrospora*, який також уражає *P. muralis*, проте ці види різняться між собою за розмірами аскоспор. Для вирішення питання таксономічної приналежності цієї форми ключовим є дослідження типового матеріалу та проведення молекулярно-генетичних досліджень цих двох видів.

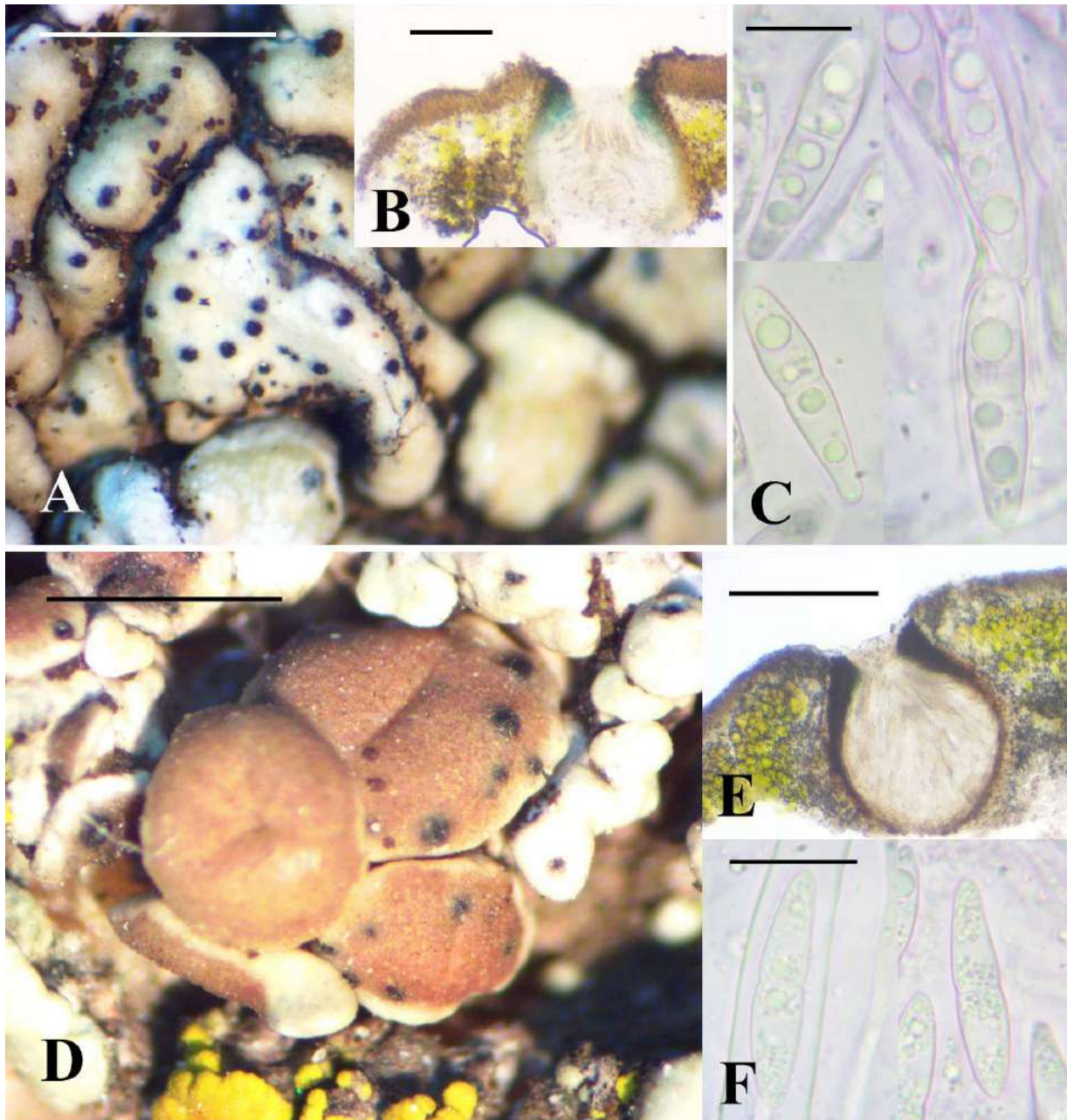


Рис. 4.9 *Cercidospora* cf. *crozalsiana*: А – плодові тіла на слані господаря, В – зріз через плодове тіло, С – аскоспори. *Cercidospora macrospora*: D – плодові тіла на слані господаря, Е – зріз через плодове тіло, F – аскоспори. Масштабна лінійка: А, D – 1 мм, В, Е – 100 мкм, С, F – 10 мкм.

Cercidospora epicarphinea (Nyl.) Grube & Hafellner, *Nova Hedwigia* **51**(3-4): 337 (1990) (Рис. 4.11)

Веgetативний міцелій не спостерігали. Псевдотеці кулясті, поодинокі, занурені рідше напівзанурені в слань або апотеці господаря, (120–)165–180(–220)

мкм (n=20). Екципул у верхній частині синьо-зелений, нижня частина безбарвна, (13–)16–25(–31) мкм (n=20) завтовшки, складається з 4–7 шарів багатокутних клітин, *textura intricata*. Парафізоїди нерозгалужені, близько 1,5–2 мкм завширшки. Сумки циліндричні, фісситунікатні, 4–(6)–8-спорові, (50–)60–70(–75) × (10–)12–14(–15) мкм (n=20). Аскоспори 1-септовані, безбарвні, від широко еліпсоїдних до гетерополярних, звужені в області септи, (18,0–)20,5–23,2(–24,5) × (4,5–)5,0–5,8(–6,5) мкм, відношення довжина / ширина складає (3,3–)3,5–4,2(–5,2) (n=25). Зразки з мису Плака, що відмічені на *Oleghlumia demissa* (AP Крим, KHER 10323) характеризуються коротшими аскоспорами ніж зазначено в типовому описі ((14,0–)15,2–17,4–(–18,4) мкм на противагу 18–25 мкм у типовому діагнозі), проте його мінімальні та максимальні значення відповідають діапазону довжини інших зразків (Рис. 4.10). Анаморфу не відмічено.

Господар. Вид зростає на слані та апотеціях *Calogaya saxicola* s.lat., *Oleghlumia demissa*, *Rufoplaca subpallida* та *Rusavskia elegans* не викликаючи пошкоджень чи знебарвлення слані.

Примітки. Проблема таксономії видів *Cercidospora*, що зростають на *Teloschistaceae* вже довгий час залишається відкритою та викликає численні дискусії. На сьогодні, згідно з відомостями П. Дідеріха та Дж. Лаврея (Diederich et al., 2018) відомо 4 види, що зростають на вище вказаній родині – *Cercidospora caudata*, *C. epicalloppisma*, *C. epicarphinea* та *C. xanthoriae*. Проте, *C. epicalloppisma*, що була описана зі слані *Variospora aurantia* (Arnold, 1881), переведено до роду *Nectria*, адже П. Саккардо у діагнозі нового виду вказує на наявність золотисто-помаранчевої стінки перитеція, унітунікатних 4-спорових сумок та безбарвних двоклітинних спор (Saccardo & Saccardo, 1905). У типовому описі *Cercidospora caudata* Е. Кернсток (Kernstock, 1894) вказував, що характерними ознаками виду є смарагдовий ексципул, 8-спорові циліндричні сумки та двоклітинні (інколи одноклітинні) сильно гетерополярні аскоспори, нижня клітина яких інколи зігнута, 19–28 × 4–7 мкм та зростанням на *Xanthocarpia lactea*. Проте, через кілька років у новій роботі автор вказував, що вид був описаний на *Blastenia ferruginea* f. *saxicola* (Kernstock, 1897). У подальшому, у своїх роботах Л. Ву (Vouaux, 1913) вказував,

що *C. caudata* має більші розміри аскоспор ($24\text{--}35 \times 4\text{--}7$ мкм) та уражає слань *Blastenia ferruginea* var. *saxicola*. В огляді видів роду *Cercidospora*, що зростають на території Сонорської пустелі, автори дискутують щодо таксономії *C. caudata* s.lat. (Navarro-Rosinés et al., 2004). У роботі подано опис *C. caudata* s.lat. для якого характерними є (4–6)8-спорові сумки, 1–2-септовані гетерополярні з загнутою нижньою клітиною аскоспори ($14\text{--}16\text{--}24\text{--}30 \times (3\text{--}4\text{--}6\text{--}7)$ мкм та вибір *Caloplaca modesta* як господаря. Цікавим є те, що для зразків на *Jasonhuria bogilana* (= *Caloplaca bogilana*) автори також наводять 6–8-спорові сумки та 1–2-септовані аскоспори (Joshi et al., 2015).

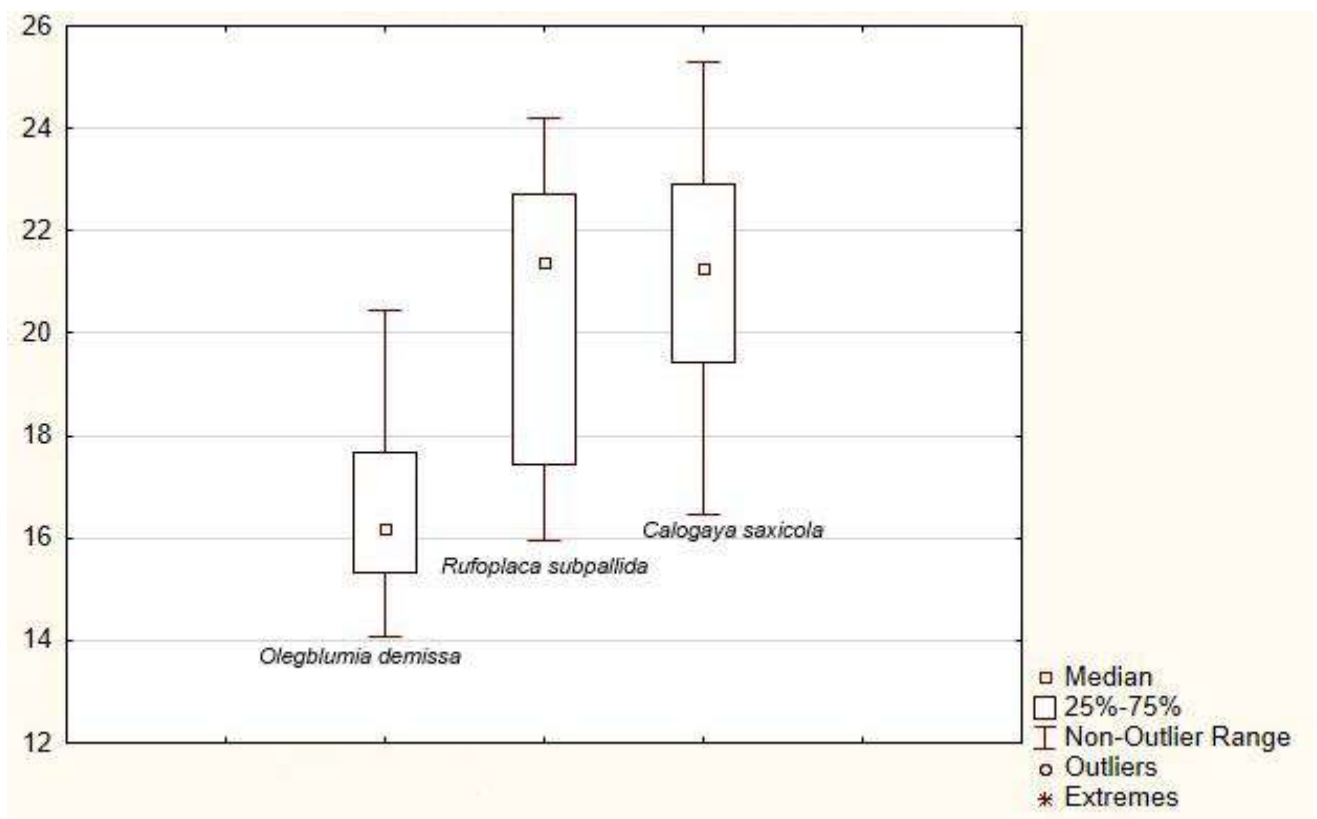


Рис. 4.10 Варіація довжини аскоспор (в мкм) досліджених зразків *Cercidospora epicarphinea*.

У типовому описі *Cercidospora epicarphinea* (як *Verrucaria epicarphinea* Nyl.) діагностичними ознаками визначено сіро-блакитну стінку псевдотеція, 8-спорові фісситунікатні циліндричні сумки, двоклітинні безбарвні слабо гетерополярні аскоспори $18\text{--}25 \times 6\text{--}7$ мкм та зростання на *Usnochroma carphineum* (= *Caloplaca carphineum*) (Nylander, 1872).

Що ж стосується *Cercidospora xanthoriae*, то у типовому описі вказано великі занурені псевдотеції 300–400 мкм у діаметрі, 6–8-спорові циліндричні сумки та одноклітинні безбарвні аскоспори $10\text{--}12 \times 5\text{--}6$ мкм та вибір *Xanthoria parietina* як господаря (Weddell, 1874). Відповідно до відомостей Р. Сантесона, який досліджував типовий матеріал *Sphaeria xanthoriae* Wedd., що зберігається в гербарії Національного музею природничої історії у Парижі (PC), цей зразок відповідає анатомо-морфологічним характеристикам *C. caudata* (Santesson, 2008). Як зазначає автор, діагноз виду має ряд неточностей, таких як: наявність коричневого вегетативного міцелію (як виявилось, це міцелій гіфоміцета, що також зростає на господарі), одноклітинні аскоспори (представлений зразок містить лише двоклітинні) тощо. У подальшому, деякі автори відмічали вид під назвою «*C. xanthoriae*» на слані різних видів роду *Xanthoria* spp., *Caloplaca* spp., *Rusavskia elegans* (Zhurbenko, 2009). Таким чином, на представниках *Teloschistaceae* зростає кілька видів, які різняться між собою за морфологією аскоспор. Гіпотетично, що ці види можуть бути синонімізовані, проте для вирішення цього питання потрібна репрезентативна вибірка зразків, дослідження типового матеріалу та проведення молекулярно-генетичних досліджень цієї групи видів.

Наші зразки відносимо до *Cercidospora epicarphinea* s. lat., адже в межах одного псевдотеція були відмічені широко еліпсоїдні не гетерополярні аскоспори, а також вузькоеліпсоїдні, іноді із загнутою нижньою клітиною (морфологічні ознаки, які були покладені в основу диференціації між видами групи).

***Cercidospora epipolytropa* (Mudd) Arnold, in Flora, Jena 57: 154 (1874)**

Вегетативний міцелій не розвинений. Псевдотеції кулясті, поодинокі, занурені в апотеції господаря, (115–)120–140(–150) мкм (n=20) у діаметрі. Екципул безбарвний у нижній частині, ближче до остіолярної частини – блакитно-зелений, (18–)20–25(–34) мкм (n=20) завтовшки, складається з 4–6 шарів параплектенхімних клітин. Парафізоїди 1–1,5 мкм завтовшки, прості. Сумки фісситунікатні циліндрично-булавоподібні, (4–)6–8-спорові, (450–)55–60(–75) × (8–)10–11(–13) мкм (n=15). Аскоспори двоклітинні, овальні, безбарвні, (12,2–)14,0–15,3(–17,0) × (4,5–)5,0–5,8(–6,2) мкм, відношення довжина / ширина складає (2,4–

)2,7–3,8(–4,2) (n=25). Конідіоми поодинокі, кулясті, занурені, (90–)110–120(–125) мкм (n=10) у діаметрі, конідіогенні клітини циліндричні, монобластичні з фіалідою, (7,6–)8,5–10,4(–12,5) × (1,8–)2,4–2,8(–3,6) мкм (n=10), конідії безбарвні, паличкоподібні, одноклітинні, (3,8–)4,2–4,6(–5,0) × (0,8–)1,2–1,4(–1,6) мкм (n=25).

Господар. Уражає слань та апотеції *Lecanora intricata* та *L. polytropa*, *Polyozosia dispersa* тощо.

Поширення. Вид відомий із Закарпатської (Карпатський біосферний заповідник) (Пірогов & Чепелевська, 2013) та Івано-Франківської областей (заповідник «Горгани») (Ходосовцев та ін., 2016).

Cercidospora lobothealliae Nav.-Ros. & Calat., *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region 2*: 637 (2004)

Веgetативний міцелій не розвинений. Псевдотеції кулясті, рідше грушоподібні, поодинокі, занурені у слань господаря, (175–)185–195(–200) мкм (n=20) у діаметрі; ексципул у верхній частині сіро-зелений, біля основи безбарвний, (7–)9–11(–13) мкм (n=20) завтовшки. Парафізи численні, прості, 1,5–2 мкм завширшки. Сумки фісситунікатні, циліндро-булавоподібні, (4–6–)8-спорові, (50–)60–75(–80) × (10–)12–13(–14) мкм (n=20). Аскоспори одноклітинні, безбарвні, еліпсоїдні, гладкостінні, периспорій до 2 мкм завтовшки, (18,5–) 20,7–23,0(–24,7) × (5,3–)6,4–7,6(–8,0) мкм, відношення довжина / ширина складає (2,6–)2,8–3,2(–3,4) (n=25). Анаморфу не відмічено.

Господар. Вид утворює непомітні чорні точки на слані *Lobothallia radiosa* без видимих ознак деструкції корового шару господаря, останній зростає на вапнякових брилах разом з *Candelariella aurella*, *Circinaria contorta*, *Placynthium nigrum* та *Pyrenodesmia variabilis*.

Примітки. При детальному вивченні морфології *Cercidospora lobothealliae* було встановлено, що розміри спор є більшими ніж зазначено в типовому описі. В українському матеріалі спори 19–22 × 6–7 мкм на противагу 16–21 × 5–5,5 мкм (Navarro-Rosinés et al., 2004).

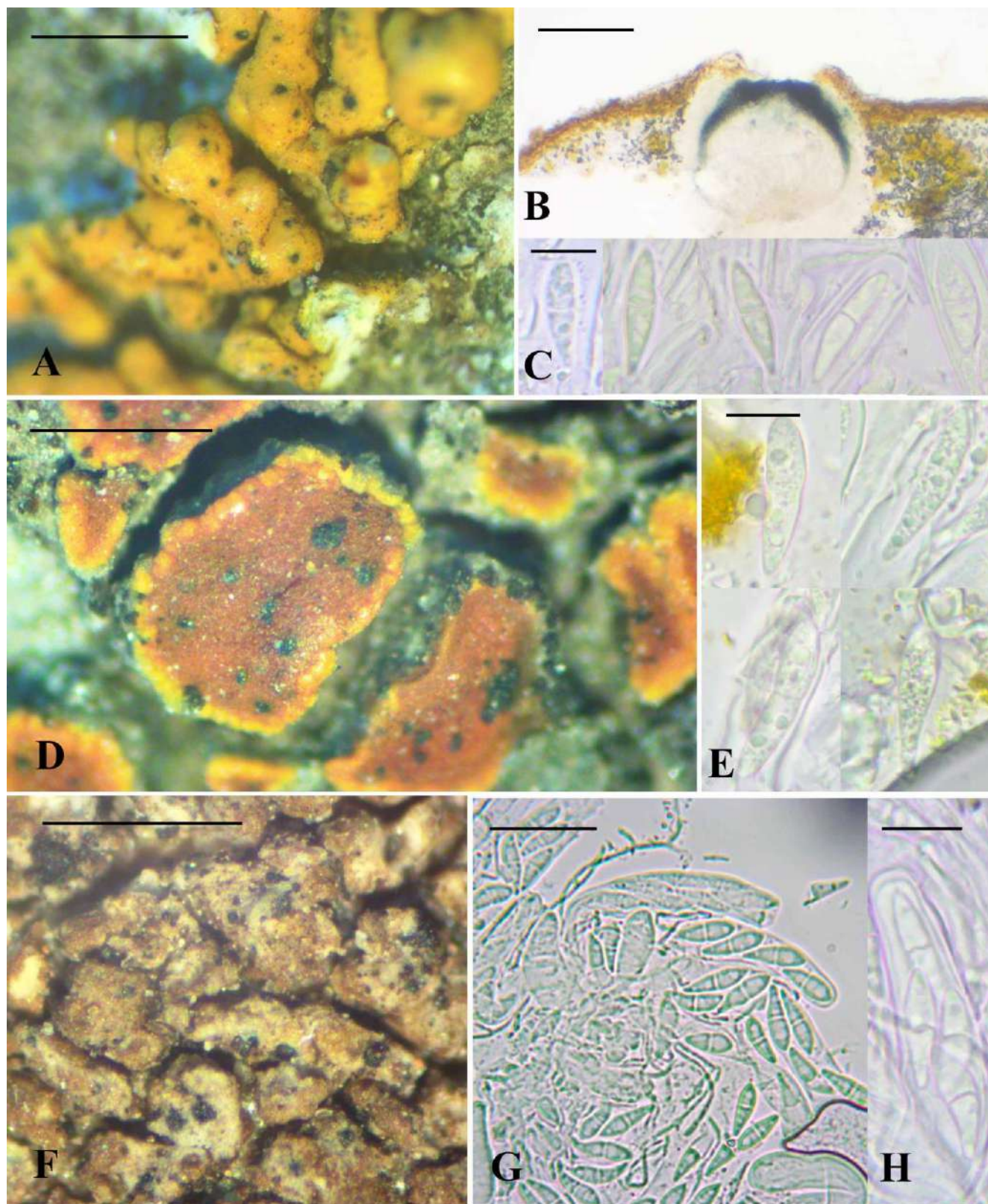


Рис. 4.11 Зразки *Cercidospora epicarphinea* s.l. A, B, C – на *Calogaya saxicola*; D, E – на *Rufoplaca subpalida*; F, G, H – на *Olegblumia demissa*. Масштабна лінійка: A, D, F – 1 мм, B – 100 мкм, G – 50 мкм, C, E, H – 10 мкм.

Лише два види роду характеризуються одноклітинними аскоспорами. *C. lobothalliae* відрізняється від *Cercidospora anomala* (4–6–)8-спорами сумками (на противагу 2–4-спорові у *C. anomala*), меншими еліпсоїдними аскоспорами ((18,5–)20,7–23,0(–24,7) × (5,3–)6,4–7,6(–8,0) мкм на противагу кулятим (22–)28–32 × 15–26 мкм у *C. anomala*) та зростанням на видах роду *Lobothallia* (на противагу *Pertusaria*) (Etayo, 2010). Для *C. crozalsiana* також відмічають одноклітинні аскоспори, але старіші аскоспори завжди утворюють септу. Крім того останній вид має більші розміри плодових тіл, в основному 200–280 мкм у діаметрі та трапляється на представниках роду *Squamarina* (Navarro-Rosinés et al., 1995).

Cercidospora macrospora (Uloth) Hafellner et Nav.-Ros., *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region 2*: 638 (2004) (Рис. 4.9 D, E, F)

Веgetативний міцелій не розвинений. Псевдотеції кулясті, занурені, поодинокі, (85–)90–120(–145) мкм (n=20) у діаметрі. Екципул безбарвний у нижній частині, зелено-синій у верхній частині, (11–)14–18(–24) мкм (n=20) завтовшки, складається з 5–7 шарів псевдопараплектенхімних клітин, *textura intricata*. Парафізоїди прості, 1,5–2 мкм завширшки. Сумки фісситунікатні, циліндричні, 4-спорові, рідше 8-спорові, (50–)65–80(–90) × (8,6–)9–10(–11,6) мкм (n=20). Аскоспори безбарвні, двоклітинні, еліпсоїдні, не звужені біля септи, (17,2–)19–23(–25,0) × (4,2–)5,0–6,4(–7,2) мкм, відношення довжина / ширина складає (2,9–)3,3–4,0(–5,0) (n=25). Конідіями поодинокі, занурені у слань або апотеції господаря, кулясті до овальних, (120–)130–140(–150) × (160–)170–185(–200) мкм (n=20) у діаметрі. Стінки пікнід смарагдові у верхній частині до безбарвних у нижній (10,7–)13,2–15,6(–18,6) мкм (n=20) завтовшки, складаються з 5–6 шарів еліпсоїдних клітин (5,5–)6,0–7,0(–8,2) × (3,0–)3,2–3,4(–3,8) мкм (n=20). Конідіогенні клітини циліндричні, монобластичні з фіалідою, (6,5–)11,7–14,6(–17,5) × (1,8–)2,4–2,8(–3,6) мкм (n=10). Конідії безбарвні, паличкоподібні, одноклітинні, (4,7–)5,6–6,6(–7,5) × (0,8–)1,2–1,4(–1,6) мкм, відношення довжина / ширина складає (3,27–)4,4–5,6(–6,1) (n=25) (Darmostuk, 2017).

Господар. Вид уражає слань та апотеції *Protoparmeliopsis dispersoareolata*, *P. muralis* та *P. garovaglii*.

Поширення. Це поширений вид, який відмічали з численних локалітетів на території Житомирської, Луганської, Запорізької, Миколаївської, Дніпропетровської та Донецької областей (Дармостук & Ходосовцев, 2014; Darmostuk & Khodosovtsev, 2017).

Cercidospora solearispora Calat., Nav.-Ros. & Hafellner, *Mycotaxon* **110**: 11 (2009) (Рис. 4.12 А, В)

Псевдотеції кулясті, занурені у слань господаря, поодинокі, (145–)155–180(–190) мкм (n=20) у діаметрі. Нижня частина ексципула безбарвна, верхня – сіро-зелена, (11–)13–16(–19) мкм (n=20) завтовшки, складається з 5–7 шарів псевдопараплектенхімних клітин, *textura intricata*. Парафізоїди розгалужені, 1,5–2 мкм завширшки. Сумки фісситунікатні, циліндричні, (6–)8-спорові, (45–)50–65(–70) × (10–)12–14(–15) мкм (n=20). Аскоспори безбарвні, двоклітинні, гетерополярні, нижня клітина менша та вужча, ніж верхня, їх відношення складає від 1/4 до 1/3, (17,2–)17,8–19,2(–20,4) × (5,0–)5,2–5,8(–6,6) мкм, відношення довжина / ширина складає (2,6–)3,0–4,2(–4,8) (n=25). Анаморфу не відмічено.

Господар. Вид утворює невеликі кратероподібні заглиблення на слані видів роду *Aspicilia*, що зростають на силікатних відслоненнях.

Загальне поширення. Відомий з Австрії, Чехії, Франції, Іспанії та Туреччини (Halıcı et al., 2007; Vondrák et al., 2007; Navarro-Rosinés et al., 2009).

Примітки. Під час дослідження українських зразків виду було встановлено, що розміри псевдотеціїв менші (150–180 мкм), ніж у типовому описі (160–230 мкм) (Navarro-Rosinés et al., 2009). *Cercidospora solearispora* легко відрізнити від інших видів, що ростуть на *Aspicilia* s. lat., за характерними аскоспорами, в яких нижня клітина набагато менша від верхньої. Вид часто трапляється на сланях *Aspicilia cinerea*, *A. intermutans*, *Circinaria caesiocinerea*, *C. contorta*.

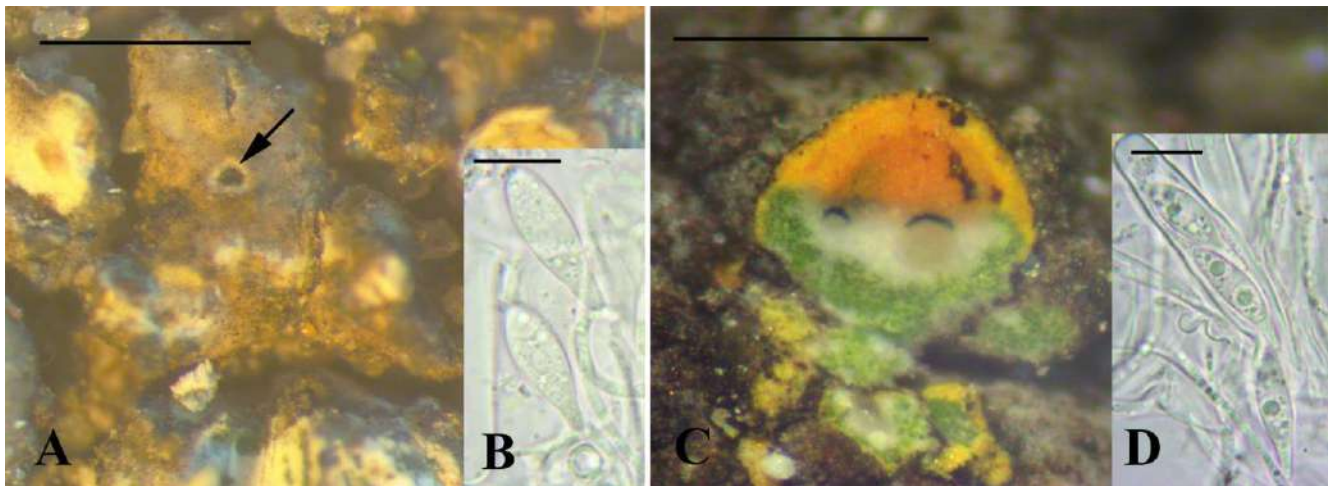


Рис. 4.12 *Cercidospora solearispora*: А – загальний вигляд, В – аскоспори. *Cercidospora* sp.: С – загальний вигляд, D – аскоспори. Масштабна лінійка: А, С – 1 мм, В, D – 10 мкм.

Cercidospora sp. (Рис. 4.12 С, D)

Веgetативний міцелій не розвинений. Псевдотеції кулясті, поодинокі, занурені в апотеції господаря, 160–180 мкм у діаметрі. Екципул смарагдовий у верхній частині до безбарвного в базальній частині, 10–15 мкм завтовшки, складається з 4–6 шарів багатокутних клітин, *textura intricata*. Псевдопарафізи прості, без анастомозів, 1,5–2 мкм завширшки. Сумки фісситунікатні, циліндричні, 8-спорові, 50–60 × 10–12 мкм. Спори безбарвні, двоклітинні, гетерополярні, нижня клітина менша та вужча, ніж верхня, їх відношення складає 1/4 до 1/3, (15,3–)19,4–24,2(–28,4) × (5,2–)5,8–6,4(–6,6) мкм, відношення довжина / ширина складає (2,8–)3,0–3,8(–4,2) (n=25). Анаморфу не відмічено.

Господар. Вид зростає на апотеціях *Xanthocarpia crenulatella*, не викликаючи їх пошкоджень, знебарвлення чи пригнічення розвитку аскоспор.

Примітки. Робочою гіпотезою стосовно цього зразка була версія, що це *Cercidospora caudata*, проте відповідно до протологу цей вид має менш виражену гетерополярність аскоспор. Морфологічно зразок *Cercidospora* sp. подібний до *C. solearispora*, для якого також характерними є сильно гетерополярні аскоспори. Проте, для цього зразка характерним є наявність яскраво смарагдового екципулу (на противагу сіро-зелений у *C. solearispora*), більших аскоспор (19,4–24,2 мкм на

противагу 17,8–19,2 мкм у *C. solearispora*) та зростанням на *Xanthocarpia crenulatella*. Вид потребує подальших досліджень за наявності більшої кількості зразків.

Ключ для визначення представників роду *Cercidospora* (включаючи таксони, що можуть бути виявлені на території України)

1. Аскоспори одноклітинні *C. lobothealliae*
- 1*. Аскоспори двоклітинні 2
2. Аскоспори з верхньою клітиною, яка набагато більша від нижньої, їх відношення складає 1/4 до 1/3 3
- 2*. Аскоспори з більш-менш однаковими верхньою і нижньою клітинами 4
3. Екципул сіро-зелений, аскоспори 17–19 мкм завдовжки, на слані *Aspicilia* spp. *C. solearispora*
- 3*. Екципул смарагдовий, аскоспори 19–25 мкм завдовжки, на *Xanthocarpia crenulatella* *Cercidospora* sp.
4. Аскоспори 12–20 мкм завдовжки 5
- 4*. Аскоспори 20–40 мкм завдовжки 7
5. Сумки (2)–4-спорові, спори (13–)15–18,3–21(–22) мкм завдовжки, псевдотеції 110–150 мкм, на слані *Lecanora stenotropa* (*C. stenotropae*)
- 5*. Сумки 6–8-спорові 6
6. Екципул від темно-коричневого до фіолетового, 10–20 мкм завширшки. Спори двоклітинні, молоді спори можуть бути одноклітинними, (13,5–)14–16,3–19 мкм завдовжки, на слані *Circinaria caesiocinerea* (*C. galligena*)
- 6*. Екципул блакитно-зелений, 18–34 мкм завширшки, спори двоклітинні, 12–17 мкм завдовжки, на слані *Lecanora polytropa* *C. epipolytropa*
7. Сумки 8-спорові, екципул синьо-коричневий, спори 20–24 мкм завдовжки, на слані *Megaspora verrucosa* (*C. verrucosaria*)
- 7*. Сумки 2–4–6-спорові 8

8. Псевдотеції понад 200 мкм завширшки 9
- 8*. Псевдотеції менше 200 мкм завширшки 10
9. Псевдотеції 200–250 мкм, сумки 4–(6)-спорові, 24–30 мкм завдовжки, на слані *Squamarina lentigera* *C. crozalsiana*
- 9*. Псевдотеції 220–400 мкм, сумки (2–)4-спорові, 24–40 мкм завдовжки, на слані *Circinaria desertorum* (*C. weneri*)
10. Псевдотеції 100–150 мкм завширшки, верхня частина ексципула яскраво смарагдова, сумки 4–(6)–8-спорові, спори злегка гетерополярні, нижня клітина вужча, іноді зігнута, на *Teloschistales* *C. epicarphinea* s.lat.
- 10*. Псевдотеції 100–170 мкм завширшки, верхня частина ексципула світло-зеленого забарвлення, сумки з 4–8-аскоспорами, спори не гетерополярні, верхня і нижня клітина однакової ширини, на *Protoparmeliopsis dispersoareolata*, *P. muralis*, *P. garovaglii* *C. macrospora*

4.5.2 Рід *Lichenoconium*

Довгий час ліхенофільні целоміцети, що мають коричневі одноклітинні конідії та відкриваються нерівномірними розривами, відносили до роду *Coniothyrium* Corda (Keissler, 1910; Vouaux, 1913). У подальшому, на основі виявлених відмінностей між ліхенофільними та фітотрофними представниками роду, Франц Петрак та Ганс Сідов виокремили рід *Lichenoconium* Petr. & Syd., до якого вони віднесли сім видів, два з яких були відмічені не лише на лишайниках, а й на рослинних рештках (Petrak & Sydow, 1927). Слід зазначити, що диференціація видів у цих роботах проводилась лише на основі вибору лишайника-господаря.

Ґрунтова ревiзiя роду вперше була проведена британським мiкологом Д. Хоксвортом, в якiй вiн детально дослiджував анатомо-морфологiчнi характеристики видiв, особливостi їх конiдiогенезу та екологiї (Hawksworth, 1977). Автор довiв, що окремi види можуть уражати широкий спектр лишайникiв-господарiв (до 58 видiв), тому виокремлення видiв на основi еколого-субстратних вподобань, є не завжди коректною. Зважаючи на це, Д. Хоксворт вважав важливими такi внутрiшньородовi таксономiчнi ознаки як розмiри пiкнiд,

морфологію конідіогенних клітин та конідій, зокрема забарвлення, форму та характер поверхні. У роботі він наводив характеристику для 10 видів роду, причому два з них у подальшому стали типовими зразками для нових родів: *L. boreale* (P. Karst.) D. Hawksw. для *Xeroconium* D. Hawksw., *L. pertusariicola* (Nyl.) D. Hawksw. для *Laeviomycetes* D. Hawksw. Враховуючи ці таксономічні зміни, у своїй подальшій роботі Д. Хоксворт представив виправлений ключ, до якого увійшли вісім видів (Hawksworth, 1981).

Протягом останніх десятиріч обсяг роду *Lichenocodium* було розширено до 15 видів (Hawksworth, 1981b; Diederich, 1986; Kondratyuk et al., 1994; Kalb et al., 1995; Kondratyuk & Galloway, 1995; Alstrup & Cole, 1998; Cole & Hawksworth, 2004; Lawrey et al., 2011).

Молекулярно-генетичні дослідження кількох представників роду показують, що *Lichenocodium* є монофілетичною групою Dothideomycetes разом з деякими сапротрофними та ендоефітними анаморфними фітопатогенними грибами (Lawrey et al., 2011).

В Україні перші згадки про ліхенофільні гриби цього роду датуються 20-ми роками минулого сторіччя. Інформація про знахідку *Lichenocodium lichenicola* (під старою назвою *Coniothyrium lichenicola* P. Karst.) з території Київської області наводиться у роботі З.К. Гіжицької (Гіжицька, 1929). Подальші згадки про гриби роду датуються 90-ми роками минулого сторіччя, коли під час дослідження мікобіоти Закарпатської області Д. Хоксворт наводить знахідки двох видів роду – *Lichenocodium erodens* та *L. usneae* (Hawksworth, 1992). Згодом, з території природного заповідника «Медобори» було вказано про знахідку *L. xanthoriae*, що зростає на слані *Xanthoria parietina* (Кондратюк & Коломієць, 1997). *Lichenocodium lecanorae* вперше в Україні був виявлений на слані *Hypogymnia physodes* на території Українських Карпат (Motiejūnaitė et al., 1999). Подальші знахідки вище зазначених видів наведені у численних публікаціях, що присвячені дослідженню ліхенобіоти територій та об'єктів природно-заповідного фонду України, узагальнені в останньому чеклісті ліхенофільних грибів України (Darmostuk & Khodosovtsev, 2017). Ще два види були відмічені на представниках роду *Cladonia* з

півдня України – *Lichenoconium aeruginosum* та *L. pyxidatae* (Ходосовцев, 2011; Darmostuk et al., 2018).

Lichenoconium aeruginosum Diederich, M. Brand, van den Boom & Lawrey, *Fungal Biology* **115**: 182 (2011) (Рис. 4.13 a, b, c).

Веgetативний міцелій слабо розвинений, світло-коричневий, занурений. Конідіями округлі, спочатку занурені, пізніше сидячі, чорні, поодинокі, відкриваються в області остіолі, (85–)90–100(–115) мкм (n=10) у діаметрі, зазвичай формується темна конідіальна маса над конідіомою. Стінки конідіом безбарвні до світло-коричневих у нижній частині, блакитно-сірі у верхній частині, (16,6–)17,8–20,2(–23,6) мкм (n=20) завтовшки, складаються з 3–5 шарів ізодіаметричних до еліпсоїдних клітин, (4,8–)6,6–8,4(–12,2) × (3,8–)4,2–5,0(–6,4) мкм (n=20), верхня частина стінки стає блакитно-зеленою у розчині КОН. Конідієносці відсутні. Конідіогенні клітини субциліндричні, з фіалідою або рідше з анеляцією, безбарвні або коричневі в апікальній частині, коли зрілі, гладкостінні, (8,0–)9,2–10,6(–11,8) × (3,0–)3,8–5,4(–6,6) мкм (n=25). Конідії поодинокі, еліпсоїдні до напівсферичних, апікальна частина округла, базальна – звужена, інколи усічена, світло коричневі, К⁺ оливкові, одноклітинні, бородавчасті, (4,6–)5,2–6,2(–6,8) × (3,5–)3,8–4,8(–5,8) мкм, відношення довжини / ширини складає (0,9–)1,1–1,6(–1,9) (n=50).

Господар. Вид описаний на слані *Cladonia pocillum*, що зростає на піщаному ґрунті. Ліхенофільний гриб утворює коричневі плями, що оточені темно-коричневим краєм. Наші зразки виявлено на лусочках первинної слані *Cladonia* sp., що зростає на затінених вертикальних поверхнях пісковиків.

Поширення в Україні. Вид відомий з одного локалітету в Запорізькій області (Darmostuk et al., 2018).

Примітки. Відомий з Франції, Люксембургу, Нідерландів, Іспанії та Туреччини (Lawrey et al., 2011; Kocakaya et al., 2016; Zhurbenko & Pino-Bodas, 2017).

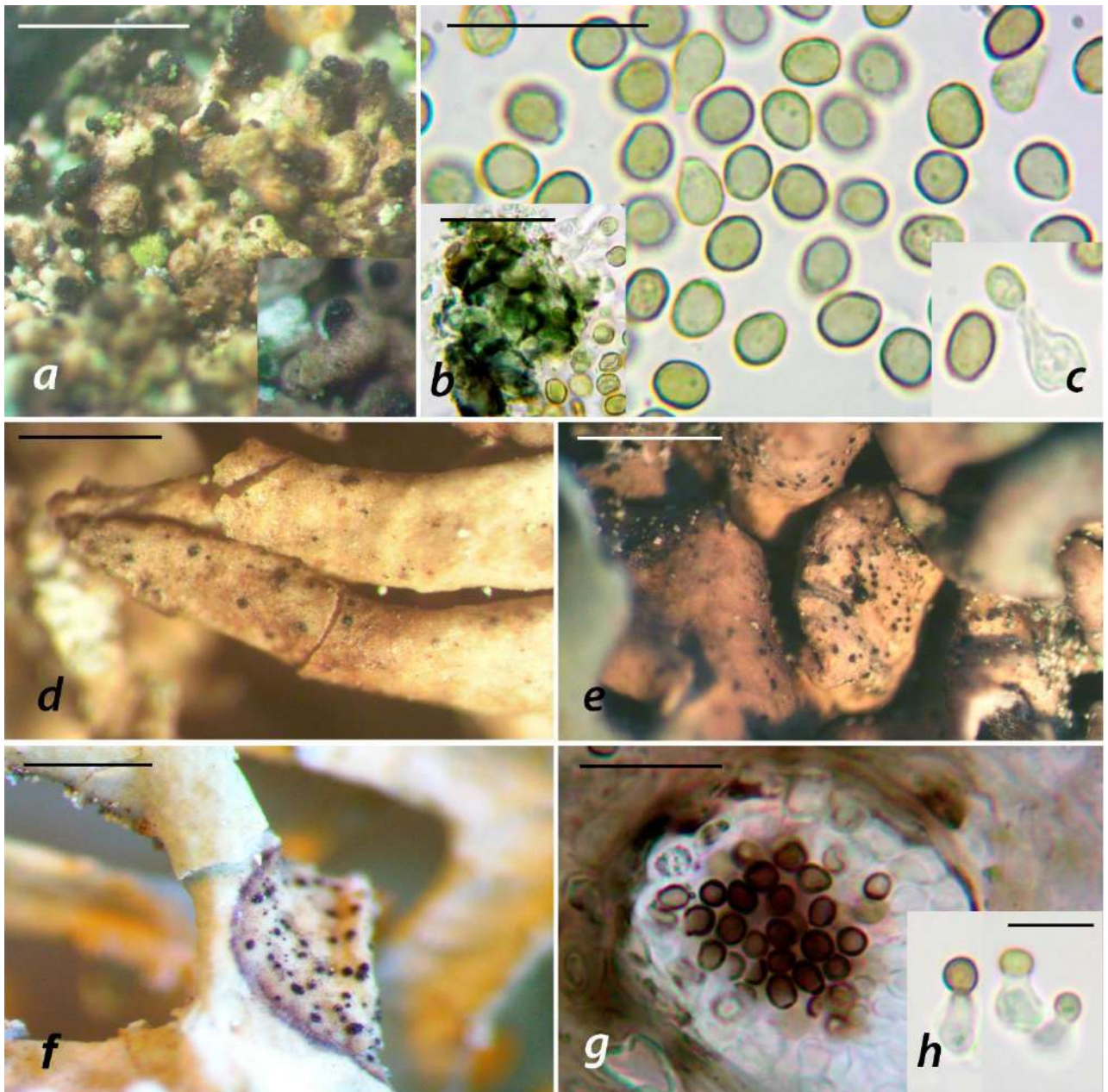


Рис. 4.13 *Lichenosonium aeruginosum*: а – конідіюми на слані господаря, б – стінка конідіюми в розчині КОН, с – конідії та конідіюгенна клітина. *L. erodens*: d, f – конідіюми на слані *Evernia prunastri*, е – конідіюми на *Hypogymnia physodes*, g – зріз конідіюми, h – конідії та конідіюгенні клітини. Масштабна лінійка: а – 1 мм, б – 20 мкм, с – 25 мкм, d, е, f – 1 мм, g – 25 мкм, h – 10 мкм.

Під час детального вивчення морфо-анатомічних особливостей зразка, було встановлено, що конідії в українському матеріалі є більшими ніж зазначено в протолозі, $(4,6-5,2-6,2(-6,8) \times (3,5-3,8-4,8(-5,8))$ мкм на противагу $(3,4-3,8-4,6(-5,4) \times (3,0-3,4-3,8(-4,3))$ мкм (Lawrey et al., 2011).

У цілому, кілька видів роду відмічено на *Cladonia* spp. *Lichenoconium erodens* відрізняється від *L. aerginosum* значно меншими розмірами пікнід ((85–)90–100(–115) мкм на противагу (35–)40–55(–65) мкм у *L. erodens*), конідіогенних клітин ((8,0–)9,2–10,6(–11,8) × (3,0–)3,8–5,4(–6,6) мкм на противагу (3,6–)4,2–5,8(–6,2) × (2,2–)3,4–3,8(–4,0) мкм у *L. erodens*) та конідій ((4,6–)5,2–6,2(–6,8) × (3,5–)3,8–4,8(–5,8) мкм на противагу (2,2–)3,0–3,8(–4,0) мкм у *L. erodens*) (Hawksworth, 1977). Від *L. ruxidatae* вид відрізняється більшими та світлішими конідіями, що мають усічену основу, а від *L. usneae* – більшими конідіями та пігментацією конідіогенних клітин. *L. aerginosum* легко відрізнити за реакцією стінки на розчин КОН.

Lichenoconium erodens M.S. Christ. & D. Hawksw., in Hawksworth, Persoonia 9(2): 174 (1977) (Рис. 4.13 d, e, f, h)

Веgetативний міцелій нерозвинений. Конідіоми поодинокі, напівсферичні, спочатку занурені в слань господаря, пізніше напівзанурені, чорні, (35–)40–55(–65) мкм (n=10) у діаметрі, відкриваються зазвичай неправильними порами. Стінка конідіом коричнева, (4,6–)5,6–6,2(–7,8) мкм (n=20) завтовшки, складається з 3–4 шарів широко еліпсоїдних клітин, (2,6–)3,6–4,2(–4,8) мкм (n=20) у діаметрі. Конідієносці відсутні. Конідіогенні клітини широко субциліндричні до ампулоподібних, з фіалідою або анеляцією, безбарвні, гладкостінні, (3,6–)4,2–5,8(–6,2) × (2,2–)3,4–3,8(–4,0) мкм (n=25). Конідії напівкулясті, неправильної форми, не усічені біля основи, коричневі, поодинокі, бородавчасті, (2,2–)3,0–3,8(–4,0) мкм (n=50) мкм у діаметрі.

Господар. Вид вражає широкий спектр господарів, проте досліджені зразки були виявлені на *Cetraria aculeata*, *Evernia prunastri*, *Hypogymnia physodes* та *Xanthoparmelia pulla*. Ліхенофільний гриб викликає утворення некротичних плям, які з часом можуть поширюватись на всю слань, фактично проявляє себе як сапротроф.

Поширення. Широко поширений в Україні вид, який відмічали на території Волинської, Житомирської, Закарпатської, Запорізької, Кіровоградської,

Львівської, Миколаївської, Полтавської, Хмельницької, Херсонської областей та АР Крим (Дармоустук, 2017; Darmostuk & Khodosovtsev, 2017).

Lichenosonium lecanorae (Jaap) D. Hawksw., Bull. Br. Mus. nat. Hist., Bot. 6(3): 270 (1979) (Рис. 4.14 с, d, e)

Веgetативний міцелій не розвинений. Конідіоми поодинокі, рідше зібрані в групи по 3–5, занурені до напівзанурених у слань господаря, кулясті, чорні, (70–)80–95(–105) мкм (n=10) у діаметрі. Стінка конідіом коричнева, (4,2–)4,8–5,6(–6,8) мкм (n=20) завтовшки, складається з 2–3 шарів еліпсоїдних клітин, (5,4–)6,2–7,8(–8,2) × (4,0–)4,4–5,2(–6,0) мкм (n=25). Конідієносці відсутні. Конідіогенні клітини циліндричні до бочкоподібних, безбарвні, гладкостінні, з фіалідою, рідше 1–2 анеляціями, (3,8–)4,8–5,4(–6,0) × (2,2–)3,0–3,4(–3,8) мкм (n=25). Конідії кулясті до широко-еліпсоїдних, з округлими кінцями, коричневі, поодинокі, бородавчасті, (2,4–)3,4–4,2(–4,8) × (2,3–)2,5–3,2(–3,6) мкм, відношення довжина / ширина складає (0,8–)1,2–1,4(–1,7) (n=50).

Господар. Для виду характерна широка субстратна приуроченість. Українські зразки відмічені на сланях та апотеціях *Glaucomaria carpineae*, *Lecanora argentata*, *L. symmicta*, *Parmeliopsis ambigua* та *Protoparmeliopsis muralis*.

Поширення. Вид широко поширений на території України та був відмічений з Житомирської, Закарпатської, Івано-Франківської, Львівської, Одеської, Полтавської, Херсонської областей та АР Крим (Дармоустук, 2016b; Darmostuk & Khodosovtsev, 2017).

Lichenosonium lichenicola (P. Karst.) Petr. & Syd. (as 'lichenicolum'), Beih. Reprrium nov. Spec. Regni veg. 42(1): 432 (1927) (1926) (Рис. 4.14 a, b)

Веgetативний міцелій не розвинений. Конідіоми поодинокі, занурені до напівзанурених у слань господаря, кулясті, чорні, (125–)140–170(–195) мкм (n=10) у діаметрі, відкриваються зазвичай неправильними порами. Стінка конідіоми коричнева, (4,6–)5,6–6,2(–7,8) мкм (n=20) завтовшки, до 20 мкм у верхній частині, складається з 2–3 шарів еліпсоїдних клітин, (5,6–)6,8–8,4(–9,2) × (4,0–)4,8–5,6(–6,6) мкм (n=25). Конідієносці відсутні. Конідіогенні клітини циліндричні, з фіалідою

або 1–3 анеляціями, безбарвні та гладкостінні, проте з часом стають бородавчасті та коричневі біля основи, $(8,4-9,2-9,6(-10,2) \times (3,0-3,6-3,8(-4,2))$ мкм ($n=25$). Конідії широко еліпсоїдні, кінці округлі, рідше базальна частина усічена, коричневі, поодинокі, бородавчасті, $(6,2-7,2-8,4(-9,4) \times (2,6-3,2-4,0(-4,4))$ мкм, відношення довжина / ширина складає $(1,6-1,9-2,5(-3,2))$ ($n=50$).

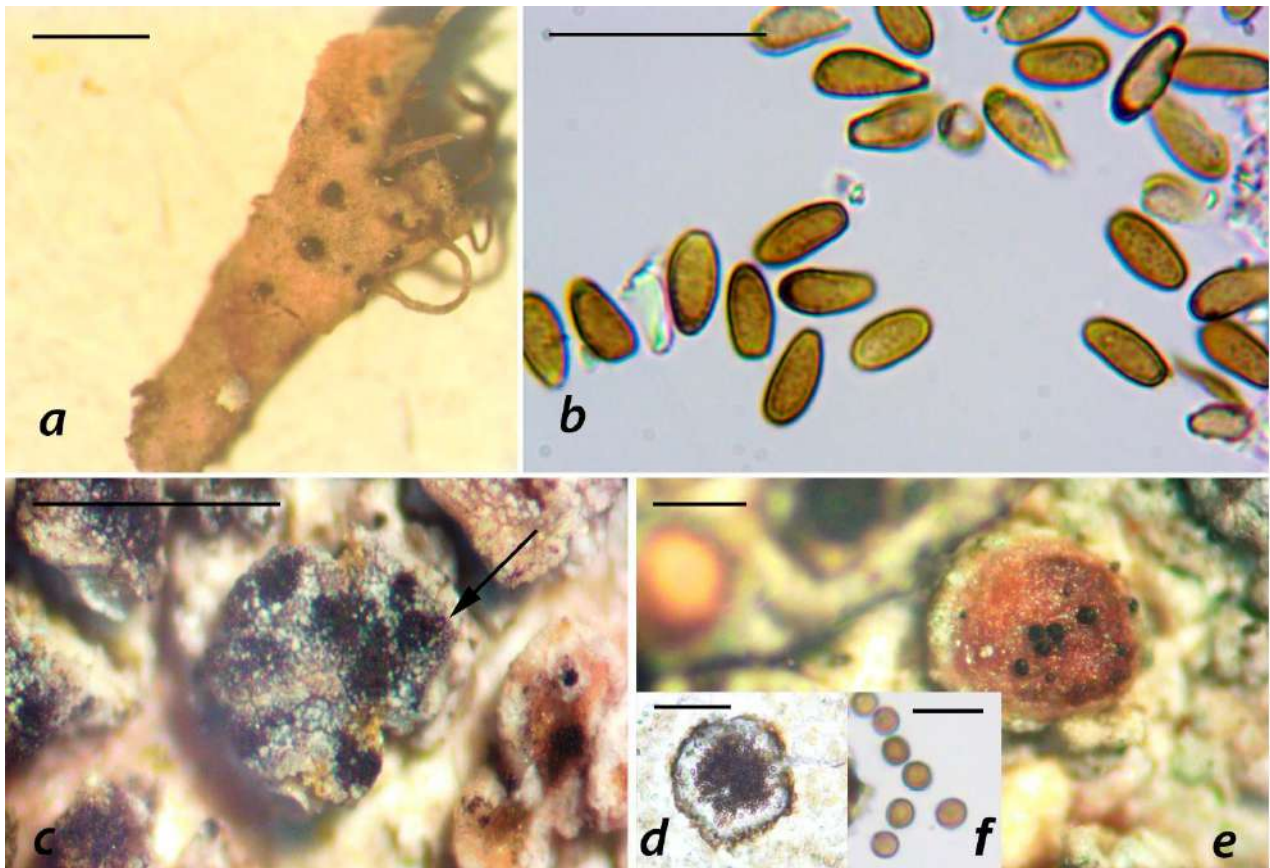


Рис. 4.14 *Lichenosonium lichenicola*: а – конідіоми на слані господаря, б – конідії. *Lichenosonium lecanorae*: с – конідіоми на слані *Glaucotaria carpinea* (стрілками показані уражені апотеції), d – зріз через конідіомату, е – конідіому на *Lecanora argentata*, f – конідії. Масштабна лінійка: а, с, е – 1 мм, б – 20 мкм, d – 50 мкм, f – 10 мкм.

Господар. Один з небагатьох видів роду для якого характерна вузька субстратна приуроченість та зростання на представниках роду *Physcia*. Наші зразки відмічені на лопатях *Physcia tenella* та викликають знебарвлення уражених частин слані.

Поширення. Вид достовірно відомий з кількох локалітетів на території Херсонської області.

Примітки. Вид легко відрізнити від інших представників роду за широко еліпсоїдними коричневими бородавчастими конідіями. Перші згадки про цей вид можна зустріти у роботі З.К. Гіжицької (Гіжицька, 1929), де серед кількох знахідок на лишайниках, авторка наводить *Lichenosonium lichenicola* (під старою назвою *Coniothyrium lichenicola*) для території Київської області на слані *Hypogymnia physodes*. Згодом, згадка про цю знахідку цитується у кількох мікологічних зведеннях (Minter & Dudka, 1996; Кондратюк, 1999), проте лише С.Я. Кондратюк (Кондратюк, 1999) вказував на необхідність подальшої критичної ревізії цих зразків. Оскільки за сучасними даними *L. lichenicola* відносять до господар-специфічних грибів, що розвиваються лише на *Physcia* spp., в останньому чеклісті ліхенофільних грибів України (Darmostuk & Khodosovtsev, 2017) цей вид розглядається в категорії сумнівних знахідок. На жаль, нам не вдалося знайти зразок «*C. lichenicola*» З.К. Гіжицької в ліхенологічному та мікологічному гербаріях Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW), тому питання сучасної видової належності зразка залишається відкритим (Дармостук, 2018).

Lichenosonium pyxidatae (Oudem.) Petr. & Syd., Feddes Repert., Beih. 42: 135 (1927) (Рис. 4.15 d, e)

Веgetативний міцелій не розвинений. Конідіоми поодинокі, занурені до напівзанурених у слань господаря, кулясті, чорні, (65–)80–100(–110) мкм (n=10) у діаметрі, відкриваються зазвичай неправильними порами. Стінка конідіомати коричнева, (4,4–)5,6–6,0(–7,4) мкм (n=20) завтовшки, до 20 мкм у верхній частині, складається з 2–3 шарів еліпсоїдних клітин, (5,4–)6,2–7,8(–9,0) × (4,2–)4,6–5,4(–6,2) мкм (n=25). Конідієносці відсутні. Конідіогенні клітини циліндричні, з фіалідою або 1–2 анеляціями, безбарвні та гладкостінні, проте з часом стають бородавчасті та коричневі в апікальній частині, (5,4–)6,2–9,0(–10,8) × (2,6–)3,0–4,2(–4,4) мкм (n=25). Конідії кулясті, інколи базальна частина усічена, світло коричневі, поодинокі, бородавчасті, (3,2–)3,4–4,2(–4,8) мкм.

Господар. Українські зразки виду відмічені на лусочках *Cladonia foliacea* та апотеціях *C. furcata* і викликають незначне потемніння уражених частин слані.

Поширення в Україні. Вид відомий лише з Херсонської області (Ходосовцев, 2011).

Lichenosonium usneae (Anzi) D. Hawksw., Persoonia 9(2): 185 (1977) (Рис. 4.15 а, б)

Вегетативний міцелій слабо помітний, занурений у слань господаря, блідо-коричневий, гіфи (2,6–)3,6–4,2(–4,8) мкм (n=20) завтовшки. Конідіоми поодинокі або зібрані в групи по 4–6, спочатку занурені в слань господаря до сидячих, чорні, кулясті, відкриваються неправильними порами у верхній частині, (80–)85–95(–105) мкм (n=10) у діаметрі. Стінка конідіомати коричнева, (5,8–)6,4–8,2(–9,6) мкм (n=20) завтовшки, складається з 1–3 шарів округлих клітин, (3,6–)4,2–6,6(–7,8) мкм (n=25) у діаметрі. Конідієносці відсутні. Конідіогенні клітини розміщені в один ряд на стінці конідіомати, циліндричні з 1 анеляцією, спочатку безбарвні потім стають коричневими та бородавчастими у верхній частині, (9,4–)10,2–11,8(–12,6) × (2,4–)3,2–3,8(–4,0) мкм (n=25). Конідії кулясті, не усічені при основі, коричневі до чорних у масі, поодинокі, з гладенькою стінкою, (3,4–)3,8–4,2(–4,8) мкм (n=50) у діаметрі.

Господар. Вид може уражати широкий спектр господарів (Hawksworth, 1977). Зразки з півдня України відмічені на слані *Seiropora lacunosa*, який виявився новим господарем для *L. usneae*. Вид утворює чорні некротичні плями, що нагадують симптоми ураження іншим видом – *L. lecanorae*. Проте, *L. usneae* відрізняється від останнього більшими пікнідами та довшими конідіогенними клітинами ((3,8–)4,8–5,4(–6,0) мкм у *L. lecanorae* на противагу (9,4–)10,2–11,8(–12,6) мкм у *L. usneae*), що стають коричневими та бородавчастими у верхній частині.

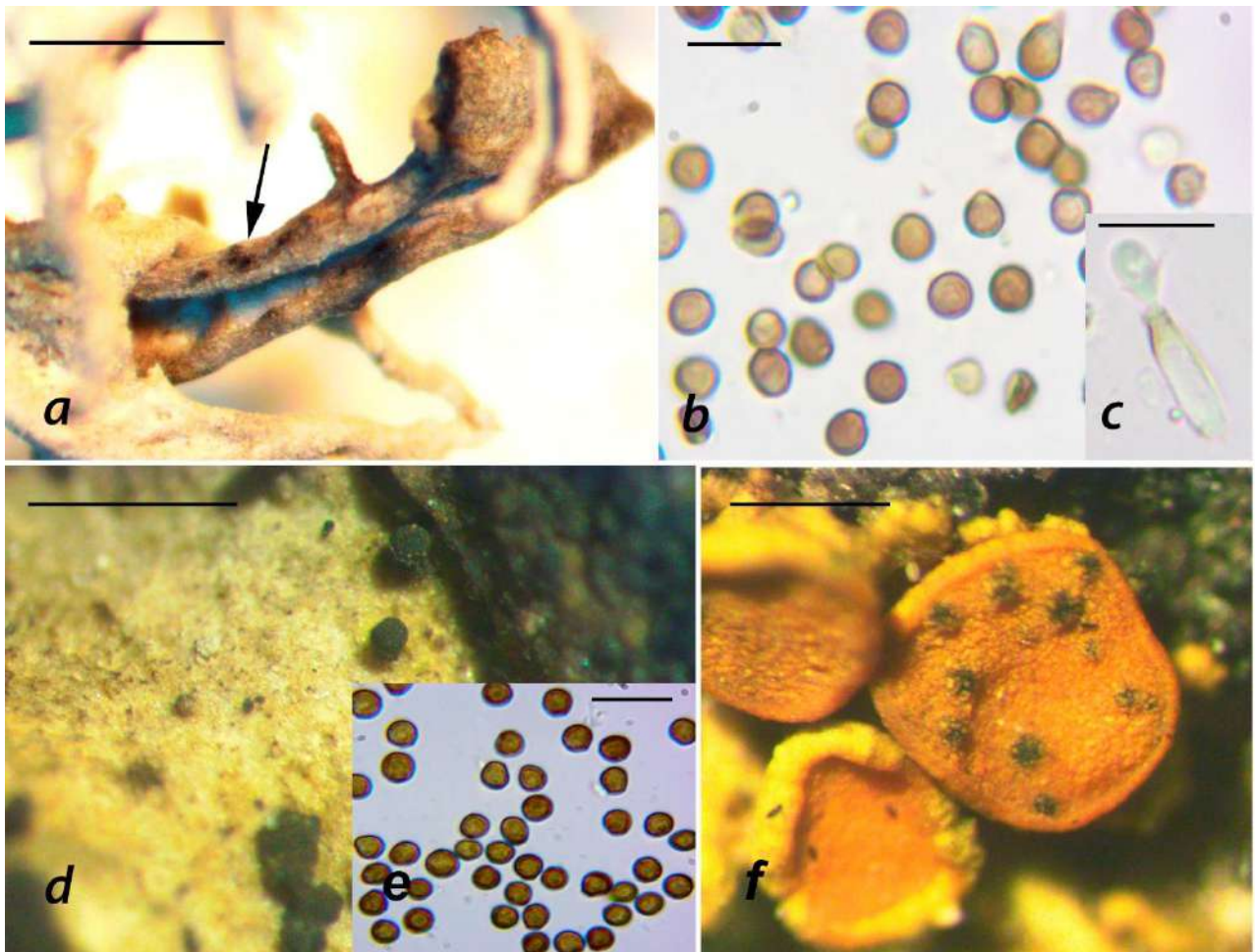


Рис. 4.15 *Lichenosonium usneae*: а – конідіюми (стрілка) на слані господаря разом з *Abrothallus teloschistis*, б – конідії, с – конідіогенна клітина. *Lichenosonium ruxidatae*: д – конідіюми на слані господаря, е – конідії. *Lichenosonium xanthoriae*: ф – конідіюми на апотеції *Massjukiella polycarpa*. Масштабна лінійка: а, д, е – 1 мм, б, с, е – 10 мкм.

Поширення в Україні. Вид був відомий з кількох локалітетів у Закарпатській та Житомирській областях (Hawksworth, 1992; Кондратюк, 1999; Капець, 2017). Вперше наведено для території степової зони України.

Lichenosonium xanthoriae M.S. Christ., Friesia 5(3-5): 212 (1956) (Рис. 4.15 ф)

Вегетативний міцелій не розвинений. Конідіюми поодинокі або зібрані в групи по 4–6, чорні, занурені до апікально випуклих, кулясті до еліпсоїдних, відкриваються неправильними порами, (120–)130–150(–175) мкм (n=10) у діаметрі. Стінка конідіюмати коричнева, (6,8–)8,8–10,2(–12,2) мкм (n=20) завтовшки, складається з 2–4 шарів еліпсоїдних тонкостінних клітин, (5,2–)6,8–8,4(–9,0) × (3,4–

)4,6–5,0(–6,2) мкм мкм (n=25). Конідієносці відсутні. Конідіогенні клітини субциліндричні, з 1 анеляцією, безбарвні, гладкостінні, іноді верхня частина стає коричневою та бородавчастою, (6,0–)6,6–7,4(–9,8) × (2,6–)3,2–3,8(–4,4) мкм (n=25). Конідії кулясті, іноді з усіченою основою, коричневі, поодинокі, з гладенькою стінкою, (3,2–)3,6–4,0(–4,2) мкм (n=50) у діаметрі.

Господар. Вид зростає на слані та апотеціях *Xanthoria parietina* та *Massjukiella polycarpa*. Ураження викликає незначне потемніння апотеціїв та слані, а також пригнічення розвитку сумок та спор. При масовому ураженні *Xanthoria* spp. вид також уражає і слань *Physcia tenella*, що зростає поряд.

Поширення. Це поширений, але мало відомий вид, що наводили з території Львівської, Тернопільської, Миколаївської та Херсонської областей (Darmostuk & Khodosovtsev, 2017).

Примітки. Лише для кілька видів роду характерними є конідіями більше 150 мкм у діаметрі. Зокрема, *L. xanthoriae* відрізняється від *L. lichenicola* кулястими конідіями (на противагу еліпсоїдним бородавчастим у *L. lichenicola*). *L. cargillianum*, для якого також характерні великі конідіями, відрізняється від *L. xanthoriae* більшими конідіями ((3,2–)3,6–4,0(–4,2) мкм на противагу 5–7(–8,5) мкм у *L. cargillianum*) (Hawksworth, 1977).

Ключ для визначення видів роду *Lichenosonium* в Україні

1. Конідії кулясті 2
- 1*. Конідії еліпсоїдні *L. lichenicola*
2. Стінка конідіомати від К стає оливковою 3
- 2*. Стінка конідіомати від К стають блакитно-зеленими *L. aeruginosum*
3. Конідії чітко усічені при основі, бородавчасті *L. pyxidatae*
- 3*. Конідії кулясті, з гладенькою стінкою 4
4. Конідіогенні клітини циліндричні, 7–12 мкм завдовжки 5
- 4*. Конідіогенні клітини бочковидні, 4–6 мкм завдовжки 6
5. Конідіогенні клітини безбарвні, з гладенькою стінкою *L. xanthoriae*

- 5* Конідіогенні клітини з коричневою та бородавчастою апікальною частиною *L. usneae*
6. Ураження супроводжується утворенням сірих ділянок з темним краєм, конідії напівкулясті або неправильної форми *L. erodens*
- 6*. Ураження супроводжується утворенням темних некротичних плям без чіткого краю, конідії кулясті *L. lecanorae*

4.5.3 Рід *Zwackhiomyces*

Рід *Zwackhiomyces* Grube & Triebel у світі представлений 36 видами (Lawrey & Diederich, 2018). Ключовою характеристикою роду є будова стінки псевдотеція, у якій пігмент відкладається у вигляді гранул та нерівномірних потовщень (Grube & Hafellner, 1990). Між собою види розрізняють за розмірами плодового тіла, кількістю спор у сумці, розмірами аскоспор та їх пігментацією. У роботі М. Грубе та Й. Гафельнера (1990) наведено також відомості щодо *Phoma*-подібну анаморфу, з циліндричними гіаліновими конідіогенними клітинами з фіалідою та паличкоподібними конідіями, проте в огляді родів *Ascomycota* (Wijayawardene et al., 2017) зазначено, що анаморфа невідома.

В Україні було відомо 10 представників роду (*Zwackhiomyces berengerianus*, *Z. calcariae*, *Z. cervinae*, *Z. coepulonus*, *Z. diderichii*, *Z. dispersus*, *Z. lecanorae*, *Z. lithoiceae*, *Z. polischukii* та *Z. sphinctrinoides*) (Darmostuk & Khodosovtsev, 2017; Darmostuk et al., 2018).

Zwackhiomyces berengerianus (Arnold) Grube & Triebel, in Grube & Hafellner, *Nova Hedwigia* 51(3-4): 308 (1990) (Рис. 4.16 а, b, c)

Вегетативний міцелій не розвинений. Псевдотеції кулясті, напівзанурені у слань господаря, поодинокі, чорні, (130–)140–160(–185) мкм у діаметрі (n=10). Стінка псевдотеція псевдопаренхіматозна, темно-коричнева ззовні, коричнева в середній та внутрішній частині, (19–)23–25(–27) мкм завтовшки (n=15), складається з 4–7 шарів округлих клітин, (3,6–)3,8–4,4(–5,2) мкм.

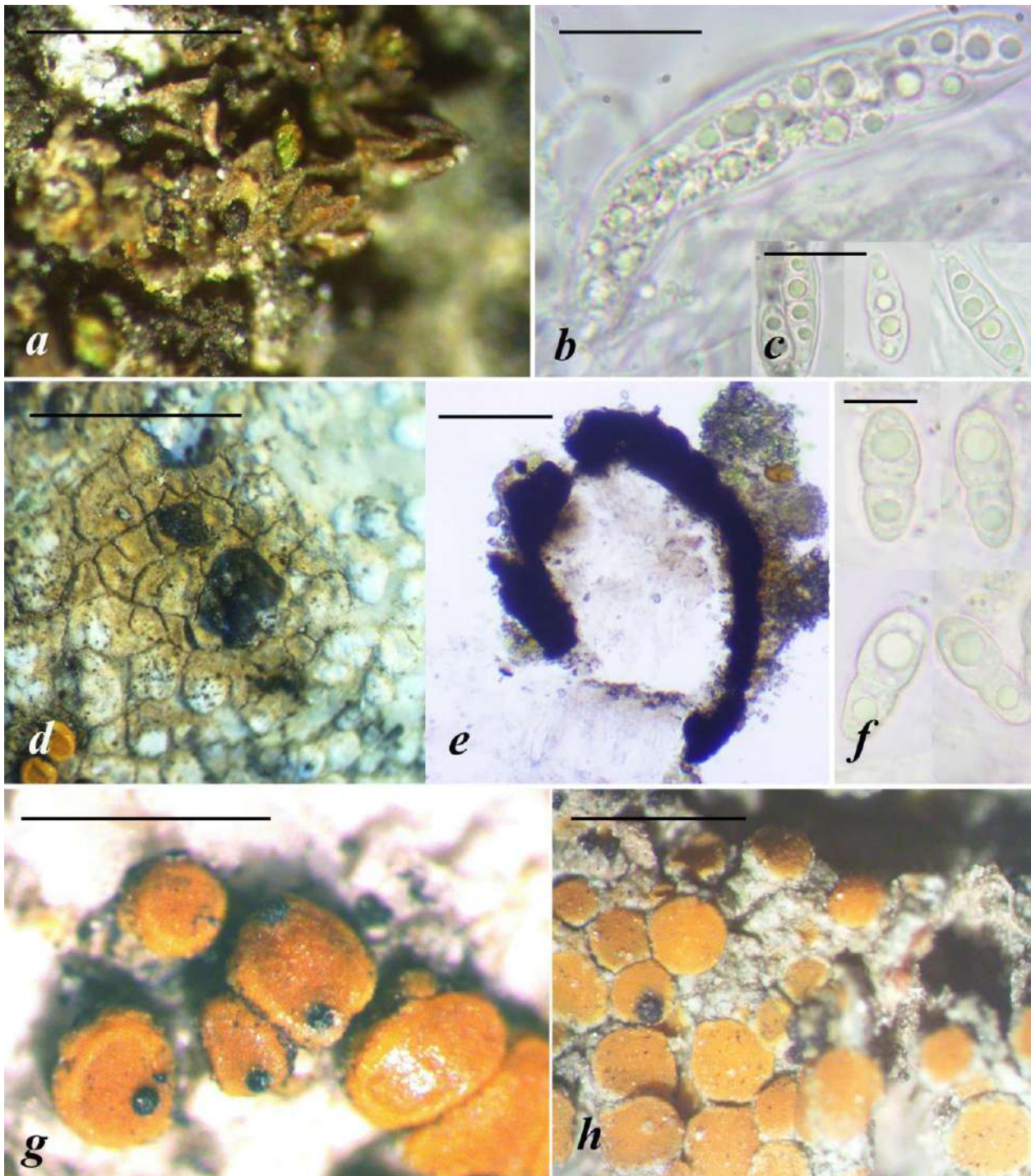


Рис. 4.16 *Zwackhiomyces berengerianus*: а – загальний вигляд, б – сумка зі спорами, с – аскоспори. *Z. calcariae*: d – загальний вигляд, е – зріз через аскому, f – аскоспори. *Z. coerpulonus*: g – на *Xanthocarpia crenulatella*, h – на *X. raesaenenii*. Масштабна лінійка: а, d, g, h – 1 мкм, б – 25 мкм, с – 20 мкм, е – 100 мкм, f – 10 мкм.

Гранулярний коричневий пігмент відкладається поза межами клітини, стає чорним до оливково-коричневого у розчині КОН. Парафізоїди розгалужені та з численними

анастомозами, до 1,5 мкм завтовшки. Сумки фісситунікатні, циліндричні до булавоподібних, 6–8-спорові, $(80-92-95(-98) \times (12-14-16(-17))$ мкм ($n=15$). Аскоспори розміщені в два ряди в сумках, еліпсоїдні, двоклітинні, безбарвні, злегка звужені біля септи, бородавчасті, верхня клітина ширша і коротша ніж нижня, $(17,4-18,2-20,0(-22,4) \times (6,2-6,4-7,0(-7,2))$ мкм, відношення довжина/ширина складає $(2,3-2,7-2,9(-3,2))$ ($n=25$). Конідіоми не спостерігали.

Господар. Вид зростає на слані *Bilimbia sabuletorum*, а також може переходити на кірку водоростей. Скоріше за все проявляє себе як коменсал, адже не викликає жодних пошкоджень слані чи її знебарвлення.

Поширення в Україні. Нещодавно наведений як новий для України вид з Одеської області (Khodosovtsev & Darmostuk, 2016). Вперше вказано для Херсонської області та Автономної Республіки Крим.

Zwackhiomyces calcariae (Flagey) Hafellner & Nik. Hoffm., in Hoffmann & Hafellner, *Bibliothca Lichenol.* **77**: 122 (2000) (Рис. 4.16 d, e, f)

Псевдотеції кулясті до грушоподібних, розвивається по краю ареол господаря, напівзанурені до сидячих, $(155-165-210(-230))$ мкм у діаметрі ($n=10$). Стінка псевдотеція псевдопаренхіматозна, темно-коричнева ззовні, коричнева в середній та внутрішній частині, $(20-25-28(-30))$ мкм завтовшки ($n=15$), складається з 4–7 шарів округлих клітин. Гранулярний коричневий пігмент відкладається поза межами клітини, стає чорним до оливково-коричневого у розчині КОН. Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, до 1,5 мкм завтовшки. Сумки фісситунікатні, циліндричні до булавоподібних, 8-спорові, $(45-50-65(-70) \times (10-12-14(-15))$ мкм ($n=15$). Аскоспори розміщені в два ряди в сумках, еліпсоїдні, двоклітинні, безбарвні, звужені біля септи, верхня клітина ширша і коротша ніж нижня, $(16,4-18,2-21,0(-23,8) \times (6,4-7,0-8,0(-8,2))$ мкм, відношення довжина/ширина складає $(2,2-2,6-2,9(-3,1))$ ($n=25$). Конідіоми не спостерігали.

Господар. Вид зростає на слані *Circinaria contorta* на вапнякових брилах.

Поширення в Україні. Вид був відомий з кількох місцезнаходжень в Миколаївській області (Бойко & Ходосовцев, 2011). Новий для Херсонської області.

Zwackhiomyces calcisedus Cl. Roux, in Roux et al., Catalogue des Lichens et Champignons Lichénicoles de France Métropolitaine, 2nd edn: 1313 (2014) (Рис. 4.17 а, б)

Веgetативний міцелій не спостерігали. Псевдотеції кулясті, поодинокі, напівзанурені до сидячих, чорні, (75–)95–110(–130) мкм у діаметрі (n=10). Стінка псевдотеція псевдопаренхіматозна, коричнева, типової для *Zwackhiomyces* будови, (12–)14–18(–20) мкм завтовшки (n=15), складається з 3–5 шарів округлих клітин. Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, до 2,5 мкм завтовшки. Сумки фісситунікатні, булавовидні, з видовженою основою, 8-спорові, (36–)38–42(–46) × (15–)17–20(–22) мкм (n=15). Аскоспори широко еліпсоїдні, безбарвні, двоклітинні, звужені в області септи, нижня клітина довша та вужча, периспорій не спостерігали, (12,2–)13,2–14,0(–15,0) × (5,8–)6,0–6,8(–8,0) мкм, відношення довжина/ширина складає (2,1–)2,3–2,6(–2,8) (n=35). Конідіоми не спостерігали.

Господар. Досліджені зразки виявлено на слані *Verrucaria nigrescens*. У протолозі виду вказано, що він зростає на неідентифікованих (можливо деградованих) *Verrucariaceae*.

Поширення. Нещодавно описаний вид, що відомий з кількох місцезнаходжень у Франції (Roux, 2017). Новий для України вид.

Zwackhiomyces cervinae Calat., Triebel & Pérez-Ort., Lichenologist 39(2): 130 (2007)

Псевдотеції кулясті, розміщені по краю лусочок господаря, поодинокі, рідше зібрані в групи по 2-3, чорні (180–)230–270(–290) мкм у діаметрі (n=10). Стінка псевдотеція псевдопаренхіматозна, темно-коричнева, (13–)18–20(–24) мкм завтовшки (n=15), складається з 3–7 шарів округлих клітин. Гранулярний коричневий пігмент відкладається поза межами клітини, стає чорним у розчині КОН. Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, 2,0–3,5 мкм

завтовшки. Сумки фісситунікатні, циліндричні, з незначним потовщенням в апікальній частині, 8-спорові, $(80-92-105(-110)) \times (17-20-22(-23))$ мкм ($n=20$). Аскоспори розміщені в один, рідше в два ряди в сумках, двоклітинні, безбарвні, сильно звужені біля септи, верхня клітина ширша і коротша ніж нижня, периспорій до 1,5 мкм, $(27,0-28,2-31,8(-36,4)) \times (8,0-9,0-9,4(-10,2))$ мкм, відношення довжина/ширина складає $(2,8-3,0-3,8(-4,3))$ ($n=30$).

Господар. Зростає по краях лусочок *Acarospora cervina*, викликаючи незначне знебарвлення слані.

Поширення в Україні. Вид відомий з одного місцезнаходження на території Криму (Ходосовцев & Клименко, 2015).

Zwackhiomyces coepulonus (Norman) Grube & R. Sant., in Grube & Hafellner, Nova Hedwigia 51(3-4): 310 (1990) (Рис. 4.16 g, h)

Веgetативний міцелій не розвинений. Псевдотеції кулясті до грушоподібних, спочатку напівзанурені у слань господаря, потім поверхневі, поодинокі або зібрані у групи по 2-5 псевдотеція, чорні, $(160-180-190(-230))$ мкм у діаметрі ($n=15$). Стінка псевдотеція псевдопаренхіматозна, темно-коричнева, $(15-20-22(-25))$ мкм завтовшки ($n=15$), складається з 3-7 шарів округлих клітин, $(3,4-4,0-4,2(-4,8))$ мкм. Гранулярний коричневий пігмент відкладається поза межами клітини, стає чорним у розчині КОН. Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, 1,5-2,5 мкм завтовшки. Сумки фісситунікатні, циліндричні, з незначним потовщенням в апікальній частині, (4-6)8-спорові, $(60-72-75(-80)) \times (11-14-16(-18))$ мкм ($n=20$). Аскоспори розміщені в один, рідше в два ряди в сумках, двоклітинні, безбарвні, сильно звужені біля септи, бородавчасті, верхня клітина ширша і коротша ніж нижня, з незначним периспорієм до 0,5 мкм, $(16,0-18,2-20,8(-22,4)) \times (5,6-6,6-7,8(-8,4))$ мкм, відношення довжина/ширина складає $(2,1-2,4-2,8(-3,2))$ ($n=35$).

Конідіюми поодинокі, кулясті, поверхневі, чорні, $(90-100-110(-130))$ мкм у діаметрі ($n=15$). Конідіогенні клітини паличкоподібні з фіалідою, $(6,8-7,4-8,2(-8,8)) \times (1,2-1,4-2,0(-2,4))$ мкм ($n=15$). Конідії одноклітинні, коротко поличкоподібні, безбарвні, $(2,8-3,4-3,8(-4,0)) \times (1,2-1,4-2,6(-2,0))$ мкм ($n=35$).

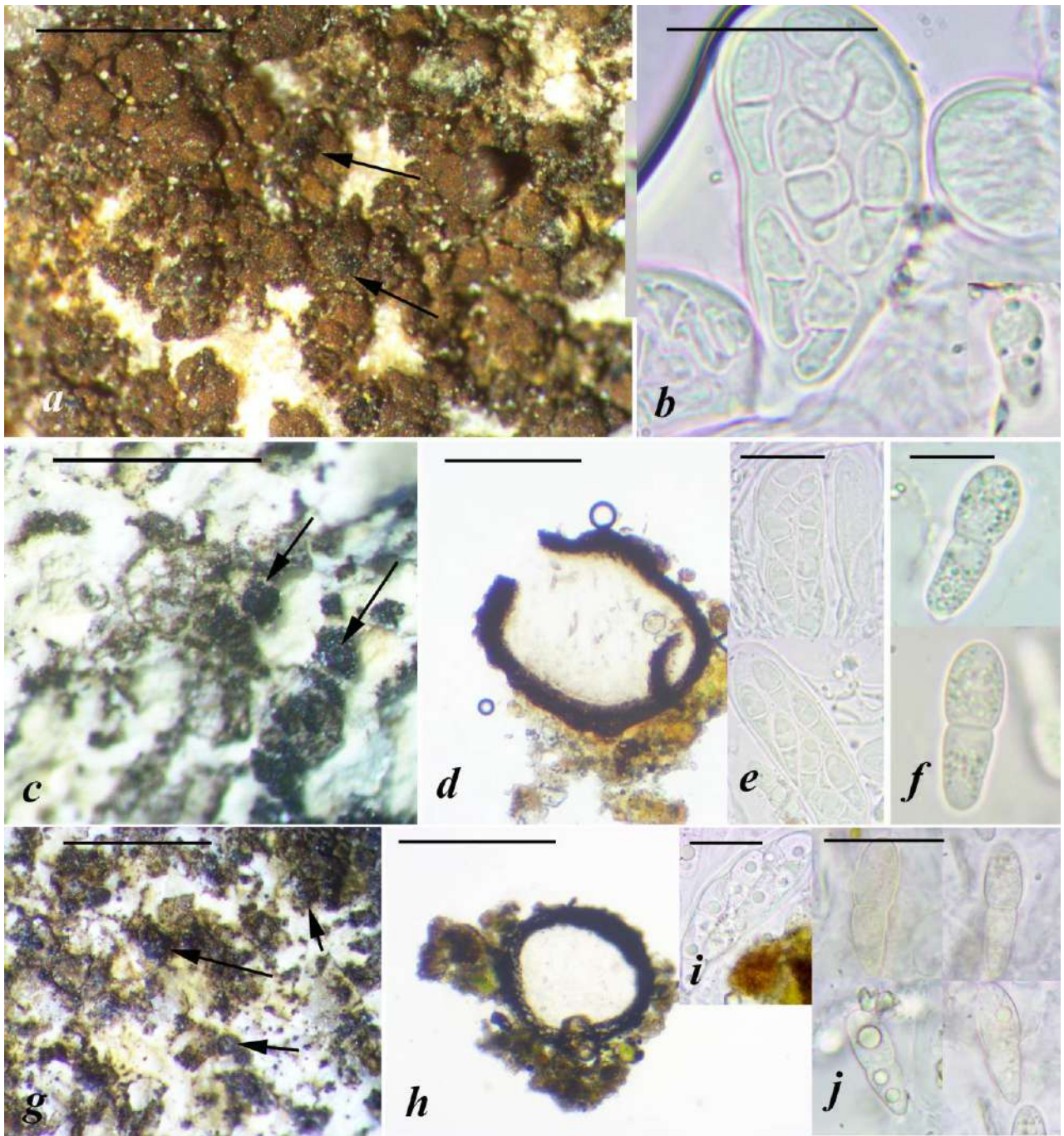


Рис. 4.17 *Zwackhiomyces calcisedus*: а – аскоми на слані господаря (стрілка), б – сумка зі спорами. *Z. lithoiceae*: с– аскоми на слані господаря (стрілка), d – зріз через аскому, е – сумки зі спорами, f – аскоспори. *Zwackhiomyces* sp.: г– аскоми на слані господаря (стрілка), h– зріз через аскому, і– сумки зі спорами, j – аскоспори. Масштабна лінійка: а, с, г – 1 мм, б, е, і, j – 25 мкм, d – 100 мкм, f – 10 мкм, h – 200 мкм.

Господар. Вид зазвичай зростає по краю апотеціїв та на сланях *Xanthocarpia crenulatella*, *X. diffusa* та *X. raesaenenii*.

Поширення в Україні. Це поширений в Україні вид, що наводили з Донецької, Житомирської, Луганської, Миколаївської, Тернопільської, Хмельницької, Херсонської областей та АР Криму (Darmostuk & Khodosovtsev, 2017).

Zwackhiomyces diderichii D. Hawksw. & Iturr., *Antarctic Science* 18(3): 294 (2006)

Псевдотеції кулясті, занурені до напівзанурених у слань господаря, поодинокі, чорні, (75–)85–90(–105) мкм у діаметрі (n=5). Стінка псевдотеція псевдопаренхіматозна, темно-коричнева, (20–)23–27(–28) мкм завтовшки (n=15). Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, 1,5–2,0 мкм завтовшки. Сумки фісситунікатні, булавоподібні, з видовженою базальною частиною, 8-спорові, (45–)50–56(–60) × (6,4–)6,8–7,2(–7,6) мкм (n=10). Аскоспори розміщені в два ряди в сумках, двоклітинні, безбарвні, сильно звужені біля септи, з вузькою видовженою нижньою клітиною, (10,2–)10,8–11,4(–12,6) × (3,2–)3,4–3,8(–4,2) мкм, відношення довжина/ширина складає (2,2–)2,5–3,1(–3,3) (n=25). Конідіями не спостерігали.

Господар. Вид зростає на подеціях *Cladonia rangiformis*.

Поширення в Україні. Вид був відомий з одного місцезнаходження на Півдні України (Ходосовцев, 2011).

Zwackhiomyces dispersus (J. Lahm ex Körb.) Triebel & Grube, in Grube & Hafellner, *Nova Hedwigia* 51(3–4): 314 (1990)

Псевдотеції кулясті до грушоподібних, сидячі, поодинокі, чорні, (170–)180–200(–220) мкм у діаметрі (n=10). Стінка псевдотеція псевдопаренхіматозна, темно-коричнева, (22–)24–28(–30) мкм завтовшки (n=15). Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, 1,5–2,0 мкм завтовшки. Сумки фісситунікатні, циліндричні, 8-спорові, (58–)60–65(–70) × (13,4–)14,8–15,2(–16,6) мкм (n=10). Аскоспори розміщені в два ряди в сумках, двоклітинні, безбарвні, злегка звужені

біля септи, з вузькою видовженою нижньою клітиною, $(16,8-18,8-20,4(-22,6) \times (6,2-7,4-7,8(-8,2))$ мкм, відношення довжина/ширина складає $(2,1-2,8-3,0(-3,3))$ ($n=25$). Конідіями не спостерігали.

Господар. Вид зростає на слані *Protoblastenia rupestris*.

Поширення в Україні. Вид був відомий з кількох місцезнаходжень в АР Крим (Ходосовцев, 2011).

Zwackhiomyces inconspicuus Grube & Hafellner, Nova Hedwigia 51(3-4): 320 (1990)
(Рис. 4.18 a, b, c)

Веgetативний міцелій не розвинений. Псевдотеції кулясті до напівкулястих, напівзанурені у слань чи апотеції господаря, поодинокі, чорні, $(180-195-210(-225))$ мкм у діаметрі ($n=10$). Стінка псевдотеція псевдопаренхіматозна, коричнева, типової для *Zwackhiomyces* будови, $(10-12-14(-16))$ мкм завтовшки ($n=15$), складається з 4-6 шарів округлих клітин. Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, до 1,5 мкм завтовшки. Сумки фісситунікатні, циліндричні з витягнутою базальною частиною, 8-спорові, $(65-70-85(-95) \times (10-12-14(-15))$ мкм ($n=20$). Аскоспори розміщені в один ряд у сумках, еліпсоїдні, двоклітинні, не звужені біля спети, безбарвні, бородавчасті, з незначним периспорієм до 0,5 мкм, $(12,8-13,6-15,2(-16,0) \times (4,6-5,2-5,8(-6,0))$ мкм, відношення довжина/ширина складає $(2,2-2,5-2,9(-3,4))$ ($n=35$). Конідіями не спостерігали.

Господар. Вид було описано на апотеціях *Polyozosia dispersa*, що зростав на вапняках. Наш зразок було виявлено на слані та апотеціях *Rinodina calcarea* поряд з яким також було виявлено і *P. dispersa*. Тому, скоріше за все *Zwackhiomyces inconspicuus* може зростати на широкому спектрі кальцифільних лишайників. *Rinodina calcarea* новий вид господаря.

Поширення. Вид був відомий з кількох локалітетів в Австрії, Італії Гренландії та Хорватії (Grube & Hafellner, 1990).

Zwackhiomyces lecanorae (Stein) Nik. Hoffm. & Hafellner, Bibliotheca Lichenol. 77: 124 (2000) (Рис. 4.18 g, h)

Вегетативний міцелій не розвинений. Псевдотеції напівкулясті, на 1/3 занурені у слань чи апотеції господаря, поодинокі чи зібрані в групи по 3–5 штук, чорні, (170–)185–200(–215) мкм у діаметрі (n=10). Стінка псевдотеція псевдопаренхіматозна, темно-коричнева зовні, коричнева в середній та внутрішній частині, (22–)25–27(–30) мкм завтовшки (n=15), складається з 3–6 шарів округлих клітин, (3,6–)3,8–4,4(–5,2) мкм. Гранулярний коричневий пігмент відкладається поза межами клітини, стає чорним до оливково-коричневого у розчині КОН. Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, 2–3 мкм завтовшки. Сумки фісситунікатні, циліндричні до булавоподібних, 8-спорові, (70–)74–78(–84) × (12,2–)13,2–13,8(–14,4) мкм (n=15). Аскоспори розміщені в два ряди в сумках, одноклітинні, безбарвні, гладкостінні, злегка звужені з одного боку, (11,8–)14,6–16,4(–20,2) × (4,8–)6,2–7,4(–8,2), відношення довжина/ширина складає (1,7–)1,9–2,5(–2,9) (n=25).

Конідіями поодинокі, напівзанурені, кулясті до напівкулястих, чорні, (45–)55–60(–75) мкм у діаметрі (n=10). Конідіогенні клітини паличкоподібні з фіалідою, (7,2–)8,4–9,2(–9,8) × (1,2–)1,4–2,0(–2,4) мкм (n=15). Конідії одноклітинні, коротко паличкоподібні, безбарвні, (4,0–)4,4–4,8(–5,6) × (2,0–)2,4–2,6(–2,8) мкм (n=35).

Господар. Вид відмічено на *Bagliettoa calciseda*, *Polyozosia albescens*, *P. dispersa* та *Protoparmeliopsis muralis*.

Поширення в Україні. Вид відомий з Миколаївської, Одеської, Хмельницької та Херсонської областей (Darmostuk & Khodosovtsev, 2017; Khodosovtsev et al., 2019).

Zwackhiomyces lithoiceae (B. de Lesd.) Hafellner & Volk. *John, Herzogia* 19: 171 (2006) (Рис. 4.17 с, d, e, f)

Вегетативний міцелій не розвинений. Псевдотеції кулясті до напівкулястих, сидячі на слані господаря, поодинокі, чорні, (90–)125–140(–165) мкм у діаметрі (n=10). Стінка псевдотеція псевдопаренхіматозна, темно-коричнева, (15–)18–22(–25) мкм завтовшки (n=15), складається з 3–7 шарів кутастих клітин, (2,8–)3,2–4,0(–4,6) мкм. Гранулярний коричневий пігмент відкладається поза межами клітини,

стає чорним КОН. Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, 2–2,5 мкм завтовшки. Сумки фісситунікатні, булавоподібні, з видовженою базальною частиною, 4–6-спорові, (45–)48–52(–54) × (14–)15–22(–25) мкм (n=15). Аскоспори розміщені в два ряди в сумках, двоклітинні, безбарвні, сильно звужені біля септи, з вузькою видовженою нижньою клітиною, з розвиненим периспорієм до 1,5 мкм, (16,8–)17,8–20,4(–24,6) × (5,6–)6,4–7,8(–8,7) мкм, відношення довжина/ширина складає (2,2–)2,5–3,1(–3,3) (n=35). Конідіоми не спостерігали.

Господар. Вид зростає на слані *Verrucaria nigrescens*.

Поширення в Україні. Нещодавно був наведений як новий для України вид з Херсонської області (Darmostuk et al., 2018).

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

(Рис. 4.18 d, e, f)

Веgetативний міцелій не розвинений. Псевдотеції занурені у слань господаря, кулясті до напівкулястих, поодинокі, чорні, (180–)200–220(–230) мкм у діаметрі (n=10). Стінка псевдотеція псевдопаренхіматозна, темно-коричнева, (12–)14–16(–20) мкм завтовшки (n=15), складається з 3–7 шарів кутастих клітин, (2,4–)2,8–3,6(–3,8) мкм. Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, 1,5–2 мкм завтовшки. Сумки фісситунікатні, циліндричні до булавоподібних, 6–8-спорові, (95–)100–105(–110) × (24–)25–27(–28) мкм (n=15). Аскоспори двоклітинні, еліпсоїдні, безбарвні, з сильно видовженою нижньою клітиною, звужені біля септи, з нерівною поверхнею, периспорій до 1 мкм, (28,0–)32,2–36,4(–38,6) × (7,2–)8,0–9,4(–10,6) мкм, відношення довжина/ширина складає (3,1–)3,3–3,9(–4,1) (n=35). Конідіоми не спостерігали.

Господар. Вид було описано зі слані *Protopannaria pezizoides* (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.

Поширення. Вид був відомий з кількох локалітетів на території архіпелагу Шпіцберген (Alstrup & Olech, 1993; Zhurbenko & Brackel, 2013). Це перша знахідка виду за межами типового локалітету. Новий для України.

Примітки. Один із зразків (KNER 9528) раніше було помилково наведено під назвою *Zwackhiomyces berengerianus* (Khodosovtsev & Darmostuk, 2016). Від останнього *Z. macrosporus* відрізняється значно більшими аскоспорами (28,0–)32,2–36,4(–38,6) × (7,2–)8,0–9,4(–10,6) мкм на противагу (17,4–)18,2–20,0(–22,4) × (6,2–)6,4–7,0(–7,2) мкм у *Z. berengerianus*) (Grube & Hafellner, 1990).

Серед бріофільних *Zwackhiomyces*-подібних видів також слід відмітити *Frigidopyrenia bryospila*, що відрізняється від *Z. macrosporus* наявністю кулястих лусочок слані, випуклими псевдотеціями 400–450 мкм у діаметрі та довгими сумками (130–140 мкм на противагу (95–)100–105(–110) мкм у *Z. berengerianus*) (Grube, 2005).

Zwackhiomyces sphinctriniformis Grube & Hafellner (as '*sphinctrinaeformis*'), Nova Hedwigia 51(3-4): 325 (1990)

Вегетативний міцелій не спостерігали. Псевдотеції занурені, розміщені між лопатями господаря, кулясті до напівкулястих, поодинокі або зібрані у групи по 2–3 псевдотеція, чорні, (230–)250–260(–265) мкм у діаметрі (n=10). Стінка псевдотеція псевдопаренхіматозна, темно-коричнева, (18–)22–26(–27) мкм завтовшки (n=15), складається з 4–6 шарів кутастих клітин, (2,2–)2,6–3,4(–3,6) мкм. Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, 1,5–2 мкм завтовшки. Сумки фісситунікатні, циліндричні до булавоподібних, 8 спорів, (65–)70–75(–82) × (12–)14–15(–28) мкм (n=15). Аскоспори двоклітинні, еліпсоїдні, безбарвні, з сильно видовженою нижньою клітиною, звужені біля септи, з нерівною поверхнею, периспорій до 1 мкм, (22,2–)24,4–26,8(–30,6) × (5,6–)6,4–8,2(–9,6) мкм, відношення довжина/ширина складає (2,7–)3,1–3,2(–4,6) (n=35). Конідіоми не спостерігали.

Господар. Вид зростає між лопатями слані *Romjularia lurida*, яка зростає на ґрунті та вапняках.

Поширення в Україні. Вид відомий з кількох локалітетів на території Кримського півострова.

Примітки. Результати аналізу літературних джерел свідчать, що для території України було наведено ще один вид роду – це *Zwackhiomyces sphinctrinoides*, який уражає апотеції *Lecanora campestris* (Кондратюк, 1999). Під дослідження ліхенологічних колекцій гербаріїв Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного (KW-L) та Херсонського державного університету (KHER) вказаного виду виявлено не було. Проте, у цій роботі також наведений ключ для ідентифікації ліхенофільних грибів у якому *Z. sphinctrinoides* вказано на *Romjularia lurida*. Зважаючи на це, ми вважаємо, що сталася помилка і види були переплутані, адже *Lecanora campestris* – це досить рідкісний вид на території України, до того ж на зразках господаря, що були зібрані на території Карадагу (локалітет на який посилаються автори) сліди ураження ліхенофільним грибом також відсутні.

Z. sphinctriniformis відрізняється від *Z. sphinctrinoides* злегка більшими розмірами плодових тіл (200–250 мкм на противагу 150–250 мкм у *Z. sphinctrinoides*), виключно 8-споровими сумками (на противагу (4–)6(–8)-спорових у *Z. sphinctrinoides*) та різними видами господарів (Grube & Hafellner, 1990).

***Zwackhiomyces* sp.** (Рис. 4.17 g, h, i, j)

Веgetативний міцелій не розвинений. Псевдотеції кулясті, сидячі на слані господаря, поодинокі, чорні, (190–)205–220(–270) мкм у діаметрі (n=10). Стінка псевдотеція псевдопаренхіматозна, темно-коричнева, (14–)16–18(–20) мкм завтовшки (n=15), складається з 3-7 шарів округлих клітин. Гранулярний коричневий пігмент відкладається поза межами клітини, стає чорним КОН. Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, 1,5 мкм завтовшки. Сумки фісситунікатні, циліндричні до булавоподібних, 4–6-спорові, (65–)67–70(–74) × (18,0–)19,2–20,4(–22,2) мкм (n=15). Аскоспори еліпсоїдні, двоклітинні, безбарвні, злегка звужені біля септи, з витягнутою нижньою клітиною, (21,2–)25,4–29,6(–34,6) × (8,6–)9,2–10,4(–11,6) мкм, відношення довжина/ширина складає (1,9–)2,4–3,0(–3,6) (n=35). Конідіюми не спостерігали.

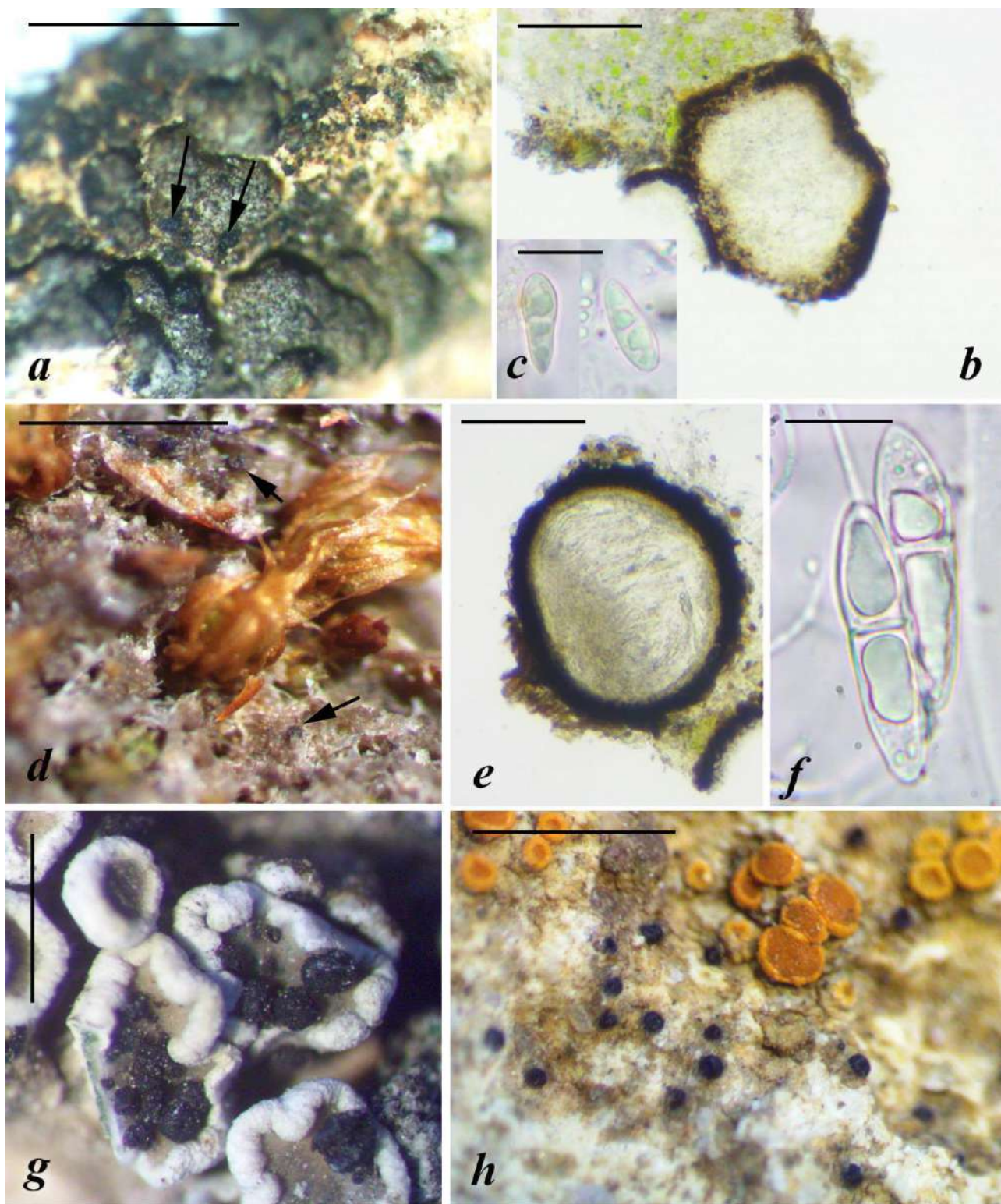


Рис. 4.18 *Zwackhiomyces inconspicuus*: а – загальний вигляд, б – зріз через аскому, с – аскоспори. *Z. macrosporus*: d– загальний вигляд, е– зріз через аскому, f – аскоспори. *Z. lecanorae*: g – на *Polyozosia dispersa*, h – на *Xanthocarpia crenulatella* s.lat.. Масштабна лінійка: а, d, g, h – 1 мм, б, е – 100 мкм, с – 15 мкм, f – 10 мкм.

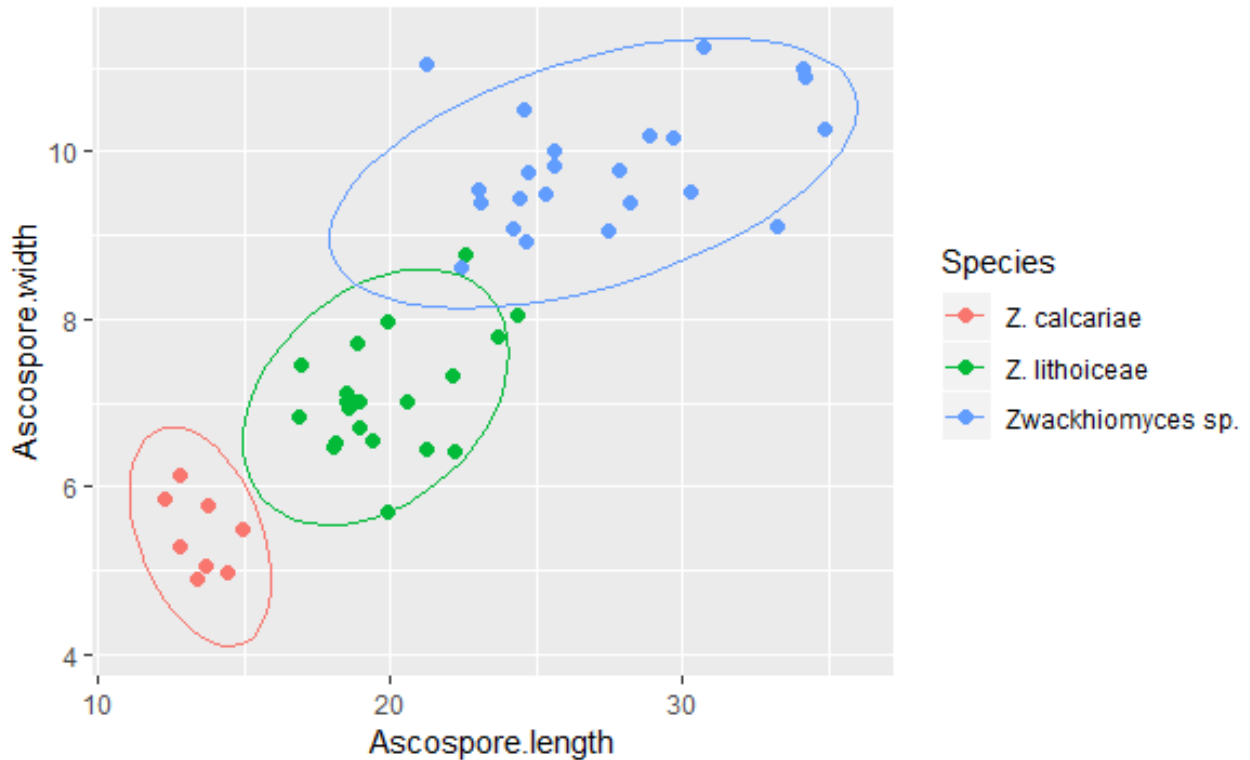


Рис. 4.19 Варіація розмірів аскоспор зразків виявлених на *Verrucaria* spp.

Господар. Вид виявлено на слані *Verrucaria* cf. *nigrescens*.

Примітки. У цілому 3 види роду *Zwackhiomyces* відомо на представниках родини *Verrucariaceae*. *Z. lecanorae*, що часто зростає на представниках роду *Bagliettoa* легко відрізнити за наявністю одноклітинних аскоспор. Щодо інших двох видів – *Z. calcisedus* та *Z. lithoiceae*, то досліджений зразок більші розміри аскоспор (Рис. 4.19). Крім розмірів аскоспор *Z. calcisedus* відрізняється меншими псевдотеціями ((75–)95–110(–130) мкм у *Z. calcisedus* на противагу (190–)205–220(–270) мкм) та коротшими 8-споровими сумками. *Z. lithoiceae* також характеризується наявністю 4–6-спорових сумок, проте від дослідженого зразка відрізняється меншими псевдотеціями ((90–)125–140(–165) мкм у *Z. lithoiceae* на противагу(190–)205–220(–270) мкм) та коротшими сумками ((45–)48–52(–54) мкм у *Z. lithoiceae* на противагу (65–)67–70(–74) мкм).

Для кількох видів роду характерними є подібна комбінація розмірів псевдотеціїв та аскоспор. Виявлений зразок подібний до *Z. arenicola*, що було описано на неідентифікованих сланях лишайників на пісковиках з США, проте він

відрізняється більшими 8-споровими сумками (110–135 × 30–45 мкм у *Z. arenicola*) та 2–4 клітинними аскоспорами, що з часом стають коричневими (Harris, 1995). *Z. aspicilliae* відрізняється вужчими 6–8-споровими сумками, спорами характерної форми з сильно витягнутою нижньою клітиною та зростанням на *Circinaria contorta* (Halıcı & Candan, 2009).

Ключ для визначення видів роду *Zwackhiomyces* в Україні

1. Аскоспори одноклітинні *Z. lecanorae*
- 1*. Аскоспори двоклітинні..... 2
2. Аскоспори більше 25 мкм завдовжки 3
- 2*. Аскоспори менше 25 мкм завдовжки 6
3. Периспорій до 3 мкм завтовшки, аскоспори згодом стають коричневими *Z. cervinae*
- 3*. Периспорій до 1 мкм завтовшки, аскоспори залишаються безбарвними4
4. Сумки 100–110 мкм завдовжки *Z. macrosporus*
- 4*. Сумки 65–85 мкм завдовжки 5
5. Сумки 4–6-спорові *Zwackhiomyces sp.*
- 5*. Сумки 8-спорові *Z. sphinctriniformis*
6. Аскоспори до 4 мкм завтовшки *Z. diderichii*
- 6*. Аскоспори більше 4 мкм завтовшки 7
7. Сумки до 60 мкм завдовжки 8
- 7*. Сумки більше 60 мкм завдовжки 10
8. Сумки 4–6-спорові *Z. lithoiceae*
- 8*. Сумки 8-спорові 9
9. Аскоспори до 15 мкм завдовжки *Z. calcisedus*
- 9*. Аскоспори більше 15 мкм завдовжки *Z. calcarea*
10. Сумки 60–70 мкм завдовжки 10
- 10*. Сумки більше 70 мкм завдовжки 11
11. Псевдотеції грушоподібні, 120–170 мкм у діаметрі *Z. dispersus*
- 11*. Псевдотеції напівкулясті, 170–190 мкм у діаметрі..... *Z. polischukii*

12. Аскоспори до 18 мкм завдовжки..... *Z. inconspicuus*
 12*. Аскоспори більше 18 мкм завдовжки 12
 13. Псевдотеції до 170 мкм у діаметрі *Z. berengerianus*
 13 * Псевдотеції більше 170 мкм у діаметрі *Z. coepulonus*

Отже, результати дослідження дозволили встановити, що на території степової зони України трапляється 155 видів ліхенофільних грибів та 13 видів ліхенофільних лишайників. Описано як нові для науки 5 видів ліхенофільних грибів (*Didymocyrtis trassii*, *Pleospora xanthoriae*, *Roselliniella lecideae*, *Trichoconis hafellneri*, *Zwackhiomyces polischukii*). Три види ліхенофільних грибів наведено як нові для Європи (*Ascochyta candelariellicola*, *Brackelia lunkei* та *Pronectria* cf. *dillmaniae*), 9 видів – нові для Східної Європи (*Ceratobasidium bulbillifaciens*, *Cladophialophora parmeliae*, *Epithamnolia rangiferinae*, *Laetisaria lichenicola*, *Lichenohendersonia varians*, *L. squamarinae*, *Refractohilum achromaticum*, *R. intermedium* та *Pronectria casaresii*), а 43 види ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників виявились новими для території України. Отримані відомості дозволяють оцінити кількість виявлених видів як високу (76,01 % від прогнозованої кількості), проте зважаючи на особливості дослідженої групи подальші дослідження є актуальними. На прикладі трьох родів ліхенофільних грибів показано, що критико-таксономічні дослідження зразків, що зібрані на території України є важливим завданням, адже дозволяє проаналізувати поширення представників, виявити їх представленість у гербарних колекціях та вирішити питання з «сумнівними знахідками».

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ДО РОЗДІЛУ 4.

Бойко, Т. О., & Ходосовцев, О. Є. (2011). Нові для України види ліхенофільних грибів з природного заповідника «Сланецький степ». *Укр. бот. журн.*, 68(2), 254–258.

Гіжицька, З. К. (1929). Матеріяли до мікофлори України. *Вісник Київського Ботанічного Саду*, 10, 4–41.

Дармостук, В. В. (2015). *Codonmyces lecanorae* Calat. & Etayo – новий вид ліхенофільного гриба для України. *Чорноморськ. бот. ж.*, 11(3), 327–329. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/15.113/5>

Дармостук, В. В. (2016a). Рід *Cercidospora* (Dothideales) в Україні. *Укр. бот. журн.*, 73(3), 262–267. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.03.262>

Дармостук, В. В. (2016b). Ліхенофільні гриби, що ростуть на представниках родини Lecanoraceae в Херсонській області. *Альманах QN (Qvestiones Naturales): Зб. Наукових Праць Студентів Факультету Природничої та Математичної Освіти* (С. 201–206). Суми: Видавничий дім «Ельдорадо».

Дармостук, В. В. (2017). Ліхенофільні гриби, що зростають на *Protorarmeliopsis muralis* (schreb.) M. Choisy в Україні. *Матеріали XIV з'їзду Українського ботанічного товариства (м. Київ, 25–26 квітня 2017 р.)* (С. 89). Київ: Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного.

Дармостук, В. В. (2018). Матеріали до вивчення роду *Lichenosonium* Petr. & Syd. в Україні. *Матеріали XIII Міжнародної конференції молодих учених «Біологія: від молекули до біосфери» (28 – 30 листопада 2018 р., м. Харків, Україна)* (С. 178–179). Харків: ХНУ ім. В.Н. Каразіна.

Дармостук, В. В., & Головенко, Є. О. (2016). *Polycoccum aksoyi* Halicé & V. Atienza – новий вид для мікобіоти України. *Вісник Запорізького Національного Університету*, 1, 123–127.

Дармостук, В. В., & Наумович, Г. О. (2016). *Unguiculariopsis* (Helotiaceae, Helotiales) – новий рід для мікобіоти України. *Укр. бот. журн.*, 73(4), 378–381. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.04.378>

Дармостук, В. В., & Ходосовцев, О. Є. (2014). Лишайники та ліхенофільні гриби Кальміуського відділення Українського степового заповідника. *Чорноморськ. бот. ж.*, 10(3), 322–327.

Журбенко, М. П. (2011). Лихенофильная микобиота Российской Арктики: таксономический анализ. *Микология и Фитопатология*, 45(5), 387–396.

Журбенко, М. П. (2013). Лихенофильная микобиота Российской Арктики. III. Паразито-хозяинный анализ. *Микология и Фитопатология*, 47(4), 223–230.

Капець, Н. В. (2017). *Ліхенофільні гриби басейну р. Тетерів*. 14. Луцьк: Вежа-Друк.

Кондратюк, С. Я. (1999). Ліхенофільні гриби. In *Вивчення різноманітності мікобіоти України (ліхенофільні, септорієві та пукцинієві гриби)* (pp. 8–43). Київ: Фітосоціоцентр.

Кондратюк, С. Я. (2005). Нові для мікобіоти України та рідкісні види роду *Lichenostigma* Haf. (Arthoniales, Ascomycotina). *Укр. бот. журн.*, 62(4), 509–516.

Кондратюк, С. Я., & Коломієць, І. В. (1997). Нові для України види лишайників та ліхенофільних грибів заповідника «Медобори». *Укр. бот. журн.*, 54(1), 42–47.

Леонт'єв, Д. В. (2008). *Флористичний аналіз у мікології: підручник*. Харків: Вид. група «Основа».

Наумович, Г. О., & Дармостук, В. В. (2015). Ліхенофільні гриби долини р. Інгулець (Україна). *Чорноморськ. бот. ж.*, 11(4), 512–520. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/15.114/7>

Пірогов, М. В., & Чепелевська, Н. (2013). *Cercidospora epipolytropa* (Mudd) Arnold в Українських Карпатах. *Вісник Львів. Ун-ту. Серія Біологічна*, 61, 37–40.

Ходосовцев, О. Є. (2011). Нові для України види ліхенофільних грибів. *Чорноморськ. бот. ж.*, 7(2), 194–198.

Ходосовцев, О. Є., Дармостук, В. В., Громакова, А. Б., & Шпільчак, М. Б. (2016). Перші відомості про лишайники та ліхенофільні гриби природного заповідника «Горгани». *Чорноморськ. бот. ж.*, 12(1), 51–63.

Ходосовцев, О. Є., & Клименко, В. М. (2015). *Didymellopsis perigena* (Nyl.) Grube та *Zwackhiomyces cervinae* Calat., Triebel & Pérez-Ortega (Xanthopyreniaceae, Ascomycota) – нові для України види ліхенофільних грибів. *Чорноморськ. бот. ж.*, 11(2), 217–222.

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. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/16.122/6>

- Alstrup, V. (1994). A lichen excursion to Bornholm 1993. *Graphis Scripta*, 6, 49–55.
- Alstrup, V., & Cole, M. S. (1998). Lichenicolous fungi of British Columbia. *The Bryologist*, 101, 221–229.
- Alstrup, V., & Hawksworth, D. L. (1990). *The Lichenicolous Fungi of Greenland*. Copenhagen: Kommissionen for Videnskabelige Undersogelser i Grenland.
- Alstrup, V., Kocourková, J., Kukwa, M., Motiejūnaitė, J., Brackel, W. von, & Suija, A. (2009). The lichens and lichenicolous fungi of South Greenland. *Folia Cryptogamica Estonica*, 46, 1–24.
- Alstrup, V., & Olech, M. (1993). Lichenicolous fungi from Spitsbergen. *Polish Polar Research*, 14, 33–42.
- Alstrup, V., & Svane, S. (1998). Interesting lichens and lichenicolous fungi from northeast Jutland, Denmark. *Graphis Scripta*, 9(1), 23–25.
- Alvarez, J., & Carballal, R. (1992). Líquenes y hongos liquenicolas interesantes de la Sierra de Caurel (Lugo, noroeste de España). *Cryptogamie. Bryologie, Lichenologie*, 14, 303–320.
- Ametrano, C. G., Knudsen, K., Kocourková, J., Grube, M., Selbmann, L., & Muggia, L. (2019). Phylogenetic relationships of rock-inhabiting black fungi belonging to the widespread genera *Lichenothelia* and *Saxomyces*. *Mycologia*, 1–34. <https://doi.org/10.1080/00275514.2018.1543510>
- Aptroot, A., Dekker, D. J., Sparrius, L., Spier, J. L., & Vervoort, M. (2005). Lichenologisch verslag van het zomerkamp 2004 in Schotland. *Buxbaumiella*, 71, 26–38.
- Aptroot, A., Diederich, P., Sérusiaux, E., & Sipman, H. J. M. (1997). Lichens and lichenicolous fungi from New Guinea. *Bibliotheca Lichenologica*, 64, 1–220.
- Arnold, F. (1879). Lichenologische Ausflüge in Tirol. XX. Predazzo. *Verh. K. K. Zool.-Bot. Gesellsch. Wien*, 29, 351–394.
- Arnold, F. (1881). Lichenologische Fragmente. XXV. *Flora (Regensburg)*, 64, 321–327.
- Atienza, V., & Hawksworth, D. L. (2008). *Lichenothelia renobalesiana* sp. nov. (Lichenotheliaceae), for a lichenicolous ascomycete confused with *Polycoccum*

opulentum (Dacampiaceae). *The Lichenologist*, 40(2), 87–96.

<https://doi.org/10.1017/S0024282908007342>

Bachmann, E. (1927). Das Verhältnis flechtenbewohnender Pilze zu ihren Wirtspflanzen. *Archiv Für Protistenkunde*, 58, 143–172.

Bernicchia, A., & Gorjón, S. P. (2010). *Corticaceae s.l. Fungi Europaei* (Vols 1–12). Origio: Candusso Edizione.

Boqueras, M. (2000). *Líquens epífits i fongs liquenícoles del sud de Catalunya: flora i comunitats*. Barcelona: Institut d'Estudis Catalans (Arxius de les Seccions de Ciències 127, Secció de Ciències Biològiques).

Brackel, W. von. (2008). *Zwackhiomyces echinulatus* sp. nov. and other lichenicolous fungi from Sicily, Italy. *Herzogia*, 21, 181–198.

Brackel, W. von. (2013). Miscellaneous records of lichenicolous fungi from the Italian Alps. *Herzogia*, 26(1), 141–157. <https://doi.org/10.13158/heia.26.1.2013.141>

Brackel, W. von. (2014). Kommentierter Katalog der flechtenbewohnenden Pilze Bayerns. *Bibliotheca Lichenologica*, 109, 1–476.

Brackel, W. von. (2015). Lichenicolous fungi from Central Italy with notes on some remarkable hepaticolous, algicolous and lichenized fungi. *Herzogia*, 28(1), 212–281. <https://doi.org/10.13158/heia.28.1.2015.212>

Brackel, W. von. (2009). Weitere Funde von flechtenbewohnenden Pilzen in Bayern – Beitrag zu einer Checkliste IV. *Berichte der Bayerischen Botanischen Gesellschaft*, 79, 5–55.

Brackel, W. von. (2010). Weitere Funde von flechtenbewohnenden Pilzen in Bayern – Beitrag zu einer Checkliste V. *Berichte Der Bayerischen Botanischen Gesellschaft*, 80, 5–32.

Brand, A. M., Sparrius, L., & Aptroot, A. (2013). Nieuwe soorten korstmossen en lichenicole fungi voor Nederland. *Buxbaumiella*, 97, 17–22.

Braun, U., Khodosovtsev, A. Ye., Darmostuk, V. V., & Diederich, P. (2016). *Trichoconis hafellneri* sp. nov. on *Athallia pyracea* and *Xanthoria parietina*, a generic discussion of *Trichoconis* and keys to the species of this genus. *Herzogia*, 29(2), 307–314. <https://doi.org/10.13158/heia.29.2.2016.307>

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.

Calatayud, V., & Etayo, J. (1999). *Codonmyces* and *Lichenostella*, two new genera of lichenicolous conidial fungi. *The Lichenologist*, 36(6), 593–601.

Calatayud, V., & Etayo, J. (2001). Five new species of lichenicolous conidial fungi from Spain. *Can. J. Bot.*, 79, 223–230.

Calatayud, V., Hafellner, J., & Navarro-Rosinés, P. (2004). *Lichenostigma*. In *Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region* (Vols 1–2, pp. 568–591). Tempe, AZ, USA: Arizona State University.

Calatayud, V., Navarro-Rosinés, P., & Hafellner, J. (2013). Contributions to a revision of *Cercidospora* (Dothideales), 2: Species on *Lecanora* s. l., *Rhizoplaca* and *Squamarina*. *Mycosphere*, 4(3), 539–557. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/4/3/8>

Calatayud, V., & Triebel, D. (1999). *Stigmidium neofusceliae* (Dothideales s.l.), a new lichenicolous fungus from Spain. *Nova Hedwigia*, 69(3–4), 439–448.

Clauzade, G., Diederich, P., & Roux, C. (1989). Nelikenigintaj fungoj likenlogaj. Ilustrita determinlibro. *Bulletin de La Société Linnéenne de Provence*, 1, 1–142.

Clauzade, G., & Roux, C. (1976). *Les champignons lichénicoles non lichénisés*. Montpellier: Univ. des Sciences et Techniques du Languedoc.

Cole, M. S., & Hawksworth, D. L. (2001). Lichenicolous fungi, mainly from the USA, including *Patriciomyces* gen. nov. *Mycotaxon*, 77, 305–338.

Cole, M. S., & Hawksworth, D. L. (2004). *Lichenocodium christiansenii* sp. nov. from *Nodobryoria abbreviata* (Parmeliaceae) in the Pacific Northwest, with a key to the known lichenicolous species. *The Lichenologist*, 36(1), 1–6.

Czarnota, P., & Kukwa, M. (2004). Some sorediate lichens and lichenicolous fungi new to Poland. *Graphis Scripta*, 15, 24–32.

Czyżewska, K., Motiejūnaitė, J., & Cieśliński, S. (2005). *New and noteworthy species of lichens and allied fungi from North–Eastern Poland*. 40, 277–291.

Darmostuk, V. V. (2017). First records of *Cercidospora macrospora* (Uloth) Hafellner & Nav.-Ros. anamorph stage, *Advances in botany and ecology (Lutsk, September 4, 2017)* (pp. 11). Lutsk: Vezha.

Darmostuk, V. V., & Khodosovtsev, A. Ye. (2017). Lichenicolous fungi of Ukraine: an annotated checklist. *Studies in Fungi*, 2(1), 138–156. <https://doi.org/10.5943/sif/2/1/16>

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). *Turkish Journal of Botany*, 42(3), 354–361. <https://doi.org/10.3906/bot-1709-5>

Deighton, F. C., & Pirozynsky, K. A. (1972). Microfungi. V. More hyperparasitic hyphomycetes. *Mycological Papers*, 128, 1–110.

Diederich, P. (1986). Lichenicolous fungi from the Grand Duchy of Luxembourg and surrounding areas. *Lejeunia, Nouvelle Série*, 119, 1–26.

Diederich, P. (1990). New or interesting lichenicolous fungi 1. Species from Luxembourg. *Mycotaxon*, 37, 297–330.

Diederich, P. (2003). New species and new records of American lichenicolous fungi. *Herzogia*, 16, 41–90.

Diederich, P., Ertz, D., Eichler, M., Cezanne, R., van den Boom, P., Fischer, E., ... Sérusiaux, E. (2012). New or interesting lichens and lichenicolous fungi from Belgium, Luxembourg and northern France. XIV. *Bull. Soc. Naturalistes Luxemb.*, 113, 95–115.

Diederich, P., Ertz, D., & Etayo, J. (2010). An enlarged concept of *Llimoniella* (lichenicolous Helotiales), with a revised key to the species and notes on related genera. *The Lichenologist*, 42(03), 253–269. <https://doi.org/10.1017/S0024282909990612>

Diederich, P., Ertz, D., Lawrey, J. D., Sikaroodi, M., & Untereiner, W. A. (2013). Molecular data place the hyphomycetous lichenicolous genus *Sclerococcum* close to *Dactylospora* (Eurotiomycetes) and *S. parmeliae* in *Cladophialophora* (Chaetothyriales). *Fungal Diversity*, 58(1), 61–72. <https://doi.org/10.1007/s13225-012-0179-4>

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>

Diederich, P., Kocourková, J., Etayo, J., & Zhurbenko, M. (2007). The lichenicolous *Phoma* species (coelomycetes) on *Cladonia*. *The Lichenologist*, 39(2), 153–163.

Diederich, P., Lawrey, J. D., Capdet, M., Pereira, S., Romero, A. I., Etayo, J., ... Ertz, D. (2014). New lichen-associated bulbil-forming species of Cantharellales (Basidiomycetes). *The Lichenologist*, 46(03), 333–347. <https://doi.org/10.1017/S0024282913000583>

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>

Diederich, P., Lawrey, J. D., Sikaroodi, M., & Gillevet, P. M. (2011). A new lichenicolous teleomorph is related to plant pathogens in *Laetisaria* and *Limonomyces* (Basidiomycota, Corticiales). *Mycologia*, 103(3), 525–533. <https://doi.org/10.3852/10-255>

Diederich, P., Sérusiaux, E., & van den Boom, P. (1991). Lichens et champignons lichénicoles nouveaux ou intéressants pour la flore de Belgique et des régions voisines. V. *Lejeunia Nouvelle Série*, 136, 1–47.

Diederich, P., Van den Broeck, D., Ertz, D., Signoret, J., Aptroot, A., Sparrius, L., ... Sérusiaux, E. (2006). Contribution to the knowledge of lichens in northern France. *Bull. Soc. Nat. Luxemb*, 106, 53–62.

Diederich, P., & Zhurbenko, M. (1997). *Taeniolella rolfii* sp. nov., a new lichenicolous hyphomycete from the Siberian Arctic. *Symbolae Botanicae Upsalienses*, 32, 11–16.

Diederich, P., & Zhurbenko, M. (2001). Nomenclatural notes on *Taeniolella rolfii* (lichenicolous hyphomycetes). *Graphis Scripta*, 12, 37–40.

Ertz, D., Diederich, P., Lawrey, J. D., Berger, F., Freebury, C. E., Coppins, B., ... Hafellner, J. (2015). Phylogenetic insights resolve Dacampiaceae (Pleosporales) as

polyphyletic: *Didymocyrtis* (Pleosporales, Phaeosphaeriaceae) with *Phoma*-like anamorphs resurrected and segregated from *Polycoccum* (Trypetheliales, Polycoccaceae fam. nov.). *Fungal Diversity*, 74(1), 53–89. <https://doi.org/10.1007/s13225-015-0345-6>

Esslinger, T. L., & Egan, R. (1995). The sixth checklist of the lichen-forming, lichenicolous, and allied fungi of the continental United States and Canada. *The Bryologist*, 98, 467–549.

Etayo, J. (1998). Some hypocrealean lichenicolous fungi from Southwest Europe. *Nova Hedwigia*, 67, 499–510.

Etayo, J. (2002a). Aportacion al conocimiento de los hongos liquenicolas de Colombia. *Bibliotheca Lichenologica*, 84, 1–154.

Etayo, J. (2002b). Catálogo de líquenes y hongos liquenícolas del Parque Natural de Bértiz (Navarra, España). *Bull. Soc. Linn. Provence*, 53, 155–170.

Etayo, J. (2010a). Lichenicolous fungi from the western Pyrenees. V. Three new ascomycetes. *Opuscula Philolichenum*, 8, 131–139.

Etayo, J. (2010b). Líquenes y hongos liquenícolas de Aragón. *Guineana*, 16, 1–501.

Etayo, J., & Diederich, P. (1996). Lichenicolous fungi from the western Pyrenees, France and Spain. II. More deuteromycetes. *Mycotaxon*, 60, 415–428.

Etayo, J., & Sancho, L. G. (2008). Hongos liquenícolas del Sur de Sudamérica, especialmente de Isla Navarino (Chile). *Bibliotheca Lichenologica*, 98, 1–302.

Etayo, J., & Yazici, K. (2009). *Microsphaeropsis caloplacae* sp. nov. on *Caloplaca persica* in Turkey. *Mycotaxon*, 107, 297–302.

Gams, W. (1971). *Cephalosporium-artige Schimmelpilze (Hyphomycetes)*. Stuttgart: G. Fischer.

Gotelli, N. J., & Colwell, R. K. (2011). Estimating species richness. *Biological Diversity: Frontiers in Measurement and Assessment*, 12, 39–54.

Grube, M. (2005). *Frigidopyrenia* – a new genus for a peculiar subarctic lichen, with notes on similar taxa. *Phyton*, 45(2), 305–318.

Grube, M., & Hafellner, J. (1990). Studien an flechtenbewohnenden Pilzen der Sammelgattung *Didymella* (Ascomycetes, Dothideales). *Nova Hedwigia*, 51(3–4), 283–360.

Hafellner, J. (1987). Studien über lichenicole Pilze und Flechten VI. Ein verändertes Gattungskonzept für *Cercidospora*. *Herzogia*, 7, 355–365.

Hafellner, J. (1989). Studien über lichenicole Pilze und Flechten. VII: Über die neue Gattung *Lichenochora* (Ascomycetes, Phyllachorales). *Nova Hedwigia*, 48, 357–370.

Hafellner, J. (1994). Über Funde lichenicoler Pilze und Flechten auf Korsika (Frankreich). *Bulletin de La Société Linnéenne de Provence*, 44, 219–234.

Hafellner, J. (1999). Beiträge zu einem Prodromus der lichenicolen pilze Österreichs und angrenzender Gebiete. IV. Drei neue Arten und weitere bemerkenswerte Funde hauptsächlich in der Steiermark. *Linzer Biologische Beiträge*, 31(1), 507–532.

Hafellner, J. (2002). Bemerkenswerte Funde von Flechten und lichenicolen Pilzen auf makaronesischen Inseln VI. Über einige Neufunde. *Fritschiana*, 36, 11–17.

Hafellner, J. (2003). Beiträge zu einem Prodromus der lichenicolen Pilze Österreichs und angrenzender Gebiete, VI – Erstfunde in den Alpen. *Mitteilungen Des Naturwissenschaftlichen Vereines Für Steiermark*, 133, 81–97.

Hafellner, J. (2004). *Rosellinula*. In *Lichen flora of the Geater Sonoran Desert Region* (Vols 1–2, pp. 688–689). Tempe: Lichens Unlimited, Arizona State University.

Hafellner, J. (2007). Contribution to the knowledge of lichenicolous fungi and lichens occuring in New Zealand. *Bibliotheca Lichenologica*, 95, 225–266.

Hafellner, J. (2015). Distributional and other data for some species of *Didymocyrtis* (Dothideomycetes, Pleosporales, Phaeosphaeriaceae), including their *Phoma*-type anamorphs. *Fritschiana*, 80, 43–88.

Hafellner, J., & John, V. (2006). Über Funde lichenicoler nicht-lichenisierter Pilze in der Türkei, mit einer Synopsis der bisher im Land nachgewiesenen Taxa. *Herzogia*, 19, 155–176.

Hafellner, J., & Mayrhofer, H. (2007). A contribution to the knowledge of lichenicolous fungi and lichens occurring in New Zealand. *Bibliotheca Lichenologica*, 85, 225–266.

Hafellner, J., Triebel, D., Ryan, B. D., & Nash, T. H. (2002). On lichenicolous fungi from North America. II. *Mycotaxon*, 84, 293–329.

Hafellner, J., & Zimmermann, E. (2012). A lichenicolous species of *Pleospora* (Ascomycota) and a key to the fungi invading *Physcia* species. *Herzogia*, 25, 47–59.

Halıcı, M. G. (2008). *Llimoniella muralicola* sp.nov. (Ascomycota, Helotiaceae) on *Protoparmeliopsis muralis* from western Turkey. *Mycotaxon*, 105, 203–206.

Halıcı, M. G., & Candan, M. (2009). New lichenicolous fungi from Turkey. *Nova Hedwigia*, 88(3), 483–490. <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2009/0088-0483>

Halıcı, M. G., Akata, I., & Kocakaya, M. (2010). New records of lichenicolous and lichenized fungi from Turkey. *Mycotaxon*, 114, 311–314.

Halıcı, M. G., Akgül, H. E., Oztürk, C., & Kiliç, E. (2013). *Polycoccum anatolicum* sp. nov. on *Lepraria incana* and a key to *Polycoccum* species known from Turkey. *Mycotaxon*, 124, 45–50.

Halıcı, M. G., Atienza, V., & Hawksworth, D. L. (2007). Two new *Polycoccum* (Dothideales, Dacampiaceae) species from Turkey. *Mycotaxon*, 101, 157–163.

Halıcı, M. G., Candan, M., & Calatayud, V. (2009). *Dacampia rubra* sp. nov. (Ascomycota, Dacampiaceae), a lichenicolous fungus on vagrant *Aspicilia* species. *Mycotaxon*, 109, 235–240.

Halıcı, M. G., Candan, M., & Türk, A. Ö. (2009). Notes on some lichenicolous fungi species from Turkey II. *Turkish Journal of Botany*, 33, 389–392.

Halıcı, M. G., Etayo, J., & Candan, M. (2009). Two new lichenicolous species of *Dacampia* on Teloschistaceae. *Mycotaxon*, 109(1), 393–398. <https://doi.org/10.5248/109.393>

Halıcı, M. G., Hawksworth, D. L., & Aksoy, A. (2007). New and interesting lichenicolous fungi records from Turkey. *Nova Hedwigia*, 85(3–4), 393–401.

Harris, R. D. (1995). *More Florida lichens, including the 10 cent tour of the pyrenolichens*. Bronx, NY: The New York Botanical Garden.

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)

Hawksworth, D. L. (1977a). Taxonomic and biological observations on the genus *Lichenoconium* (Sphaeropsidales). *Persoonia*, 9, 159–198.

Hawksworth, D. L. (1977b). Three new genera of lichenicolous fungi. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 75, 195–209.

Hawksworth, D. L. (1979). The lichenicolous Hyphomycetes. *Bulletin of the British Museum (Natural History), Botany*, 6, 183–300.

Hawksworth, D. L. (1980). Notes on some fungi occurring on *Peltigera*, with a key to accepted species. *Transactions of the British Mycological Society*, 74, 363–386.

Hawksworth, D. L. (1981a). *Lichenothelia*, a new genus for the *Microthelia alterrima* group. *The Lichenologist*, 13(2), 141–153.

Hawksworth, D. L. (1981b). The lichenicolous Coelomycetes. *Bulletin of the British Museum for Natural History*, 9(1), 1–98.

Hawksworth, D. L. (1983). A key to the lichen-forming, parasitic, parasymbiotic and saprophytic fungi occurring on lichens in the British Isles. *The Lichenologist*, 15, 1–44.

Hawksworth, D. L. (1986). Notes on British lichenicolous fungi: V. *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburgh*, 43(3), 497–519.

Hawksworth, D. L. (1992). Nine lichenicolous fungi from Transcarpathians new for Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 49(3), 99–101.

Hawksworth, D. L., & Diederich, P. (1991). Lichenicolous fungi from the Schwäbische Alb, Baden-Württemberg. *Jh. Ges. Naturkde. Württemberg*, 146, 85–88.

Hawksworth, D. L., Halıcı, M. G., Kocakaya, Z., & Kocakaya, M. (2016). *Henfellra muriformis* gen. et sp. nov., a new dictyosporous pycnidial fungus on *Candelariella*, with a key to the lichenicolous fungi known from that genus. *Herzogia*, 29(2), 329–336. <https://doi.org/10.13158/heia.29.2.2016.329>

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>

Heidmarsson, S., Alstrup, V., Högnabba, F., Motiejūnaitė, J., Nordin, A., Pykälä, J., ... Westberg, M. (2009). Floristic news from the NLF Iceland excursion 2009. *Graphis Scripta*, 24, 19–25.

Heuchert, B., & Braun, U. (2006). On some dematiaceous lichenicolous hyphomycetes. *Herzogia*, 19, 11–21.

Hitch, C. J. B. (2007). New, rare and interesting lichens. *British Lichen Society Bulletin*, 101, 67–86.

Hoffman, N., & Hafellner, J. (2000). Eine Revision der lichenicolen Arten der Sammelgattungen *Guignardia* und *Physalospora*. *Bibliotheca Lichenologica*, 77, 1–190.

Ihlen, P. G., & Wedin, M. (2006). Notes on two lichenicolous fungi on *Cladonia* botrytes in Scandinavia. *Graphis Scripta*, 18, 38–40.

Jando, K., & Kukwa, M. (2003). Porosty, grzyby naporostowe i nazywiczne projektowanego rezerwatu «Wiszące Torfowiska nad jeziorem Jaczno» oraz terenów przyległych do jeziora Jaczno w Suwalskim Parku Krajobrazowym (Północno-Wschodnia Polska). *Parki Narodowe i Rezerwaty Przyrody*, 22(1), 3–17.

John, V., & Breuss, O. (2004). Flechten der östlichen Schwarzmeer-Region in der Türkei (BLAM-Exkursion 1997). *Herzogia*, 17, 137–155.

Joshi, Y., Kondratyuk, S. Y., Lőkös, L., Halda, J. P., Oh, S.-O., & Hur, J.-S. (2015). New species and new records of lichenicolous fungi from South Korea. *Mycosphere*, 6(4), 493–500. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/6/4/11>

Joshi, Yogesh, Falswal, A., Tripathi, M., Upadhyay, S., Bisht, A., Chandra, K., ... Upreti, D. K. (2016). One hundred and five species of lichenicolous biota from India: An updated checklist for the country. *Mycosphere*, 7(3), 268–294. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/7/3/3>

Kalb, K., Hafellner, J., & Staiger, B. (1995). Lichenicole Pilze auf Arten der Flechtengattung *Haematomma*. *Bibliotheca Lichenologica*, 59, 199–222.

Keissler, von K. (1910). Über einige Flechtenparasiten aus dem Thüringer Wald. *Zentbl. Bakt. ParasitKde, Abt. II*, 27, 208–215.

Kernstock, E. (1894). Lichenologische Beiträge. *Verhandlungen Der Zoologisch-Botanischen Gesellschaft Wien*, 44, 191–224.

Kernstock, E. (1897). Uebersicht der auf Flechten schmarotzenden Pilze. *Österreichische Botanische Zeitschrift*, 47(1), 9–11.

Khodosovtsev, A. Ye., & Darmostuk, V. V. (2016a). *Pleospora xanthoriae* sp. nov. (Pleosporaceae, Pleosporales), a new lichenicolous fungus on *Xanthoria parietina* from Ukraine, with a key to the known lichenicolous species of *Dacampia* and *Pleospora*. *Opuscula Philolichenum*, 15, 6–11

Khodosovtsev, A. Ye., & 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>

Khodosovtsev, A. Ye., & 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>

Khodosovtsev, A. Ye. & Darmostuk, V. V. (2018). New for Ukraine species of lichens and lichenicolous fungi from marl limestones in the Northern Black Sea Region. *Ukr. Bot. J.*, 75(1), 33–37. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.01.033>

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>

Khodosovtsev, A. Ye., Darmostuk, V. V., Didukh, Y. 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. <https://doi.org/10.5209/MBOT.62891>

Kocakaya, M., Halıcı, M. G., & Pino-Bodas, R. (2016). New or additional cladoniicolous fungi for Turkey. *Turkish Journal of Botany*, 40(3), 308–311.

Kocakaya, M., Halıcı, M. G., & Aksoy, A. (2011). *Zwackhiomyces turcicus* sp. nov. (Ascomycota, Xanthopyreniaceae) from Turkey. *Mycotaxon*, 116, 329–333.

Kocourková, J. (1999). Lichenicolous fungi from the Czech Republic. 1. *Weddellomyces xanthoparmeliae* Calatayud et Nav.–Ros. *Czech Mycology*, 51(2–3), 179–184.

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.

Kocourková, J., & Hawksworth, D. L. (2008). *Acaroconium punctiforme* gen. sp. nov., a new lichenicolous coelomycete on *Acarospora* species and *Sarcogyne regularis*. *The Lichenologist*, 40(2), 105–109. <https://doi.org/10.1017/S0024282908007482>

Kocourková, J., & Knudsen, K. (2009). Three lichenicolous fungi new for North America. *Evansia*, 26(3), 148–151. <https://doi.org/10.1639/0747-9859-26.3.148>

Kocourková, J., & Knudsen, K. (2010). A new species of *Dacampia* (Dacampiaceae) on *Lecania fuscella*. *Bibliotheca Lichenologica*, 105, 33–36.

Kondratyuk, S. Y., & Galloway, D. L. (1995). Two new lichenicolous fungi from *Lobaria* and *Sticta* (Stictaceae). In *Flechten Follmann. Contributions to Lichenology in Honour of Gerhard Follmann* (pp. 255–261). Cologne: Botanical Institute, University of Cologne.

Kondratyuk, S. Y., Galloway, D. L., & Hawksworth, D. L. (1994). *Unguiculariopsis ahtii*, and some other new lichenicolous fungi from *Pseudocyphellaria*. *Acta Botanica Fennica*, 150, 93–98.

Kukwa, M., & Czarnota, P. (2006). New or interesting records of lichenicolous fungi from Poland IV. *Herzogia*, 19, 111–123.

Kukwa, M., Czarnota, P., & Perz, P. (2010). New or interesting records of lichenicolous fungi from Poland VIII. *Herzogia*, 23, 111–119.

Kukwa, M., Szymczyk, R., & Kowalewska, A. (2013). New or interesting records of lichenicolous fungi from Poland IX. *Herzogia*, 26, 159–168.

Lawrey, J. D., & Diederich, P. (2003). Lichenicolous Fungi: Interactions, Evolution, and Biodiversity. *The Bryologist*, 106(1), 80–120. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2003\)106\(0080:LFIEAB\)2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2003)106(0080:LFIEAB)2.0.CO;2)

Lawrey, J. D., & Diederich, P. (2018). Lichenicolous fungi – worldwide checklist, including isolated cultures and sequences available. Retrieved from <http://www.lichenicolous.net>

Lawrey, J. D., Lücking, R., Sipman, H. J. M., Chaves, J. L., Redhead, S. A., Bungartz, F., ... Gillevet, P. M. (2009). High concentration of basidiolichens in a single family of agaricoid mushrooms (Basidiomycota: Agaricales: Hygrophoraceae). *Mycological Research*, *113*(10), 1154–1171.

Lawrey, J. D., Diederich, P., Nelsen, M. P., Sikaroodi, M., Gillevet, P., Brand, A. M., & van den Boom, P. (2011). The obligately lichenicolous genus *Lichenoconium* represents a novel lineage in the Dothideomycetes. *Fungal Biology*, *115*(2), 176–187. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2010.12.002>

Martin, L., Suija, A., Schmeimann, M., Leppik, E., & Pykälä, J. (2012). New Estonian records and amendments: Lichenized and lichenicolous fungi. *Folia Cryptogamica Estonica*, *49*, 93–96.

Matzer, M., & Hafellner, J. (1990). Eine Revision der lichenicolen Arten der Sammelgattung Rosellinia (Ascomyceten). *Bibliotheca Lichenologica*, *37*, 1–138.

Mayrhofer, H., Türk, R., & Wittmann, H. (1989). Ein Beitrag zur Flechtenflora von Vorarlberg (Österreich): Ergebnisse der Feldtagung der Bryologisch–lichenologischen Arbeitsgemeinschaft für Mitteleuropa im Juli 1986. *Herzogia*, *8*, 207–247.

Minter, D. W., & Dudka, I. O. (1996). *Fungi of Ukraine. A Preliminary Checklist*. Egham, UK, International Mycological Institute & Kiev, Ukraine, M.G. Kholodny Institute of Botany.

Motiejūnaitė, J. (1999). Dzukijos nacionalinio parko kerpes ir su jomis susiję grybai. *Botanica Lithuanica*, *5*, 137–153.

Motiejūnaitė, J. (2011). Lichens and allied fungi from Kamanos State Strict Nature Reserve (northern Lithuania). *Botanica Lithuanica*, *17*, 109–116.

Motiejūnaitė, J., Berglund, T., Czarnota, P., Himelbrant, D., Högnabba, F., Konoreva, L. A., ... Westberg, M. (2012). Lichens, lichenicolous and Allied Fungi Found in Asveja Regional Park (Lithuania). *Botanica Lithuanica*, *18*(2), 85–100. <https://doi.org/10.2478/v10279-012-0011-9>

Motiejūnaitė, J., Chesnokov, S. V., Czarnota, P., Gagarina, L. V., Frolov, I., Himelbrant, D., ... Tsurukau, A. (2016). Ninety-one species of lichens and allied fungi new to Latvia with a list of additional records from Kurzeme. *Herzogia*, 29(1), 143–163. <https://doi.org/10.13158/heaia.29.1.2016.143>

Motiejūnaitė, J., Zalewska, A., Kukwa, M., & Fałtynowicz, W. (1999). New for Ukraine or interesting lichens and allied fungi from the Regional Landscape Park «Stuzhytzia». *Ukrainian Botanical Journal*, 56(6), 596–600.

Navarro-Rosinés, P. (1992). *Eis liquens i els fongs liquenicoles dels substrats carbonatats de Catalunya meridiona*. Tesis Doctoral Univo Barcelona.

Navarro-Rosinés, P., & Roux, C. (1995). Le genre *Weddellomyces* (Dothideales, Dacampiaceae) en Catalogne et en Provence. *Mycotaxon*, 53, 161–187.

Navarro-Rosinés, P., Boqueras, M., & Roux, C. (1998). Nuevos datos para el género *Lichenochora* (Phyllachorales, Ascomycetes liquenícolas). *Bull. Soc. Linn. Provence*, 49, 107–124.

Navarro-Rosinés, P., Calatayud, V., & Hafellner, J. (2004). *Cercidospora*. In *Lichen flora of the Geater Sonoran Desert Region* (Vols 1–2, pp. 635–639). Tempe: Lichens Unlimited, Arizona State University.

Navarro-Rosinés, P., Calatayud, V., & Hafellner, J. (2009). Contributions to a revision of the genus *Cercidospora* (Dothideales) 1. Species on *Megasporaceae*. *Mycotaxon*, 110, 5–25.

Navarro-Rosinés, P., Roux, C., & Casares, M. (1995). Hongos liquenícolas de *Squamarina* II: Sobre la identidad de «*Didymella*» crozalsiana (Ascomycetes). *Cryptogam., Bryol. Lichenol.*, 16(2), 99–103.

Navrotskaya, I. L., Kondratyuk, S. Y., Wasser, S. P., Nevo, E., & Zelenko, S. D. (1996). Lichens and lichenicolous fungi new for Israel and other countries. *Israel Journal of Plant Sciences*, 44(2–3), 181–193. <https://doi.org/10.1080/07929978.1996.10676646>

Nimis, P. L., & Poelt, J. (1987). The lichens and lichenicolous fungi of Sardinia (Italy). *Stud. Geobot.*, 7, 1–269.

Nylander, W. (1872). Observata lichenologica in Pyrenjlls Orientalibus. *Bull. Soc. Linn. Normandie*, 2(6), 257–328.

Petrak, F., & Sydow, H. (1927). Die Gattungen der Pyrenomyceten, Sphaeropsideen und Melanconieen, 1 (3). *Beih. Repert. Spec. Nov. Regni Veg.*, 42, 321–551.

Pirogov, M., Chepelevska, N., & Vondrák, J. (2014). Carbonea in Ukraine. *Studia Biologica*, 8(1), 137–148.

Roux, C. (2009). *Naetrocymbe saxicola*, likeno kun *Trentepohlia*. *Bulletin de La Société Linnéenne de Provence*, 60, 127–142.

Roux, C. (2012). Liste des lichens et champignons lichénicoles de France. *Bulletin de La Société Linnéenne de Provence Numéro Spécial*, 16, 1–220.

Roux, C. (2017). *Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France métropolitaine* (2e édition revue et augmentée, Vol. 1). Fontainebleau: Association française de lichénologie (A. F. L.).

Roux, C., Etayo, J., Bricaud, O., & Coeur, D. (1997). *Lec Refractohilum* (Hyphomycètes, Moliniacés) à conidies pluriseptés en Europa et au Canada. *Can. J. Bot.*, 75, 1592–1600.

Roux, C., & Navarro-Rosinés, P. (1994). *Stigmatidium clauzadei* sp. nov., nelikeniginta fungo likenloga (Ascomycetes). *Bulletin de La Société Linnéenne de Provence*, 44, 443–450.

Roux, C., Navarro-Rosinés, P., & Tranchida, F. (1998). *Stigmatidium bellemerei* sp. nov., champignon lichénicole non lichénisé (Verrucariales). *Cryptog., Bryol.-Lichénol.*, 19(2–3), 221–228.

Roux, C., & Triebel, D. (1994). Révision des espèces de *Stigmatidium* et de *Sphaerellothecium* (champignons lichénicoles non lichénisés, Ascomycetes) correspondant à *Pharcidia epicymatia* sensu Keissler ou à *Stigmatidium schaereri* auct. *Bull. Soc. Linn. Provence*, 45, 451–542.

Saccardo, P. A., & Saccardo, D. (1905). Supplementum universale. Pars VI. Hymenomycetae-Laboulbeniomycetae. *Sylloge Fungorum*, 17, 1–991.

Sandstede, H. (1906). Die Cladonien des nordwestdeutschen Tieflandes und der deutschen Nordseeinseln. *Abhandlungen Herausgegeben Vom Naturwissenschaftlichen Verein Zu Bremen*, 18, 384–457.

Santesson, R. (1993). *Lichens and Lichenicolous Fungi of Sweden and Norway*. Upsala: Lund.

Santesson, R. (2008). Fungi lichenicoli exsiccati. Fasc. 15 & 16 (Nos.351–400). *Thunbergia*, 36, 1–18.

Schiefelbein, U., Brackel, W. von, Cezanne, R., Czarnota, P., Eckstein, J., Eichler, M., ... Stordeur, R. (2017). *Trimmatostroma arctoparmeliae* sp. nov. and noteworthy records of lichenized, lichenicolous and allied fungi from the Harz Mountains and surrounding regions. *Herzogia*, 30(1), 80–102. <https://doi.org/10.13158/heia.30.1.2017.80>

Scholz, P. (1998). *Phacopsis doerfeltii*, sp. nov., and two other interesting lichenicolous fungi from Canada. *Sauteria*, 9, 37–42.

Seifert, K., Morgan-Jones, G., Gams, W., & Kendrick, B. (2011). The genera of Hyphomycetes. *CBS Biodiversity Series*, 9, 1–997.

Sérusiaux, E., Diederich, P., Brand, A. M., & van den Boom, P. (1999). New or interesting lichens and lichenicolous fungi from Belgium and Luxembourg. VIII. *Lejeunia*, 162, 1–95.

Sérusiaux, E., Diederich, P., Ertz, D., & van den Boom, P. (2003). New or interesting lichens and lichenicolous fungi from Belgium, Luxembourg and northern France. IX. *Lejeunia, Revue de Botanique*, 173, 1–48.

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.

Søchting, U., Alstrup, V., Kocourková, J., Vondrák, J., & Spiegelberg, R. (2007). Additions to the lichen and lichenicolous flora of Denmark VII. *Graphis Scripta*, 19, 40–47.

Sohrabi, M., & Alstrup, V. (2007). Additions to the lichen mycota of Iran from East Azerbaijan Province. *Mycotaxon*, 100, 145–148.

Steiner, M., & Poelt, J. (1987). Drei parasitische Flechten auf *Caloplaca polycarpoides*. *Plant Systematics and Evolution*, 155, 133–145.

Strasser, E. A., Hafellner, J., Stešević, D., Geci, F., & Mayrhofer, H. (2015). Lichenized and lichenicolous fungi from the Albanian Alps (Kosovo, Montenegro). *Herzogia*, 28(2), 520–544. <https://doi.org/10.13158/heia.28.2.2015.520>

Suija, A., Czarnota, P., Himelbrant, D. E., Jüriado, I., Kukwa, M., Lõhmus, P., & Motiejūnaitė, J. (2009). New Estonian records: Lichenized and lichenicolous fungi. *Folia Cryptogamica Estonica*, 46, 83–88.

Suija, A., Czarnota, P., Himelbrant, D., Kowalewska, A., Kukwa, M., Kuznetsova, E. S., ... Veres, K. (2010). The lichen biota of three nature reserves in island Saaremaa, Estonia. *Folia Cryptogamica Estonica*, 47, 85–96.

Suija, A., Leppik, E., Jüriado, I., Lõhmus, P., Marmor, L., & Saag, L. (2011). New Estonian records and amendments: Lichenized, lichenicolous and allied fungi. *Folia Cryptogamica Estonica*, 48, 54–158.

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>

Summerbell, R. C., Gueidan, C., Schroers, H.-J., de Hoog, G. S., Starink, M., Rosete, Y. A., ... Scott, J. A. (2011). *Acremonium* phylogenetic overview and revision of *Gliomastix*, *Sarocladium*, and *Trichothecium*. *Studies in Mycology*, 68, 139–162. <https://doi.org/10.3114/sim.2011.68.06>

Summerbell, R., Gueidan, C., Guarro, J., Eskalen, A., Crous, P., Gupta, A., ... Scott, J. (2018). The Protean *Acremonium*. *A. sclerotigenum/egyptiacum*: Revision, Food Contaminant, and Human Disease. *Microorganisms*, 6(3), 88. <https://doi.org/10.3390/microorganisms6030088>

Sutton, B. C. (1973). Hyphomycetes from Manitoba and Saskatchewan, Canada. *Mycological Papers*, 132, 1–143.

Svensson, M., & Palice, Z. (2009). Additions to the montane lichen flora of Sweden. *Graphis Scripta*, 21, 23–32.

Thor, G., & Nascimbene, J. (2010). An annotated checklist and bibliography of lichens and lichenicolous fungi of Libya. *Cryptogamie. Mycologie*, 31(1), 67–95.

- Timdal, E. (2001). A monograph of the genus *Toninia* (Lecidiaceae, Ascomycetes). *Opera Botanica*, 110, 1–137.
- Tretiach, M., & Nimis, P. L. (1999). “*Pleospora*” *aquatica*, a new lichenicolous fungus on *Aspicilia supertegens* from Siberia. *Cryptogamie, Mycologie*, 20, 283–289.
- Triebel, D., & Scholz, P. (2001). Lichenicolous fungi from Bavaria as represented in the Botanische Staatssammlung München. *Sendtnera*, 7, 211–231.
- Tsurykau, A., Golubkov, V., & Kukwa, M. (2014). New or otherwise interesting records of lichens and lichenicolous fungi from Belarus. *Herzogia*, 27(1), 111–120. <https://doi.org/10.13158/heia.27.1.2014.111>
- Urbanavichus, G., Gabibova, A., & Ismailov, A. (2011). New records of lichens and lichenicolous fungi for Russia and the Caucasus. *Turkish Journal of Botany*, 35, 291–297.
- Urbanavichus, G., & Urbanavichene, I. (2014). An inventory of the lichen flora of Lagonaki Highland (NW Caucasus, Russia). *Herzogia*, 27, 285–319.
- Urbanavichus, G., & Urbanavichene, I. (2015). New records of lichens and lichenicolous fungi from the NW Caucasus (Russia). *Herzogia*, 28(1), 185–192. <https://doi.org/10.13158/heia.28.1.2015.185>
- Váczi, P., & Hawksworth, D. (2001). *Polycoccum crespoae* sp. nov., the first report of a lichenicolous fungus on *Chondropsis semiviridis* (Parmeliaceae). *The Lichenologist*, 33(6), 513–517.
- van den Boom, P. (1992). Contribution to the lichen flora of Sicily (Italy). *Cryptogamie, Bryologie Lichénologie*, 13, 93–103.
- van den Boom, P. (1999). Some lichens and lichenicolous fungi from Majorca (Spain). *Linzer Biol Beitr*, 31(2), 785–800.
- van den Boom, P. (2010). New or interesting lichens and lichenicolous fungi of Gran Canaria (Canary Islands, Spain). *Willdenowia*, 40, 359–367.
- van den Boom, P. (2015). Lichens and lichenicolous fungi from graveyards of the area of Eindhoven (the Netherlands), with the description of two new species. *Annalen Des Naturhistorischen Museums in Wien*, 117, 245–276.

van den Boom, P., & Brand, A. M. (2008). New records of lichens, lichenicolous and allied fungi from Belgium and The Netherlands. *Sauteria*, *15*, 95–101.

van den Boom, P., & Clerc, P. (2017). Further new or interesting lichens and lichenicolous fungi from La Palma (Canary Islands, Spain). *Folia Cryptogamica Estonica*, *54*, 117–123. <https://doi.org/10.12697/fce.2017.54.15>

van den Boom, P., & Etayo, J. (2014). New records of lichenicolous fungi and lichenicolous lichens from the Iberian Peninsula, with the description of four new species and one new genus. *Opuscula Philolichenum*, *13*, 44–79.

van den Boom, P., & Giralt, M. (1996). Contribution to the flora of Portugal, lichens and lichenicolous fungi I. *Nova Hedwigia*, *63*, 145–172.

van den Boom, P., & Khodosovtsev, A. Ye. (2004). Notes on Lecania in Eastern Europe and Central Asia. *Graphis Scripta*, *16*, 1–10.

van den Boom, P., & Palice, Z. (2006). Some interesting lichens and lichenicolous fungi from the Czech Republic. *Czech Mycology*, *58*(1–2), 105–116.

Vondrák, J., Kocourková, J., Slavíková–Bayerová, S., Breuss, O., Sparrius, L., & Hawksworth, D. L. (2007). Noteworthy lichens, lichenicolous and other allied fungi recorded in Bohemian Karst, Czech Republic. *Bryonora*, *40*, 31–40.

Vouaux, L. (1912). Synopsis des champignons parasites de lichens. *Bulletin de La Société Mycologique de France*, *28*, 177–256.

Vouaux, L. (1913). Synopsis des champignons parasites de lichens. *Bull. Soc. Mycol. France*, *29*, 395–446.

Weddell, H.-A. (1873). Nouvelle revue des lichens du jardin de Blossac, à Poitiers. *Mém. Soc. Sei. Nat. Cherbourg*, *17*, 353–373.

Weddell, H.-A. (1874). Florule lichénique des laves d'Agde (1). *Bulletin de La Société Botanique de France*, *21*, 330–347.

Werner, R.-G. (1937). Recherches phytogéographiques comparées sur la flore cryptogamique de l'Espagne méridionale et du Maroc. *Bull. Soc. Sci. Nat. Maroc*, *17*, 32–66.

Wijayawardene, N. N., Hyde, K. D., Rajeshkumar, K. C., Hawksworth, D. L., Madrid, H., Kirk, P. M., ... Karunarathna, S. C. (2017). Notes for genera: Ascomycota. *Fungal Diversity*, 86(1), 1–594. <https://doi.org/10.1007/s13225-017-0386-0>

Yazici, K., & Etayo, J. (2013). *Buelliella*, *Codonmyces* and *Polycoccum* species new to Turkey. *Mycotaxon*, 126, 45–50.

Zhuang, W. Y. (1988). A monograph of the genus *Unguiculariopsis* (Leotiaceae, Encoeliodeae). *Mycotaxon*, 32(1), 1–83.

Zhurbenko, M. P. (2004). Lichenicolous and some interesting lichenized fungi from the northern Ural, Komi Republic of Russia. *Herzogia*, 17, 77–86.

Zhurbenko, M. P. (2017). Lichenicolous fungi of the Caucasus: New species, new records and a second synopsis. *Opuscula Philolichenum*, 16, 267–311.

Zhurbenko, M. P., Laursen, G., & Walker, D. A. (2005). New and rare lichenicolous fungi and lichens from the North American Arctic. *Mycotaxon*, 92, 201–212.

Zhurbenko, M. P., & 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>

Zhurbenko, M. P. (2009). Lichenicolous fungi and some lichens from the Holarctic. *Opuscula Philolichenum*, 6, 87–120.

Zhurbenko, M. P. (2013). A first list of lichenicolous fungi from India. *Mycobiota*, 3, 19–34. <https://doi.org/10.12664/mycobiota.2013.03.03>

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>

Zhurbenko, M. P., Frisch, A., Ohmura, Y., & Thor, G. (2015). Lichenicolous fungi from Japan and Korea: new species, new records and a first synopsis for Japan. *Herzogia*, 28(2), 762–789.

Zhurbenko, M. P., & Himelbrant, D. E. (2002). Lichenicolous fungi from the Kandalaksha Gulf, Karelia Keretina, Russia. *Folia Cryptogamica Estonica*, 39, 51–59.

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.

Zhurbenko, M. P., & Triebel, D. (2003). *Cercidospora lecidomae* (Dothideales, Ascomycetes), a new lichenicolous fungus from the North Holarctic. *Bibliotheca Lichenologica*, *86*, 205–214.

Zhurbenko, M., & Santesson, R. (1996). Lichenicolous fungi from the Russian Arctic. *Herzogia*, *12*, 147–161.

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>

Zwackh, W. V. (1864). Enumeratio Lichenum Florae Heidelbergensis. *Flora*, *47*, 81–88.

РОЗДІЛ 5.

АНАЛІЗ ЗВ'ЯЗКІВ ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ З ЛИШАЙНИКАМИ СТЕПОВОЇ
ЗОНИ УКРАЇНИ**5.1 Спеціалізація ліхенофільних грибів**

У цілому, ліхенофільні гриби за рівнем спеціалізації деякі автори (Diederich et al., 2018) розділяють на дві групи – облігатні та факультативні гриби. Перша група є значно більшою за чисельністю (близько 98 % всіх відомих видів ліхенофільних грибів) і до неї відносять види, що зростають виключно на лишайниках. У свою чергу, факультативно ліхенофільні представники досить нечисельні та можуть бути виявлені на інших типах субстратів (кам'янисті відслонення, рослинні рештки, ґрунт тощо).

Ліхенофільні гриби уражають слані лишайників у яких вміст вторинних метаболітів є природно нижчим ніж в інших (Merinero et al., 2015), проте окремі роди, родини та порядки по-різному репрезентують потенційне різноманіття цих грибів. Зокрема, вважають, що від 60 до 95 % ліхенофільних грибів проявляють специфічність при виборі господаря на родовому рівні (Diederich, 2000; Lawrey & Diederich, 2003; Журбенко, 2011; Diederich et al., 2018). У своїй роботі, що присвячена відношенням паразитів з їх господарями, П. Прайз (Price, 1980) вказує на те, що субстратна специфічність у різних груп паразитів варіює у широких межах, проте, вона практично ніколи не перевищує показники 95 %. Навіть нижня межа діапазону специфічності ліхенофільних грибів (60 %) може бути інтерпретована як високий показник рівня спеціалізації для паразитичних організмів (Price, 1980). Подібні розбіжності спричинені різним розумінням таксономічних меж окремих родів та застосуванням субстратного показника як основної таксономічної ознаки видів при відсутності морфологічних відмінностей. Ще однією причиною відмінностей цих показників є недостатній ступінь вивченості багатьох представників ліхенофільної мікобіоти, особливо це стосується видів, що відомі лише з типового локалітету та одного господаря.

Наприклад, ліхенофільний целоміцет *Henfellra muriformis*, що було описано на апотеціях *Candelariella antennaria* вважали специфічним у випадку вибору господаря (Hawksworth et al., 2016). Проте, дослідження наступних років показують, що вид також може зростати і на інших видах епіфітних лишайників (*Lecania cyrtella* та *Polyozosia hagenii*) (Darmostuk et al., 2018). Ці дані підтверджуються результатами дослідження метабаркодингу лишайникових мікобіомів, відповідно до якого можна ідентифікувати спеціалізовані ліхенофільні гриби, які у безсимптомному стані є частиною мікобіому інших лишайників-господарів (Fernández-Mendoza et al., 2017).

Причини різної частоти колонізації окремих груп лишайників ліхенофільними грибами дискутують у кількох роботах (Hawksworth, 2003; Lawrey & Diederich, 2003). Зокрема, однією з таких причин може бути відмінність вторинних метаболітів (незначні концентрації тощо), особливості субстрату та мікроекотопічних умов зростання лишайників. Деякі автори зазначають, що епігейні лишайники ростуть у нестабільних едафічних умовах (підвищена кількість вологи, вплив сторонніх зоогенних факторів, велика кількість грибів, що живуть у ґрунті тощо) можуть бути уражені ширшим спектром ліхенофільних грибів у порівнянні з епіфітними та епілітними видами. Зокрема, перші дві позиції за кількості виявлених ліхенофільних грибів займають епігейні роди – *Peltigera* та *Cladonia* (Diederich et al, 2018). П. Дідеріх та Дж. Етайо також у своїх роботах розглядають питання кореляції між розміром слані, мікроекотопічними умовами та різноманіттям грибів, що зростають на них. Вони вказували на те, що старі частини великих за розмірами сланей лишайників у гумідних умовах є важливою екологічною нішею для ліхенофільних грибів (Etayo & Diederich, 1996).

Широке географічне поширення господаря, відповідно до поглядів Д. Хоксворта (Hawksworth, 2003), корелює з різноманіттям ліхенофільних грибів на одному роді лишайників – чим більший ареал має лишайник, тим потенційно більше ліхенофільних грибів може бути виявлено на ньому. Проте, ця теза не підтверджується дослідженнями останніх десятиріч. Наприклад, рід *Thamnotia* поширений в полярних та альпійських зонах Голарктики, проте на ньому зростає

20 видів ліхенофільних грибів (Zhurbenko, 2012). Водночас, вид-космополіт, що поширений на території обох Півкуль *Xanthoria parietina*, репрезентує лише вдвічі більші показники ліхенофільного різноманіття (41 вид) (Tsurukau & Etayo, 2017). Останні дослідження поширеного в Україні епігейного лишайника *Cetraria aculeata* s. lat. також показують, що лише популяції виду на піщаних arenaх Нижнього Дніпра масово уражені ліхенофільними грибами, у той час як на представниках популяції петрофітних степів не було виявлено жодного ліхенофільного гриба (Khodosovtsev et al., 2018). Таким чином, подібні дослідження ліхенофільної мікобіоти окремих родів та поширених видів вказують на те, що географічне поширення лишайників-господарів слабо детермінує ліхенофільне різноманіття на них, адже згідно з гіпотезою М. Журбенка (Журбенко, 2013а), ліхенофільні гриби мають великі за площею ареали, у яких диз'юнктивно поширені окремі популяції грибів.

Третьою причиною, що теоретично може впливати на різноманіття ліхенофільних грибів на конкретних господарях є еволюційна «вік» господаря – чим «старший», в еволюційному плані, рід лишайника, тим потенційно більше мікорізноманіття може бути виявлено на ньому. Проте, нещодавно почались дослідження субстратної специфічності ліхенофільних грибів у світлі коеволуційних процесів між господарем та грибом (Divakar et al., 2015 ets.). Зокрема, при дослідженні ліхенофільних базидієвих грибів *Biatoropsis usnearum* комплексу було встановлено, що ліхенофільність як життєва стратегія відіграє важливу роль у процесах видоутворення та допомагає пояснити явище зростання на одному господарі кількох морфологічно подібних видів одного роду (Millanes et al., 2014).

З іншого боку, Дж. Етайо та Л. Санчо (Etayo & Sancho, 2008) припускали, що рівень спеціалізації ліхенофільних грибів корелює зі ступенем занурення структур гриба у тканини господаря, проте, як зазначає М.П. Журбенко, ця гіпотеза не знаходить свого підтвердження у матеріалі мікофільної ліхенобіоти Російської Арктики (Журбенко, 2013).

Під час дослідження ліхенофільної мікобіоти степової зони України було встановлено, що загальний рівень спеціалізації становить 79,7 %, адже зі 168 виявлених видів 34 зростають на 2 і більше родах господарів.

Lichenocodium erodens – це вид, що проявляє широку субстратну приуроченість серед дослідженої вибірки ліхенофільних грибів та уражає 10 родів (у межах степової зони) лишайників-господарів, що дозволяє віднести його до категорії евритопів (Журбенко, 2013). Більшість з виявлених господарів – це поширені листуваті або кущисті види з родів *Evernia*, *Hypogymnia*, *Parmelia* та *Ramalina*. Значно рідше вид зустрічається на епігейних та епілітних видах, таких як *Cetraria aculeata* та *Xanthoparmelia pulla* (Рис. 5.1).

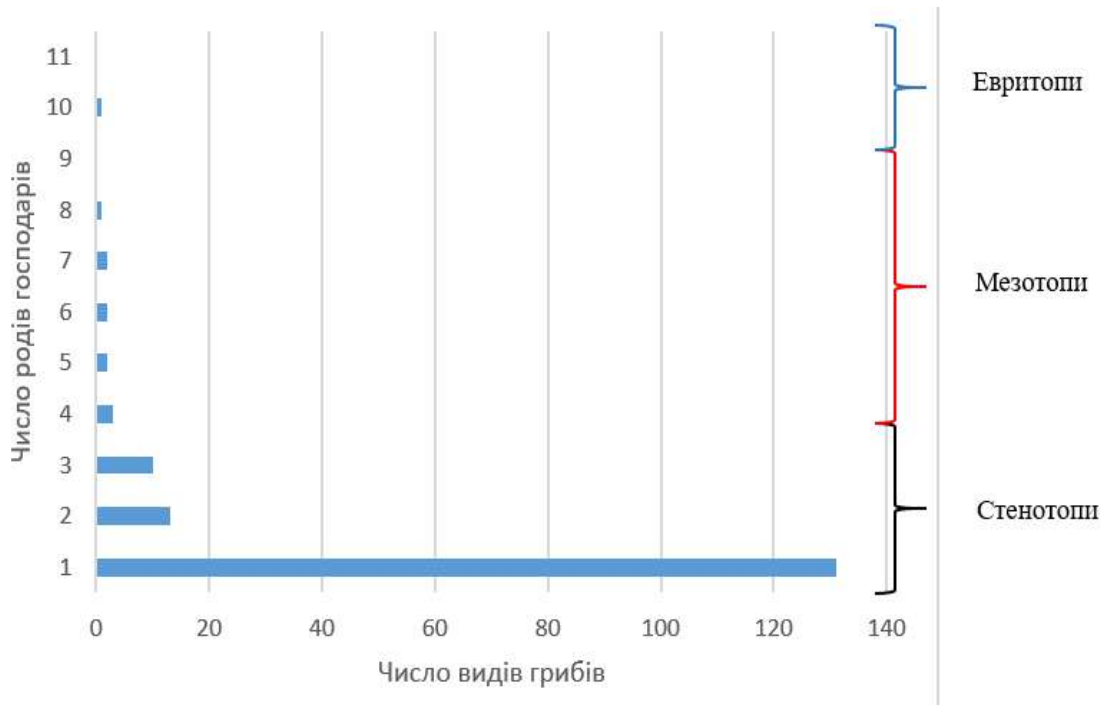


Рис. 5.1 Рівень спеціалізації ліхенофільних грибів степової зони України.

Група мезотопів (можуть уражати від 4 до 8 родів лишайників господарів) представлена 10 видами (16,5 % від загальної кількості). Серед них, такий поширений ліхенофільний гіфоміцет як *Intralichen christiansenii* був виявлений на 8 родах лишайників, проте зважаючи на те, що вид здатен уражати значно більший спектр лишайників, що дозволяє віднести його до категорії евритопів. Два інших видів роду, що представлені у дослідженій мікобіоті – *I. baccisporus* та *I. lichenicola*,

відносимо до категорії стенопотів, адже вони зростають на 6 та 4 родах лишайників відповідно.

Ще один вид, який є евритопом це *Didymocyrtis cladoniicola*, який було зафіксовано на 11 родах (Ertz et al., 2015). За результатами наших досліджень до списку родів-господарів було додано *Agrestia*, *Cetraria*, *Fulgensia* тощо.

Три види роду *Muellerella* (з 4 наведених на території степової зони України) також можемо віднести до групи мезотопів. Це спричинено тим, що вид *Muellerella rugmaea* був виявлений на 6 родах епілітних лишайників, що приурочені до зростання на силікатних відслоненнях. *M. erratica*, морфологічно подібний вид, що розглядався як підвиду *M. rugmaea* (Triebel, 1989), трапляється на 4 родах кальцифільних лишайників. *M. lichenicola*, що також уражає широкий спектр кальцифільних видів, був виявлений на 5 родах господарів.

Athelia arachnoidea – поширений базидієвий гриб, що є важливим компонентом сукцесійних змін епіфітних лишайникових угруповань, було виявлено на 5 родах лишайників господарів, проте варто зазначити, що крім лишайникових субстратів він може інфікувати епіфітні мохи та зелені водорості. Вид є досить агресивним патогеном, а його колонії можуть мати приріст до 1 см за добу, тому зазвичай все епіфітне ліхенорізноманіття уражене цим грибом. Логічним є віднесення його до категорії евритопів, проте цей вид більш поширений в урбанізованих екосистемах (Yurchenko & Golubkov, 2003; Motiejūnaitė & Jucevičienė, 2005), тому і різноманіття видів, яке він здатен уражати є досить невисоким (5–7 видів).

У межах дослідженої вибірки, найбільшою за чисельністю групою ліхенофільних грибів є стенопоти, тобто види, що зростають на 1–3 родах. Вони представлені 154 видами, що становлять 91,6 % від загальної кількості. Серед них 131 вид було виявлено на 1 роді, 13 видів на 2 родах та 10 видів на 3 родах лишайників господарів. Якщо більш формально підійти до питання спеціалізації стенопотів, то деякі види перейдуть до категорії мезотопів, адже вони на інших територіях були виявлені на кількох родах господарів. Зокрема, *Briancoppinsia cytospora* може зростати на більше ніж 5-ти родах господарів (Diederich et al., 2018),

проте матеріал зібраний у межах степової зони України було виявлено виключно на *Parmelia sulcata*. Подібна ситуація і з *Merismatium decolorans*, що був виявлений на апотеціях *Cladonia* sp., проте цей вид може зростати на 4 родах господарів і *Cladonia* для нього не є типовим (Zhurbenko & Pino-Bodas, 2017).

Для більшості видів ліхенофільних грибів степової зони України характерною є вузька субстратна приуроченість. У таких родах досить важливим і реально працюючим (на рівні з морфологічними відмінностями) таксономічним критерієм є господар, на якому зростає вид. До таких родів можна віднести *Arthonia*, *Clypeococcum*, *Lichenochora*, *Lichenostigma*, *Polycoccum*, *Pronectria*, *Stigmidium*. Треба відзначити, що у колі мікологів тривають активні дискусії щодо міжвидових таксономічних ознак у межах цих родів (Khodosovtsev et al., 2012; Fleischhacker et al., 2016; Zhurbenko et al., 2018; Zimmermann & Berger, 2018).

Що стосується інших родів, то в них субстратна приуроченість не є надто надійним показником. Наприклад, у межах роду *Didymocyrtis* види можна розділити на дві групи – субстратоспецифічні (*D. trassii*, *D. pseudeverniae*, *D. xanthomendozae*) та з широким спектром лишайників господарів (*D. consimilis*, *D. cladoniicola*, *D. foliaceiphila*, *D. melanelixiae*) (Ertz et al., 2015; Khodosovtsev et al., 2018).

Подібна ситуація також спостерігається і у межах роду *Lichenosonium*, представники якого можуть уражати до 58 видів лишайників, тому субстратна характеристика як таксономічна ознака не викликає довіри (Hawksworth, 1977). Проте, є два види роду, що мають чіткі відмінності морфологічної будови і при цьому зростають на окремих родах господарів. Зокрема, *Lichenosonium aeruginosum* та *Lichenosonium lichenicola* проявляють специфічність при виборі господаря та зростають на видах роду *Cladonia* та *Physcia* відповідно.

Отже, аналіз субстратних уподобань ліхенофільних грибів степової зони України дозволив встановити, що 131 вид гриба трапляється на 1 роді лишайника-господаря. Подібний розподіл, коли більш ніж 75 % видів є субстратоспецифічними, підтверджує гіпотезу про досить високий рівень спеціалізації ліхенофільних грибів у цілому. Дослідження субстратних уподобань

ліхенофільних грибів – це досить складне завдання, адже воно потребує дослідження значної кількості зразків з різних регіонів, а також використання молекулярно-генетичних методів для розділення морфологічно подібних видів.

5.2 Особливості лишайників, на яких виявлено ліхенофільні гриби степової зони України

Ліхенофільні гриби не здатні уражати абсолютно всі види лишайників, тому показники різноманіття ліхенофільної мікобіоти та загальної ліхенобіоти співвідносяться по-різному. По-перше, коректність інтерпретації даних залежить від ступеня вивчення обох показників біорізноманіття. По-друге, не менш важливу роль відіграє еволюційний «вік» окремих родів лишайників (чим вони старші в еволюційному плані, тим більше грибів на них можуть зростати). Також, у літературі можна зустріти твердження (Журбенко, 2013), що спектр лишайників, на яких ростуть ліхенофільні гриби, відповідає провідним у ліхенобіоті родам.

Під час аналізу особливостей спектру лишайників, на яких ростуть ліхенофільні гриби, постає важливе питання порівняння видового складу цих грибів кількох регіонів та даних різних дослідників, адже таксономія на рівні родів невпинно змінюється. Таким чином, для можливості порівняння ліхенофільної мікобіоти степової зони з іншими ліхенофільними мікобіотами Голарктики, ми розглядаємо деякі роди у широкому розумінні, формально не беручи до уваги таксономічні зміни останніх років. Це стосується таких родів як *Aspicilia* (включаючи *Circinaria*) (Nordin et al., 2010), *Caloplaca* (включаючи усі молекулярні класи, які розглядаються як роди (Arup et al., 2013; Kondratyuk et al., 2016, 2017, 2018, 2019a) та *Lecanora* (включаючи *Glaucomaria*, *Polyozosia*) (Zhao et al., 2016; Kondratyuk et al., 2019b).

168 видів ліхенофільних грибів (включаючи ліхенофільні лишайники та факультативно ліхенофільні гриби) степової зони України зростають на 528 видах лишайників господарів, що відносяться до 49 родів.

Порівняння спектрів лишайників-господарів різних мікобіот можливо за умови виділення провідних родів. Дослідження родів лишайників за показником ліхенофільного різноманіття дозволило виявити 16 провідних родів, на яких зростає найбільша кількість ліхенофільних грибів.

Найчисельнішими за кількістю ліхенофільних грибів виявились роди *Xanthoria* (18 видів), *Lecanora* (17), *Caloplaca* (15), *Cladonia* (12) та *Aspicilia* (11) (Табл. 5.1). Подібний розподіл провідних родів у загальних рисах відповідає світовому. Зокрема, роди *Lecanora*, *Caloplaca*, *Cladonia* та *Aspicilia* входять до 10 провідних родів у світовій ліхенофільній мікобіоті (Diederich et al., 2018). Слід зазначити, що представлені роди представлені на території всього Голарктичного флористичного царства і у світовому масштабі є досить численними (від 50 до 500 видів) (Lücking et al., 2016).

Найбільша кількість видів дослідженої мікобіоти була представлена на видах роду *Xanthoria* (18 видів із 43 відомих (Tsurykau & Etayo, 2017)), у той час як у світовому масштабі, рід за цим показником не займає провідних позицій. Подібний розподіл можна пояснити тим, що *Xanthoria* – поширений рід помірних широт, що приурочений як до природних, так і до урбанізованих біотопів. Оскільки більш повно вивчені ліхенофільні мікобіоти полярних (включаючи альпійські) (Santesson, 1993; Журбенко, 2011; Zhurbenko & Kobzeva, 2016) та тропічних регіонів (оптимум для родів *Cladonia*, *Peltigera* та *Pseudocyphellaria*) (Hafellner & Mayrhofer, 2007; Etayo & Sancho, 2008; Etayo, 2017), тому загальні світові тенденції тяжіють до ліхенобіоти цих біомів.

Також, на представниках родів *Peltigera* та *Pseudocyphellaria* відмічено найбільша кількість ліхенофільних грибів у світовій ліхенофільній мікобіоті. *Pseudocyphellaria* – це рід листуватих ціанолишайників, представники якого поширені головним чином у Південній півкулі. Що стосується роду *Peltigera*, то цей рід та порядок *Peltigerales* визначається значним різноманіттям ліхенофільної мікобіоти (Hawksworth & Miadlikowska, 1997). Однак, на території степової зони України рід *Peltigera* представлений трьома видами, на яких не було виявлено жодного ліхенофільного гриба.

Розподіл родів лишайників за кількістю ліхенофільних грибів, що відмічені на них

Світова мікобіота (Diederich et al., 2018)	К-ть видів	Мікобіота степової зони (власні дані)	К-ть видів
<i>Lecanora</i>	143	<i>Xanthoria</i>	18
<i>Cladonia</i>	138	<i>Lecanora</i>	17
<i>Peltigera</i>	112	<i>Caloplaca</i>	15
<i>Pseudocyphellaria</i>	101	<i>Cladonia</i>	12
<i>Caloplaca</i>	95	<i>Aspicilia</i>	11
<i>Pertusaria</i>	87	<i>Candelariella</i>	9
<i>Aspicilia</i>	85	<i>Physcia</i>	9
<i>Parmelia</i>	84	<i>Acarospora</i>	8
<i>Physcia</i>	64	<i>Cetraria</i>	8
<i>Lobaria</i>	56	<i>Xanthoparmelia</i>	7
<i>Verrucaria</i>	44	<i>Verrucaria</i>	7
<i>Acarospora</i>	44	<i>Protoparmeliopsis</i>	6
<i>Xanthoria</i>	43	<i>Physconia</i>	5
<i>Rhizocarpon</i>	38	<i>Lecania</i>	5
<i>Ramalina</i>	38	<i>Parmelia</i>	4
<i>Buellia</i>	38	<i>Ramalina</i>	4
<i>Ochrolechia</i>	37		
<i>Hypogymnia</i>	31		
<i>Physconia</i>	30		
<i>Stereocaulon</i>	29		
<i>Hypotrachyna</i>	28		
<i>Collema</i>	27		
<i>Phaeophyscia</i>	26		
<i>Xanthoparmelia</i>	25		

Порівняння провідних за кількістю видів родів лишайників-господарів та провідних за кількістю асоційованих ліхенофільних грибів дозволило встановити, що в трійку лідерів обох списків входять роди *Caloplaca* та *Lecanora*. Слід зазначити, що ці роди разом з *Verrucaria* є характерними для степової зони (Ходосовцев, 1999) і мають значне видове багатство (Рис. 5.2).

Підтверджується теза, що домінантні роди лишайників-господарів репрезентують високе різноманіття ліхенофільних грибів, цим самим визначаючи взаємозв'язок регіональної ліхено- та мікобіоти. Низькі показники ліхенофільного різноманіття, що представлене на видах роду *Verrucaria* гіпотетично можна пояснити недостатньо репрезентативною вибіркою.

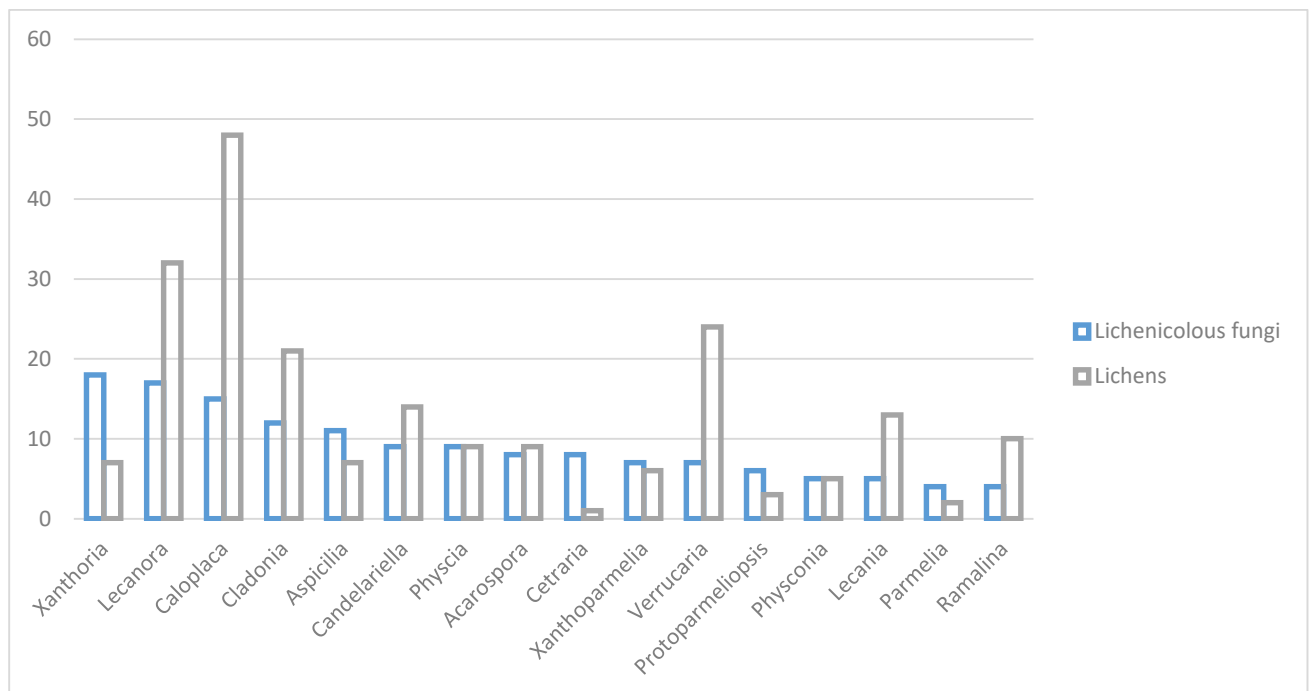


Рис. 5.2 Співвідношення родів лишайників за видовим багатством та кількістю ліхенофільних грибів на них у степовій зоні України.

Оцінка стану вивченості ліхенофільних грибів як групи, що приурочена до конкретних субстратів (лишайників), які неоднорідно поширені на території Голарктики являє собою важливе підґрунтя для подальшого порівняння ліхенофільних мікобіот території. Для подібної оцінки було запропоновано показник під назвою «індекс ліхенофільності» (Журбенко, 2007), що визначається

як відношення кількості ліхенофільних грибів до кількості лишайників на конкретній території. Індекс дозволяє порівнювати різні за видовим складом регіональні ліхенобіоти. Формально його основою є гіпотеза, що різні регіональні мікобіоти характеризуються різним співвідношенням лишайників та грибів, що зростають на них. На сьогодні індекс не має широкого використання та перевірки на рівні регіональних біот різних природних зон та територій, адже ліхенобіота багатьох територій та біомів вивчена на досить низькому рівні або лише за окремими несистематизованими знахідками.

У цілому, індекс ліхенофільності степової зони України становить 0,32 (168 видів ліхенофільних грибів до 528 видів лишайників), тобто на три види лишайників-господарів припадає один вид гриба, що зростає на них. Подібний показник можна вважати високим, адже для одних з найкраще вивчених територій Європи, таких як Скандинавія, Британські острови, Бельгія та Люксембург тощо, цей індекс знаходиться у межах 0,19–0,22 (Журбенко, 2011). Для світової ліхенофільної мікобіоти цей індекс становить 0,12 (2319 видів грибів на 19400 видів лишайників).

Теоретично, індекс ліхенофільності для різних еколого-субстратних груп лишайників має різнитись і чим більшим є різноманіття певних груп, тим більше ліхенофільних грибів має там бути виявлено. Зокрема, для перевірки подібного припущення було проаналізовано чисельність виявлених ліхенофільних грибів на лишайниках таких еколого-субстратних груп: епіфіти – види, що зростають на корі різних порід дерев (включаючи епіксільні види); епіліти (на карботаних субстратах) – види, що зростають на вапняках, мергелях, крейді, гіпсі тощо; епіліти (на силікатних субстратах) – види, що зростають на гранітах, пісковиках, сланцях, кварцитах тощо; епігейні – види, що зростають на ґрунті, піску, лесових відслоненнях (Табл. 5.2).

Високі показники різноманіття епіфітних лишайників (174 види) пояснюються широким спектром насаджених та природних листяних і хвойних дерев, а також різноманіттям умов зростання (заплавні ліси, гайки, байрачні ліси, лісосмуги, старі лісопарки та парки тощо). Саме тому індекс відношення

ліхенофільних грибів до епіфітних лишайників становить 0,32, що відповідає загальному показнику по степовій зоні. Подібну ситуацію спостерігаємо і з кальцифільними лишайниками (164 види), різноманіття яких природно вище ніж на силікатних субстратах, а індекс ліхенофільності яких також складає 0,32.

Епігейна еколого-субстратна група представлена 92 видами на було виявлено 37 видів лишайників (індекс становить 0,4). Подібна ситуація з ліхенофільним різноманіттям епігейних видів неодноразово дискутувалась у мікологічній літературі та пояснюється тим, що саме ці види лишайників знаходяться в нестабільних едафічних умовах та під більшим впливом агресивної ґрунтової мікобіоти (Hawksworth, 2003).

Інша ситуація з лишайниками, що зростають на силікатах, де на 98 видів припадає 44 види ліхенофільних грибів, при цьому індекс сягає позначки 0,45. Такі високі показники складно інтерпретувати при фактичній відсутності цілеспрямованих досліджень саме цих видів, проте гірські породи з кислою реакцією рН є доволі несприятливим субстратом для росту, адже вони мають низький запас поживних елементів та знаходяться під впливом різких змін абіотичних факторів (Zakharova et al., 2013; Muggia et al., 2016). Зокрема, лишайники, що зростають на подібних субстратах, знаходяться в екстремальних абіотичних умовах (різкі зміни вологості та температури за короткий час) і тому, гіпотетично, мають менше захисних механізмів від сторонньої мікобіоти.

Ці показники свідчать, що ліхенофільна мікобіота степової зони України є вивченою на достатньому рівні у порівнянні з іншими регіональними ліхенофільними мікобіотами. Прослідковується взаємозв'язок між низькою чисельністю видів лишайників господарів та досить високими показниками різноманіття ліхенофільних грибів. Скоріше за все, цей взаємозв'язок не вказує на строгу математичну залежність між цими двома показниками, а лише підкреслює особливості ліхенофільної мікобіоти степової зони та аридних регіонів в цілому і тому не може якісно впливати на оцінку показників ліхенофільних мікобіот інших територій.

Показники індексу ліхенофільності еколого-субстратних груп лишайників

Еколого-субстратна група	Кількість видів лишайників	Кількість видів ліхенофільних грибів	Індекс ліхенофільності
Епіфіти	174	56	0,32
Епіліти (на карбонатах)	164	53	0,32
Епіліти (на силікатах)	98	44	0,45
Епігеї	92	37	0,40

У цілому, як і зазначалось автором індексу, його показник має відображати відмінності різних територій (за кліматичним, фізикогеографічним районуваннями тощо). Проте на сьогодні, ми не можемо об'єктивно оцінити отримані при порівнянні ліхенофільних мікобіот результати, адже відсутня репрезентативна вибірка ліхенофільних мікобіот досліджених територій. Наявні лише відомості про ліхенофільні мікобіоти полярних та помірних ліхенофільних мікобіот, проте повністю відсутні узагальнені відомості щодо ліхенофільних мікобіот аридних територій.

Аналіз особливостей спектру лишайників, на яких ростуть ліхенофільні гриби, дозволив встановити, що найбільша кількість видів була виявлена на представниках роду *Xanthoria*. Це може бути пояснено широким поширенням представників роду на території дослідження. Також, значна кількість видів виявлена на *Caloplaca* та *Lecanora*, які, разом з *Verrucaria*, є найбільші за чисельністю в степовій зоні України. Відповідно до результатів аналізу матеріалів зі степової зони України, підтверджується теза, що домінанті роди лишайників-господарів репрезентують високе різноманіття ліхенофільних грибів, цим самим визначаючи взаємозв'язок регіональної ліхено- та мікобіоти.

5.3 Трофічні особливості ліхенофільних грибів степової зони України

У цій роботі ми використовуємо модифіковану класифікацію відносин ліхенофільних грибів з лишайниками, спираючись на попередні дослідження та враховуючи характер взаємовідносин ліхенофільних грибів з різними компонентами лишайника як симбіотичної системи та характером взаємодії. Зокрема, відповідно до цієї класифікації ми виділяємо 5 типів відносин (Табл. 5.3), хоча чітке розмежування окремих груп є складним завданням. Це спричинено тим, що окремі гриби під час життєвого циклу можуть проявляти різні трофічні стратегії за умови самотійного чи комплексного (паралельно з іншими патогенами) ураження слані. Оскільки симбіотична система складається мінімум з двох компонентів, то доцільною є характеристика ліхенофільних грибів відносно впливу на той чи той компонент. Зокрема, чітко прослідковується група мікопаразитів, які посиляючись на лишайнику уражають його мікобіонт. Такі гриби проявляють біотрофні та некротрофні типи взаємодій. Друга група – це фікопаразити, тобто гриби, що вражають фікобіонт у складі лишайника. На нашу думку, до цього типу слід віднести коменсалів як групу грибів, що утворюють стійкі відносини з клітинами водоростей на базі вже існуючого симбіозу. Також до цієї групи слід віднести ліхенофільні лишайники, адже основна конкуренція спрямована на захоплення фікобіонту.

Мікопаразити, що уражають мікобіонт господаря і, лише у деяких випадках, можуть також уражати і фікобіонт, відповідають лінії ліхенофільних грибів, які походять від сапрофітних та ендofітних грибів, які змінили життєву стратегію від факультативно ліхенофільних грибів (які можуть розвиватись на різних типах субстрату, у тому числі і на лишайниках) до облігатних ліхенофільних грибів, що знаходяться у тісній залежності з мікобінтом лишайників. Однією з причин подібного переходу могла виявитись різка зміна екологічних умов, що призвела зміни субстратних уподобань та переходу до мутуалістичних відносин (Horn & Murray, 2014).

Класифікація типів відносин ліхенофільних грибів та лишайників

Тип відносин	Характеристика
Біотрофи	Ліхенофільні гриби, що уражають мікобіонт лишайника господаря не викликаючи його деградацію. Характеризуються не значним поширенням та специфічністю при виборі господаря.
Некротрофи	Гриби, що уражають мікобіонт та/або фікобіонт викликаючи його деградацію. Ці гриби широко поширені і мають великий спектр господарів.
Коменсали	Ліхенофільні гриби, що розвиваються на лишайниках при цьому утворюючи стабільні відносини на базі існуючого симбіозу та не викликаючи проявів інфекції (знебарвлення, пригнічення процесів морфогенезу тощо).
Ліхенофільні лишайники	Лишайники, які весь життєвий цикл або його частину розвиваються на інших лишайниках.
Сапротрофи	Група грибів, що є ґрунтовими та фітопатогенними грибами, проте також можуть уражати лишайники, як і будь який інший органічний субстрат.

Фікопаразити, гіпотетично, є представниками іншої еволюційної лінії ліхенофільних грибів. Зокрема, вважається, що більша частина ліхенофільних грибів походить від ліхенізованих грибів, що утворювали симбіотичні відносини з водоростями, проте під дією едафічних умов перейшли від життєвої стратегії грибів, що утворюють лишайники до стратегії ліхенофільних грибів, тому й були освоєні нові екологічні ніші (Diederich et al., 2012; Frisch et al., 2014). Саме тому obligatні фікопаразити отримують поживні речовини від клітин водоростей, при цьому вони не порушують їх життєдіяльності. Подібні гіпотези знаходять своє підтвердження у роботі, що присвячена реконструкції еволюційної історії родини

Parmeliaceae (Divakar et al., 2015). Відповідно до результатів мультигенного філогенетичного аналізу представників родини та кількох ліхенофільних грибів, що зростають на них, автори встановили, що ліхенофільність як життєва стратегія грибів тричі незалежно виникала у процесі еволюційного розвитку родини. Також автори зазначають, що виникнення нової життєвої стратегії та перехід частини видів родини до неї відповідає різкій зміні кліматичних умов (зниження температури та зростання антарктичних льодовиків) на межі Олігоцен-Міоцен (близько 24 млн років тому) (Divakar et al., 2015).

Сапротрофи також є окремою гетерогенною групою, до складу якої відносять гриби-сапрофіти, наземні гриби та інші гриби, що розвиваються на мертвій органіці.

Найбільшою за чисельністю еколого-трофічною групою у межах ліхенофільної мікобіоти степової зони України є фікопаразити (Рис. 5.3), що складають 105 видів або 62,5 % від загальної кількості видів. 92 види охарактеризовано як коменсали, що зростають на лишайниках господарях та утворюють стійкі відносини з фікобіонтном, проте під час життєдіяльності не викликають візуальних проявів інфекції. У більшості випадків коменсали проявляють вузьку субстратну специфічність і зростають на одному роді або навіть виді господаря. Для деяких родів ліхенофільних грибів коменсальні відносини – це атрибутивна характеристика всіх його представників. Це такі роди як *Abrothallus*, *Cercidospora*, *Didymellopsis*, *Endococcus*, *Epicladonia*, *Lichenochora*, *Lichenostigma*, *Pronectria*, *Stigmatidium* та *Zwackhiomyces*. У межах інших родів, представники можуть мати різні стратегії відносин з господарем.

Зокрема, цікавим є розподіл життєвих стратегій представників роду *Arthonia*, до якого відносять як ліхенофільні види, так і гриби, що утворюють лишайники. Згідно з нашими спостереженнями, *Arthonia apotheciorum* та *A. varians* уражають апотеції представників роду *Lecanora* s.lat. при цьому викликають пригнічення розвитку сумок та спор. Враховуючи цей факт, згідно із запропонованою класифікацією, ці види можна розглядати як біотрофи, адже повної швидкої деградації всієї слані лишайника не спостерігали, що виключає можливість

віднесення цих видів до групи некротрофів. Три інші досліджені види – *Arthonia parietinaria*, *A. molendoi* та *A. punctella* розвиваються на лишайниках та не викликають видимих проявів ураження та деградації слані, тому ці види буде логічним віднести до групи фікопаразитів коменсалів.

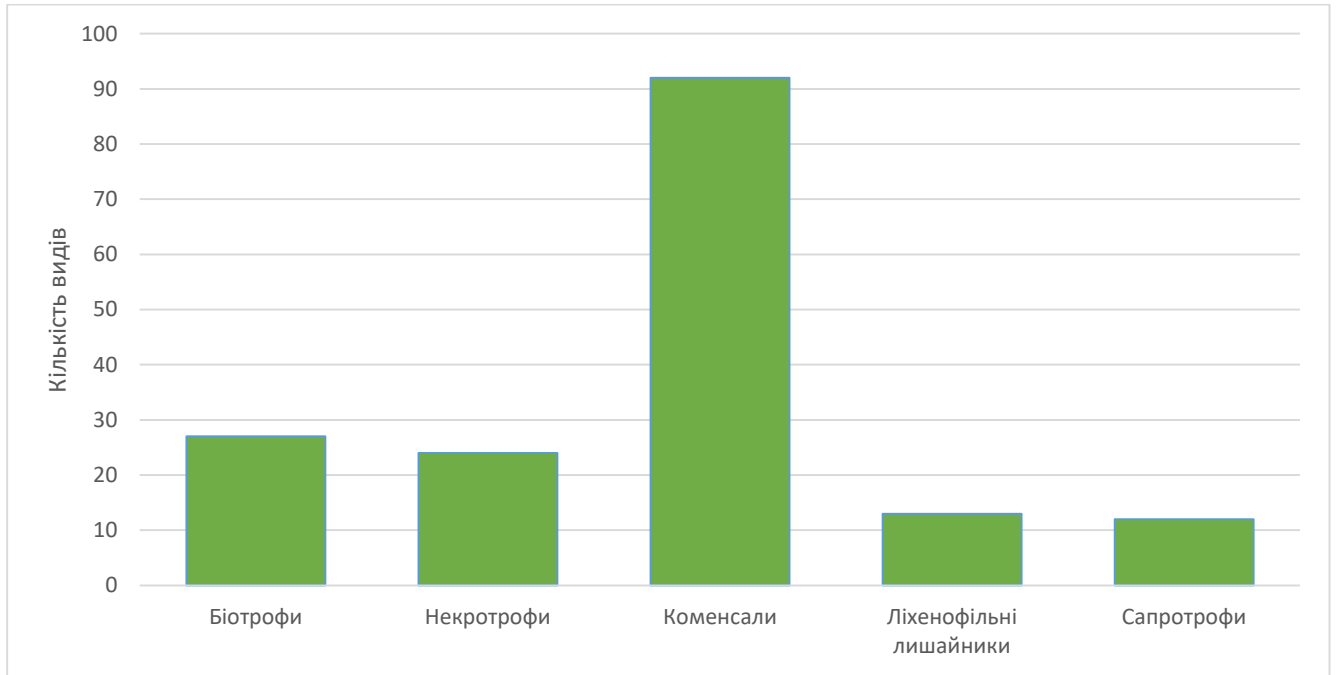


Рис. 5.3 Кількісний розподіл видів ліхенофільних грибів за трофічними групами.

Chaetopyrena penicillata, що був виявлений на слані та апотеціях *Xanthoria parietina* є видом з широкою екологічною амплітудою, що був виявлений як сапрофіт на *Elaeagnus angustifolia* (Wang et al., 2016), а також як ендофіт на *Ephedra intermedia* (Arzanlou & Khodaei, 2012). Дослідження особливостей зростання виду на лишайниках дозволило охарактеризувати його як коменсал.

Для деяких видів інколи складно визначити тип відносин, адже кількість опрацьованих зразків незначна. Зокрема, у випадку нових, нещодавно описаних видів, поширення зазвичай не встановлено і тому висновки про тип відносин з господарем ідентифікують на основі одного-двох зразків. Наприклад, *Epithamnia rangiferinae*, *Pleospora xanthoriae* та *Trichoconis hafellneri* ми розглядаємо як фікопаразити коменсали відповідно до типових описів. Проте, можливо з часом, з

накопиченням фактичних даних, положення цих видів у класифікації може бути змінено.

Яскравим прикладом таких змін у розумінні взаємовідносин між новоописаним ліхенофільним грибом та господарем можна вважати *Katherinomyces cetrariae*. Вид було описано у 2016 році на основі кількох зразків, що зростали на слані *Cetraria aculeata* (Khodosovtsev et al., 2016). У типовому описі зазначено, що вид можна охарактеризувати як коменсал, адже візуальних пошкоджень слані чи її знебарвлення не спостерігали. Подібні спостереження підтверджують вузьку субстратну приуроченість виду. Проте подальші дослідження дали змогу встановити, що цей вид уражає більший спектр господарів та, скоріше за все, є мікопаразитом некротрофом. Подібні узагальнення зроблено відповідно до результатів дослідження зразків, що зростають на *Lecidea fuscoatra* та викликають знебарвлення слані, а також часткову деградацію корового шару (Рис. 5.4).

Рід *Lichenosonium* представляє собою монофілетичну групу Dothideomycetes разом з деякими сапротрофними та ендofітними анаморфними фітопатогенними грибами (Lawrey et al., 2011). Більшість видів роду проявляють себе як мікопаразити біотрофи – викликають незначні візуальні прояви ураження, проте деградації слані не відбувається. Серед досліджених видів – це *Lichenosonium aeruginosum*, *L. lichenicola*, *L. ruxidatae*, *L. usneae* та *L. xanthoriae*. Ще два види, що є одними з найбільш патогенних представників роду і викликають деградацію слані – *Lichenosonium erodens* та *L. lecanorae* – ми відносимо до групи некротрофів.

Слід зазначити, що *Lichenosonium erodens* у більшості класифікаційних схем відносять до групи сапрофітів через його сильну патогенність (Hawksworth, 2003; Lawrey & Diederich, 2003). Анатоомо-морфологічні дослідження зразків лишайників, що були уражені цим ліхенофільним грибом дали змогу встановити, що клітини фікобіонту довгий час залишаються не ураженими та життєздатними. Лише за повної деградації мікобіонту гіфи гриба вражають і клітини водоростей.

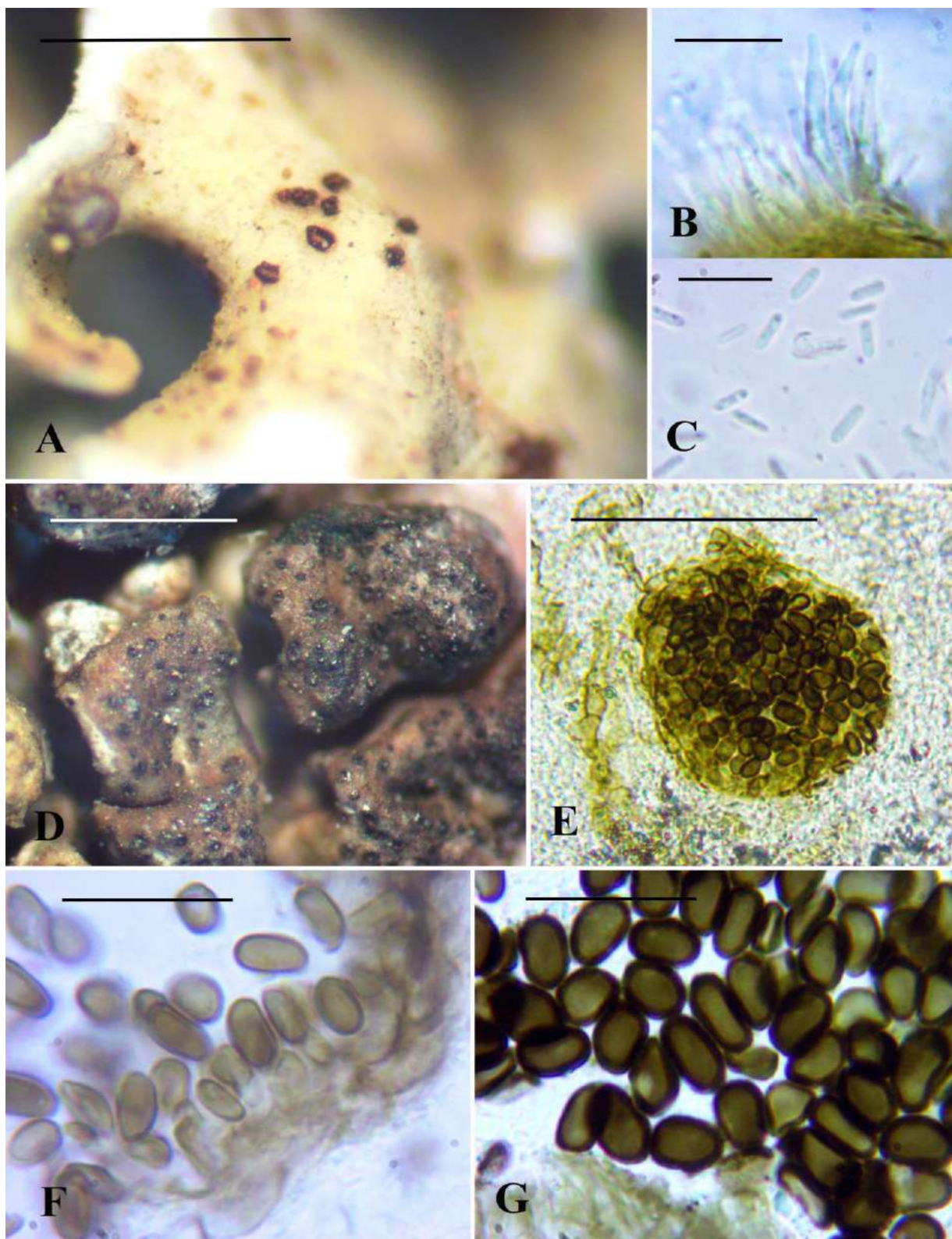


Рис. 5.4 *Epithamnolia rangiferinae*: А – конідіоми на слані господаря; В – конідіогенні клітини; С – конідії. *Katherinomyces cetrariae*: D – конідіоми на слані господаря; E – зріз через конідіому (в К); F – конідіогенні клітини з конідіями; G – конідії (в К). Масштабна лінійка: А, D – 1 мм, E – 100 мкм, F, G – 20 мкм, В, С – 10 мкм.

Представники роду *Weddellomyces* характеризуються доволі великими за розмірами (450–500 мкм) зануреними плодовими тілами, тому їх розвиток викликає механічну деструкцію слані господаря (Navarro-Rosinés & Roux, 1995). Слід зазначити, що при цьому проявів ураження не спостерігається. Згідно класифікацією М. Журбенка (Журбенко, 2013) механічні деструктори розглядаються разом з коменсалами, тому ми також відносимо їх до коменсалів, адже анатомо-морфологічні дослідження не підтверджують прямого впливу ліхенофільного гриба на мікобіонт господаря.

Біотрофи як група ліхенофільних грибів представлена значно меншою кількістю видів (27 видів або 16,1 % від загальної кількості), що спричинено особливостями їх життєвої стратегії та, як наслідок, високим рівнем спеціалізації. *Plowrightia mereschkowskyi*, вид, що зростає на слані *Agrestia hispida* та відомий з кількох локалітетів у степовій зоні Євразії, також можна віднести до групи біотрофів. Строма цього гриба розвивається у межах корового шару господаря і при цьому шар водоростей, що знаходиться нижче, залишається неушкодженим. Розвиток цього ліхенофільного гриба супроводжується утворенням характерних розривів та деформацій кортексу господаря, що скоріше спричинено механічною дією аском, що розвиваються. Проте, як зазначено у протолозі виду (Vouaux, 1912) та підтверджено дослідженням свіжих зразків, за умови масового розвитку гриба відбувається часткова деградація корового шару.

Іншою групою мікопаразитів, межі якої досить складно виділити, є некротрофи – гриби, що уражають мікобіонт та викликають його деградацію. Розвиток таких ліхенофільних грибів супроводжується такими візуальними проявами інфекції як знебарвлення, утворення некротичних плям, механічна деструкція корового шару. Одним з родів для якого проведено цілеспрямовані анатомо-морфологічні дослідження та доведено характер взаємовідносин гриба з господарем є *Clupeosaccit*. Зокрема, у роботі А. де Ріоса та М. Грубе (Ríos & Grube, 2000) показано, що *Clupeosaccit hurosenomycis* розвивається на слані господаря викликаючи деградацію корового шару, і лише в старих зразках, де коровий шар майже повністю знищений, автори спостерігали гіфи та гаусторії

мікопаразита у пошкоджених клітинах водоростей. У цій же роботі, подібні дослідження проведені також для *Pyrenidium actinellum* – піреноміцета з широкою субстратною приуроченістю.

Більшість видів роду *Stigmidium* мають сидячі або напівзанурені плодові тіла і розвиваються без будь-яких проявів ураження, тому ми відносимо їх до групи коменсалів (Roux & Triebel, 1994). Проте, *Stigmidium xanthoparmeliarum* – це один з небагатьох видів роду для якого характерною ознакою є утворення темних некротичних плям без чіткого краю, у центрі яких розвиваються плодові тіла гриба (Hafellner, 1994). Згодом, коровий шар у місцях ураження повністю деградує, тому на слані утворюються перфорації.

Ліхенофільність як одна з екологічних стратегій детермінована конкурентними відносинами за фікобіонт. Оскільки ліхенофільні лишайники є невід'ємною частиною мікобіому в цілому, то досить часто в класифікаційних схемах розглядають разом облігатні та факультативні ліхенофільні лишайники (Rambold & Triebel, 1992). Проте для повноти та правильності зроблених висновків, вибір господаря має бути чітким, а ліхенофільність повинна проявлятися протягом всього життєвого циклу. У цьому випадку, ми у межах поняття ліхенофільна мікобіота розглядаємо також облігатні ліхенофільні лишайники, що представлені незначною кількістю видів (13 видів або 7,7 % від загальної кількості).

Серед виявлених ліхенофільних лишайників найбільш поширеними виявились *Caloplaca grimmiae* та *Lambiella insularis*, що зростають на слані *Candelariella vitellina* та *Glaucomaria rupicola* відповідно (Дармостук, 2015). Обидва види приурочені до силікатних відслонень, тому зустрічаються на всіх територіях, де відслонюється Український кристалічний щит. Слід зазначити, що *Caloplaca grimmiae* також часто уражений ліхенофільним гіфоміцетом *Intralichen baccisporus*. Серед нечисленних ліхенофільних представників роду *Lecania*, на слані *Scythioria phlogina* виявлено вид *Lecania triseptata*, який легко ідентифікувати за трьохсептованими аскоспорами (van den Boom & Khodosovtsev, 2004).

Одним з облігатно ліхенофільних лишайників, що приурочені до зростання на *Caloplaca* s.lat. є рід *Verrucula* (Navarro-Rosinés et al., 2007). На території

дослідження рід представлений одним видом – *Verrucula biatorinaria*, який було виявлено на слані та апотеціях поширеного кальцифільного лишайника *Calogaya saxicola* s.lat. (Ходосовцев та ін., 2018a) Слід зазначити, що внутрішньородова таксономія базується на виборі лишайника-господаря та має досить низьку морфологічну підтримку, саме тому ревізія роду із застосуванням методів аналізу молекулярно-генетичних маркерів є досить перспективним завданням.

Група сапротрофів представлена широко поширеними видами грибів, що уражають різноманітні субстрати, у тому числі і лишайники, а також видами, що інфікують слані лишайників, які вже ослаблені діяльністю більш агресивних мікопатогенів. Відповідно до життєвої стратегії цих видів, вони не проявляють субстратної специфічності. Це не надто численна група у складі ліхенофільної мікобіоти степової зони, яка представлена 12 видами.

Типовим представником цієї групи, який наводять як приклад у більшості класифікаційних схем є *Athelia arachnoidea*. Цей поширений базидієвий гриб здатен уражати широкий спектр лишайників, мохоподібних, водоростей, а також переходити на вільне зростання на старій корі та деревині (Yurchenko & Golubkov, 2003; Motiejūnaitė & Jucevičienė, 2005). У вологий період його колонії досягають до 25 см у діаметрі, при цьому уражені слані лишайників стають блідими, а рідше знебарвленими і на них починають активно розвиватись інші гриби-сапроби.

Також до групи сапробів можна віднести ряд факультативних ліхенофільних гіфоміцетів, що здатні уражати широкий спектр господарів. Це такі види як – *Cladosporium licheniphilum*, *Epicoccum nigrum*, *Intralichen* spp. тощо. Також на нашу думку, до цієї групи доцільно віднести рід *Lichenohendersonia*, адже ці види приурочені до зростання на пошкоджених сланях різних лишайників і неодноразово були відмічені як один з компонентів постпірогенної ліхенофільної мікобіоти як епіфітних, так і епілітних лишайникових угруповань. Щодо останнього, то види роду були відомі лише з кількох локалітетів (Calatayud & Etayo, 2001), і як зазначено у кількох роботах (Wijayawardene et al., 2016) морфологічно подібні до представників роду *Phaeosphaeria*, що включає сапротрофні та епіфітні целоміцети.

Illosporiosis christiansenii – поширений гіфоміцет, що зростає на кількох епіфітних лишайниках, проте його також часто відмічають на аерофітних водоростях, а також на корі (Рис. 5.5).



Рис. 5.5 *Illosporiosis christiansenii* на слані *Physcia adscendens*.

Didymocyrtis cladoniicola – один з найбільш поширених ліхенофільних представників роду (Ertz et al., 2015), що часто зростає у комплексі з іншими ліхенофільними грибами. Як і *Lichenohendersonia*, він є компонентом постпірогенної мікrobiоти, тому його доцільно також розглядати у межах групи сапробів.

Прояв діяльності ліхенофільних грибів може варіювати у широких межах – від незначної зміни кольору до утворення морфологічно нових структур, які називають гали або цезидії. Якщо взяти до уваги ознаку формування новоутворень, то ліхенофільні гриби можна розділити на дві групи: 1) гриби, що не призводять до формування нових структур та 2) галоутворюючі гриби. Слід зазначити, що утворення гал є характерною особливістю для незначної частини видів серед ліхенофільної мікrobiоти степової зони України. З формальної точки зору, за типом відносин з компонентами слані господаря – це мікопаразити, що формують

принципово нові морфо-анатомічні структури у межах яких три компоненти утворюють стійкі відносини. У своїй більшості – це представники відділу Basidiomycota (такі як *Heterocephalacria*, *Tremella* тощо), які є типовими мікопаразитами з розвиненими гаусторіями (Diederich, 1996), проте і для кількох родів сумчастих грибів також характерною ознакою є утворення подібних структур. Зокрема, обсяг роду *Polycoccum* також є гетерогенним за характером відносин між грибом та господарем. Зокрема, серед досліджених таксонів *Polycoccum aksoyi* та *P. marmoratum* ми відносимо до групи коменсалів, адже ці види розвиваються на лусочках слані *Aspicilia* sp. та на ендолітній слані видів роду *Bagliettoa* відповідно, а також не викликають розвитку галоподібних структур та деградації слані. Інші види роду – *Polycoccum pulvinatum* та *P. teresum* утворюють характерні гали на яких відбувається розвиток плодових тіл.

Дослідження морфогенезу цезидій дали змогу встановити, що їх розвиток можна розділити на 4 етапи, заключним для яких є деградація клітин господаря (Grube & de los Rios, 2001). Використання методів скануючої мікроскопії, дозволило встановити, що деякі гали, які утворені ліхенофільними грибами, можуть містити клітини водоростей у які не проникають гіфи патогена, а процеси ініціації та розвитку цезидій регулюються хімічними агентами.

Таким чином, за типом взаємозв'язків ліхенофільні гриби є досить гетерогенною групою, представники якої пристосувались до взаємодії як з фікобіонтом, так і з мікобіонтом лишайників. У результаті аналізу трофічних особливостей ліхенофільних грибів степової зони встановлено, що 105 видів (62,5 % від загальної кількості), що трофічно взаємодіють з фікобіонтом, проте не призводять до зниження показників біохімічних процесів або деградації останнього. Отримані дані відповідають загальним уявленням про трофічні особливості ліхенофільних грибів у цілому. Особливості взаємозв'язків у системі паразит-господар потребують подальших ґрунтовних досліджень більшої кількості зразків, вивчення біохімічної активності ліхенофільних грибів тощо.

5.4 Консорції ліхенофільних грибів

Історично склалось, що лишайники розглядають як двокомпонентні симбіотичні системи, що складаються з одного гриба та автотрофного компонента, що представлений водоростями або ціанобактеріями (de Vary, 1879). Довгий час, науковці досить активно дискутували щодо природи цих взаємодій, з позиції симбіозу чи паразитизму стосовно автотрофного компонента (Richardson, 1999). Інші гриби, що також постійно виявляли на лишайниках за допомогою мікроскопії, методів культивування та метабаркодингу (ліхенофільні гриби, ендofіти, сапроби тощо) відносили до категорії сторонньої мікобіоти, що уражає таку стійку систему як «лишайник». Тобто, іншими словами, принцип «лишайник – один гриб» довгий час був основним, щоби́льше, його вважали парадигмою у ліхенології протягом останніх 150 років. Проте, у 2016 році у світ виходить робота, що була проведена на чолі з Т. Спрібілом (Spribille et al., 2016), у якій автори дискутують, що для багатьох лишайників специфічним є другий гетеротрофний компонент, представлений базидієвими дріжджями, які локалізовані у межах корового шару лишайників. Вони впливають на синтез специфічних вторинних метаболітів, тобто лишайникових кислот. Ці дослідження стали поштовхом для вивчення особливостей підтримки стабільних симбіотичних відносин між компонентами слані лишайника, розвитку кількох організмів як цілісної системи та інших «прихованих» грибів, що формують цю складну систему. Зокрема, нещодавно було показано, що представники поширеного роду *Tremella* уражають багато кущистих лишайників, проте у більшості випадків залишаються у стані одноклітинних дріжджів та не утворюють характерних галоподібних структур (Tuovinen et al., 2019). Також встановлено, що ці клітини знаходяться у тісному контакті з клітинами водоростей, при тому що гриби роду *Tremella* вважались облігатними мікопаразитами (Diederich, 1996). Отже, зараз відбувається активний перехід від застарілої концепції «лишайник – один гриб» до більш сучасних поглядів щодо функціонування симбіотичної лишайникової системи.

У будь-якому випадку, лишайник – це стабільна система, що здатна до саморегуляції та самопідтримки. Вона складається з кількох гетеротрофних та

автотрофних компонентів. У літературі вже кілька десятків років вчені дискутують питання щодо лишайника як самодостатньої мініатюрної екосистеми (Farrar, 1976; Seaward, 1988).

У 60-х роках минулого сторіччя у фітоценологічній спільноті активно розробляли концепцію такого загальнобіологічного явища як консорція (Работнов, 1983), яка є елементарною структурною одиницею біоценозів. Це явище характеризує взаємозв'язок між автотрофними та гетеротрофними компонентами на рівні трофічних, топічних та фабричних взаємодій. Консорції, у більшості своїй, об'єднанні навколо автотрофного компонента, що становить так зване ядро консорції та є її детермінантом. Інша сукупність гетеротрофних організмів, що знаходиться у певній взаємодії з організмом-детермінантом становлять концентри різного рівня. Зокрема, організми, що безпосередньо пов'язані з ядром консорції і залежать від нього у найбільшій мірі, називають концентром першого рівня. Види, що безпосередньо не взаємодіють з автотрофним детермінантами, а отримують поживні речовини від концентра першого рівня становлять концентр другого рівня і так далі. Слід зазначити, що концентри вищих рівнів опосередковано впливають на ядро консорції.

З точки зору організації структурно-функціональних одиниць біоценозу та базуючись на сучасних дослідженнях лишайників як багатоконпонентних симбіотичних систем, останні є типовими консорціями. Зокрема, у лишайників як консорцій детермінуючим ядром, що визначає функціонування всієї системи, виступає фікобіонт навколо якого об'єднані гетеротрофні компоненти. Гриби, що утворюють лишайники, так само як і ліхенофільні чи ендоліхенофітні представники, формують кілька рівнів концентрів, у межах яких також розвиваються і бактерії.

Ліхенофільні гриби можуть уражати слані лишайників господарів поодинокі (одна слань – один гриб) або комплексно, коли одну слань колонізують кілька видів грибів. Подібні консорції ліхенофільних грибів досить численні у природі, проте результати планомірних досліджень дають підстави вважати, що окремі види грибів здатні перешкоджати ураженню слані іншими патогенами шляхом

біохімічних взаємодій. Дослідження доводять, що досить часто лишайники спочатку уражають агресивні патогени, які призводять до деградації вторинних метаболітів, які є одними із основних механізмів їх захисту від впливу сторонньої мікобіоти (Lawrey, 1995).

Досить поширеними на території степової зони України є консорції ліхенофільних грибів, одним з компонентів яких є *Arthonia apotheciorum*. Це поширений вид, що розвивається на апотеціях численних епілітних видів роду *Lecanora*. Одночасно з ним на уражених господарях було виявлено *Stigmidium squamariae* s.l. та *Zwackhiomyces coepulonus*. З точки зору фітоценології та вчення про консорції, подібні групи видів формують концентр другого порядку, адже розвиваючись на гіменії апотеціїв господаря, вони не взаємодіють з автотрофним детермінантом безпосередньо. Проте, цей набір видів також може бути складовою частиною концентру першого порядку, як і власний мікобіонт господаря. Це спричинено тим, що ці види за типом трофічних відносин розглядають як коменсали, що взаємодіють з водорослевими клітинами, тому вони можуть бути факультативними компонентами консортивної системи.

Оскільки ліхенофільні гриби є досить гетерогенною групою відповідно до трофічних взаємозв'язків, то окремі гриби на одній слані можуть бути компонентами консортів різних рівнів. Зокрема, під час дослідження також було ідентифіковано консорції, які складають з двох і більше ліхенофільних грибів різної трофічної природи. Наприклад, популяція поширеного епілітного лишайника *Xanthoparmelia conspersa* досить стабільно уражена кількома видами ліхенофільних грибів різних груп. *Lichenostigma cosmopolites* – це ліхенофільний гриб коменсал, гіфи якого розвивається на слані лишайника і взаємодіють з його фікобіонтом, тобто вони є компонентами консорту першого рівня. Також, у подібних консорціях можна виявити ліхенофільного піреноміцета *Stigmidium xanthoparmeliarum*, що проявляє себе як некротроф та призводить до локального відмирання ділянок слані господаря. Оскільки вид, скоріше за все, взаємодіє з обома компонентами слані лишайників, то він є інтегральним компонентом консортів як першого так і другого рівнів (Рис. 5.6).

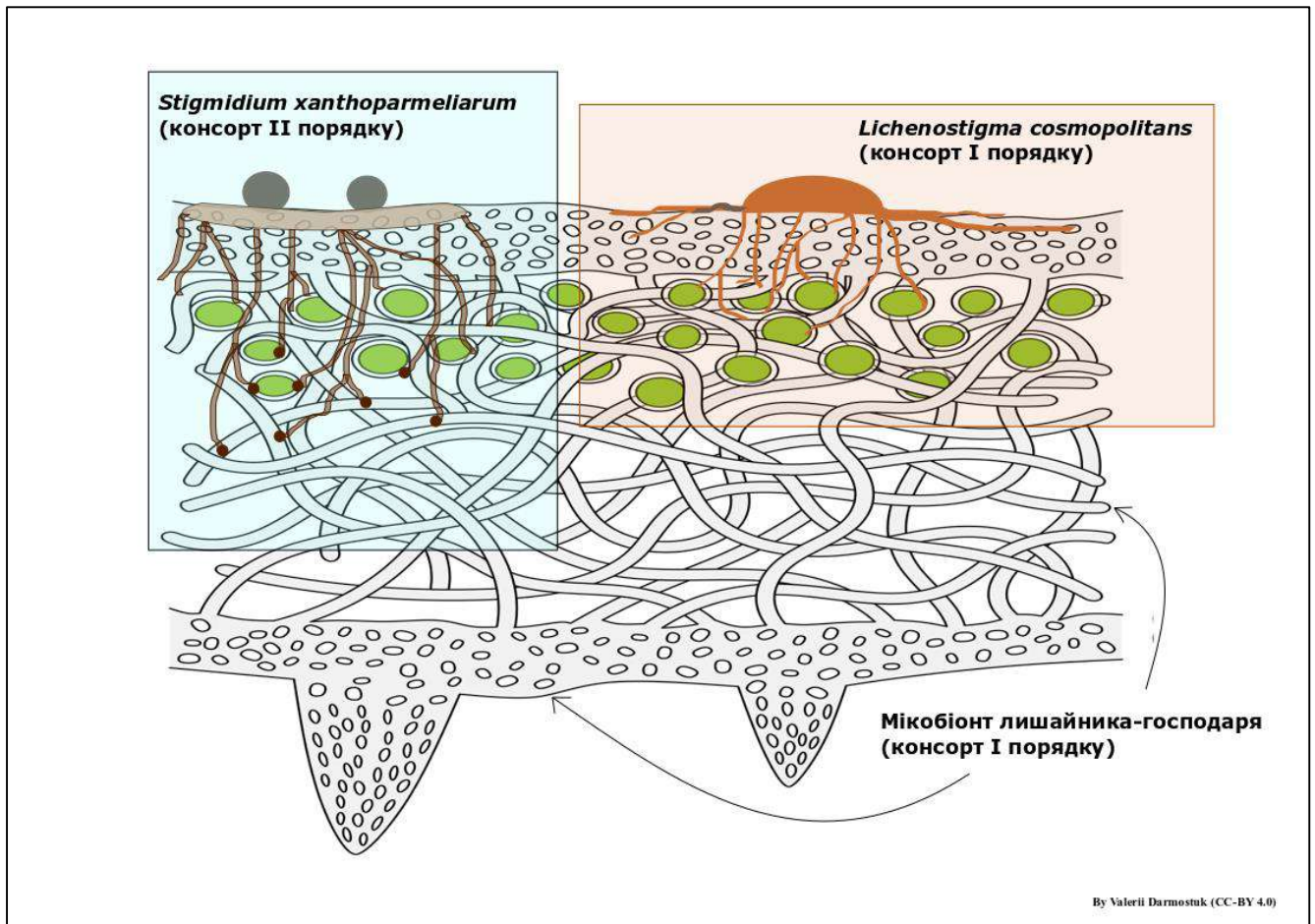


Рис. 5.6 Консортивні зв'язки *Xanthoparmelia conspersa* та його мікrobiому.

Подібна схема відповідає ситуації з *Lichenosonium usneae*, що був відмічений разом з *Abrothallus teloschistis* на слані *Seirophora lacunosa*. Уражені ділянки слані господаря мають візуальні відмінності, а саме темні некротичні плями у межах яких розвиваються конідіями *L. usneae*. Також, на слані були виявлені і апотеції іншого ліхенофільного гриба, при цьому слід зазначити, що плодові тіла локалізовані як і на некротичних плямах, так і на здорових ділянках слані.

У протолозі *Abrothallus teloschistis* (Brackel, 2015) зазначено, що на уражених ділянках слані господаря також були виявлені конідіями *Lichenosonium usneae*. Щодо останнього патогена, то у багатьох роботах та обробках, які у різній мірі торкнулись представників роду *Lichenosonium* зазначено, що кілька видів можуть проявляти себе як гіперпаразити, тобто уражати інших ліхенофільних представників, що вже колонізували слані лишайників господарів. Таким чином, ці види можуть бути консортами третього (наприклад, *L. usneae* на апотеціях іншого

ліхенофільного гриба *Abrothallus usneae* (Hawksworth, 1981)) або навіть консортами четвертого рівня (якщо врахувати, що види роду *Tremella* є мікопаразитами, а *Lichenosonium* розвивається на цезидіях останніх (Diederich, 1996)).

Особливості ураження та розвитку агресивних патогенів, що зростають на багатьох видах лишайників також виключають можливість паралельного ураження господаря кількома грибами одночасно. Досить цікавим є те, що у випадку *Athelia arachnoidea* та *Marchandiomyces coralinus*, тобто видів, які є яскраво вираженими патогенами, ураження іншими ліхенофілами відбувалося пізніше, а не паралельно з цими видами. Можливими причинами такого розподілу в часі можуть бути різні стратегії розвитку видів, що проявляється у тому, що одні види є типовими ефемерами і розвиваються за дуже короткий період часу. При цьому, вони є досить стійкими до вторинних метаболітів лишайників і більше того при ураженні слані вони спричиняють їх деградацію. Подальший розвиток сторонньої мікобіоти відбувається на ослаблених сланях господаря. Отже, у випадку агресивних патогенів відбувається послідовна зміна кількох консорцій, яка починається з ураження ефемерним грибом, який є одночасно елементом і першого консорту, і другого. Потім, після елімінації цього патогена, інші ліхенофільні гриби стають елементами першого, другого або третього рівнів відповідно до їх трофічних особливостей.

Такі агрегації видів з консортами вищих рівнів (третього або четвертого) для території степової зони України досить нечисленні, проте неодноразово було зафіксовано, що плодові тіла кількох ліхенофільних грибів були уражені ліхенофільними гіфоміцетами з роду *Intralichen* із широким субстратними уподобаннями. Наприклад, було виявлено кілька зразків лишайників, що уражені *Zwackhiomyces coerpulonis*, який є консортом першого порядку. Разом з тим, дозрілі плодові тіла останнього були уражені гіфоміцетом *Intralichen christiansenii*, який є консортом другого порядку. З іншого боку, зразки *Xanthocarpia crenulatella*, що були виявлені на гранітних відслоненнях у Запорізькій області, були рясно уражена ліхенофільним дискоміцетом *Arthonia molendoi*. Під час анатомо-морфологічних досліджень, було встановлено, що апотеції *A. molendoi* також уражені гіфоміцетом

Intralichen bacisporus, який викликає пригнічення розвитку генеративних структур господаря. Слід зазначити, що цей гіфоміцет був також виявлений і на апотеціях *Xanthocarpia*. Таким чином, види з широким субстратним спектром, які можна віднести до категорії сапроби, є досить динамічними з огляду на їх місце в консорції та можуть бути компонентами консортів кількох рівнів одночасно (Рис. 5.7).

Ліхенофільні лишайники розглядають як окрему групу організмів, що приурочена до зростання на лишайниках під час всього життєвого циклу чи його окремого етапу. Дослідження цих елементів ліхенофільної мікобіоти активно проводили у другій половині ХХ сторіччя, що відображено у багатьох статтях та окремих монографічних зведеннях (Poelt & Doppelbauer, 1956; Poelt, 1958; Rambold & Triebel, 1992).

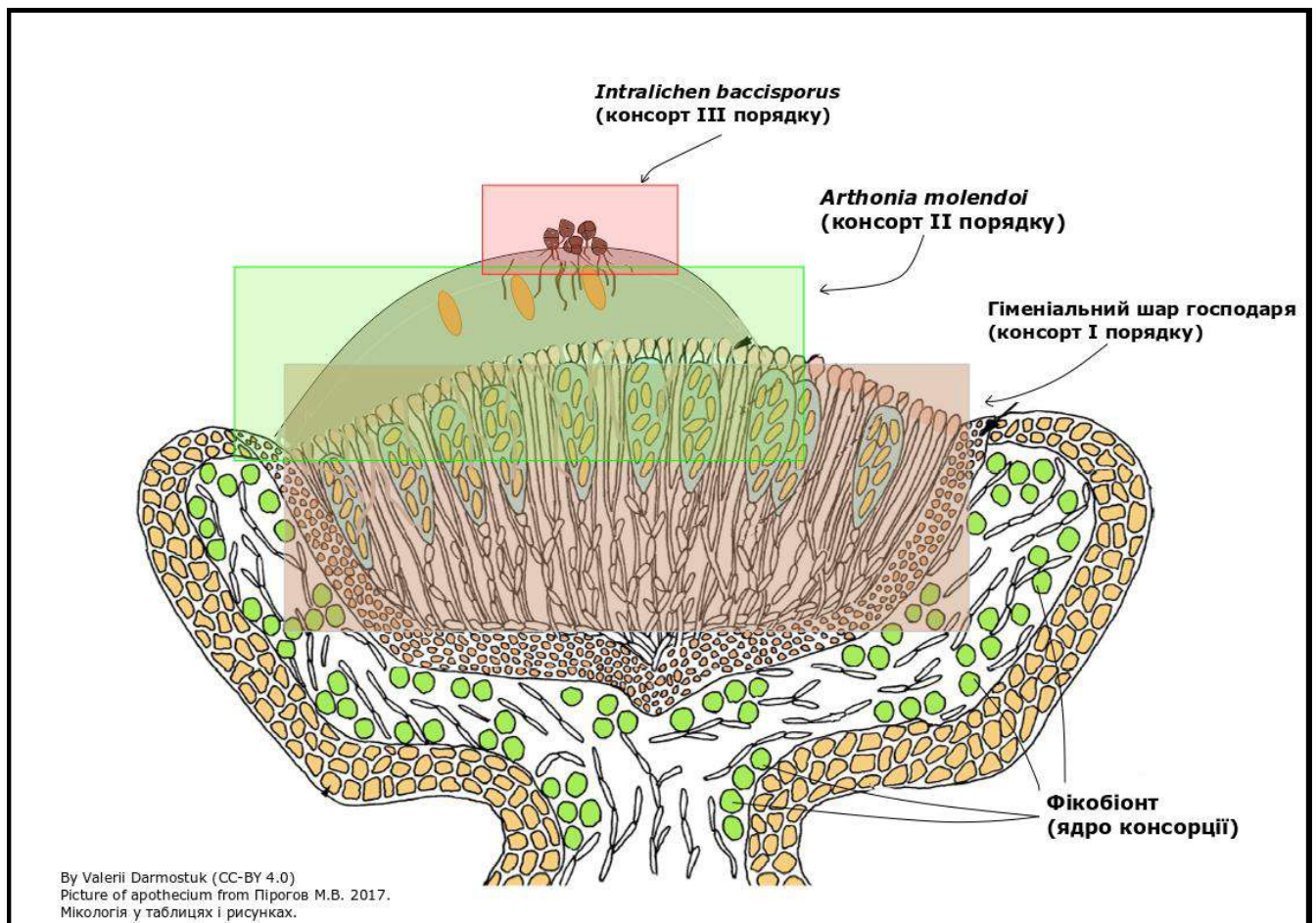


Рис. 5.7 Консортивні зв'язки *Xanthocarpia crenulatella* та його мікобіому.

Зокрема, під час досліджень ліхенофільних лишайників автори встановили, що подібні консорції можуть містити як три компоненти (один автотрофний та два гетеротрофних безпосередньо пов'язаних з ним), так і чотири компоненти (серед яких два автотрофних, що не пов'язані між собою, адже є фікобіотними лишайника та ліхенофільного лишайника відповідно (Rambold & Triebel, 1992)). Тобто, ліхенофільні лишайники у більшості своїй утворюють складні консортивні системи, які мають кілька видів детермінантів, а зв'язки між окремими компонентами цих систем на різних рівнях залишаються недостатньо вивченими, що підвищує науковий інтерес до встановлення особливостей функціонування ліхенофільних лишайників та їх господарів.

Отже, лишайники можна розглядати як типові консортивні системи, у яких детермінуючим ядром є клітини фікобіонту, а різні рівні консортів сформовані кількома грибними організмами, що взаємодіють з ядром та між собою. Під час дослідження проаналізовано ураження однієї лишайникової слані кількома ліхенофільними грибами. Відповідно до результатів аналізу було змодельовано схему консортивних зв'язків лишайників *Xanthoparmelia conspersa* та *Xanthocarpia crenulatella* з ліхенофільними грибами. Встановлено, що ураження однієї лишайникової слані кількома грибами – це досить часті явища, які, гіпотетично, спричинені різними трофічними стратегіями ліхенофільних грибів, а також взаємодією з різними компонентами слані.

5.5 Сезонні особливості ліхенофільних грибів степової зони

Формування генеративних структур багатьох грибних організмів приурочене до конкретних умов навколишнього середовища, тому лімітуючими факторами виступають температурний режим та вологість. Ліхенофільні гриби не є виключенням і досить значна їх частина також продукує окремі структури лише за певної температури та вологості, через що період розвитку у них дуже короткий. Такі гриби можна вважати ефемерами і вони представлені у ліхенофільній мікобіоті степової зони досить незначною кількістю – 20 видів (або 11,9 % від загальної кількості).

Розділення видів на окремі групи за ознаками приуроченості до вологих умов чи певного сезону не може бути чітким та однозначним, через те, що одна група буде більш за обсягом і частково включатиме компоненти іншої групи. Проте, у наших дослідженнях, види можна розділити на такі дві групи: 1) види, що проявляють ознаки сезонності і були виявлені лише у зимово-весняний період; 2) види, що приурочені не до сезону, а до конкретних мікрокліматичних умов, до яких можна віднести інтенсивне зволоження (незалежно від пори року), низькі показники сонячної радіації (затінення) тощо. Ці дві групи досить схожі між собою, адже перша група містить всі атрибутивні характеристики другої, але основною відмінністю є, можливо, критична межа показників абіотичних факторів, що стимулює розвиток сезонних ефемерів у певний часовий проміжок. Для другої ж групи характерним можна вважати швидке утворення плодових тіл, що приурочене до мікрокліматичних умов, а також не має чіткої часової приналежності.

Ефемерність як життєва стратегія проявляється у морфологічних пристосуваннях до швидкого утворення репродуктивних структур. Досить поширеною ця стратегія є серед представників порядку *Hypocreales*, що представлені на території дослідження 12 видами. Найбільш чітко сезонність можна спостерігати у представників цього порядку, які більшу частину життєвого циклу проводять у анаморфній стадії. *Illosporiosis christiansenii* – гіфоміцет, що зростає на широкому спектрі епіфітних лишайників, розвивається лише у вологий осінньо-весняний період. При цьому слід зазначити, що повторне дослідження ділянок, де траплявся цей вид, у літній період було безрезультативним, а слані лишайників-господарів візуально були без проявів інфекції (Дармостук, 2016а).

Подібна ситуація спостерігалась і з представниками поліфілетичного анаморфного роду *Acremonium*. Зокрема, дослідження ліхенофільних грибів, що зростають на *Cetraria aculeata* (Khodosovtsev et al., 2018), дозволили виявити, що *Acremonium* cf. *rhabdosporum* досить активно розвивається на нижній поверхні куртин лишайника у вологий весняний період (до червня в окремих вологих місцезростаннях). При цьому, вид проявляє себе як коменсал, адже проявів ураження та деградації структур після вологого сезону не спостерігається. Інший

вид роду, *A. caloplacae* Khodos. & Darmostuk ad int., утворює світло рожеві колонії на апотеціях *Athallia pyracea* у зимовий період.

Характерними ознаками роду *Pronectria* вважають наявність занурених у слані лишайників, водоростей або грибів блідо-жовтих до помаранчево-червоних перитеціїв, 2-8-спорових булавоподібних сумок, 1-септованих безбарвних аскоспор та *Acremonium*-подібних анаморф (Rossmann et al., 1999).

Pronectria caloplacae, який був описаний зі слані *Flavoplaca austrocitrina*, що зростає на бетонних плитах каналів (Khodosovtsev et al., 2012), можна охарактеризувати як сезонний вид. Антропогенний біотоп, у межах якого зростає цей ліхенофільний гриб, має досить високі показники вологості за рахунок постійного водного потоку, проте розвиток гриба приурочений до зимово-весняного періоду. Досить довгий час вид було відомо лише за єдиною знахідкою з *locus classicus* (Чаплинський район, Херсонської області), але дослідження меліоративних каналів Білозерського району на початку січня 2018 року дозволили зафіксувати новий локалітет цього виду. Подальший моніторинг популяції виду показав, що на початку березня 2018 року плодових тіл ліхенофільного гриба вже не було, а спостерігали лише деформовану слань лишайника-господаря. Подібна ситуація спостерігається і з *Pronectria diplococca*, що приурочений до зростання на лусочках епігейних видів роду *Collema*. Але у випадку цього виду, аналіз його представленості в епігейних угрупованнях є не репрезентативним, що пов'язано зі складною візуальною ідентифікацією ліхенофільного гриба та уражених ділянок слані господаря (Дармостук, 2017).

Інший вид роду, що був виявлений на території степової зони України – *Pronectria casaresii* розвивається на слані поширеного епіфітного лишайника *Evernia prunastri* (Khodosovtsev & Darmostuk, 2017). Цей вид уражає особини господаря, що мають слань зі слідами механічної деструкції та знаходяться в умовах з високою вологістю (повалені гілки чагарників біля водойм у затінених умовах). Виявлені плодові тіла були приурочені до сланей, що безпосередньо прилягають до ґрунту. Таким чином, цей вид можна віднести до другої категорії,

адже його розвиток пов'язаний з тимчасовими коливаннями абіотичних факторів без чіткої сезонної диференціації.

Pronectria leptaleae розвивається на слані та апотеціях представників родини *Physciaceae* при цьому викликаючи знебарвлення уражених ділянок слані. У щільних популяціях господаря ці ділянки досягають значних розмірів (до 6 см²), проте жодних структур ліхенофільного гриба не спостерігали. Подальші дослідження в осінньо-зимовий період дозволили встановити, що у межах подібних знебарвлених ділянок розвиваються перитеції гриба, а про швидкий розвиток структур гриба свідчать утворені ними розриви корового шару господаря. Аскоми гриба також спостерігали на здорових ділянках слані, проте біля неї слань починала знебарвлюватись. Надалі, у місцях, де розвивались перитеції, утворюються пустоти кулястої форми, які можуть містити залишки стінки плодового тіла *Pronectria*.

Nectriopsis rubefaciens – це піреноміцет, що проявляє себе як сапротроф та зростає на змертвілих сланях *Parmelia sulcata* (Ходосовцев та ін., 2018b). Вид розвивається на сланях господаря, що знаходяться в умовах високої вологості на нижній стороні повалених гілок форофітів. Як і вид, що наведений вище, цей гриб розвивається у вологих умовах без чіткої сезонної приналежності.

Серед анаморфних родів сумчастих грибів також є представники з ознаками сезонності. До таких видів можна віднести *Epicladonia sandstedei* – негалоутворюючий представник поліфілетичного роду, що зростає на слані видів роду *Cladonia* (Hawksworth, 1981; Pino-Bodas et al., 2017). Вид масово розвивається на сланях господаря в осінньо-зимовий період і проявляє себе як коменсал та не викликає знебарвлення, деформації чи деструкції ураженої слані (Рис. 5.8). Спроби виявити його в уже відомих локалітетах у літній період були безрезультатними, що дає підстави вважати, що цей вид приурочений до певного сезону й не розвивається на слані в інший час.



Рис. 5.8 *Epicladonia sandstedei* на слані *Cladonia foliacea*.

Trichoconis hafellneri – це ліхенофільний гіфоміцет, що було описано з території Полтавської та Херсонської областей на слані та апотеціях космополітного лишайника *Xanthoria parietina* (Braun et al., 2016). Всі відомі локалітети виду приурочені до зростання біля відкритих водойм, що забезпечує постійний підвищений рівень вологості у порівнянні із суміжними територіями. Планомірні щорічні дослідження типового локалітету виду на території Чалбаської арени Нижньодніпровських пісків, дозволили встановити його чітку сезонну приуроченість до осінньо-зимового періоду. Знахідки виду на території Харківської області у грудні 2018 року (Darmostuk, Gromakova, pers. comm.) підтверджують наші припущення.

Базидієві гриби також сильно приурочені до зростання у вологих біотопах і особливо чітко це прослідковується у часових межах розвитку склероціальних форм цих грибів. *Athelia arachnoidea*, що зростає на сланях епіфітних лишайників

чітко проявляє залежність швидкості росту колоній гриба від рівня вологості та досить активно розвивається при підвищенні рівня останнього. Колонії гриба мають округлу форму, по краях якої відбувається швидкий ріст білого міцелію, у той час як в центрі колонії утворюються кремові сферичні склероції. У більш посушливих умовах (період між дощами влітку тощо) ідентифікація гриба в природі майже неможлива через відсутність склероціїв та міцелію. Слані епіфітних лишайників та бріофітів, що були уражені *A. arachnoidea*, залишаються знебарвленими й візуально можна чітко розрізнити площі, що були інфіковані грибом (Дармостук, 2016b, с; Ходосовцев та ін., 2017a).

Знебарвлені ділянки сланей епіфітних лишайників, аналогічні тим, що викликає *A. arachnoidea*, можуть бути наслідком діяльності кількох інших ліхенофільних представників, що належать до родини *Corticaceae*. Досить поширеним видом, що утворює численні помаранчеві бульбіли є *Erythricium aurantiacum*. Цей вид уражає в більшості випадків представників родів *Physcia* та *Xanthoria* у вологий період, проте оскільки структури гриба розвивається на поверхні слані та апотеціїв господаря, то значної деструкції тканин лишайника не відбувається. Візуальним проявом інфекції у сухий період є незначне знебарвлення слані. Інший представник родини, що утворює бульбіли світло-червоного кольору – *Marchandiomyces corallinus* – може інфікувати більший спектр видів (як епіфітних, так і епілітних), ніж попередній вид. Це гриб викликає не лише знебарвлення уражених ділянок слані, а й їх механічне деформування. Як результат, ці ділянки стають неприкріпленими, тому можуть бути відділені від кори форофіту чи кам'яного субстрату.

Laetisaria lichenicola – це кортиціоїдний базидієвий гриб, яскраво рожеві спороношення якого розвиваються на сланях *Physcia adscendens*. Вид довгий час помилково відносили до *Erythricium aurantiacum* (Diederich et al., 2011). Розвиток цього гриба у вологий сезон призводить до утворення знебарвлених сланей господаря або їх ділянок (Рис. 5.9).



Рис. 5.9 *Laetisaria lichenicola* на слані *Physcia adscendens*.

Таким чином, група ліхенофільних базидієвих грибів з широким субстратним спектром (окрім специфічного *L. lichenicola*) можуть викликати неспецифічні візуальні прояви інфекції, що нівелює визначення цих грибів поза часовими межами вологого періоду, через що повне вивчення ліхенофільної мікобіоти території стає неможливим у рамках разових польових виїздів.

Отже, частина видів ліхенофільної мікобіоти степової зони України приурочені до зростання у вологих умовах та проявляють ознаки сезонності. Серед сумчастих грибів, сезонні гриби становлять 14 видів або 9,1 % від загальної кількості, і ці види, у більшості випадків, належать до порядку *Hypocreales*. Серед виявлених ліхенофільних базидієвих грибів усі види проявляють ознаки сезонності. Розподіл видів на дві групи щодо часових та мікрокліматичних особливостей їх зростання, є досить нечітким, а в деяких випадках – суперечливим.

Для розв'язання подібних дослідницьких проблем необхідно провести цілеспрямовані моніторингові дослідження ліхенофільної мікобіоти у біотопах, що чітко різняться за градієнтом показників вологості та температури.

5.6 Участь ліхенофільних грибів у лишайникових угрупованнях та біотопах

Ліхенофільні гриби, зростаючи на лишайниках, проявляють певні види впливу на популяції окремих видів-господарів, цим самим впливаючи на структуру та функціонування лишайникових угруповань. Проте у питанні щодо розуміння ролі ліхенофільних грибів у структурі угруповань, важливим є розподіл цих грибів на дві групи – перша, до якої можна віднести види, що не проявляють значного впливу на структури господаря (коменсали) і не викликають жодних порушень розвитку чи деградації структур; що ж стосується другої групи, то її представники проявляють себе як агресивні патогени, тому викликають руйнування однієї чи кількох сланей лишайника-господаря. Саме ці гриби є об'єктами моніторингових досліджень для визначення динаміки лишайникових угруповань під впливом біотичних факторів.

Athelia arachnoidea – це один з небагатьох представників ліхенофільних грибів для якого показана роль у сукцесійних змінах епіфітних лишайникових угруповань. Зокрема, дослідження впливу цього агресивного патогена на угруповання з домінуванням *Lecanora conizaeoides* на території Британських островів мають досить цікаві результати (Gilbert, 1988). *A. arachnoidea* активно розвивається у вологий сезон і може уражати значні площі кори форофітів, на яких зростають лишайники, водорості та мохи, викликаючи знебарвлення уражених сланей. Згодом, ослаблені під дією патогена слані лишайників (під впливом *A. arachnoidea* відбувається руйнування лишайникових кислот, що є одним з механізмів захисту від сторонньої мікобіоти (Lawrey, 1995)) стають більш уразливими до інших ліхенофільних грибів. Тому, такі слані уражає *Lichenosonium erodens* – ліхенофільний целоміцет з широким спектром господарів. Розвиток цього гриба на сланях викликає повну деградацію останніх, у результаті чого

утворюються ділянки кори, на яких відсутні будь-які епіфіти і лише згодом на них починають розвиватись аерофітні водорості та *Lecanora conizaeoides*. Таким чином, *A. arachnoidea* у комплексі з *L. erodens* створюють певну мозаїчність структури подібних лишайникових угруповань.

Подібну ситуацію спостерігали і на урбанізованих територіях Австрії, де *A. arachnoidea* зростає у комплексі (ураження видами різнилось у часі) з іншим агресивним патогеном *Paranectria oropensis* (Hafellner & Obermayer, 2009). У цьому випадку, ці два види активно уражали епіфітні лишайники, викликаючи утворення відмерлих ділянок епіфітного покриву.

Епігейна лишайникова асоціація *Xanthoparmelietum pokornyi* Khodosovtsev 2011 об'єднує поширені ксерофітні угруповання піщаних арен Нижнього Дніпра (Ходосовцев et al., 2011). Досить складно, у порівнянні з епіфітними угрупованнями, знайти вид чи їх комплекс, який би уражав більшу частину видового різноманіття асоціації. Проте, вплив ліхенофільних грибів на цю асоціацію можна розглядати на рівні окремих видів, що мають високу константність та проєктивне покриття. Наприклад, одним з діагностичних видів асоціації є *Cetraria aculeata* (включаючи *C. steppae*), який можуть уражати 11 видів ліхенофільних грибів (Khodosovtsev et al., 2018). Дослідження показують, що більшість з цих видів проявляють себе як коменсали, тому складно інтерпретувати їх вплив на асоціацію в цілому. Проте, досить агресивним патогеном є *Sphaerellothecium aculeatae*, що здатен викликати деградацію слані господаря (Khodosovtsev et al., 2016), а уражені частини популяції сягають значних розмірів (до 40 см²).

Cladonia rangiformis у згаданій асоціації виступає у ролі константного виду і його також активно уражають агресивні ліхенофільні гриби. Зокрема, у 2009 році було опубліковано згадку про новий для України вид *Didymocyrtis cladoniicola* (як *Phoma cladoniicola*), що було виявлено на слані кількох видів *Cladonia* (Ходосовцев & Уманець, 2009). Автори вказують на масове ураження лишайників-господарів, що призводить до їх локального відмирання і утворення відкритих ділянок піщаних дюн, які згодом колонізують судинні рослини. Таке явище масового розвитку

ліхенофільного гриба було названо «фомозом кладоній», а автори акцентують його вплив на процеси сукцесійних змін між лишайниковими та рослинними угрупованнями. Подальші дослідження цього явища (Darmostuk in press.) дозволили встановити, що «фомоз кладоній» – це не моноураження сланей господаря, а викликаний діяльністю комплексу видів ліхенофільних грибів (*Lichenocodium ruxidatae*, *Lichenohendersonia* sp., *Zwackhiomyces diderichii* тощо).

Таким чином, асоціація *Xanthoparmelietum pokornyi* може знаходитись під впливом двох сукупностей ліхенофільних грибів, що здатні виступати у ролі регуляторів чисельності діагностичних та константних видів, цим самим підтримуючи внутрішню просторову динаміку угруповання.

Подібну ситуацію можна спостерігати з епілітними лишайниковими угрупованнями на вертикальних поверхнях гранітних відслонень (Трикратське відділення НПП «Бузький Гард») з домінуванням *Protoparmelia montagnei* та *Glaucosmaria rupicola* (Ходосовцев та ін., 2019).

Угруповання також візуально має мозаїчну структуру з наявними фрагментами субстрату, які вільні від лишайників (Рис. 5.10). Подібна мозаїчність є результатом розвитку ліхенофільного базидієвого гриба, який уражає велику кількість епіфітних та епілітних лишайників, *Marchandiomyces corallinus*. Вид масово розвивається у вологий період і уражає значні площі слані (до 25 см²) господаря. Як результат, відбувається деструкція корового шару, що в подальшому призводить до відлущування слані від субстрату. Таким чином, утворюються нові вільні для колонізації ділянки субстрату, що ще довгий час не заростають через низьку швидкість росту епілітних лишайників.

Подібний вплив *Marchandiomyces corallinus* було досліджено і для епіфітних угрупованнях, що можуть бути віднесені до *Amandineo punctati-Xanthorietum parietinae* Khodosovtsev et al., 2017 протягом 2014–2018 років (Рис. 5.11).

Досліджене угруповання є досить маловидовим (всього 4 види лишайників), проте з високим загальним проективним покриттям (до 75%). Воно було відмічене на горизонтальних гілках на корі *Juglans regia*.

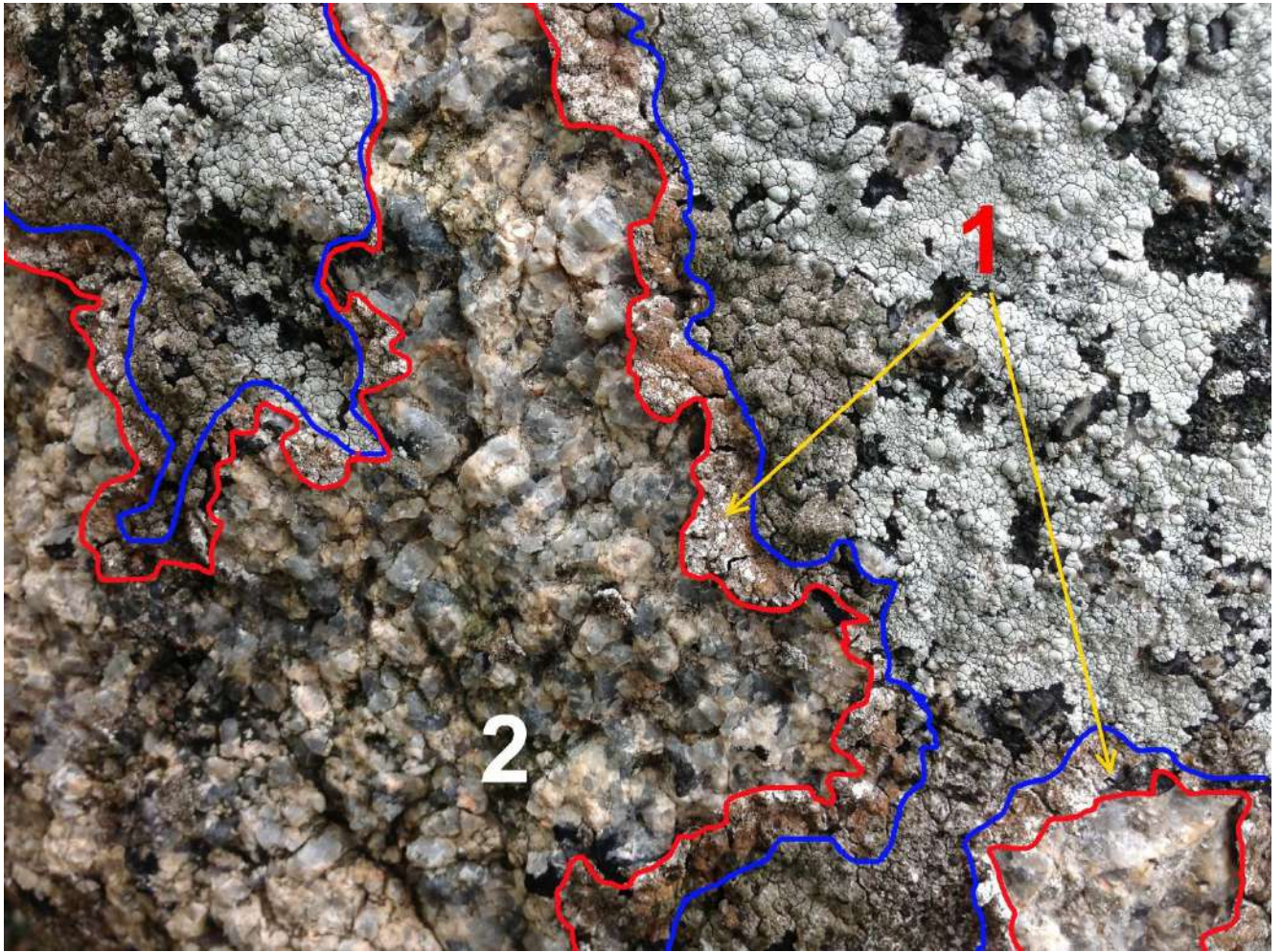


Рис. 5.10 Вплив *Marchandiomyces corallinus* на епілітні лишайникові угруповання: 1 – зона розвитку бульбїл гриба, 2 – вільні від лишайників ділянки субстрату.

У зимовий сезон 2014 року на слані двох домінантних видів (*Phaeophyscia orbicularis* та *Xanthoria parietina*) було виявлено ліхенофільний базидієвий гриб *M. corallinus*, що досить активно розвивався, викликаючи характерне знебарвлення уражених сланей. Подальші спостереження показали, що за пів року відбулось ураження близько 30% сланей на дослідній ділянці. Наступного вологого сезону (2015 рік) на блідих знебарвлених сланях *X. parietina* було зареєстровано ураження новим ліхенофільним целоміцетом – *Pyrenochaeta xanthoriae*. Протягом двох років відбулось досить значне розростання гриба і майже всі слані *X. parietina* були уражені ним у різному ступені.

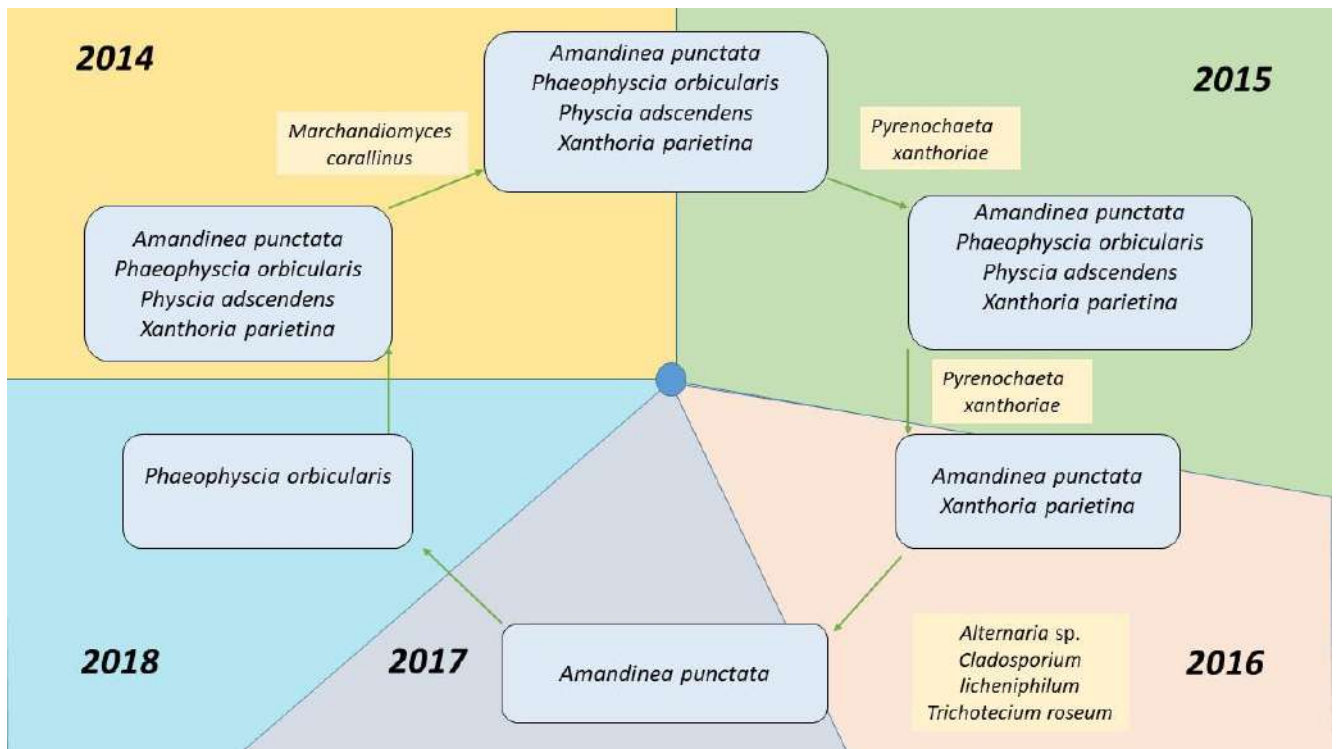


Рис. 5.11 Вплив ліхенофільних грибів на динаміку *Amandineo punctati-Xanthorietum parietinae*.

Також, було зафіксоване відмирання сланей *P. orbicularis* та *Physcia adscendens*, а до загального списку ліхенофільної мікобіоти ділянки додали кілька сапротрофних гіфоміцетів – *Alternaria* sp., *Cladosporium licheniphilum* та *Trichotecium roseum*. Зазначені види поселялись на сланях *X. parietina* та призводили до її деградації. Як результат, станом на 2017 рік лишайники-домінанти на дослідній ділянці кори форофіту були відсутні, залишались лише кілька сланей *Amandinea punctata*. У 2018 році спостерігали планомірне відновлення лишайникового покриву за рахунок появи кількох сланей *P. orbicularis*.

Parmelietum somloensis V. Wirth 1995 – це епілітна асоціація, що розвивається на горизонтальних поверхнях силікатних відслонень та має високі показники проективного покриття. Вплив ліхенофільних грибів на це угруповання можна розглядати як сукупність впливу агресивних патогенів на види лишайників, що мають найбільше проективне покриття. Одним з подібних домінантів є *Xanthoparmelia conspersa*, що може бути інфікованим значним спектром ліхенофільних грибів. Одним з таких грибів є *Lichenostigma cosmopolites*, який є

дуже поширеним видом на дослідженій території і був виявлений у більшості популяцій лишайника господаря. *Stigmidium xanthoparmeliarum*, субстратоспецифічний ліхенофільний піреноміцет, що часто уражає *Xanthoparmelia conspersa* та призводить до утворення некротичних плям. Масовий розвиток цих двох грибів призводить до деформації слані лишайника та локальної деструкції його корового шару з утворенням перфорацій у місцях розвитку некротичних плям *S. xanthoparmeliarum*.

Синтаксономію лишайникових угруповань останні 10 років знову починають активно досліджувати, а підходи, що використовують при цьому стають більш комплексними (Roux et al., 2009; Roux, 2017; Ходосовцев та ін., 2017b). У цих дослідженнях можна виділити кілька тенденцій, що безпосередньо пов'язані з ліхенофільними грибами. По-перше, чітко прослідковується створення фактичної бази щодо зростання цих грибів у конкретних асоціаціях, тобто ліхенофільну мікобіоту почали розглядати як частину синтаксономічної одиниці і включати до первинних описів.

По-друге, ліхенофільні гриби та лишайники розглядають як можливі діагностичні види для синтаксономічних одиниць вищих рівнів (Khodosovtsev et al., 2019). Наприклад, для епілітної асоціації *Caloplacetum lactea-marmoratae* Roux 2009 як один з діагностичних видів запропоновано ліхенофільний субстратоспецифічний лишайник *Verrucula lactearia*, що приурочений до одного з діагностичних видів асоціації – *Xanthocarpia lactea*. Слід зазначити, що подібні підходи знаходять протиріччя з гіпотезою М.П. Журбенка щодо локального поширення більшості ліхенофільних грибів (Журбенко, 2013).

Отже, проведено моніторинг та ідентифіковано вплив ліхенофільних грибів на епігейні угруповання *Xanthoparmelietum pokornyi* Khodosovtsev 2011, епіфітні – *Amandineo punctati-Xanthorietum parietinae* Khodosovtsev et al., 2017 та епілітні – *Parmelietum somloensis* V. Wirth 1995. У результаті встановлено, що значний вплив на просторову структуру згаданих угруповань здійснюють патогенні ліхенофільні гриби, які уражають домінантні види лишайників. Отримані відомості є лише первинними результатами аналізу сукцесійних змін лишайникового покриву під

дією ліхенофільних грибів, тому необхідним є проведення подальших багаторічних моніторингових досліджень різних угруповань.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ДО РОЗДІЛУ 5.

Дармостук, В. В. (2015). Перші данні про ліхенобіоту РЛП «Половецький степ». *«Біологічні Дослідження – 2015»: Збірник наукових праць* (С. 24–27). Житомир: ПП «Рута».

Дармостук, В. В. (2016а). Лишайники та ліхенофільні гриби Русової балки (Великоолександрівський район, Херсонська область). *Біологічні Студії*, 10(2), 133–140.

Дармостук, В. В. (2016б). Ліхенофільна мікобіота Національного природного парку «Білобережжя Святослава». *Матеріали міжнародна конференція молодих вчених "Актуальні проблеми ботаніки та екології" (29 червня – 3 липня 2016 р., Херсон, Україна)* (С. 31). Херсон: ХДУ.

Дармостук, В. В. (2016с). Лишайники та ліхенофільні гриби заповідного урочища «Недогірський ліс» (Великоолександрівський район, Херсонська область). *Вісник ОНУ. Біологія*, 21(1(38)), 43–49. [https://doi.org/10.18524/2077-1746.2016.1\(38\).60669](https://doi.org/10.18524/2077-1746.2016.1(38).60669)

Дармостук, В. В. (2017). Ліхенофільні гриби родини *Vionectriaceae* півдня України. *Матеріали XII Міжнародної конференції молодих учених «Біологія: від молекули до біосфери» (26 листопада – 1 грудня 2017 р., м. Харків, Україна)* (С. 159–160). Харків: ХНУ ім. В.Н. Каразіна.

Журбенко, М. П. (2007). Лихенофильные грибы России: история и первые итоги изучения. *Микология и Фитопатология*, 41(6), 481–486.

Журбенко, М. П. (2011). Лихенофильная микобиота Российской Арктики: таксономический анализ. *Микология и Фитопатология*, 45(5), 387–396.

Журбенко, М. П. (2013а). Лихенофильна микобиота Российской Арктики. II. Географический анализ. *Микология и Фитопатология*, 47(3), 147–153.

Журбенко, М. П. (2013б). Лихенофильная микобиота Российской Арктики. III. Паразито-хозяйинный анализ. *Микология и Фитопатология*, 47(4), 223–230.

Работнов, Т. А. (1983). *Фитоценология* (2nd-изд. ed.). Москва: Изд-во Московского Университета.

Ходосовцев, О. Є. (1999). *Лишайники причорноморських степів України*. Київ: Фітосоціоцентр.

Ходосовцев, О. Є., & Уманець, О. Ю. (2009). *Phoma cladoniicola* Diederich, Kosourk. & Etayo – новий для України вид ліхенофільного гриба з Олешківських пісків. *Чорноморськ. бот. ж.*, 5(2), 273–275.

Ходосовцев, О. Є., Бойко, М. Ф., Надєіна, О. В., & Ходосовцева, Ю. А. (2011). Лишайникові та мохові угруповання нижньодніпровських арен: синтаксономія та індикація дефляційних процесів. *Чорноморськ. бот. ж.*, 7(1), 44–66.

Ходосовцев, О. Є., Дармостук, В. В., & Ходосовцева, Ю. А. (2017a). Лишайники та ліхенофільні гриби національного природного парку «Білобережжя Святослава». *Чорноморськ. бот. ж.*, 13(3), 324–332.

Ходосовцев, О. Є., Малюга, Н. Г., Дармостук, В. В., Ходосовцева, Ю. А., & Клименко, В. М. (2017b). Епіфітні лишайникові угруповання класу *Physcietea* старих парків Херсонщини (Україна). *Чорноморськ. бот. ж.*, 13(4), 481–515.

Ходосовцев, О. Є., Дармостук, В. В., Мойсієнко, І. І., & Давидов, О. В. (2018a). Лишайники та ліхенофільні гриби острова Березань з нотатками щодо його флористичного та ландшафтного різноманіття. *Чорноморськ. бот. ж.*, 14(3), 279–290. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/18.143/6>

Ходосовцев, О. Є., Дармостук, В. В., Ходосовцева, Ю. А., Наумович, Г. О., & Малюга, Н. Г. (2018b). Лишайники та ліхенофільні гриби Чалбаської ари нижньодніпровських пісків (Херсонська область). *Чорноморськ. бот. ж.*, 14(1), 69–90.

Ходосовцев, О. Є., Дармостук, В. В., Ходосовцева, Ю. А., & Гайченя, Ю. В. (2019). Лишайники та ліхенофільні гриби Трикратьського гранітного масиву (Україна). *Чорноморськ. бот. ж.*, 15(1), 54–68. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2019-15-1-6>

Arup, U., Söchting, U., & Frödén, P. (2013). A new taxonomy of the family Teloschistaceae. *Nordic Journal of Botany*, 31(1), 016–083. <https://doi.org/10.1111/j.1756-1051.2013.00062.x>

Arzanlou, M., & Khodaei, S. (2012). Phenotypic and molecular characterization of *Chaetopyrena penicillata* from Iran with description of a hyphomycete synanomorph. *Mycosphere*, 3(1), 73–77. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/3/1/9>

Brackel, W. von. (2015). Lichenicolous fungi from Central Italy with notes on some remarkable hepaticolous, algicolous and lichenized fungi. *Herzogia*, 28(1), 212–281. <https://doi.org/10.13158/heia.28.1.2015.212>

Braun, U., Khodosovtsev, A. Y., Darmostuk, V. V., & Diederich, P. (2016). *Trichoconis hafellneri* sp. nov. on *Athallia pyracea* and *Xanthoria parietina*, a generic discussion of *Trichoconis* and keys to the species of this genus. *Herzogia*, 29(2), 307–314. <https://doi.org/10.13158/heia.29.2.2016.307>

Calatayud, V., & Etayo, J. (2001). Five new species of lichenicolous conidial fungi from Spain. *Can. J. Bot.*, 79, 223–230.

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). *Turkish Journal of Botany*, 42(3), 354–361. <https://doi.org/10.3906/bot-1709-5>

de Bary, A. (1879). *Die erscheinung der symbiose*. Strassburg, Germany: Verlag von Karl J. Trubner.

de los Rios, A., & Grube, M. (2000). Host-parasite interfaces of some lichenicolous fungi in the Dacampiaceae (Dothideales, Ascomycota). *Mycological Research*, 104, 1348–1353.

Diederich, P. (1996). The lichenicolous heterobasidiomycetes. *Bibliotheca Lichenologica*, 61, 1–198.

Diederich, P. (2000). Host-specificity and co-evolution in lichenicolous fungi. *Abstracts IV IAL Symposium, Progress and Problems in Lichenology at the Turn of the Millennium*, 102. Barcelona: Universitat Barcelona.

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>

Diederich, P., Lawrey, J. D., Sikaroodi, M., & Gillevet, P. M. (2011). A new lichenicolous teleomorph is related to plant pathogens in *Laetisaria* and *Limonomyces* (Basidiomycota, Corticiales). *Mycologia*, *103*(3), 525–533. <https://doi.org/10.3852/10-255>

Diederich, P., Lawrey, J. D., Sikaroodi, M., van den Boom, P., & Ertz, D. (2012). *Briancoppinsia*, a new coelomycetous genus of Arthoniaceae (Arthoniales) for the lichenicolous *Phoma cytospora*, with a key to this and similar taxa. *Fungal Diversity*, *52*, 1–12.

Divakar, P. K., Crespo, A., Wedin, M., Leavitt, S. D., Hawksworth, D. L., Myllys, L., ... Lumbsch, H. T. (2015). Evolution of complex symbiotic relationships in a morphologically derived family of lichen-forming fungi. *New Phytologist*, *208*(4), 1217–1226. <https://doi.org/10.1111/nph.13553>

Ertz, D., Diederich, P., Lawrey, J. D., Berger, F., Freebury, C. E., Coppins, B., ... Hafellner, J. (2015). Phylogenetic insights resolve Dacampiaceae (Pleosporales) as polyphyletic: *Didymocyrtis* (Pleosporales, Phaeosphaeriaceae) with *Phoma*-like anamorphs resurrected and segregated from *Polycoccum* (Trypetheliales, Polycoccaceae fam. nov.). *Fungal Diversity*, *74*(1), 53–89. <https://doi.org/10.1007/s13225-015-0345-6>

Etayo, J. (2017). *Hongos liquenícolas de Ecuador*. San Miguel de Tucumán: Fundación Miguel Lillo.

Etayo, J., & Diederich, P. (1996). Lichenicolous fungi from the western Pyrenees, France and Spain. III. Species on *Lobaria pulmonaria*. *Bulletin de La Société Des Naturalistes Luxembourgeois*, *97*, 93–118.

Etayo, J., & Sancho, L. G. (2008). Hongos liquenícolas del Sur de Sudamérica, especialmente de Isla Navarino (Chile). *Bibliotheca Lichenologica*, *98*, 1–302.

Farrar, J. F. (1976). The lichen as an ecosystem: observation and experiment. In *Lichenology: Progress and Problems* (pp. 385–406). London: Academic Press.

Fernández-Mendoza, F., Fleischhacker, A., Kopun, T., Grube, M., & Muggia, L. (2017). ITS1 metabarcoding highlights low specificity of lichen mycobiomes at a local scale. *Molecular Ecology*, *26*(18), 4811–4830. <https://doi.org/10.1111/mec.14244>

Fleischhacker, A., Grube, M., Frisch, A., Obermayer, W., & Hafellner, J. (2016). *Arthonia parietinaria* – A common but frequently misunderstood lichenicolous fungus on species of the *Xanthoria parietina*-group. *Fungal Biology*, *120*(11), 1341–1353. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2016.06.009>

Frisch, A., Thor, G., Ertz, D., & Grube, M. (2014). The Arthonialean challenge: restructuring Arthoniaceae. *Taxon*, *63*, 727–744.

Gilbert, O. L. (1988). Studies on the destruction of *Lecanora conizaeoides* by the lichenicolous fungus *Athelia arachnoidea*. *The Lichenologist*, *20*(2), 183–190.

Grube, M., & de los Rios, A. (2001). Observations on *Biatoropsis usnearum*, a lichenicolous heterobasidiomycete, and other gall-forming lichenicolous fungi, using different microscopical techniques. *Mycological Research*, *105*, 1116–1122.

Hafellner, J. (1994). Über Funde lichenicoler Pilze und Flechten auf Korsika (Frankreich). *Bulletin de La Société Linnéenne de Provence*, *44*, 219–234.

Hafellner, J., & Mayrhofer, H. (2007). A contribution to the knowledge of lichenicolous fungi and lichens occurring in New Zealand. *Bibliotheca Lichenologica*, *85*, 225–266.

Hafellner, J., & Obermayer, W. (2009). The role of *Paranectria oropensis* in community dynamics of epiphyte synusia on roadside trees. *Herzogia*, *22*, 177–190.

Hawksworth, D. L. (1977). Taxonomic and biological observations on the genus *Lichenocodium* (Sphaeropsidales). *Persoonia*, *9*, 159–198.

Hawksworth, D. L. (1981). The lichenicolous Coelomycetes. *Bulletin of the British Museum for Natural History*, *9*(1), 1–98.

Hawksworth, D. L. (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)

Hawksworth, D. L., Halıcı, M. G., Kocakaya, Z., & Kocakaya, M. (2016). *Henfellra muriformis* gen. et sp. nov., a new dictyosporous pycnidial fungus on

Candelariella, with a key to the lichenicolous fungi known from that genus. *Herzogia*, 29(2), 329–336. <https://doi.org/10.13158/heia.29.2.2016.329>

Hawksworth, D. L., & Miadlikowska, J. (1997). New species of lichenicolous fungi occurring on *Peltigera* in Ecuador and Europe. *Mycol. Res.*, 101, 1127–1134.

Hom, E. F. Y., & Murray, A. W. (2014). Niche engineering demonstrates a latent capacity for fungal-algal mutualism. *Science*, 345(6192), 94–98.

Kondratyuk, S. Y., Lőkös, L., Halda, J. P., Upreti, D. K., Mishra, G. K., Haji Moniri, M., ... Hur, J.-S. (2016). New and noteworthy lichen-forming and lichenicolous fungi 5. *Acta Botanica Hungarica*, 58(3–4), 319–396. <https://doi.org/10.1556/ABot.58.2016.3-4.7>

Kondratyuk, S. Y., Lőkös, L., Halda, J. P., Roux, C., Upreti, D. K., Schumm, F., ... Hur, J.-S. (2017). New and noteworthy lichen-forming and lichenicolous fungi 6. *Acta Botanica Hungarica*, 59(1–2), 137–260. <https://doi.org/10.1556/034.59.2017.1-2.7>

Kondratyuk, S. Y., Lőkös, L., Halda, J. P., Farkas, E., Upreti, D. K., Thell, A., ... Hur, J.-S. (2018). New and noteworthy lichen-forming and lichenicolous fungi 7. *Acta Botanica Hungarica*, 60(1–2), 115–184. <https://doi.org/10.1556/034.60.2018.1-2.8>

Kondratyuk, S. Y., Halda, J. P., Lőkös, L., Yamamoto, Y., Popova, L. P., & Hur, J.-S. (2019a). New and noteworthy lichen-forming and lichenicolous fungi 8. *Acta Botanica Hungarica*, 61(1–2), 101–135. <https://doi.org/10.1556/034.61.2019.1-2.8>

Kondratyuk, S. Y., Lőkös, L., Jang, S. H., Hur, J. S., & Farkas, E. (2019b). Phylogeny and taxonomy of *Polyozosia*, *Sedelnikovaea* and *Verseghya* of the Lecanoraceae (Lecanorales, lichen-forming Ascomycota). *Acta Botanica Hungarica*, 61(1-2), 137–184.

Khodosovtsev, A. Ye., & 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>

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>

Khodosovtsev, A., Vondrák, J., Naumovich, A., Kocourková, J., Vondráková, O., & Motiejūnaitė, J. (2012). Three new *Pronectria* species in terricolous and saxicolous microlichen communities (Bionectriaceae, Ascomycota). *Nova Hedwigia*, 95(1), 211–220. <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2012/0026>

Khodosovtsev, A. Ye., Darmostuk, V. V., Didukh, Y. 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. <https://doi.org/10.5209/MBOT.62891>

Khodosovtsev, A. Ye., 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.

Lawrey, J. D. (1995). The chemical ecology of lichen mycoparasites: A review. *Can. J. Bot.*, 73, 603–608.

Lawrey, J. D., & Diederich, P. (2003). Lichenicolous fungi: interactions, evolution, and biodiversity. *The Bryologist*, 106(1), 80–120. [https://doi.org/10.1639/0007-2745\(2003\)106\(0080:LFIEAB\)2.0.CO;2](https://doi.org/10.1639/0007-2745(2003)106(0080:LFIEAB)2.0.CO;2)

Lawrey, J.D., Diederich, P., Nelsen, M. P., Sikaroodi, M., Gillevet, P., Brand, A. M., & van den Boom, P. (2011). The obligately lichenicolous genus *Licheniconium* represents a novel lineage in the Dothideomycetes. *Fungal Biology*, 115(2), 176–187. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2010.12.002>

Lücking, R., Hodkinson, B. P., & Leavitt, S. D. (2016). The 2016 classification of lichenized fungi in the Ascomycota and Basidiomycota – Approaching one thousand genera. *The Bryologist*, 119(4), 361–416. <https://doi.org/10.1639/0007-2745-119.4.361>

Merinero, S., Bidussi, M., & Gauslaa, Y. (2015). Do lichen secondary compounds play a role in highly specific fungal parasitism? *Fungal Ecology*, 14, 125–129. <https://doi.org/10.1016/j.funeco.2014.12.002>

Millanes, A. M., Truong, C., Westberg, M., Diederich, P., & Wedin, M. (2014). Host switching promotes diversity in host-specialized mycoparasitic fungi: uncoupled

evolution in the *Biatoropsis-Usnea* system. *Evolution*, 68(6), 1576–1593. <https://doi.org/10.1111/evo.12374>

Motiejūnaitė, J., & Juceviėienė, N. (2005). Epidemiology of the fungus *Athelia arachnoidea* in epiphytic communities of broadleaved forests under strong anthropogenic impact. *Ekologija*, 4, 28–34.

Muggia, L., Fleischhacker, A., Kopun, T., & Grube, M. (2016). Extremotolerant fungi from alpine rock lichens and their phylogenetic relationships. *Fungal Diversity*, 76(1), 119–142. <https://doi.org/10.1007/s13225-015-0343-8>

Navarro-Rosinés, P., & Roux, C. (1995). Le genre *Weddellomyces* (Dothideales, Dacampiaceae) en Catalogne et en Provence. *Mycotaxon*, 53, 161–187.

Navarro-Rosinés, P., Roux, C., & Gueidan, C. (2007). La genro *Verrucula* kaj *Verruculopsis* (Verrucariaceae, Verrucariales). *Bull. Soc. Linn. Provence*, 58, 133–180.

Nordin, A., Savić, S., & Tibell, L. (2010). Phylogeny and taxonomy of *Aspicilia* and *Megasporaceae*. *Mycologia*, 102(6), 1339–1349. <https://doi.org/10.3852/09-266>

Pino-Bodas, R., Zhurbenko, M. P., & Stenroos, S. (2017). Phylogenetic placement within Lecanoromycetes of lichenicolous fungi associated with *Cladonia* and some other genera. *Persoonia - Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*, 39(1), 91–117. <https://doi.org/10.3767/persoonia.2017.39.05>

Poelt, J. (1958). Über parasitische Flechten. II. *Planta*, 51(3), 288–307.

Poelt, J., & Doppelbaur, H. (1956). Über parasitische Flechten. *Planta*, 46(5), 467–480.

Price, P. W. (1980). *Evolutionary Biology of Parasites*. Princeton: Princeton University Press.

Rambold, G., & Triebel, D. (1992). The inter-lecanoralean associations. *Bibliotheca Lichenologica*, 48, 1–201.

Richardson, D. H. S. (1999). War in the world of lichens: parasitism and symbiosis as exemplified by lichens and lichenicolous fungi. *Mycological Research*, 103, 641–650.

Rossmann, A. Y., Samuels, G. J., Rogerson, C. T., & Lowen, R. (1999). Genera of Bionectriaceae, Hypocreaceae and Nectriaceae (Hypocreales, Ascomycetes). *Studies in Mycology*, 42, 1–248.

Roux, C. (2017). Lichens et champignons lichénicoles d'Entrevennes (France, Alpes-de-Haute-Provence, 04). *Bulletin de La Société Linnéenne de Provence*, 68, 119–130.

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*. *Bull. Soc. Linn. Provence*, 60, 151–175.

Roux, C., & Triebel, D. (1994). Révision des espèces de *Stigmidium* et de *Sphaerellothecium* (champignons lichénicoles non lichénisés, Ascomycetes) correspondant à *Pharcidia epicymatia* sensu Keissler ou à *Stigmidium schaeferi* auct. *Bull. Soc. Linn. Provence*, 45, 451–542.

Santesson, R. (1993). *Lichens and Lichenicolous Fungi of Sweden and Norway*. Upsala: Lund.

Seaward, M. R. D. (1988). Contribution of lichens to ecosystems. In *CRC Handbook of Lichenology* (Vols 1–2, pp. 107–129). Boca Raton: CRC Press.

Spribile, T., Tuovinen, V., Resl, P., Vanderpool, D., Wolinski, H., Aime, M. C., ... McCutcheon, J. P. (2016). Basidiomycete yeasts in the cortex of ascomycete macrolichens. *Science*, 353(6298), 488–492. <https://doi.org/10.1126/science.aaf8287>

Triebel, D. (1989). Lecideicole Ascomyceten. Eine Revision der obligat lichenicolen Ascomyceten auf lecideoiden Flechten. *Bibliotheca Lichenologica*, 35, 1–278.

Tsurykau, A., & Etayo, J. (2017). *Capronia suijsae* (Herpotrichiellaceae, Eurotiomycetes), a new fungus on *Xanthoria parietina* from Belarus, with a key to the lichenicolous species growing on *Xanthoria* s. str. *The Lichenologist*, 49(01), 1–12. <https://doi.org/10.1017/S0024282916000530>

Tuovinen, V., Ekman, S., Thor, G., Vanderpool, D., Spribile, T., & Johannesson, H. (2019). Two Basidiomycete fungi in the cortex of wolf lichens. *Current Biology*. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.12.022>

van den Boom, P., & Khodosovtsev, A. Ye. (2004). Notes on *Lecania* in Eastern Europe and Central Asia. *Graphis Scripta*, 16, 1–10.

Vouaux, L. (1912). Synopsis des champignons parasites de lichens. *Bulletin de La Société Mycologique de France*, 28, 177–256.

Wang, Y., Jin, L., Lin, L., Zhu, T.-T., Chen, X.-R., & Chao, L.-P. (2016). New hosts for *Bartalinia* and *Chaetopyrena* in China. *Mycotaxon*, 131(1), 1–6. <https://doi.org/10.5248/131.1>

Wijayawardene, N. N., Hyde, K. D., Wanasinghe, D. N., Papizadeh, M., Goonasekara, I. D., Camporesi, E., ... Wang, Y. (2016). Taxonomy and phylogeny of dematiaceous coelomycetes. *Fungal Diversity*, 77(1), 1–316. <https://doi.org/10.1007/s13225-016-0360-2>

Yurchenko, Ye., & Golubkov, V. (2003). The morphology, biology, and geography of a necrotrophic basidiomycete *Athelia arachnoidea* in Belarus. *Mycological Progress*, 2(4), 275–284.

Zakharova, K., Tesei, D., Marzban, G., Dijksterhuis, J., Wyatt, T., & Sterflinger, K. (2013). Microcolonial Fungi on Rocks: A Life in Constant Drought? *Mycopathologia*, 175(5–6), 537–547. <https://doi.org/10.1007/s11046-012-9592-1>

Zhao, X., Leavitt, S. D., Zhao, Z. T., Zhang, L. L., Arup, U., Grube, M., ... Thorsten Lumbsch, H. (2016). Towards a revised generic classification of lecanoroid lichens (Lecanoraceae, Ascomycota) based on molecular, morphological and chemical evidence. *Fungal Diversity*, 78(1), 293–304. <https://doi.org/10.1007/s13225-015-0354-5>

Zhurbenko, M. P. (2012). Lichenicolous fungi growing on *Thamnolia*, mainly from the Holarctic, with a worldwide key to the known species. *The Lichenologist*, 44(02), 147–177. <https://doi.org/10.1017/S0024282911000739>

Zhurbenko, M. P., & Kobzeva, A. A. (2016). Further contributions to the knowledge of lichenicolous fungi and lichenicolous lichens of the Northwest Caucasus, Russia. *Opuscula Philolichenum*, 15, 37–55.

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.

Zhurbenko, M. P., Tadome, K., & Ohmura, Y. (2018). *Pronectria japonica* species nova and a key to the lichenicolous fungi and lichens growing on *Ochrolechia*. *Herzogia*, 31(1), 494–504. <https://doi.org/10.13158/heia.31.1.2018.494>

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>

РОЗДІЛ 6.

КУЛЬТУРАЛЬНІ ОСОБЛИВОСТІ ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ

Експериментальні підходи до вивчення ліхенофільних грибів значною мірою залежать від їх культивування та підтримки чистих культур цих грибів. Десятки видів були виділені на сьогодні, і вони були використані під час вивчення взаємодії у системі «лишайник-паразит». Слід зазначити, що методи культивування ліхенофільних грибів та мікроміцетів, у цілому, ідентичні, тому певна частина ліхенофільних грибів може бути успішно культивована (Lawrey, 2002).

Дослідження ліхенофільних грибів у культурі було розпочато відносно нещодавно, адже таксономічні дослідження цих грибів спирались на анатомо-морфологічні та еколого-субстратні характеристики. Лише в окремих роботах, автори використовували методи культивування для досліджень ліхенофільної мікобіоти. Зокрема, Р. Лоуен та Д. Хоксворт під час дослідження особливостей росту в культурі ліхенофільного піреноміцета *Pronectria santessonii* (Lowen & Hawksworth, 1986) встановили, що при моноспоровому культивуванні утворюються колонії *Acremonium* подібних грибів, що вказувало на відповідність анаморфної і телеоморфної стадії цих грибів.

У своїх дослідженнях П. Крітенден разом з колегами (Crittenden et al., 1995) проводили культивування широкого спектра (1183 видів) грибів, що є лишайниковими мікобіомами та ліхенофільних грибів. У результаті вони виявили, що ліхенофільні гриби складніше культивувати ніж мікобіонт (31 % ліхенофільних грибів були успішно культивовані, у порівнянні з 42% грибів-мікобіонтів). Автори припустили, що специфічні трофічні пристосування обмежують успішну культивацію цих грибів

6.1 Рід *Acremonium*

Acremonium є поліфілетичним родом анаморфних сумчастих грибів, що об'єднаний за рахунок таких анатомо-морфологічних показників як висхідні септовані гіфи, латеральні конідіогенні клітини з фіалідою та 0(1–3) клітинні

конідії (Gams, 1971; Summerbell et al., 2011). Слід зазначити, що одна з найбільш ґрунтовних і об'ємних ревізій цього анаморфного роду була проведена В. Гамсом (Gams, 1971) на основі отриманих культур *Acremonium* подібних грибів. Саме тому, автор вказує на використання культуральних особливостей як однієї з важливих таксономічних ознак у межах групи. З іншого боку, це перший етап нарощування біомаси для подальших досліджень нуклеотидних послідовностей.

На території степової зони України було виявлено трьох представників роду *Acremonium*, що зростають на слані лишайників: *Acremonium caloplacae* Khodos. & Darmostuk ad int., який уражає апотеції поширеного епіфітного лишайника *Athallia pyracea*; *Acremonium egyptiacum*, який було виділено в чисту культуру зі слані епігейного виду *Enchylium tenax*; а також, *Acremonium* cf. *rhabdosporum*, який масово уражає слань *Cetraria aculeata*. Серед цих трьох видів, лише два вдалося виділити в чисту культуру, що надалі допомогло отримати нуклеотидну послідовність ITS ділянок рибосомальної ДНК, яка є основою для подальших філогенетичних досліджень цих грибів.

Acremonium caloplacae Khodos. & Darmostuk ad int. (Рис. 6.1)

Господар. На апотеціях *Athallia pyracea*.

Культуральні особливості. Не досліджені.

У цілому, в природі цей вид було відмічено у зимовий період (температура навколишнього середовища коливалась від +1 до 0° С) на апотеціях лишайника-господаря. Він характеризується розвитком пухких світло рожевих колоній, коротких конідіогенних клітин (18,2–)20,4–26,0(–30,2) × (4,2–)5,6–8,0(–9,2) мкм (n=20) та двоклітинних безбарвних еліпсоїдних конідій, які звужені біля септи (16,4–)19,4–25,0(–28,4) × (4,4–)5,6–7,0(–8,0) мкм (n=25). Під час культивування цих зразків, відповідно до розробленого протоколу (при 25° С з почерговими 12-годинними світловими та безсвітловими періодами), ріст колонії гриба не спостерігали. Подальші дослідження були спрямовані на отримання культури цього виду та підтримки її росту за температури +2° С (минаючи етап ініціації росту при вищих температурах у термостаті).



Рис. 6.1 *Acremonium caloplacae* на апотеціях *Athallia pyracea*.

Подальші дослідження зразків цього ліхенофільного гіфоміцета потребують підбору оптимальних умов культивування на агаризованих живильних середовищах, з метою отримання чистих культур та виділення тотальної ДНК.

Acremonium cf. *rhabdosporum* W. Gams 1971 (Рис. 6.4)

Господар. Нижня частина куртин *Cetraria aculeata*.

Культуральні особливості. Культури ліхенофільного гриба отримали на двох агаризованих поживних середовищах (КДА та МЕА). Слід зазначити, що культури на мальт екстракт агарі ростуть з низькою швидкістю, тому для підтримання чистих культур та їх подальшого пересіву використовували картопляно-декстрозний агар. Колонії гриба округлі до овальних, пухкі, з більш-менш рівною поверхнею, 16–22 мм у діаметрі на 7 день після культивування, край колонії нечіткий, світлий, складається з нещільних гіф; колонії блідо помаранчеві

з верхнього боку, реверзум – сіро-помаранчевий; повітряний міцелій незначний та розвивається ближче до центру колонії; центр колонії горбоподібний; хламідоспори не спостерігали; ексудат відсутній. Кондіогенні клітини прямостоячі 30–50 мкм завдовжки, кондієносці відсутні або дуже короткі, нерозгалужені, до 2–5 мкм завдовжки, конідії 0(–1) септовані $(4,1–)5,1–7,3(–9,3) \times (1,5–)1,8–2,8(–3,0)$ мкм (n=40). Частота трапляння 2-клітинних конідій становить приблизно 6 %. Хлімілоспори не спостерігали.

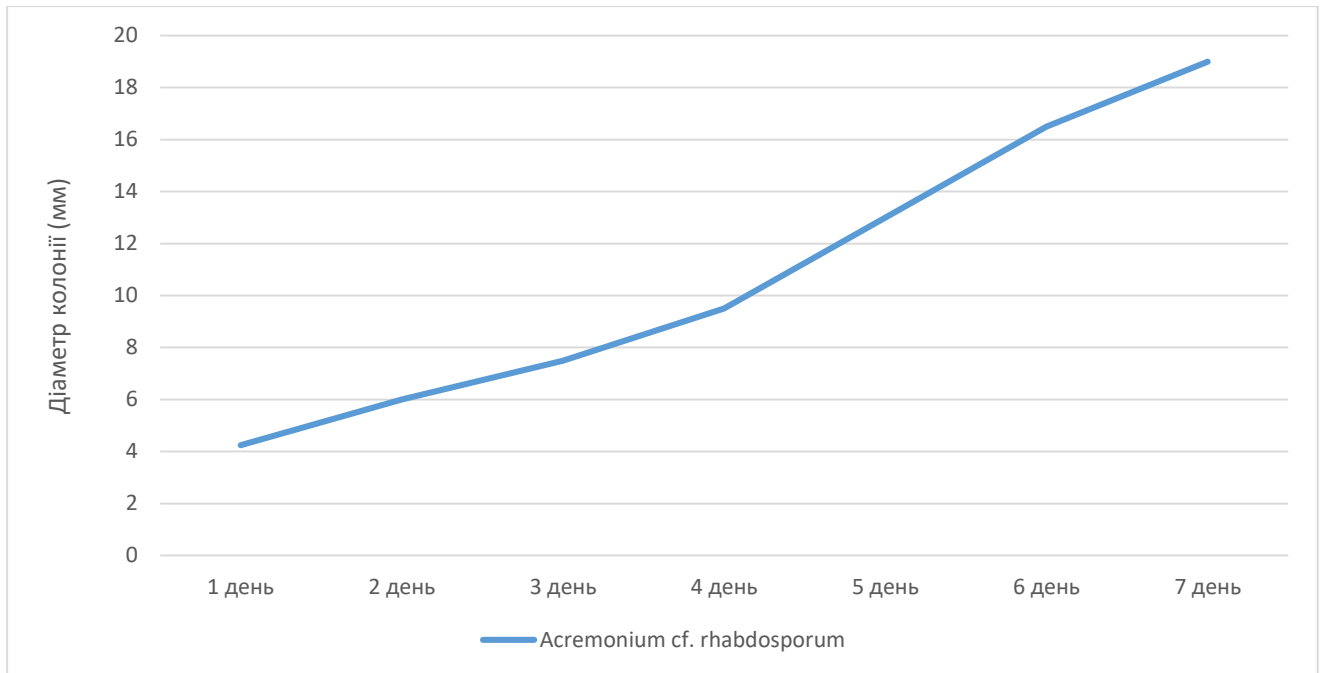


Рис. 6.2 Радіальний приріст колоній *Acremonium cf. rhabdosporum* на PDA.

Радіальний ріст колоній *Acremonium cf. rhabdosporum* є більш-менш рівномірним протягом усього дослідного періоду (Рис. 6.2). Середні показники радіального росту колоній для всієї вибірки становлять 0,10 мм/год, що можна оцінити як середні. Отримані результати свідчать про те, що для виділення *Acremonium*-подібних видів в культуру потрібно проводити багаторазове розділення колоній. Це призведе до очищення від видів зі високими показниками швидкості росту, такими як *Alternaria*, *Trichoderma*, *Penicillium* тощо. Також, надалі для дослідження антигрибкових та антибактеріальних властивостей цього гриба потрібно планувати експеримент таким чином, щоб пересів агресивного патогена

проводити уже на більш зрілі колонії для нівелювання ефекту захоплення поверхні агаризованого живильного середовища видами, які мають високу швидкість росту.

Отримані культури відрізняються від описаних у протокозі (Gams, 1971) більшими блідо помаранчевими колоніями (на противагу до 10 см на 10 день культивування світло сірим колоніям).

Відповідно до результатів аналізу отриманої нуклеотидної послідовності ITS ділянки рибосомальної РНК, він має високий рівень подібності до *Acremonium rhabdosporum* (Генбанк № MH858850.1, рівень ідентичності становить 535/551(97%), 2 гапса (0 %)), проте від останнього зразок відрізняється морфологією конідій. Також, досліджені зразки морфологічно подібні до *Acremonium lichenicola*, проте результати порівняння з послідовностями, що депоновано в Генбанку вказують на їх відмінності (Генбанк № MH859549.1; рівень ідентичності становить 522/554(94%), 10 гапсів (1 %)). Таксономічна приналежність дослідженого зразка залишається невизначеною та потребує подальших цілеспрямованих досліджень. Адже, зважаючи на досить низьку представленість послідовностей у відповідних базах (NCBI, UNITE тощо), складно реконструювати філогенетичне дерево, тому залучення більшої кількості зразків *Acremonium*-подібних грибів є важливою складовою розвитку цього напрямку.

Acremonium egyptiacum (J.F.H. Veuma) W. Gams (Рис. 6.4)

Господар. Вид утворює яскраво рожеві колонії на слані поширеного епігейного лишайника *Enchylium tenax*. У цілому, має досить широку еколого-субстратну приуроченість та був ізольований з рослинних залишків, ґрунту та з рослинних тканин (Summerbell et al., 2018).

Культуральні особливості. Колонії гриба отримали на картопляно-декстрозному агарі, спроби отримати їх на інших живильних середовищах були безрезультатними. Колонії гриба округлі, пухкі, з більш-менш рівною поверхнею, 20–30 мм у діаметрі на 7 день після культивування, край колонії нечіткий, світліший ніж сама колонія, нещільний; колонії блідо рожеві з верхнього боку, реверзум – сірий; повітряний міцелій незначний та розвивається ближче до центру

колонії; центр колонії горбоподібний; хламідоспори не спостерігали; ексудат відсутній. Слід зазначити, що у типовому описі колонії, який наводив В. Гамс (Gams, 1971) зазначено, що під час споруляції конідіальна маса набуває сіро-зеленого кольору, а також у деяких колоніях спостерігав утворення склероціїв. Проте, для колоній гриба, що були ізольовані зі слані лишайника, ці ознаки не спостерігали. Характерними ознаками виду є конідіогенні клітини 35–55 мкм завдовжки, конідієносці розвинені, численні, поодинокі, до 50 мкм завдовжки, а також розміщені у недовгі ланцюги, конідії зрідка агреговані в апікальній частині конідіогенної клітини, одноклітинні з округлими кінцями, $(3,8-4,2-4,6(-5,0) \times (1,4-1,6-1,8(-2,0))$ мкм (n=40).

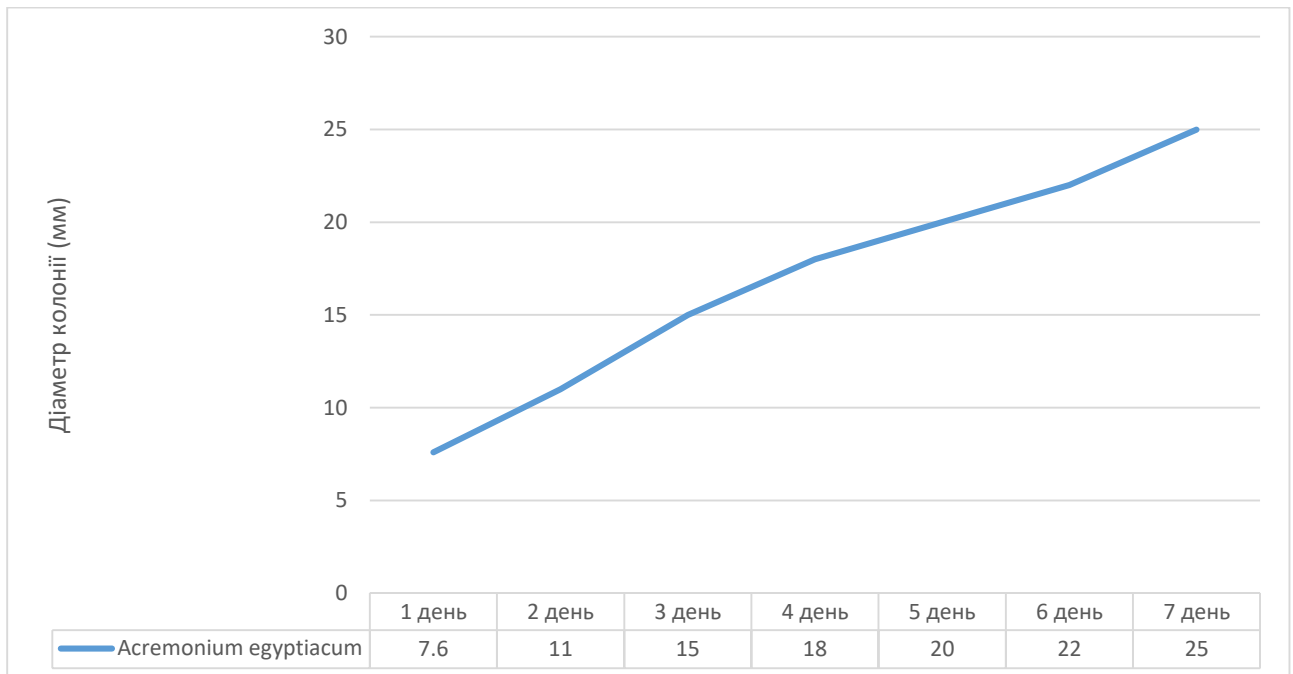


Рис. 6.3 Радіальний приріст колоній колоній *Acromonium egyptiacum*.

Показники радіального приросту досліджених колоній *A. egyptiacum* відповідають аналогічним показникам у виду наведеного вище і становить 0,10 мм/год (Рис. 6.3). Слід зазначити, що ці показники у типовому описі значно нижчі, адже на 10 день після пересіву діаметр колоній становив 16–18 мм.

Отримані культури морфологічно не відрізняються від зазначених у протолозі (Gams, 1971).

Виявлені зразки мають деякі відмінності від типового опису, проте базовий пошук нуклеотидних послідовностей, які депоновані до бази NCBI, за допомогою інструменту BLAST, вказує на високу ідентичність до двох послідовностей *Acremonium egyptiacum* – Генбанк № MH858456.1, рівень ідентичності становить 531/534 (99 %), 1 гапс (0 %) та Генбанк № MH864727.1, рівень ідентичності становить 530/534 (99 %), 1 гапс (0 %).

6.2 Під *Didymocyrtis*

Таксономічні дослідження роду *Didymocyrtis* Vain. останнім часом мають тенденцію до значного збільшення кількості видів за рахунок аналізу нуклеотидних послідовностей (Ertz et al., 2015; van den Boom & Clerc, 2017; Khodosovtsev et al., 2018). Зокрема, межі роду розширили за рахунок видів, що утворюють лише анаморфну стадію та історично розглядали як представників окремого поліфілетичного роду *Phoma*. Таким чином культивування видів на штучних поживних середовищах мало важливе значення для проведення подібних ревізій.

У цілому, в Україні відомо кілька ліхенофільних представників роду. Зокрема, *Didymocyrtis cladoniicola*, який уражає широкий спектр видів, проте був описаний зі слані *Cladonia* spp.; *D. epiphyscia*, що уражає слань та апотеції *Physcia adscendens* та *Xanthoria parietina*; *D. melanelixiae* на слані *Platismatia glauca*; *D. pseudeverniae* на *Pseudevernia furfuracea*, а також *D. ramalinae* на слані кількох епілітних представників роду *Ramalina* (Дармостук, 2016; Darmostuk & Khodosovtsev, 2017). Нещодавно ми описали один вид як новий для науки з півдня України на слані *Cetraria aculeata* – *D. trassii* (Khodosovtsev et al., 2018).

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

Господар. Вид може уражати досить широкий спектр різних груп лишайників-господарів (18 видів). Проте, наші дослідження були направлені на культивування і подальше секвенування двох зразків *Phoma*-подібних грибів, що були виявлені на слані поширеного епіфітного лишайника *Parmelia sulcata* та не менш поширеного епігейного виду *Xanthoparmelia pokornyi*.

Культуральні особливості. Колонії грибів для дослідження було отримано на картопляно-декстрозному агарі. Колонії гриба округлі, ростуть рівномірно, щільні, у деяких колоніях спостерігали концентричні формування конідіом, з рівною поверхнею, 24–28 мм у діаметрі на 7 день після початку культивування; колонії блідо рожеві з верхнього боку (проте за рахунок масового утворення пікнід, стають темно сірі), реверзум – сірий; край колонії вохристий та нещільний; повітряний міцелій незначний та слабкорозвинений; центр колонії рівний; хламідоспори не спостерігали; ексудат відсутній. Пікнідіальні конідіоми утворюються на 5 день після культивування, також слід зазначити, що починаючи з 3 дні відбувалось різке гранулоподібне потемніння поверхні колонії. Конідіоми кулясті до грушоподібних, чорні, до 150 мкм у діаметрі, конідіогенні клітини ампулоподібні, розміщені на внутрішній поверхні стінки конідіоми, (2,4–)3,0–3,8(–4,2) мкм (n=20) у діаметрі, конідії еліпсоїдні, безбарвні, одноклітинні, з двома олійними краплями, (5,8–)6,0–7,8(–9,2) × (2,0–)2,2–2,8(–3,2) мкм (n=40).

Отримані культури ліхенофільного гриба відповідають відомостям, які зазначені у літературних джерелах (Trakunyingcharoen et al., 2014).

Дослідження анатомо-морфологічних та культуральних особливостей зразків гриба, що були ізольовані з двох лишайників господарів, мають ідентичні показники. Це дає підстави стверджувати, що *Didymocyrtis cladoniicola* може уражати ці два лишайники. За допомогою базового пошуку нуклеотидних послідовностей, які депоновані до бази NCBI, з використанням інструменту BLAST, встановлено, що вони мають подібність до *Didymocyrtis cladoniicola* Генбанк № KP170642.1, рівень ідентичності становить 540/542 (99%), 2 гапса (0 %).

Didymocyrtis epiphyscia Ertz & Diederich

Господар. Вид може уражати кілька епіфітних видів з родів *Physcia* та *Xanthoria*. Оскільки зразки KHER, що відмічено на *Physcia adscendens* зібрані у 2009 році і є відносно старими, провести їх успішне культивування не вдалося. Саме тому, були отримані зі зразків, що уражають апотеції *Xanthoria parietina*.

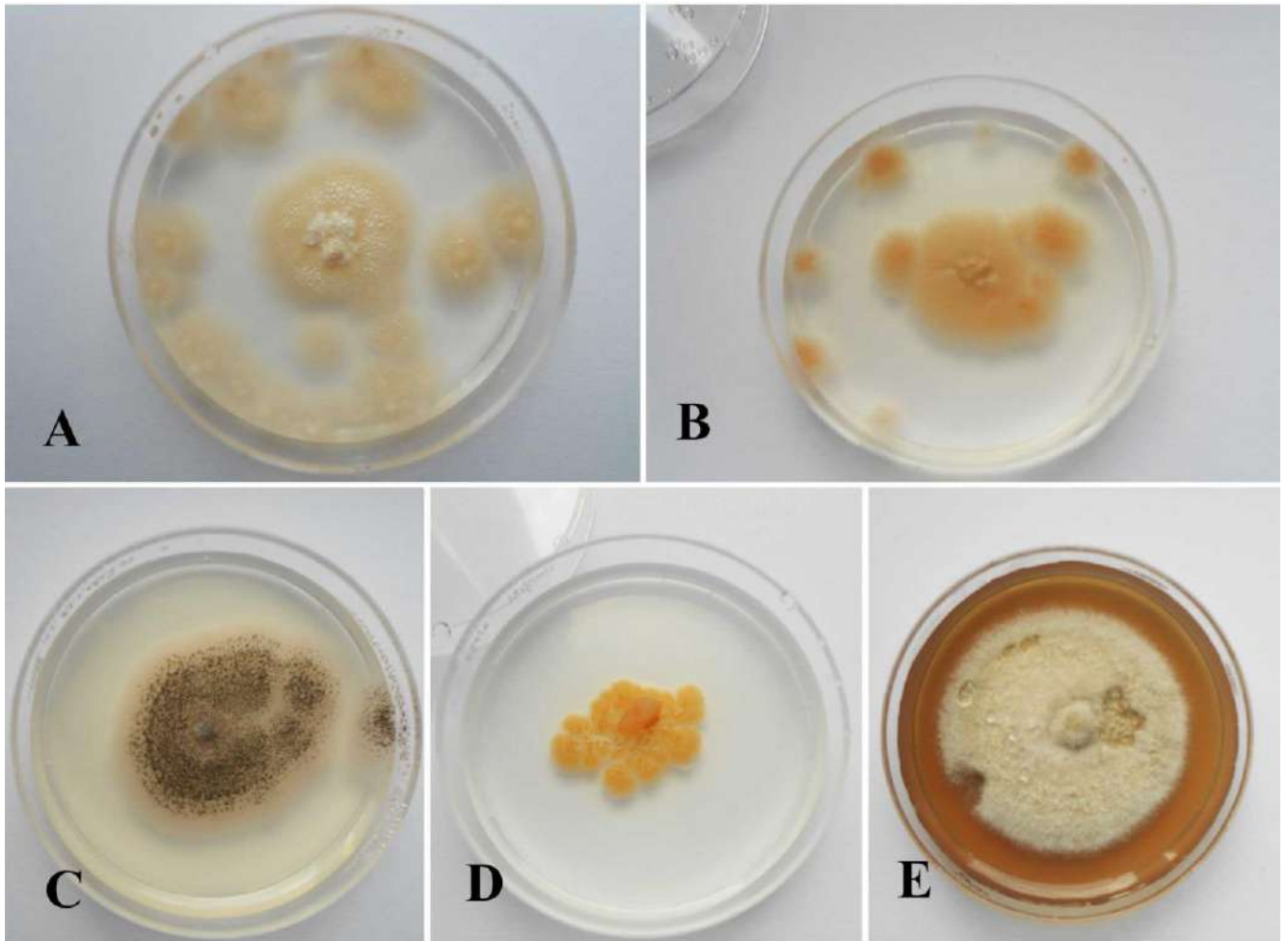


Рис. 6.4 Отримані культури ліхенофільних грибів (усі на КДА на 7 день): А – *Acremonium* cf. *rhabdosporum*; В – *A. egyptiacum*; С – *Didymocyrtis cladoniicola*; D – “*Phoma candelariellae*”; Е – *D. epiphyscia*.

Культуральні особливості. Колонії гриба для дослідження було отримано на картопляно-декстрозному та мальт екстракт агарях. Колонії округлі, пухкі, ростуть рівномірно, з рівною поверхнею, 20–28 мм у діаметрі на 7 день культивування; колонії світло-сірі з верхнього боку (проте за рахунок масового утворення повітряного міцелію стають брудно-білими), реверзум – сірий; край колонії вохристий та нещільний; повітряний міцелій добре розвинений та утворюється по всій площі колонії; центр колонії рівний; хламідоспори не спостерігали; ексудат відсутній. Пікнідіальні конідіями утворюються на 20 день після культивування, також слід зазначити, що вони досить нечисленні і малопомітні за рахунок повітряного міцелію. Конідіями кулясні, чорні, до 150 мкм у діаметрі, конідіогенні клітини ампулоподібні, безбарвні, (2,2–)3,0–3,6(–4,0) мкм

(n=20) у діаметрі, конідії еліпсоїдні, безбарвні, одноклітинні, з двома олійними краплями, $(4,0-4,6-6,2(-7,8) \times (3,2-3,4-4,2(-5,4))$ мкм (n=40).

Радіальна швидкість росту колонії є відносно високою і становить 0,12–0,15 мм/год. Результати дослідження культуральних особливостей отриманих ізолятів гриба свідчать про те, що вид під час свого росту на картопляно-декстрозному агарі, який є безбарвним, забарвлює його у світло-коричневий колір. Подібна зміна кольору поживного середовища вказує на те, що відбувається накопичення речовин, що продукує колонія гриба. Ідентифікація та подальші дослідження властивостей цих речовин є досить актуальним завданням при біотехнологічному чи фармацевтичному використанні ліхенофільних грибів.

“Phoma candelariellae” Z. Косакaya & Нalісі

Господар. Вид було ізольовано з апотеціїв кальцифільного лишайника *Candelariella aurella*, на якому групи плодових тіл гриба викликають незначне пригнічення розвитку гриба.

Культуральні особливості. Колонії гриба були отримані на картопляно-декстрозному агарі. Колонії округлі, щільні, ростуть рівномірно, з рівною поверхнею, 12–16 мм у діаметрі на 7 день після початку культивування; колонії яскраво помаранчеві з верхнього боку, реверзум брудно-помаранчевий; край колонії вохристий та нещільний; повітряний міцелій незначний та слабкорозвинений; центр колонії горбоподібний; хламідоспори не спостерігали; ексудат відсутній. Утворення поодиноких пікнідіальних конідіом спостерігали на 23 день після початку культивування. Конідіоми кулясті, чорні, до 100 мкм у діаметрі. Конідіогенні клітини безбарвні, ампулоподібні, $(3,2-4,0-4,6(-5,0))$ мкм (n=20) у діаметрі, конідії кулясті до напівкулястих, одноелітинні, з однією олійною краплею, $(3,4-4,6-5,4(-6,0) \times (3,0-3,4-3,8-4,5(-5,4))$ мкм (n=40).

Радіальна швидкість росту колоній є у кілька разів нижчою ніж у інших досліджених видів роду і знаходиться в діапазоні 0,05–0,07 мм/год. Це викликає певні труднощі під час культивування цього зразка та подальшого пересіву, адже під час контамінації іншими грибами, які мають високу швидкість росту,

досліджений зразок не росте і вся поверхня агаризованого живильного середовища була захоплена іншими патогенами.

Слід зазначити, що ініціація проростання конідій при ізоляції гриба з субстрату була досить тривалою у часі, тому перші колонії спостерігали на 16 день після початку ізоляції на поживне середовище.

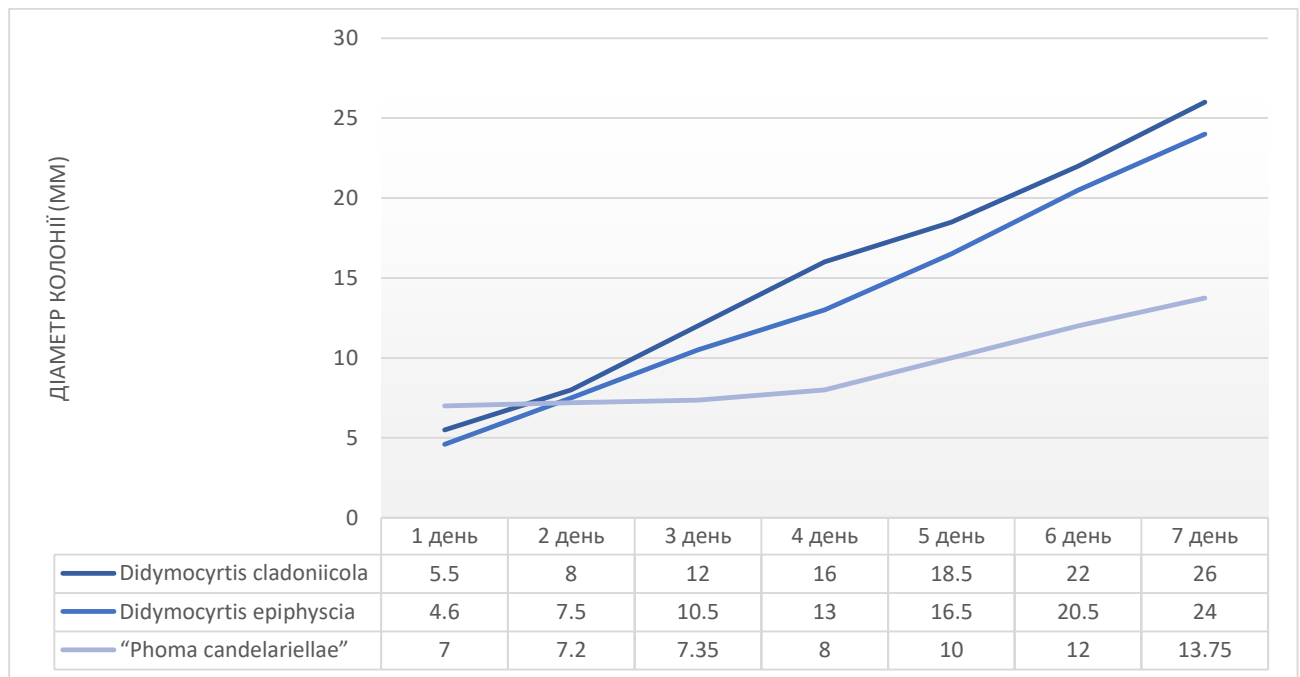


Рис. 6.5 Радіальний приріст колоній видів роду *Didymocyrtis*.

Вид було описано у 2015 році з Туреччини лише на основі незначних морфологічних відмінностей з іншими видами (Kosaka et al., 2015). Оскільки, для декількох ліхенофільних видів роду *Phoma* дослідження показали приналежність до роду *Didymocyrtis* (Ertz et al., 2015), то досить нелогічним є опис нових видів реферованих як *Phoma* без отриманих культур та нуклеотидних послідовностей окремих генів. Саме на це вказують автори у останньому світовому зведенні щодо ліхенофільних грибів (Diederich et al., 2018), де *P. candelariellae* віднесений до *Didymocyrtis* без формальної комбінації відповідно до вимог Міжнародного кодексу номенклатури водоростей, рослин і грибів.

У результаті проведених досліджень отримано культури на агаризованому живильному середовищі представників родів *Acremonium* та *Didymocyrtis*. Вперше отримано культуру ліхенофільного гриба “*Phoma candelariellae*”, що є важливою складовою для визначення сучасного систематичного положення цього виду. Дослідження особливостей отримання колоній на живильних середовищах, вказують на те що, потрібен постійний візуальний контроль отриманих колоній та багаторазове пересівання. Отримані культури стали основою для виділення тотальної ДНК цих представників СТАВ методом. Ці відомості є важливим напрацюванням для подальших філогенетичних досліджень представників цих родів.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ДО РОЗДІЛУ 6.

Дармостук, В. В. (2016). Лишайники та ліхенофільні гриби запроектованого заповідного урочища «Віршовчина балка» (м. Херсон). *Наука і Методика: Збірник наукових праць* (С. 16–19). Херсон: ХДУ.

Crittenden, P. D., David, J. C., Hawksworth, D. L., & Campbell, F. S. (1995). Attempted isolation and success in the culturing of a broad spectrum of lichen-forming and lichenicolous fungi. *New Phytologist*, 130(2), 267–297.

Darmostuk, V. V., & Khodosovtsev, A. Ye. (2017). Lichenicolous fungi of Ukraine: an annotated checklist. *Studies in Fungi*, 2(1), 138–156. <https://doi.org/10.5943/sif/2/1/16>

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>

Ertz, D., Diederich, P., Lawrey, J. D., Berger, F., Freebury, C. E., Coppins, B., ... Hafellner, J. (2015). Phylogenetic insights resolve Dacampiaceae (Pleosporales) as polyphyletic: *Didymocyrtis* (Pleosporales, Phaeosphaeriaceae) with *Phoma*-like anamorphs resurrected and segregated from *Polycoccum* (Trypetheliales, Polycoccaceae fam. nov.). *Fungal Diversity*, 74(1), 53–89. <https://doi.org/10.1007/s13225-015-0345-6>

Gams, W. (1971). *Cephalosporium-artige Schimmelpilze (Hyphomycetes)*. Stuttgart: G. Fischer.

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>

Kocakaya, Z., Halıcı, M. G., & Kocakaya, M. (2015). *Phoma candelariellae* sp. nov., a lichenicolous fungus from Turkey. *Mycotaxon*, 130, 1185–1189. <http://dx.doi.org/10.5248/130.1185>

Lawrey, J. D. (2002). Isolation and culture of lichenicolous fungi. In *Protocols in Lichenology* (pp. 75–84). Berlin: Springer Berlin Heidelberg.

Lowen, R., & Hawksworth, D. L. (1986). *Nectriella santessonii*, a new lichenicolous pyrenomycete with an *Acremonium* anamorph. *The Lichenologist*, 18, 321–328.

Summerbell, R. C., Gueidan, C., Schroers, H.-J., de Hoog, G. S., Starink, M., Rosete, Y. A., ... Scott, J. A. (2011). *Acremonium* phylogenetic overview and revision of *Gliomastix*, *Sarocladium*, and *Trichothecium*. *Studies in Mycology*, 68, 139–162. <https://doi.org/10.3114/sim.2011.68.06>

Summerbell, R., Gueidan, C., Guarro, J., Eskalen, A., Crous, P., Gupta, A., ... Scott, J. (2018). The protean *Acremonium*. *A. sclerotigenum/egyptiacum*: revision, food contaminant, and human disease. *Microorganisms*, 6(3), 88. <https://doi.org/10.3390/microorganisms6030088>

Trakunyingcharoen, T., Lombard, L., Groenewald, J. Z., Cheewangkoon, R., Toanun, C., Alfenas, A. C., & Crous, P. W. (2014). Mycoparasitic species of *Sphaerellopsis*, and allied lichenicolous and other genera. *IMA fungus*, 5(2), 391–414.

van den Boom, P., & Clerc, P. (2017). Further new or interesting lichens and lichenicolous fungi from La Palma (Canary Islands, Spain). *Folia Cryptogamica Estonica*, 54, 117–123. <https://doi.org/10.12697/fce.2017.54.15>

РОЗДІЛ 7.

ОХОРОНА ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ

7.1 Ліхенофільні гриби в об'єктах природно-заповідного фонду

У 1992 році у місті Ріо-де-Жанейро (Бразилія) було визначено основні стратегічні напрямки оцінки, прогнозування змін, збереження та охорони біологічного різноманіття Землі й, як результат, підписано Конвенцію про охорону біорізноманіття. Україна також підписала цей документ у 1992 році та ратифікувала його у 1994 році. Відповідно до нього, у межах країни має бути проведений відповідний природно-заповідний менеджмент, що буде містити дослідження біорізноманіття, моніторинг його автогенних та екзогенних змін, а також пропагувати та розробляти методологію його охорони як «in situ», так і «ex situ».

Історично склалось, що через специфіку цієї групи, а саме через зростання на лишайниках та використання цієї ознаки як таксономічної, ліхенофільні гриби збирали під час планомірних ліхенологічних досліджень територій та об'єктів природно-заповідного фонду України. Проте аналізуючи узагальнення щодо ліхенорізноманіття заповідників та національних природних парків степової зони України (Дармостук, 2015; Ходосовцев et al., 2017), бачимо, що ліхенофільна мікобіота вивчена на досить низькому рівні, а для окремих заповідних територій відомості про ліхенофільні гриби відсутні взагалі. Для більшості територій кількість цих грибів коливається у межах 2–10, а для Природного Заповідника «Єланецький степ» – цей список складав 14 видів. Зважаючи на те, що для найбільш вивчених заповідників та НПП загальний список виявлених лишайників сягає позначки 150–170 видів, тому це свідчить про те, що ліхенофільні гриби в об'єктах та територіях ПЗФ вивчені на низькому рівні.

Серед 168 виявлених на території степової зони ліхенофільних грибів та лишайників, 110 видів (або 65,4 % від загальної кількості) було виявлено в об'єктах та територіях ПЗФ різного рівня та статусу. Інші 58 видів виявлено у цінних природних ландшафтах, а також на антропогенних субстратах (бетон, азбест тощо).

У цілому, подібний розподіл, коли більша частина видів приурочена до зростання на територіях, які охороняються, і, як наслідок, їх біотопи не будуть знищені або зазнаватимуть порівняно менше негативного антропогенного пресингу, позитивно характеризують стан охорони ліхенофільних грибів і зменшують загрози різкої втрати їх різноманіття.

Заповідники та НПП представлені на території степової зони досить дифузно. Як наслідок, значна кількість різних біотопів охоплена цими об'єктами та охороняється відповідним до законодавства чином. Для порівняння різноманіття ліхенофільних грибів, ми обрали одинадцять об'єктів ПЗФ: Біосферний заповідник «Асканія-Нова ім. Ф.Е. Фальц-Фейна» (А), Чорноморський біосферний заповідник (В), Луганський природний заповідник (С), Природний заповідник «Сланецький Степ» (D), відділення Кам'яні Могили (Е) та відділення Кальміуське (F) Українського степового природного заповідника, національні природні парки «Азово-Сиваський» (G), «Білобережжя Святослава» (H), «Бузький Гард» (I), «Нижньодніпровський» (J), а також «Олешківські піски» (K) (Рис. 7.1). Для порівняння використовували дані, що відомі з літературних джерел, гербарних матеріалів, а також власні збори. Серед представлених територій лише для Луганського природного заповідника список наведений виключно за матеріалами наукових статей (Nadyeina, 2009; Русіна et al., 2010).

Для більшості проаналізованих ліхенофільних мікобіот кількість ліхенофільних грибів знаходиться в межах 10–20 видів, проте для двох ліхенофільних мікобіот НПП це число є приблизно вдвічі більшим. Це ліхенофільні мікобіоти НПП «Бузький Гард» (41 вид або 24,4 % від загальної кількості видів степової зони України), який складається з кількох територіально відокремлених фрагментів, які репрезентують досить високе різноманіття біотопів серед яких є гранітні каньйони, дубово-ясеневі парки, петрофітні степи, зарості чагарників тощо. Також, ще одним НПП на території якого виявлено 42 види (25,2 %) ліхенофільних грибів – це Нижньодніпровський.

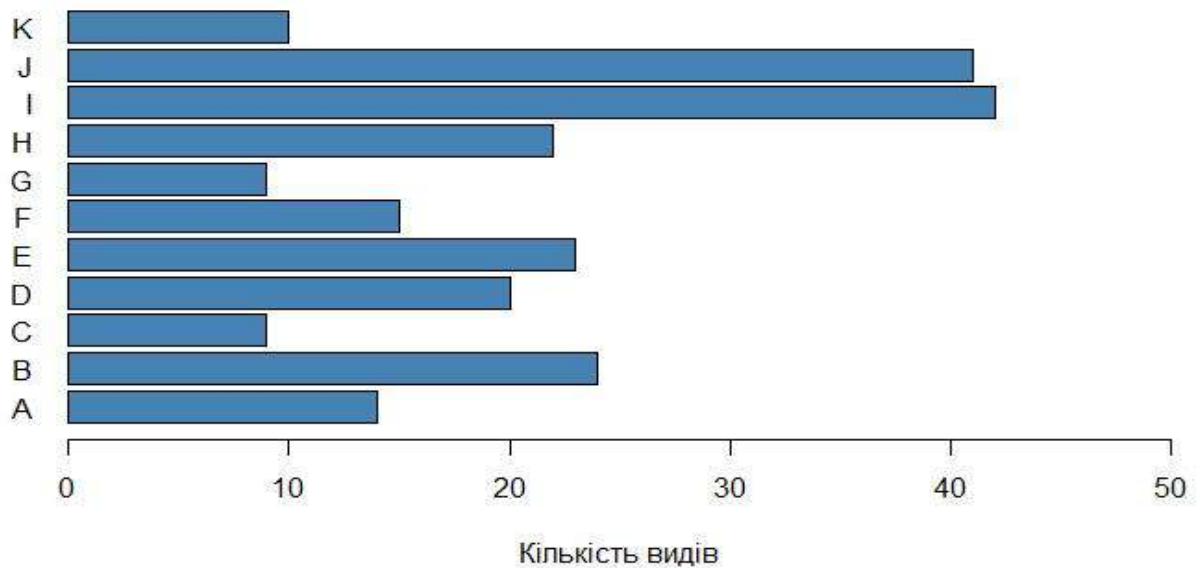


Рис. 7.1 Заповідники та Національні природні парки за кількістю видів (літерні позначення відповідають об'єктам, що наведені вище).

У випадку цього об'єкту, то лише 8% його території займає суша, проте різноманіття його біотопів є також високим. Зокрема, тут представлені заплавні ліси, петрофітні степи, лесові та вапнякові відслонення різного ступеня деструкції (від вапнякового рухляку до масивних валунів та скель) тощо.

Результати кластерного аналізу між ліхенофільними мікобіотами об'єктами ПЗФ представлені на Рис. 7.1. Аналіз отриманої кластерної дендрограми показує, що досліджене різноманіття ліхенофільних грибів заповідників та НПП утворюють два принципово різних кластера, які відрізняються між собою на досить високому рівні. Перша група об'єднує локальні ліхенофільні мікобіоти, що зростають на некальцифільних лишайниках, тобто тих, що приурочені до силікатних відслонень Українського кристалічного щита. Серед цієї класи, високим рівнем подібності видового складу характеризуються дві ліхенофільні мікобіоти відділень Українського степового природного заповідника та Луганського природного заповідника. Ці заповідні об'єкти мають досить схожі флористичні списки ліхенофільних грибів, що тісно корелює з географічним положенням та

геологічною будовою цих територій (у випадку відділень Кам'яні Могили та Кальміуське УСПЗ рівень ідентичності ліхенофільних мікобіот є максимальним). Разом з цією клядою ліхенофільних мікобіот східних та південно-східних територій групується і ліхенофільна мікобіота НПП «Бузький Гард». Оскільки список видів для цього об'єкту вдвічі більший за рахунок різноманіття біотопів, які не представлені на територіях трьох об'єктів наведених вище, то і рівень подібності між ними є низьким.

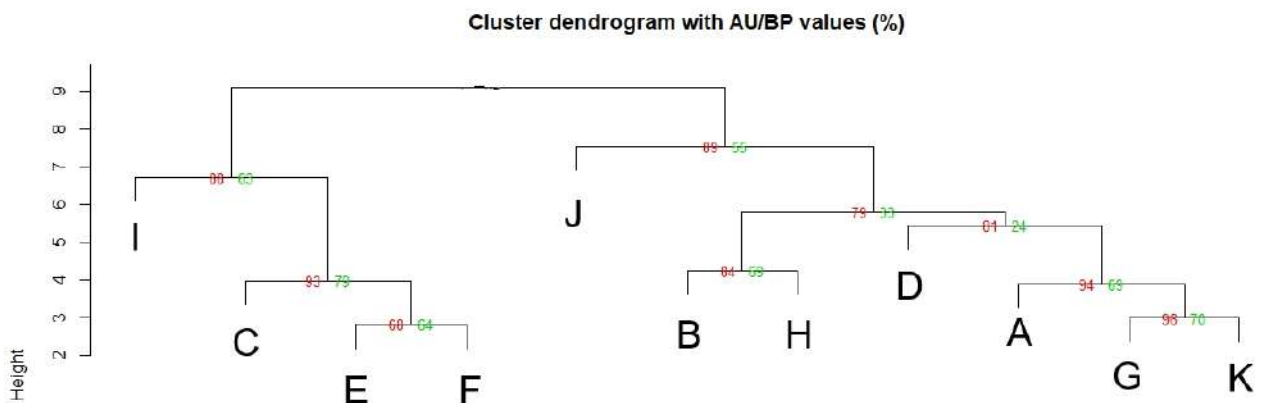


Рис. 7.2 Кладограма подібності досліджених ліхенофільних мікобіот заповідників та національних природних парків.

Інша група об'єктів – це території з псамофітними, петрофітними та парковими ландшафтами. Окремою клядою з високим рівнем підтримки є клада ліхенофільної мікобіоти НПП «Азово-Сиваський» та «Олешківські піски». Біотопи цих двох територій, а саме алювіальні піски та присиваські степи разом з черепашковими приморськими косами визначають ідентичне різноманіття лишайників та ліхенофільних грибів на них. Також, досить цікавим виявилось положення у межах клядограми ліхенофільних мікобіот Біосферного заповідника «Асканія-Нова ім. Ф.Е. Фальц-Фейна», який знаходиться у взаємозв'язку з двома НПП, які наведені вище.

Ліхенофільні мікобіоти Чорноморського біосферного заповідника та НПП «Білобережжя Святослава» за результатами кластерного аналізу об'єднані у чітку відокремлену кладу. Слід зазначити, що ліхенофільні мікобіоти обох об'єктів вивчена на досить високому рівні, тому не викликає сумнівів, що на подібність списків ліхенофільних грибів обох територій впливає їх географічна близькість, і, як наслідок, подібність біотопів. Зокрема, на цих територіях достатньою мірою представлені природні дубові та березові ліси, псамофітні степи, прибережні коси, піщані острови тощо.

Положення ліхенофільних мікобіот об'єктів, що приурочені до вапнякових відслонень, а саме Природного заповідника «Сланецький степ» та НПП «Нижньодніпровський», є досить дифузним, а самі об'єкти не об'єднані в одну кладу. Гіпотетично, це пов'язано з тим, що вони репрезентують різні за обсягом списки видів ліхенофільних грибів. Зокрема, подібна різниця у списках обумовлена більшим різноманіттям біотопів НПП «Нижньодніпровський», у той час як Сланецький степ у порівнянні з попереднім характеризується домінуванням петрофітних степів з нечисленними вапняковими та мергелевими відслоненнями.

Отже, у результаті проведених досліджень встановлено, що 110 видів (або 65,4 % від загальної кількості) ліхенофільних грибів та лишайників трапляються у межах територій та об'єктів природно-заповідного фонду України. За допомогою методу кластерного аналізу, проведено порівняння окремих ліхенофільних мікобіот об'єктів за списками ліхенофільних грибів і встановлено, що розподіл окремих гілок кладограми корелює з особливостями біотопів, що представлені на цих територіях. Зокрема, підтверджується припущення, що рівень видового багатства ліхенофільної мікобіоти та ліхенобіоти в цілому залежить від багатства біотопів окремої території.

7.2 Ліхенофільні гриби лишайників занесених до Червоної книги України та регіональних списків

Ліхенофільні гриби – це постійні компоненти природних екосистем, що приурочені до зростання на лишайниках та за рахунок специфічного способу

життя, мікроскопічних розмірів та труднощів при ідентифікації, їх визначення складне навіть для спеціалістів. Зважаючи на відносну складність групи жодного ліхенофільного гриба чи лишайника не включено до природоохоронних документів різного рівня.

Міжнародний союз охорони природи розробив категорії та критерії, які покликані забезпечити якісно нову та об'єктивну базу для оцінки ризиків та загроз знищення видів (МСОП, 2017). У випадку грибів, а саме макроміцетів та макролишайників (важливим є їх відносно великі розміри та нескладна ідентифікація) подібні критерії та категорії знаходять своє широке застосування у багатьох Європейських червоних списках та подібних природоохоронних документах.

В Україні активно починають впроваджувати та оцінювати види лишайників за категоріями та критеріями МСОП. Одними з перших таку оцінку отримали епігейні види, як такі, що зазнають найбільшого антропогенного пресингу та знаходяться під загрозою через розорювання степових ділянок. Зокрема, у своїх роботах автори дискутують над правильним вибором критеріїв для оцінки, тому вони сходяться на тому, що для епіфітних та епігейних лишайників досить суттєвими і репрезентативними є показники площі існування та області поширення (Nadyeina et al., 2013; Ходосовцев et al., 2018). Проте, зважаючи на те що, популяції ліхенофільних грибів є дуже дифузними і рідко корелюють з розмірами популяції лишайника-господаря, то використання подібних підходів у оцінці соціологічного статусу цих видів є неідеальним.

Ліхенофільні гриби тісно пов'язані з лишайниками на яких вони зростають, тому частина з них уражає види-господарі, що занесені до природоохоронних документів регіонального, національного та міжнародного рівнів, саме тому і охорона господарів призводить до охорони їх ліхенофільних грибів. Зокрема, серед 168 виявлених ліхенофільних грибів та лишайників 16 видів уражає сім лишайники, що занесені до Червоної книги України (з урахуванням виду *Cetraria steppae*, який ми розглядаємо в межах *C. aculeata*, адже питання щодо видової самостійності *Cetraria steppae* залишається відкритим (Nadyeina et al., 2013; Lutsak

et al., 2017)). Під час проведення спеціальних досліджень з різноманіття ліхенофільної мікобіоти на слані *C. aculeata* виявлено 9 видів ліхенофільних грибів. Цей показник є найвищим серед досліджених видів лишайників, що занесені до Червоної книги України. Зокрема, на іншому епігейному лишайнику *Xanthoparmelia camtschadalis*, популяції якого за площею відповідають аналогічним показникам виду наведеного вище, було виявлено 5 видів ліхенофільних грибів. Інші види такі як *Agrestia hispida*, *Gyalolechia desertorum*, *Seiophora lacunosa*, *Squamarina cartilaginea* та *S. lentigera*, відомі на території степової зони України лише з одиничних локалітетів і можуть бути ураженими 2-ма – 4-ма видами ліхенофільних грибів. Подібні розбіжності у видовому складі цих грибів на лишайниках з більш-менш однаковими площами існування можна пояснити кількома версіями. По-перше, ці два види мають різні набори лишайникових кислот, які визначають спектр грибів, що уражають їх. По-друге, популяції *C. aculeata* більш щільні і локально можуть утворювати куртини, які можуть довше затримувати вологу і створювати особливі мікрокліматичні умови, що сприятливо впливає на розвиток ліхенофільних грибів. Слід зазначити, що на *Lasallia pustulata*, який також занесений до Червоної книги України та поширений на гранітних відслоненнях у межах степової зони, не було виявлено жодного виду ліхенофільних грибів.

У випадку списків видів, що потребують охорони на регіональному рівні, то лише для кількох областей вже розроблені або знаходяться на стадії створення такі списки лишайників (Червона книга Донецької області, 2010; Андрієнко & Перегрим, 2012; Червоний список Херсонської області, 2013). Серед виявлених видів ліхенофільних грибів лише 11 видів (або 6,5 % від загальної кількості) трапляються на лишайниках созофітах регіонального рівня. Слід зазначити, що всі виявлені види уражають епігейних та епілітних представників ліхенобіоти та, у більшості випадків, не є специфічними при виборі господаря. Однак наприклад, вид *Llimoniella groenlandiae*, який був описаний як *L. caloplacae* приурочений до зростання на регіонально рідкісному виді – *Xanthocarpia borysthenica* (Kondratyuk et al., 2006). З іншого боку, не менш специфічним є гриб *Lichenostigma rugosa*, що

уражає слань та апотеції *Diploschistes candidissimus* (Гавриленко, 2012), який приурочений до зростання на горизонтальних вапнякових скелях у ксерофільних умовах.

Таким чином, оцінка созологічного статусу для таких відносно малодосліджених та складних для ідентифікації груп як ліхенофільні гриби постає складним та суперечливим завданням. З формальної юридичної точки зору, ці гриби призводять до деградації видів, що занесені до природоохоронних документів різного рівня, тому їх вплив має бути нівельований, а це зробити неможливо. Вони є постійними елементами сукцесійних змін лишайникових угруповань та здатні регулювати структуру, а також чисельність їх популяцій. З цього слідує, що для охорони ліхенофільних грибів як частини біологічного різноманіття потрібно використовувати біотопічні підходи для збереження всіх компонентів біотопу.

СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ ДО РОЗДІЛУ 7.

Андрієнко, Т. Л., & Перегрим, М. М. (2012). *Офіційні переліки регіонально рідкісних рослин адміністративних територій України (довідкове видання)*. Київ: Альтерпрес.

Гавриленко, Л. М. (2012). Нові для України види лишайників та ліхенофільних грибів з Нижнього Придніпров'я. *Укр. бот. журн.*, 69(5), 717–720.

Дармостук, В. В. (2015). Ліхенобіота Національного природного парку «Приазовський» (Запорізька область). *VI відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я (19 травня 2015 р., Херсон-Лазурне)* (С. 22–23). Херсон-Лазурне: ХДУ.

МСОП. Категорії та критерії червоного списку МСОП: Версія 3.1. (2nd ed.). (2017). Київ.

Русіна, Н. В., Надєіна, О. В., & Ходосовцев, О. Є. (2010). Анотований список ліхенозованих та ліхенофільних грибів Луганського природного заповідника. *Чорноморськ. Бот. ж.*, 4(1), 247–258.

Ходосовцев, О. Є., Дармостук, В. В., & Ходосовцева, Ю. А. (2017). Стан вивченості лишайників та ліхенофільних грибів заповідників та Національних природних парків степової зони України. Заповідна справа у Степовій зоні України (до 90-річчя від створення Надморських заповідників), Праці Всеукраїнської науково-практичної конференції (с. У рзуф, 14-15 березня 2017 року) (С. 181–187). Київ.

Ходосовцев, О. Є., Дармостук, В. В., & Ходосовцева, Ю. А. (2018). *Xanthorarmelia 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)* (С. 134–136). Херсон: книжкове вид-во ФОП Вишемирський В.С.

Червона книга Донецької області: рослинний світ (рослини, що підлягають охороні в Донецькій області). Остапко В.М. (Ред.). (2010). Донецьк: Вид-во 'Новая печать'.

Abarenkov, K., Somervuo, P., Nilsson, R. H., Kirk, P. M., Huotari, T., Abrego, N., & Ovaskainen, O. (2018). Protax-fungi: a web-based tool for probabilistic taxonomic placement of fungal internal transcribed spacer sequences. *New Phytologist*, 220(2), 517–525. <https://doi.org/10.1111/nph.15301>

Kondratyuk, S., Khodosovtsev, A., & Kärnefelt, I. (2006). *Llimoniella caloplacae* sp. nova (Leothiales), a new lichenicolous fungus on *Caloplaca borysthenica* sp. nova (Lecanorales, Ascomycota). *Mycologia Balcanica*, 3, 95–99.

Lutsak, T., Fernandez-Mendoza, F., Nadyeina, O., Şenkardeşler, A., & Printzen, C. (2017). Testing the correlation between norstictic acid content and species evolution in the *Cetraria aculeata* group in Europe. *The Lichenologist*, 49(1), 39–56.

Nadyeina, O. (2009). The lichen-forming and lichenicolous fungi of the Donetsk Upland (Ukraine). *Mycologia Balcanica*, 6, 37–53.

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(06), 841–856. <https://doi.org/10.1017/S002428291300056X>

ВИСНОВКИ

1. У результаті проведених досліджень на основі власних та літературних даних встановлено, що ліхенофільна мікобіота степової зони України налічує 155 видів ліхенофільних грибів та 13 видів ліхенофільних лишайників. Виявлені види відносять до 75 родів, 41 родини, 24 порядків та 7 класів відділу Ascomycota, а також 8 родів, 6 родин, 5 порядків та 2 класів відділу Basidiomycota. Описано п'ять нових для науки видів ліхенофільних грибів, знайдено три нові види цих грибів для Європи і дев'ять – для Східної Європи. Новими для України виявились 41 вид ліхенофільних грибів та 2 види ліхенофільних лишайників, а для регіону досліджень – 92 види ліхенофільних грибів та 4 ліхенофільних лишайників.

2. Проведено критико-таксономічне дослідження представників родів *Cercidospora*, *Lichenocodium* та *Zwackhiomyces*, які були виявлені на території України. Створено ключі для ідентифікації представників вказаних родів в Україні, уточнено анатомо-морфологічні характеристики та субстратну приуроченість. Окреслено перспективи для подальших таксономічних досліджень представників цих родів, за рахунок виявлення зразків, які мають чіткі морфологічні відмінності від відомих представників.

3. Під час аналізу таксономічних спектрів ліхенофільних грибів степової зони та світу на рівні порядків встановлено, що провідними порядками обох мікобіот є Arthoniales, Dothideales, Collemopsidiales, Нурокреалес, Мусосфайреллес, Плеоспоруалес та Верукаріалес. Проте характерною особливістю дослідженої мікобіоти є значна кількість видів родів *Lichenostigma* та *Lichenocodium*, що відображає регіональні особливості дослідженої мікобіоти, а саме поширення на території ксерофільних лишайників-господарів. Водночас, роди, які є домінантними у світовій ліхенофільній мікобіоті, представлені незначною кількістю видів (*Lichenochora*) або повністю відсутні (*Chaenothecopsis*, *Lichenopeltella* та *Plectocarpon*).

4. Внаслідок аналізу структури паразит-господар було встановлено, що 79,7 % ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників приурочені до

зростання на одному роді господаря. Цей показник можна охарактеризувати як високий рівень субстратної специфічності, який відповідає загальним світовим тенденціям групи. Розраховано індекс ліхенофільності степової зони України, який становить 0,32 (168 видів ліхенофільних грибів до 528 видів лишайників). Порівняння провідних за кількістю видів родів лишайників-господарів та провідних за кількістю асоційованих ліхенофільних грибів дозволило встановити, що в трійку лідерів обох списків входять роди *Caloplaca* та *Lecanora*. Підтверджується теза, що домінантні роди лишайників-господарів репрезентують високе різноманіття ліхенофільних грибів, цим самим визначаючи взаємозв'язок регіональної ліхено- та мікобіоти.

5. Проведено моніторинг та ідентифіковано вплив ліхенофільних грибів на угруповання *Xanthoparmelietum pokornyi* Khodosovtsev 2011, *Amandineo punctati-Xanthorietum parietinae* Khodosovtsev et al., 2017 та *Parmelietum somloensis* V. Wirth 1995. У результаті встановлено, що значний вплив на просторову структуру згаданих угруповань здійснюють патогенні ліхенофільні гриби, які уражають домінантні види лишайників. Отримані відомості є лише первинними результатами аналізу сукцесійних змін лишайникового покриву під дією ліхенофільних грибів, тому необхідним є проведення подальших багаторічних моніторингових досліджень різних угруповань.

6. Відповідно до результатів аналізу ураження однієї лишайникової слані кількома ліхенофільними видами, було змодельовано схему їх консортивних зв'язків лишайників *Xanthoparmelia conspersa* та *Xanthocarpia crenulatella*. Встановлено, що ураження однієї лишайникової слані кількома грибами – це досить часті явища, які, гіпотетично, спричинені різними трофічними стратегіями ліхенофільних грибів, а також взаємодією з різними компонентами слані.

7. У результаті проведених досліджень отримано культури на агаризованому живильному середовищі представників родів *Acremonium* та *Didymocyrtis*. Вперше отримано культуру ліхенофільного гриба "*Phoma candelariellae*". Отримані культури дозволили встановити морфологічні особливості колоній, а також виділили послідовності регіону ITS рибосомальної

ДНК, що є важливим компонентом для подальших таксономічних досліджень вказаних родів.

8. Оцінка стану охорони різноманіття ліхенофільних грибів степової зони України дозволила встановити, що 110 видів виявлено у межах територій та об'єктів природно-заповідного фонду. Також, 16 видів ліхенофільних грибів знайдено на семи видах лишайників, які включені до Червоної книги України. Відповідно до результатів порівняння видового складу ліхенофільних грибів різних природоохоронних об'єктів степової зони, встановлено, що їх різноманіття тісно корелює з багатством біотопів окремих територій. Зважаючи на складну ідентифікацію представників групи та їх залежність від поширення лишайників-господарів, важливим методом їх збереження є охорона цінних біотопів зі значним різноманіттям лишайників.

ДОДАТОК А.

АНОТОВАНИЙ СПИСОК ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ ТА ЛИШАЙНИКІВ
СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ

Анотований список ліхенофільних грибів та ліхенофільних лишайників степової зони України складено на основі власних зборів автора, колекцій провідних українських ліхенологічних гербаріїв (CWU, KHER, KW-L) і становить 168 видів. До списку включені види, зразки яких депоновано у гербарних колекціях та було дослідженні безпосередньо автором. Посилання на зразки, що були наведені у відповідних ліхенологічних роботах, проте відсутні у гербаріях та приватних колекціях до увійшли до загального списку видів, проте в додаток А не подані (за виключенням *Lichenostigma rugosa*, *Muellerella ventosicola*, *Polycoccum marmoratum*, *Sclerococcum sphaerale* та *Stigmidium congestum* – видів, які повністю відсутні у досліджених гербарних колекціях, а відомі лише за літературними даними).

Для кожного виду подано господар (або господарі) та досліджені зразки. Додатково наведено інші досліджені зразки, які були використані під час проведення монографічних обробок відповідних родів. Всі зразки, які подані нижче представлені у відкритому доступі на платформі PlutoF.

***Abrothallus caerulescens* Kotte**

Господар: *Xanthoparmelia conspersa* (Ehrh. ex Ach.) Hale; *X. somloënsis* (Gyeln.) Hale (коменсал).

Досліджені зразки: **Дніпропетровська обл.:** м. Кривий Ріг, балка в долині р. Демуріна, на *X. conspersa*, на сланцях, 17.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович (KHER 1495); **Запорізька обл.:** Приазовський р-н, окол. с. Маківка, на *X. somloënsis*, на гранітах, 08.08.2010, зібр. Т.В. Зав'ялова, визн. В.В. Дармостук (KHER 4405); **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, каньйон на річці Арбузинка, НПП «Бузький Гард», на *X. conspersa*, на гранітах, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10607); Новоодеський р-н,

окол. с. Розанівка, місце злиття р. Березівка та р. Інгул, РЛП «Приінгульський», на *X. conspersa*, на гранітах, 28.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10984).

Abrothallus suecicus (Kirschst.) Nordin

Господар: *Ramalina polymorpha* (Lilj.) Ach. (коменсал).

Досліджені зразки (всі на *R. polymorpha*): Миколаївська обл.: Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, каньйон на річці Арбузинка, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10583); окол. с. Актове, Актовський каньйон, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 01.05.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 9711, 9714, 11625).

Abrothallus teloschistis Brackel, Pérez-Ortega & Suija

Господар: *Seirophora lacunosa* (Rupr.) Frödén. (коменсал).

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

Acarosonium punctiforme Kocourk. & D. Hawksw.

Господар: *Sarcogyne regularis* Körb. (біотроф).

Досліджені зразки: Запорізька обл.: Мелітопольський р-н, окол. с. Троїцьке, Троїцька балка, на вапняках, 23.10.2008, зібр. Зав'ялова Т.В., визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10845).

Acarospora hospitans H.Magn.

Господар: *Bellemerea cupreoatra* (Nyl.) Clauzade & Cl. Roux (ліхенофільний лишайник).

Досліджені зразки: Дніпропетровська обл.: Звонецький р-н, окол. с. Звонецьке, РЛП «Дніпрові пороги», на гранітах, 09.07.2018, зібр. та визн.

О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER); **Донецька обл.:** Нікольський р-н, окоп. с. Назарівка, відділення УСЗ «Кам'яні могили», на гранітах, 30.04.2013, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 8275); **Запорізька обл.:** Мелітопольський р-н, окоп. с. Мирне, геологічна пам'ятка «Кам'яна Могила», на пісковиках, 04.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Т.О. Зав'ялова (KHER 4182); о. Хортиця, на гранітах, 29.06.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER).

Acremonium caloplacae Khodos. & Darmostuk ad. int.

Господар: *Athallia pyracea* (Ach.) Arup, Frödén & Söchting (коменсал).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Голопристанський р-н, окоп. с. Буркути, на корі *Quercus robur*, 05.01.2017, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 9429).

Acremonium egyptiacum (J.F.H. Веума) W. Gams

Господар: *Enchylium tenax* (Sw.) Gray (коменсал).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Великоолександрівський р-н, с. Мала Олександрівка, на вапняках, 05.02.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 9763).

Acremonium lichenicola W. Gams s.lat.

Господар: *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr. (коменсал).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Очаківський р-н, окоп. с. Василівка, на піску, 06.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10892); **Херсонська обл.:** Голопристанський р-н, дорога між с. Буркути та с. Промінь, на піску, 28.04.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 10666, 11157, 12103), там же, 21.05.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11154); Олешківський р-н, окоп. с. Саги, на піску, 10.05.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 10286, 10288).

Adelococcus interlatens (Arnold) Matzer & Hafellner

Господар: *Sarcogyne regularis* Körb. (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Високопільський р-н, окол. с. Натал'їно, на мергелях, 05.05.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 12145).

Arthonia apotheciorum (A. Massal.) Almq.

Господар: *Lecanora elenkinii* Mereschk., *Polyozosia albescens* (Hoffm.) S.Y. Kondr., L. Lőkös & Farkas, *P. crenulata* (Ach.) S.Y. Kondr., L. Lőkös et Farkas, *P. dispersa* (Pers.) S.Y. Kondr., L. Lőkös & Farkas, *P. hagenii* (Ach.) S.Y. Kondr., L. Lőkös & Farkas, *P. pruinosa* S.Y. Kondr., L. Lőkös & Farkas (біотроф).

Досліджені зразки: АР Крим: Алуштський р-н, дорога до урочища Чігінітра, на *P. albescens*, на вапняках, 03.04.2000, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 5300 як *Arthonia clemens*); дорога від Ай-Алексій до урочища Чігінітра, 750 м н.р.м., на *P. albescens*, на вапняках, 04.04.2000, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 5300 як *Arthonia clemens*); окол. урочища Чігінітра, на *P. dispersa*, на вапняках, 01.05.2001, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 5301 як *Arthonia clemens*); Ленінський р-н, окол. с. Марівка, г. Опук, на *L. elenkinii*, на вапняках, 08.08.1994, зібр. О.О. Редченко, визн. В.В. Дармостук (KHER 11646 як *Arthonia clemens*); Чорноморський р-н, Тарханкутський п-в, Атлеш, петрофітний степ, на *P. pruinosa*, на вапняках, 15.08.1995, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 9636, 9637); Запорізька обл.: Мелітопольський р-н, окол. с. Троїцьке, Троїцька балка, на *P. crenulata*, на вапняках, 23.10.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 1458); Миколаївська обл.: Очаківський р-н, окол. с. Парутине, руїни Ольвії, на *P. albescens*, на вапнякових стінах, 28.03.1995, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 5305 як *Arthonia clemens*); Очаківський р-н, о. Березань, на *P. crenulata*, на бетоні, 20.07.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11662, 11671); Одеська обл.: Тилігульський лиман, окол. с. Вилкове, на *P. albescens*, на вапняках, 03.05.1996, зібр. Ходосовцев О. Є., визн. М.В. Пірогов

(КНЕР 5316); Херсонська обл.: Бериславський р-н, окоп. с. Бургунка, НПП «Нижньодніпровський», на вапняках, 19.07.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, визн. Л.М. Гавриленко, О.Є. Ходосовцев (КНЕР 7734 sub *Caloplaca interfulgens*); Білозерський р-н, окоп. с. Дар'ївка, правий берег р. Інгулець, на *P. albescens*, на освітлених вертикальних вапнякових стінках, 09.08.2008, зібр. Наумович Г.О., Л.М. Гавриленко, визн. Г.О. Наумович, В.В. Дармостук (КНЕР 9385, 9453, 9454); окоп. с. Федорівка, правий берег р. Інгулець, на *P. albescens*, на вапняках, 25.05.1995, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9384 як *Arthonia clemens*); Великоолександрівський р-н, окоп. с. Мала Олександрівка, на *P. crenulata*, на вапняках, 08.07.2014, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 9371); м. Херсон, правий берег р. Вирьовчина, на *P. crenulata*, на бетонних спорудах, 24.09.2006, зібр. О.Є. Ходосовцев, Є.О. Ходосовцев, визн. М.В. Пірогов (КНЕР 3170); о. Малий Потьомкінський, на *P. hagenii*, на корі *Salix*, 11.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11680); Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Тендрівська коса, на *P. crenulata*, на черепашках, 30.04.2009, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 8095); Каланчацький р-н, с. Роздольне, парк С.Б. Фальц-Фейн, на *P. hagenii*, на корі *Fraxinus*, 24.10.2017, зібр. & визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10931); Каховський р-н, окоп. с. Цукури, на *P. albescens*, на бетоні, 15.11.2006, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 3160 як *Arthonia clemens*); Нововоронцовський р-н, окоп. с. Гаврилівка, на *P. dispersa*, на вапняках, 30.05.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11623); Чаплинський р-н, дендропарк Асканія-Нова, на *P. crenulata*, на скіфській «бабі», 27.09.2014, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 7791); окоп. с. Першоконстантинівка, берег оз. Сиваш, на *P. hagenii*, на гілочках *Caragana*, 12.06.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 4881).

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

Господар: *Variospora aurantia* (Pers.) Arup, Frödén & Söchting, *Xanthocarpia crenulatella* (Nyl.) Frödén, Arup & Söchting (коменсал).

Досліджені зразки: **Запорізька обл.:** Якимівський р-н, р. Юшанли, схили долини, на *X. crenulatella*, на гранітах, 08.08.2010, зібр. Т.В. Зав'ялова, визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 6298); **Херсонська обл.:** Великоолександрівський р-н, окол. с. Заповіт, на *V. aurantia*, на вапняках, 02.05.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 12478).

Arthonia parietinaria Hafellner & A. Fleischhacker

Господар: *Calogaya saxicola* (Hoffm.) Vondrák (коменсал).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Очківський р-н, окол. с. Каталіно, на гілочках *Ephedra distachya*, 02.08.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 12169).

Arthonia punctella Nyl.

Господар: *Diplotomma epipolium* (Ach.) Arnold. (коменсал).

Досліджені зразки: **АР Крим:** Чорноморський р-н, Тарханкутський п-в, Атлеш, петрофітний степ, на вапняках, 15.08.1995, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER).

Arthonia varians (Davies) Nyl.

Господар: *Glaucotmaria rupicola* (L.) M. Choisy (біотроф).

Досліджені зразки: **АР Крим:** Судакський р-н, окол. с. Зеленогорє, г. Свіданія, 700 м н.р.м., на конгломератах, 07.06.2009, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 5321); **Донецька обл.:** Нікольський р-н, окол. с. Назарівка, відділення УСЗ «Кам'яні Могили», на гранітах, 08.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11912); **Дніпропетровська обл.:** м. Кривий Ріг, балка Красна, на залізистих кварцитах, 10.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11692); **Запорізька обл.:** Якимівський р-н, р. Юшанли, схили долини, на гранітах, 07.06.2009, зібр. Т.В. Зав'ялова, визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 1473); **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол. с. Актове, Актовський каньйон, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 27.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев,

В.В. Дармостук (KHER 11634, 11636); Новоодеський р-н, окол. с. Розанівка, місце злиття р. Березівка та р. Інгул, РЛП «Приінгульський», на гранітах, 28.05.2017, збір. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10989, 11715).

Ascochyta candelariellicola D. Hawksw. & Kalb

Господар: *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr. (біотроф).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Очаківський р-н, о. Березань, на бетоні, 20.07.2018, збір. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11663); **Херсонська обл.:** Каланчацький р-н, с. Хорли, головна вулиця до порту, на корі *Populus*, 08.08.2017, збір. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11316).

Athelia arachnoidea (Berk.) Julich

Господар: *Candelariella xanthostigma* (Pers. ex Ach.) Lettau, *Melanelixia subaurifera* (Nyl.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch, *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg, *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier, *P. tenella* (Scop.) DC., *Xanthoria monofoliola* S.Y. Kondr. & Kärnefelt, *X. parietina* (L.) Th. Fr. (сапротроф).

Досліджені зразки: **АР Крим:** Нижньогірський р-н, дорога від с. Рівеньки та с. Дмитрівка, на *P. adscendens*, на *Robinia*, 06.06.03, збір. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 1110); Тарханкут, вздовж дороги на Оленівку, на висоті 96 м, на *P. adscendens*, на корі, 19.06.2010, збір. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 4670); **Дніпропетровська обл.:** м. Кривий Ріг, Новогданцівський р-н, окол. Карачунівського водосховища, молодий дубовий ліс, на *P. adscendens*, що зростає на *Quercus robur*, 10.10.2008, збір. та визн. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович (KHER); **Запорізька обл.:** Акимівський р-н, окол. с. Богатир, Алтагирський ліс, на *P. orbicularis*, на *Robinia*, 22.10.2008, збір. та визн. Т.В. Зав'ялова (KHER 4308); Мелітопольський р-н, окол. с. Новопилипівка, р. Юшанли, на *P. adscendens*, на *Quercus*, 23.10.2008, збір. та визн. Зав'ялова Т.В. (KHER 4170); окол. с. Новопилипівка, Старобердянський ліс, на *P. adscendens*, на корі *Acer*, збір. та визн. Т.В. Зав'ялова (KHER 4354); **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол.

с. Трикрати, парк Лабіринт ім. В. Скаржинського, НПП «Бузький Гард», на *P. adscendens*, на корі *Quercus*, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10539, 10566); Єланецький р-н, окол. с. Веселий Поділ, біля води, на *C. xanthostigma*, на *Robinia*, 14.04.2009, зібр. та визн. Т.О. Бойко (KHER 4136); **Херсонська обл.:** Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, на *P. tenella*, на *Quercus robur*, 10.11.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 3721); окол. с. Буркути, Дубова колка, на *X. parietina*, на *Quercus robur*, 21.11.2015, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, В.М. Клименко, В.В. Дармостук, Н.Г. Малюга, визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 9585); м. Херсон, парк ім. Шумського, біля Херсонського державного університету, на *P. orbicularis*, на *Fraxinus*, 07.11.2006, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 3753); Чорноморський біосферний заповідник, Тендрівська коса, на *X. monofoliola*, на *Ephedra distachya*, 30.04.2009, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 7297, 7299); Олешківський р-н, Козачелазерська арена, окол. с. Покуси, на *P. adscendens*, на корі *Populus*, 20.03.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 3691); Каланчацький р-н, с. Роздольне, парк С.Б. Фальц-Фейн, на *M. subaurifera*, на *Fraxinus*, 24.10.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11256); Скадовський р-н, окол. с. Промінь, Шелеменські озера, на *X. parietina*, на корі *Populus*, 05.12.2015, зібр. О.Є. Ходосовцев, Ю.А. Ходосовцева, визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 9628); Каланчацький р-н, с. Хорли, головна алея, на *X. parietina*, на *Populus*, 08.08.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11897).

***Brackelia lunkei* Zhurb.**

Господар: *Cladonia rangiformis* Hoffm. (біотроф).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Великоолександрівський р-н, окол. с. Білогірка, правий берег р. Інгулець, на ґрунті, 02.05.2017, зібр. Г.О. Наумович, визн. В.В. Дармостук (KHER 10694).

***Briancoppinsia cytospora* (Vouaux) Diederich, Ertz, Lawrey & van den Boom**

Господар: *Parmelia sulcata* Taylor (біотроф).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Олешківський р-н, окоп. с. Буркути, на корі *Quercus robur*, 18.11.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10316).

***Bueliella poetshii* Hafellner**

Господар: *Endocarpon psorodeum* (Nyl.) Th. Fr. (некротроф).

Досліджені зразки: Дніпропетровська обл.: м. Кривий Ріг, правий берег р. Інгулець, геологічна пам'ятка «Скелі МОДРу», вертикальні поверхні сланців, 18.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович (КНЕР 8347, 8348, 8349);

Миколаївська обл.: Новобузький р-н, берег р. Березівка, РЛП «Приінгульський», на гранітах, 28.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11188).

***Caloplaca adelphoparasitica* Nimis & Poelt**

Господар: *Pyrenodesmia chalybaea* (Fr.) A. Massal. (ліхенофільний лишайник).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Бериславський р-н, окоп. с. Тягинка, на вапняках, 22.08.1994, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 213).

***Caloplaca coronata* (Kremp. ex Körb.) J. Steiner**

Господар: *Verrucaria nigrescens* Pers. (ліхенофільний лишайник).

Досліджені зразки: АР Крим: Керченський п-ів, мис Казантип, на вапняках, 01.05.1995, зібр. О.О. Редченко, визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 2608);

Миколаївська обл.: Єланецький р-н, Природний заповідник «Єланецький степ», на вапняках, 01.12.2007, зібр. та визн. Бойко Т.О. (КНЕР 7827);

Одеська обл.: Лиманський р-н, окоп. с. Каїри, на вапняках, 02.05.1996, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 2609, 9850);

Херсонська обл.: Бериславський р-н, Кам'янська балка, на вапняках, 19.06.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 10366);

окоп. с. Тягинка, на вапняках, 22.08.1994, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 9853);

окоп. с. Бургунка, НПП «Нижньодніпровський», на вапняках,

18.07.2008, зібр. та визн. Л.М. Гавриленко, О.Є. Ходосовцев (KNER 7693); там же, 19.07.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, визн. Л.М. Гавриленко, О.Є. Ходосовцев (KNER 7676); окол. м. Береслав, на вапняках, 07.07.1994, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KNER 2614); Білозерський р-н, окол. с. Федорівка, на вапняках, 25.05.1995, зібр. & визн. О.Є. Ходосовцев (KNER 2612); окол. с. Микільське, НПП «Нижньодніпровський», на вапняках, 31.03.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 11458); Великоолександрівський р-н, с. Мала Олександрівка, на вапняках, 09.01.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 9892).

***Caloplaca grimmiae* (Nyl.) Oliv.**

Господар: *Candelariella vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg. (ліхенофільний лишайник).

Досліджені зразки: **Запорізька обл.:** Чернігівський р-н, с. Новополтавка, гора Синя, на гранітах, 02.10.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Т.В. Зав'ялова (KNER 4366); Мелітопольський р-н, окол. с. Терпіння, геологічна пам'ятка «Кам'яна могила», 04.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Т.В. Зав'ялова (KNER 4203); **Миколаївська обл.:** Новоодеський р-н, місце злиття р. Березівка та р. Інгул, РЛП «Приінгульський», на гранітах, 28.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10952); **Харківська обл.:** Лозовський р-н, окол. с. Надеждовка, на гранітах, 11.05.2013, зібр. та визн. А.Б. Громакова (CWU 202224, 200520).

***Caloplaca interfulgens* (Nyl.) J. Steiner**

Господар: *Aspicilia* sp. (ліхенофільний лишайник).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, окол. с. Бургунка, НПП «Нижньодніпровський», на вапняках, 19.07.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Наумович Г.О., визн. Л.М. Гавриленко, О.Є. Ходосовцев (KNER 7734); окол. с. Тягинка, на вапняках, 08.08.2010, зібр. та визн. Л.М. Гавриленко, О.Є. Ходосовцев (KNER 7531); Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала

Олександрівка, на вапняках, 28.12.2015, зібр. та визн. Дармостук В.В.(KNER 9896, 10463).

Caloplaca oasis (A. Massal.) Szatala

Господар: *Verrucaria nigrescens* Pers. (ліхенофільний лишайник).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Бериславський р-н, окол. с. Бургунка, НПП «Нижньодніпровський», на вапняках, 19.07.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, визн. Л.М. Гавриленко, О.Є. Ходосовцев (KNER 7734); Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, на вапняках, 28.12.2015, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 9896); Горностаївський р-н, окол. с. Каїри, на вапняках, 19.04.1999, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KNER 12090).

Catillaria nigroclavata (Nyl.) J. Steiner

Господар: *Physconia grisea* (Lam.) Poelt. (ліхенофільний лишайник).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Чаплинський р-н, дендропарк Асканія-Нова, на *Fraxinus excelsior*, 27.09.2014, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 7817).

Ceratobasidium bulbifaciens Diederich & Lawrey

Господар: *Calogaya decipiens* (Arnold) Arup, Frödén & Søchting, *Circinaria calcarea* (L.) A. Nordin, Savić & Tibell, *Lasallia pustulata* (L.) Mérat, *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (біотроф).

Досліджені зразки: Миколаївська обл.: окол. с. Мар'ївка, на *L. pustulata*, на гранітах, 08.06.2004, зібр. І.І. Мойсієнко, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 1387); Херсонська обл.: Білозерський р-н, окол. с. Олександрівка, ВЕЛ-3, на *X. parietina*, на корі *Quercus*, 09.01.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 11390); Великоолександрівський р-н, с. Мала Олександрівка, на *C. calcarea*, на вапняках, 08.07.2014, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 9489); Голопристанський р-н, Чалбаська арена, с. Буркути, на *X. parietina*, на корі *Populus tremula*, 09.04.2008, зібр. & визн. О.Є. Ходосовцев

(KHER 9507); Чорноморський біосферний заповідник, о. Тендра, на *C. decipiens*, на бетоні, 06.10.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 12184, 12197).

Cercidospora cf. crozalsiana (H. Olivier) Nav.-Ros., Cl. Roux & Casares

Господар: *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy. (коменсал).

Досліджені зразки: **Дніпропетровська обл.:** Солонянський р-н, окол. с. Звонецьке, РЛП «Дніпрові пороги», на вапняках, 10.07.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11700); **Миколаївська обл.:** Снігурівський р-н, окол. с. Нововасилівка, на вапняках, 02.05.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 12469); **Херсонська обл.:** Великоолександрівський р-н, окол. с. Запоріжжя, на вапняках, 03.05.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10699, 11702)

Cercidospora epicarphinea (Nyl.) Grube & Hafellner s. lat.

Господар: *Rufoplaca subpallida* (H. Magn.) Arup, Søchting & Frödén (коменсал).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, Арбузинський каньйон, НПП «Бузький Гард», на *R. subpallida*, на гранітах, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10320).

Додатково дослідженні зразки: **АР Крим:** Бахчисарайський р-н, Мангуп Кале, на *Variospora aurantia*, на вапняках, 08.03.1991, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 12153); Феодосіївський р-н, Природний заповідник «Карадаг», на *Calogaya saxicola*, на вапняках, 28.09.2000, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 12190);

Cercidospora lobothealliae Nav.-Ros. & Calat.

Господар: *Lobothallia radiosa* (Hoffm.) Hafellner. (коменсал).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, Русова балка, на вапняках, 06.03.2015, зібр. та визн.

В.В. Дармостук (KHER 9055); Попова яма, на вапняках, 10.01.2016, зібр. та визн.
В.В. Дармостук (KHER 10932).

Cercidospora macrospora (Uloth) Hafellner et Nav.-Ros.

Господар: *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy. (коменсал).

Досліджені зразки (всі на *P. muralis*): **Донецька обл.:** Тельманівський р-н, Кальміуське відділення УСЗ, на гранітних виходах, 28.04.2013, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 8378); **Дніпропетровська обл.:** Криворізький р-н, окол. с. Чкалівка, правий берег долини річки Інгулець, на відслоненнях гранітів, біля тимчасових водотоків, 11.10.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Наумович Г.О., Сметана О.М., визн. Г.О. Наумович (KHER 9459); **Запорізька обл.:** Токмацький р-н, окол. с. Токмак, на гранітах, 16.08.1995, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 9649); Якимівський р-н, ставок Юшанли, лівий берег, на гранітних брилах, 22.06.2007, зібр. Зав'ялова Т.В., визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 6284); **Кіровоградська обл.:** Бобринецький р-н, окол. м. Бобринець, біля скелі, на гранітах, 29.07.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10107); **Миколаївська обл.:** Єланецький р-н, окол. с. Водяно-Лорине, на гранітах, 13.04.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10923); окол. с. Возсіятське, околиці дамби, граніти на березі р. Громокля, 25.11.2008, зібр. та визн. Т.О. Бойко (KHER 9653).

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

Господар: *Aspicilia intermutans* (Nyl.) Arnold, *Aspicilia* sp. (коменсал).

Досліджені зразки: **Запорізька обл.:** Мелітопольський р-н, окол. с. Терпіння, геологічна пам'ятка «Кам'яна могила», на *Aspicilia* sp., на пісковиках, 04.10.2007, зібр. О.Є. Ходосовцев, Т.В. Зав'ялова, визн. В.В. Дармостук (KHER 4202); **Миколаївська обл.:** Новобузький р-н, окол. с. Новий Буг, злиття Інгулу та Березівки, РЛП «Приінгульський», на *A. intermutans*, на гранітах, 28.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11614);

***Cercidospora* sp.**

Господар: *Xanthocarpia crenulatella* (Nyl.) Frödén, Arup & Søchting (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Великоолександрівський р-н, окол. с. Запоріжжя, Попова яма, на вапняках, 30.04.17, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10699).

***Chaetopyrena penicillata* (Fuckel) Höhn.**

Господар: *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Голопристанський р-н, с. Кардашинка, дача Ходосовцева, на корі *Salix*, 28.12.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 10840).

***Cladophialophora parmeliae* (Etayo & Diederich) Diederich & Unter.**

Господар: *Xanthoparmelia conspersa* (Ehrh. ex Ach.) Hale (некротроф).

Досліджені зразки: Миколаївська обл.: Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, Арбузинський каньйон, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10312).

***Cladosporium licheniphilum* Heuchert & U. Braun**

Господар: *Caloplaca monacensis* (Leder.) Lettau, *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr., *Xanthoria monofoliola* S.Y. Kondr. & Kärnefelt, *X. parietina* (L.) Th. Fr. (сапротроф).

Досліджені зразки: Миколаївська обл.: Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, парк В. Скаржинського, НПП «Бузький Гард», на *X. parietina*, на корі *Quercus*, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10547); Херсонська обл.: Олешківський р-н, с. Пролетарка, на *X. parietina*, на корі *Populus*, 05.04.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 6187); Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Тендрівська коса, на *X. monofoliola*, на *Ephedra distachya*, 30.04.2009, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 7299); дорога

між с. Буркути та с. Промінь, на *C. aculeata*, на кучугурах, 28.04.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 10669); с. Буркути, на *C. monacensis*, на корі *Quercus*, 21.11.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 9770); с. Кардашинка, дача Ходосовцева, на *X. parietina*, на корі *Armeniaca vulgaris*, 06.01.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 9501); Скадовський р-н, окол. с. Промінь, озеро Шелеменське, на *X. parietina*, на корі *Populus*, 05.12.2015, зібр. О.Є. Ходосовцев, Ходосовцева Ю.А., визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 9623, 9627); м. Херсон, парк ім. Димитрова, на *X. parietina*, на *Robinia*, 07.01.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 9772).

***Clupeosocsum cetrariae* Hafellner**

Господар: *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr. (некротроф).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Очаківський р-н, окол. с. Покровка, Кінбурська коса, НПП «Білобережжя Святослава», на піску, 18.07.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10134, 10921); **Херсонська обл.:** Голопристанський р-н, дорога між с. Буркути та с. Промінь, на кучугурах, 05.07.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 10662, 10663).

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

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

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Очаківський р-н, окол. с. Покровка, Кінбурська коса, на піску, 06.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10697); **Херсонська обл.:** Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Солонозерна ділянка, біля оз. Червоне, на піску, 05.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10696).

***Clupeosocsum hurosenomycis* D. Hawksw.**

Господар: *Hurosenomycis scalaris* (Ach.) M. Choisy. (некротроф).

Досліджені зразки: Дніпропетровська обл.: Новомосковський р-н, окол. с. Андріївка, Самарський бір, на корі *Pinus*, 09.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11716); **Херсонська обл.:** Олешківський р-н, окол. с. Раденськ, на корі *Pinus*, 20.11.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10317).

Codonmyces lecanorae Calat. & Etayo

Господар: *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy. (біотроф).

Досліджені зразки: Миколаївська обл.: Новоодеський р-н, с. Возсіятське, на гранітах, 25.11.2008, зібр. Бойко Т.О., визн. В.В. Дармостук (KHER 9653); Снігурівський район, окол. с. Євгенівка, на вапнякових брилах, 25.09.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович визн. В.В. Дармостук (KHER 9447; 9466); **Харківська обл.:** Лозівський р-н, окол. с. Надєждівка, «Кам'яна балка», на вапняках, 05.05.2013, зібр. Громакова А.Б., визн. В.В. Дармостук (CWU); **Херсонська обл.:** Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, на вапняках, 28.05.2015, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 9380); Білозерський р-н, окол. с. Зелений гай, на вапняках, 06.05.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11626);

Cornutispora lichenicola D. Hawksw. & B. Sutton

Господар: *Flavoparmelia caperata* (L.) Hale, *Massjukiella polycarpa* (Hoffm.) S.Y. Kondr., Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, Hur & A. Thell (некротроф).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Бериславський р-н, НПП «Кам'янська січ», Кам'янська балка, на *M. polycarpa*, на корі *Robinia*, 30.09.2015, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 9504); Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, Попова яма, на *F. caperata*, на корі *Acer*, 30.04.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10653); сосновий ліс на південь від села, на *M. polycarpa*, на корі *Pinus*, 04.01.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11400).

Dacampria cladoniicola Halıcı & A.Ö. Türk

Господар: *Cladonia foliacea* (Huds.) Willd. (коменсал).

Досліджені зразки: Запорізька обл.: Мелітопольський р-н, правий берег р. Юшанли, окол. с. Заречное, 10.06.2009, зібр. Т.В. Зав'ялова, визн. В.В. Дармостук (KNER 4232); **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 10.11.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 12176); **Херсонська обл.:** Олешківський район, Козачелатерська арена, окол. с. Пролетарка, на піщаних дюнах (кучугурах), 05.04.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KNER 6177).

Didymellopsis perigena (Nyl.) Grube & Hafellner

Господар: *Megaspora verrucosa* (Ach.) Hafellner & V. Wirth, *Placidium squamulosum* (Ach.) Breuss (коменсал).

Досліджені зразки: Запорізька обл.: Мелітопольський р-н, окол. м. Молочанськ, Молочанська балка, на *P. squamulosum*, на ґрунті, 02.10.2007, зібр. О.Є. Ходосовцев, Т.В. Зав'ялова, визн. О.Є. Ходосовцев (KNER 8721); **Миколаївська обл.:** Очаківський р-н, між. с. Каталіно та с. Новобузьке, на *M. verrucosa*, на ґрунті, 02.08.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 11651); **Харківська обл.:** Балаклійський р-н, окол. с. П'ятигірське, на *P. squamulosum*, на ґрунті, 05.05.2016, зібр. та визн. А.Б. Громакова (CWU 202176); **Херсонська обл.:** Білозерський р-н, окол. с. Микільське, НПП «Нижньодніпровський», на *P. squamulosum*, на ґрунті, 31.03.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 11595).

Didymellopsis pulposi (Zopf) Grube & Hafellner

Господар: *Blennothallia crispa* (Weber ex F.H. Wigg.) Otálora, P.M. Jørg. & Wedin, *Enchylium tenax* (Sw.) Gray, *Scytinium schraderi* (Ach.) Otálora, P.M. Jørg. & Wedin (коменсал).

Досліджені зразки: АР Крим: Ленінський р-н, окол. с. Вулканівка, сопка Джау-Тепе, на *E. tenax*, на ґрунті, 07.05.2013, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Ю.А. Ходосовцева (KNER 4389); **Одеська обл.:** Татарбунарський р-н, західний берег лиману Алібей, на *E. tenax*, на ґрунті, 02.05.2014, зібр. та визн.

О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9503); **Донецька обл.:** Слов'янський р-н, заповідник «Крейдяна Флора», окоп. с. Закітне, на *E. tenax*, крейдяні схили, 06.05.2017, зібр. А.Б. Громакова, визн. В.В. Дармостук (СWU); **Миколаївська обл.:** Снігурівський р-н, с. Галогановка, на *S. schraderi*, на ґрунті, 06.05.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11641); **Харківська обл.:** Двурічанський р-н, окоп. смт. Двурічна, НПП «Двурічанський», на *Collema* sp., на крейдяному ґрунті, 30.05.2012, зібр. А.Б. Громакова, визн. В.В. Дармостук (СWU 202641); **Херсонська обл.:** Білозерський р-н, окоп. с. Микільське, НПП «Нижньодніпровський», на *E. tenax*, на ґрунті, 13.02.2011, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 6180); окоп. с. Станіслав, на *E. tenax*, на лесових відслоненнях, 19.08.2003, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 7156); Великоолександрівський р-н, с. Мала Олександрівка, на *B. crispa*, на карбонатному ґрунті, 26.02.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 10929).

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

Господар: *Agrestia hispida* (Mereschk.) Hale & W.L. Culb., *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr., *Cladonia foliacea* (Huds.) Willd., *C. rei* Schaer., *Circinaria fruticulosa* (Eversm.) Sohrabi, *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Fulgensia desertorum* (Tomin) Poelt, *Melanelixia subargentifera* (Nyl.) O. Blanco, A. Crespo, Divakar, Essl., D. Hawksw. & Lumbsch, *Xanthoparmelia camtschadalis* (Ach.) Hale, *X. pokornyi* (Körb.) O. Blanco, A. Crespo, Elix, D. Hawksw. & Lumbsch (сапротроф).

Досліджені зразки: **АР Крим:** Чорноморський р-н, урочище Джангуль, с. Оленівка, на *C. fruticulosa*, на ґрунті, 15.08.2009, зібр. Громакова А.Б., визн. В.В. Дармостук (СWU); Ленінський р-н, м. Опук, Опукський природий заповідник, на *X. camtschadalis*, на ґрунті, 10.07.2007, зібр. Н.В. Загороднюк, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11317); **Запорізька обл.:** Пологівський р-н, окоп. с. Кінські роздори, на *C. foliacea*, на ґрунті, 08.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11722); **Миколаївська обл.:** Очаківський р-н, окоп. с. Василівка, НПП «Білобережжя Святослава», на *C. aculeata*, на піску, 06.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10891); між с. Каталіно та с. Новобузьке,

на *F. desertorum*, на ґрунті, 02.08.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11656); Миколаївський р-н, окол. с. Гурівка, на *S. rei*, на ґрунті, 11.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11687); **Херсонська обл.:** Великоолександрівський р-н, окол. с. Бобровий Кут, на *S. foliacea*, на ґрунті, 31.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10947, 11737); окол. с. Запоріжжя, на *X. camtschadalis*, на ґрунті, 03.05.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11696); Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, на *M. subargentifera*, на корі *Fraxinus*, 05.07.2017, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11312); на *S. aculeata*, на піску, 05.01.2017, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11166); окол. с. Іванівка, ботанічний заказник «Хрестова Сага», на *S. aculeata*, на піску, 25.06.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11308); Чорноморський біосферний заповідник, Солоноозерна ділянка, на *S. aculeata*, на піску, 05.05.2017, зібр. О.Є. Ходосовцев, Дармостук В.В., визн. В.В. Дармостук (КНЕР 10854); на *X. pokornyi*, на піску, 05.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10852); окол. с. Буркути, на *X. pokornyi*, на піску, 05.01.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11416); Олешківський р-н, окол. с. Нечаєво, на *E. prunastri*, на *Pinus*, 12.04.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11730); Чаплинський р-н, окол. с. Першоконстантинівка, берег оз. Сиваш, на *Agrestia hispida*, на ґрунті, 06.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11734).

Didymocyrtis epiphyscia Ertz & Diederich

Господар: *Physcia adscendens* H. Olivier, *Xanthoria aureola* (Ach.) Erichsen, *X. monofoliola* S.Y. Kondr. & Kärnefelt, *X. parietina* (L.) Th. Fr. (біотроф).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Очаківський р-н, окол. с. Покровка, НПП «Білобережжя Святослава», на *X. parietina*, на корі *Populus*, 04.10.2015, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 9264); **Херсонська обл.:** Великоолександрівський р-н, окол. с. Запоріжжя, Попова яма, на *X. parietina*, на корі *Ulmus*, 30.04.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11309); с. Мала Олександрівка, на *X. parietina*, на корі *Juglans regia*, 10.03.2018, зібр. та визн.

В.В. Дармостук (КНЕР 11684); Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, о. Тендра, на *X. monopholiola*, на *Artemisia*, 07.10.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11313); на *X. aureola*, на мушлях, 06.10.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11225); на *P. adscendens*, на *Ephedra*, 30.04.2009, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 7301); окол. с. Буркути, на *X. parietina*, на корі *Populus*, 09.04.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 9339); Олешківський р-н, Ландшафтний заказник Саги, на *X. parietina*, на рослинних рештках, 08.04.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11080); Каланчацький р-н, окол. с. Роздольне, парк С.Б. Фальц-Фейн, на *X. parietina*, на корі *Fraxinus*, 24.10.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11269); с. Хорли, на *X. parietina*, на корі *Populus*, 07.08.2017, зібр. & визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11647); окол. м. Херсон, правий берег р. Вирьовчина, на *X. parietina*, на корі *Acer*, 04.10.2015, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 9359).

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

Господар: *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Squamarina cartilaginea* (With.) P. James. (біотроф).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Бериславський р-н, окол. с. Тягинка, НПП «Нижньодніпровський», на *S. cartilaginea*, на вапняках, 01.06.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11659); Великоолександрівський р-н, заповідне урочище Недогірський ліс, на *E. prunastri*, на корі *Pinus*, 04.01.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11409).

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

Господар: *Ramalina polymorpha* (Lilj.) Ach. (біотроф).

Досліджені зразки (всі на *R. polymorpha*): Дніпропетровська обл.: Криворізький р-н, окол. с. Чкалівка, р. Інгулець, на гранітах, 11.10.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Наумович Г.О., Сметана О.М., визн. В.В. Дармостук (КНЕР 9465); м. Кривий Ріг, балка Красна, на залізистих кварцитах, 10.07.2018, зібр. та

визн. В.В. Дармостук (KHER 11720); **Запорізька обл.:** Мелітопольський р-н, окоп. с. Терпіння, геологічна пам'ятка «Кам'яна могила», на пісковиках, 04.10.2007, зібр. О.Є. Ходосовцев, Т.В. Зав'ялова, визн. В.В. Дармостук (KHER 4185); Чернігівський р-н, Каїнкуларське водосховище, на гранітах, 04.10.2007, зібр. О.Є. Ходосовцев, Т.В. Зав'ялова, визн. В.В. Дармостук (KHER 4302); **Кіровоградська обл.:** Бобринецький р-н, м. Бобринець, балка, на гранітах, 09.08.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 9989); **Миколаївська обл.:** Братський р-н, окоп. с. Крива Пустош, по дорозі до м. Бобринець, на гранітах, 28.07.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10083).

Didymocyrtis trassii Suija, Darmostuk & Khodos.

Господар: *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr. (біотроф).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Голопристанський р-н, окоп. с. Буркути, на піску, 09.04.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 8734); там же, 18.11.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10329, 10330, 10675; TU84809); там же, 28.04.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 10765; TU84813); окоп. с. Гладківка, на піску, 15.06.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 10672; TU84810); окоп. с. Іванівка, Ботанічний заказник «Хрестова Сага», на піску, 25.06.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10673; TU84812); Чорноморський біосфериний заповідник, Солонозерна ділянка, на піску, 06.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10674; TU84811); Олешківський р-н, окоп. с. Раденськ, на піску, 01.11.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 8734); Козачелагерська арена, 05.04.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 3665).

Diplotomma parasiticum (B. de Lesd.) Diederich, Cl. Roux & Haluwyn

Господар: *Polyozosia albescens* (Hoffm.) S.Y. Kondr., L. Lőkös & Farkas (ліхенофільний лишайник).

Досліджені зразки: Одеська обл.: Лиманський р-н, окол. с. Каїри, на *P. albescens*, на вапняках, 03.05.1996, зібр. Ходосовцев О. Є., визн. Дармостук (KNER 5316).

Endococcus fusiger Th. Fr. & Almq.

Господар: *Rhizocarpon distinctum* Th. Fr. (коменсал).

Досліджені зразки: Миколаївська обл.: Вознесенський р-н, окол. с. Актове, Актовський каньйон, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 26.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10686); Новобузький р-н, окол. смт. Новий Буг, берег р. Березівка, РЛП «Приінгульський», на гранітах, 28.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10956).

Endococcus macrosporus (Hepp ex Arnold) Nyl.

Господар: *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. (коменсал).

Досліджені зразки: Донецька обл.: Нікольський р-н, окол. с. Назарівка, відділення УСЗ «Кам'яні Могили», на гранітах, 08.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 11726); **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол. с. Актове, Актовський каньйон, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 30.04.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10704).

Endococcus rugulosus Nyl. s. l.

Господар: *Aspicilia cinerea* (L.) Körb. (коменсал).

Досліджені зразки: Дніпропетровська обл.: Криворізький р-н, окол. с. Чкалівка, правий берег долини річки Інгулець, на *Aspicilia* sp., що зростає на відслоненнях гранітів, біля тимчасових водотоків, 11.10.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Наумович Г.О., Сметана О.М., визн. В.В. Дармостук (KNER 9465); **Донецька обл.:** Нікольський р-н, РЛП «Половецький степ», на гранітах, 29.04.2013, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10956); окол. с. Назарівка, відділення УСЗ «Кам'яні Могили», на гранітах, 08.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 11913); **Луганська обл.:** Краснодонський р-н,

с. Новокиївка, скелі на пн. схилі до р. Сів. Дінець, пісковик, на *Aspicilia* sp., 1925, збір. М.М. Підоплічко, визн. В.В. Дармостук (KW); **Запорізька обл.**: Мелітопольський р-н, окол. с. Терпіння, геологічна пам'ятка «Кам'яна могила», на гранітах, 04.10.2007, збір. Зав'ялова Т.В., О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 9495).

Endococcus rugulosus Nyl. s. str.

Господар: *Verrucaria nigrescens* Pers. (коменсал).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, окол. с. Тягинка, на вапняках, 21.08.1994, збір. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 804); окол. с. Бургунка, Бургунська балка, на червоних вапняках, 18.07.2008, збір. О.Є. Ходосовцев, Наумович Г.О., визн. В.В. Дармостук (KHER 7689).

Endococcus verrucosus Hafellner

Господар: *Circinaria caesiocinerea* (Nyl. ex Malbr.) A. Nordin, Savić & Tibell (коменсал).

Досліджені зразки: **Запорізька обл.:** Приазовський р-н, правий берег р. Юшанли, окол. с. Маківка, на *Aspicilia* sp., на гранітах, 8.10.2009, збір. та визн. Зав'ялова Т.В., О.Є. Ходосовцев (KHER 9656); **Миколаївська обл.:** Єланецький р-н, окол. с. Водяно-Лорине, на гранітах біля дамби, 15.07.2009, збір. Бойко Т.О., О.Є. Ходосовцев, визн. Бойко Т.О. (KHER 9655).

Eoneta pyriforme (M.P. Christ.) Redhead, Lücking & Lawrey

Господар: *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr. (сапротроф).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Олешківський р-н, окол. с. Буркути, Шелеменські озера, на піску, 20.05.2016, збір. О.Є. Ходосовцев, визн. О. Ординець (KHER 9763).

Epicladonia sandstedei (Zopf) D. Hawksw.

Господар: *Cladonia rangiformis* Hoffm. (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, Русова балка, на ґрунті, 10.01.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 9512).

Epicladonia simplex D. Hawksw.

Господар: *Cladonia rangiformis* Hoffm. (біотроф).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Олешківський р-н, ландшафтний заказник Саги, на піску, 04.10.2016, зібр. Наумович Г.О., визн. В.В. Дармостук (KHER 10156).

Epicladonia stenospora (Harm.) D. Hawksw.

Господар: *Cladonia foliacea* (Huds.) Willd. (біотроф).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, Чалбаська арена, на піску, 05.01.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11165); Олешківський р-н, окол. с. Раденськ, на піску, 20.11.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10331, 10335, 10336).

Epicoccum nigrum Link

Господар: *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (сапротроф).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Великоолександрівський р-н, смт. Велика Олександрівка, заповідне урочище Недогірський ліс, на корі *Fraxinus*, 21.10.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10935).

Epithamnolia rangiferinae E. Zimm., Diederich & Suija

Господар: *Cladonia foliacea* (Huds.) Willd. (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Олешківський р-н, окол. с. Нечаєво, на піску, 12.04.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11639).

Erythricium aurantiacum (Lasch) D. Hawksw. & A. Henrici

Господар: *Physcia adscendens* H. Olivier, *Physcia stellaris* (L.) Nyl., *Massjukiella polycarpa* (Hoffm.) S.Y. Kondr., Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, Hur & A. Thell, *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (біотроф).

Досліджені зразки: **Харківська обл.:** Балаклійський р-н, м. Балаклія, міський парк, на *P. adscendens*, на корі *Quercus*, 14.02.2017, зібр. А.Б. Громакова, визн. В.В. Дармостук (CWU); окол. с. Протопоповка, на *P. stellaris*, на корі *Quercus*, 18.05.2014, зібр. А.Б. Громакова, визн. В.В. Дармостук (CWU); **Миколаївська обл.:** Новоодеський р-н, окол. м. Нова Одеса, на *M. polycarpa*, на корі *Malus*, 25.05.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11749); **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, окол. с. Бургунка, Бургунська балка, на *P. stellaris*, на корі *Malus*, 18.07.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, визн. О.Є. Ходосовцев, Л.М. Гавриленко (КНЕР 8472, 8473); Великоолександрівський р-н, с. Мала Олександрівка, схил балки, на *X. parietina*, на корі *Malus*, 02.07.2015, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 9484); заповідне урочище «Недогірський ліс», на *P. adscendens*, на корі *Malus*, 08.12.2012, зібр. В.В. Дармостук, визн. В.В. Дармостук, О.Є. Ходосовцев (КНЕР 9027); Голопристанський р-н, окол. с. Кардашинка, дача Ходосовцева, на *P. adscendens*, на корі *Armeniaca*, 06.01.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 6325, 8617); окол. с. Промінь, на *X. parietina*, на корі *Populus*, 20.05.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук, О.Є. Ходосовцев (КНЕР 9942); Скадовський р-н, с. Промінь, Шелеменські озера, на *X. parietina*, на корі *Populus*, 21.11.2015, зібр. та визн. В.В. Дармостук, О.Є. Ходосовцев (КНЕР 9617); Олешківський р-н, між с. Костогризово та с. Малі Копані, на *M. polycarpa*, на корі *Quercus*, 21.11.2015, зібр. та визн. В.В. Дармостук, О.Є. Ходосовцев (КНЕР 9533).

Henfellra muriformis Halicı, D.Hawksw., Z.Kocak. & M.Kocak.

Господар: *Polyozosia hagenii* (Ach.) S.Y. Kondr., L. Lőkös & Farkas (коменсал).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** м. Херсон, вул. Арктична, на *Populus tremula*, 31.10.2015, зібр. В. Волобуєва, визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 10652); вул. Стрітенська, на *P. tremula*, 11.03.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 10651).

Heterocephalacria bachmannii (Diederich & M. S. Christ.) Millanes & Wedin

Господар: *Cladonia rangiformis* Hoffm. (біотроф).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Голопристанський р-н, окол. с. Іванівка, заказник Березові колки, на піску, 24.06.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11306); Голопристанський р-н, окол. с. Раденськ, на піску, 20.11.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11324).

Heterocephalacria physciacearum (Diederich) Millanes & Wedin

Господар: *Physcia tenella* (Scop.) DC (біотроф).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, Чалбаська арена, на корі *Fraxinus*, 28.12.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11094); там же, на корі *Fraxinus*, 10.11.20017, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 3720).

Homostegia piggotii (Berk. & Broome) P. Karst.

Господар: *Parmelia sulcata* Taylor (некротроф).

Досліджені зразки: Запорізька обл.: Якимівський р-н, окол. с. Богатир, Алтагірський ліс, на корі *Quercus*, 22.10.2008, зібр. Зав'ялова Т.В., визн. В.В. Дармостук (KHER 4325); Херсонська обл.: Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, Русова балка, на корі *Gleditsia triacanthos*, 07.03.2015, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 9242); окол. смт. Велика Олександрівка, заповідне урочище «Недогірський ліс», на корі *Quercus*, 07.11.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11320); Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, на корі *Quercus*, 22.07.1994, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 9424); окол. с. Буркути, НПП «Олешківські піски», на корі *Robinia*, 25.12.2014, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 8580).

Illosporiopsis christiansenii (B.L. Brady & D. Hawksw.) D. Hawksw.

Господар: *Physcia adscendens* (Fr.) H. Olivier (сапротроф).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, парк В. Скаржинського, НПП «Бузький Гард», на корі *Fraxinus*, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10319, 10576); **Херсонська обл.:** Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, Русова балка, на корі *Quercus*, 10.01.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 9652); Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, «Дубова колка», на корі *Quercus*, 21.11.2015, зібр. О.Є. Ходосовцев, Наумович Г.О., Клименко В.М., В.В. Дармостук, Малюга Н.Г., визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 9550, 9574).

Intralichen baccisporum P. Hawksw. & M. S. Cole

Господар: *Acarospora cervina* (Ach.) A. Massal., *Athallia pyracea* (Ach.) Arup, Frödén & Søchting, *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr, *Lecania fuscella* (Schaer.) A. Massal., *L. turicensis* (Hepp) Müll. Arg., *Glaucitaria rupicola* (L.) M. Choisy, *Polyozosia dispersa* (Pers.) S.Y. Kondr., L. Lökös & Farkas, *Xanthocarpia crenulatella* (Nyl.) Frödén, Arup & Søchting (некротроф).

Досліджені зразки: **АР Крим:** Чорноморський р-н, окол. с. Міжводне, на *P. dispersa*, на вапняках, 27.07.2007, зібр. А.Б. Громакова, визн. В.В. Дармостук (CWU 202485); **Запорізька обл.:** Мелітопольський р-н, окол. с. Троїцьке, Троїцька балка, на *Caloplaca* sp., на вапняках, 23.10.2008, зібр. та визн. Т.В. Зав'ялова, О.Є. Ходосовцев (KHER 1466); **Миколаївська обл.:** Березнегуватський район, окол. с. Калініндорф, на *X. crenulatella*, на вапняках, 18.03.1993, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 9650); Вознесенський р-н, окол. с. Актове, Актовський каньйон, НПП «Бузький Гард», на *G. rupicola*, на гранітах, 26.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11184); Єланецький р-н, Природний заповідник «Єланецький степ», балка «Прусакова», на *L. turicensis*, на вапняках, 01.12.2007, зібр. та визн. Бойко Т.О., О.Є. Ходосовцев (KHER 7851); Снігурівський район, окол. с. Євгенівка, на *X. crenulatella*, що зростає на вапнякових брилах, 25.09.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, І.І. Мойсієнко, О.І. Литвиненко, визн. В.В. Дармостук (KHER 9448); **Харківська**

обл.: Дворічанський р-н, окол. с. Дворічне, заказник «Крейдяний», на *L. fuscella*, на *Artemisia*, 18.09.2016, зібр. А.Б. Громакова, визн. В.В. Дармостук (CWU);
Херсонська обл.: Білозерський р-н, окол. с. Олександрівка, на *C. aurella*, на *Ephedra distachia*, 12.08.2004, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 3118);
 Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, на *A. cervina*, на вапнякових відслоненнях, 12.10.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, визн. В.В. Дармостук (KHER 9462); окол. с. Мала Олександрівка, Русова балка, на *L. turicensis*, на вапняках, 06.03.2015, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 9493);
 Бериславський р-н, окол. с. Бургунка, Бургунська балка, на *X. crenulatella*, на вапняках, 18.07.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович (KHER 7735);
 Чаплинський р-н, окол. с. Першоконстантинівка, берег оз. Сиваш, на *A. pyracea*, на гілочках *Caragana*, 12.06.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 4881).

Intralichen christiansenii (D. Hawksw.) D. Hawksw. & M.S. Cole

Господар: *Acarospora insolata* H. Magn., *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr., *Calogaya decipiens* (Arnold) Arup, Frödén & Søchting, *Fominiella skii* (Khodos., Vondrák & Soun) S.Y. Kondr., Upreti & Hur, *Xanthocarpia crenulatella* (Nyl.) Frödén, Arup & Søchting, *X. marmorata* (Bagl.) Frödén, Arup & Søchting (некротроф).

Досліджені зразки: **Дніпропетровська обл.:** м. Кривий Ріг, Центральноміський р-н міста, 1 км від автомобільного мосту, правий берег р. Інгулець, великі брили конгломератів розміром від 2,5 м завширшки, і від 3 м заввишки, на *A. insolata*, 11.10.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, О.М. Сметана, визн. Г.О. Наумович (KHER 9456, 9457, 9458); **Запорізька обл.:** Мелітопольський р-н, окол. с. Зарічне, правий берег р. Юшанли, на *C. aurella*, на гранітах, 02.10.2009, зібр. та визн. Т.В. Зав'ялова, О.Є. Ходосовцев (KHER 4157); **Миколаївська обл.:** Єланецький р-н, заповідн. «Єланецький степ», відслонення вапняків на схилах балки «Роза», на *C. aurella*, 09.05.2005, зібр. та визн. Т.О. Бойко (KHER 9651, 9654); Очаківський р-н, о. Березань, на *C. aurella*, на бетоні, 20.07.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11680); там же, на *F. skii*, 20.07.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11675);

Харківська обл.: Балаклійський р-н, окол. с. Чепель, на *C. decipiens*, на крейді, 29.07.2007, зібр. А.Б. Громакова, визн. В.В. Дармостук (CWU); окол. с. Протопоповка, на *C. aurella*, на вапняках, 18.05.2014, зібр. А.Б. Громакова, визн. В.В. Дармостук (CWU); **Херсонська обл.:** м. Херсон, правий берег р. Віршовчина, *X. crenulatella*, на бетонних спорудах, 24.09.2005, зібр. та det О.Є. Ходосовцев (KHER 3177); окол. м. Херсон, правий берег р. Віршовчина, на *X. marmorata*, на вапняках, 04.10.2015, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 9493); Каховський район, окол. с. Таврійськ на *C. decipiens*, на бетоні, 15.11.2006, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 9649); Чаплинський р-н, дендропарк Асканія-Нова, грот, на *C. aurella*, на вапняках, 16.01.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 8531).

Intralichen lichenicola (M.S. Christ. et D. Hawksw.) D. Hawksw. & M.S. Cole

Господар: *Candelariella vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg. (біотроф).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Новоодеський р-н, с. Остапівка, під мостом на бетоні, на слані *C. vitellina*, 25.11.2008, зібр. та визн. Т.О. Бойко (KHER 7852).

Katherinomyces cetrariae Khodos.

Господар: *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr., *Lecidea fuscoatra* (L.) Ach. (коменсал).

Досліджені зразки: **Запорізька обл.:** Чернігівський р-н, окол. с. Новополтавка, на *L. fuscoatra*, на гранітах, 02.10.2007, зібр. О.Є. Ходосовцев, Т.О. Зав'ялова, визн. В.В. Дармостук (KHER 4401, 4363); окол. с. Кам'янка, на *L. fuscoatra*, на гранітах, 19.07.1995, зібр. О.Є. Ходосовцев визн. В.В. Дармостук (KHER 6387); **Херсонська обл.:** Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, на *C. aculeata*, на піску, 09.04.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 5461).

Laetisaria lichenicola Diederich, Lawrey & D. Broeck

Господар: *Physcia adscendens* H. Olivier. (біотроф).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Білозерський р-н, окоп. с. Софіївка, Софіївська балка, на корі *Robinia*, 14.12.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10318); окоп. с. Микільське, НПП Нижньодніпровський, на корі *Ulmus*, 31.03.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11597); Великоолександрівський р-н, с. Мала Олександрівка, правий берег р. Інгулець, на *Populus*, 27.11.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10313); Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Солонозерна ділянка, біля оз. Червоне, на корі *Populus*, 08.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10906); Каланчацький р-н, с. Роздольне, парк С.Б. Фальц-Фейн, на корі *Fraxinus*, 30.06.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10741); с. Хорли, парк, на корі *Fraxinus*, 30.06.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11049).

***Lambiella insularis* (Nyl.) T. Sprib.**

Господар: *Glaucotaria rupicola* (L.) M. Choisy (ліхенофільний лишайник).

Досліджені зразки: Запорізька обл.: Чернігівський р-н, с. Новополтавка, гора Синя, на гранітах, 02.10.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Т.В. Зав'ялова (KHER 4366).

***Lawalreea lecanorae* Diederich**

Господар: *Polyozosia hagenii* (Ach.) S.Y. Kondr., L. Lőkös & Farkas (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Білозерський р-н, окоп. с. Станіслав, на рослинних залишках, 30.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11318); Каланчацький р-н, с. Хорли, головна тополева алея, на корі *Populus*, 08.08.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11316).

***Lecania triseptata* (Vain.) Zahlbr.**

Господар: *Coppinsiella substerilis* (Vondrák, Palice & van den Boom) S.Y. Kondr. & L. Lőkös (ліхенофільний лишайник).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Олешківський р-н, урочище Раків Куточок, на корі *Populus*, 24.04.2014, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 10658).

***Lichenochora caloplacae* Zhurb.**

Господар: *Fominiella skii* (Khodos., Vondrák & Soun) S.Y. Kondr., Upreti & Hur (коменсал).

Досліджені зразки: Миколаївська обл.: Новоодеський р-н, окол. с. Нова Одеса, ландшафтний заказник Михайлівський степ, на гілочках чагарників, 26.05.2017, зібр. & визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11035); Очаківський р-н, о. Березань, на *Caloplaca* sp., на ґрунті, 20.07.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11676); **Херсонська обл.:** Білозерський р-н, окол. с. Софіївка, Софіївська балка, на рослинних залишках, 14.02.2009, зібр. О.Є. Ходосовцев, Л.М. Гавриленко, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 7574), 14.12.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10326).

***Lichenochora hypanica* S.Y. Kondr., Lőkös & Hur**

Господар: *Endocarpon adscendens* (Anzi) Müll. Arg., *E. obscuratum* Oхner (коменсал).

Досліджені зразки: Миколаївська обл.: Вознесенський р-н, окол. с. Актове, НПП «Бузький Гард», Петропавлівський каньйон, на *E. adscendens* на гранітах, 26.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11183); **Харківська обл.:** Дворічанський р-н, окол. с. Кам'янка, НПП «Дворічанський», на *E. obscuratum*, на крейдянному ґрунті, 21.08.2012, зібр. А.Б. Громакова, визн. В.В. Дармостук (CWU).

***Lichenochora obscuroides* (Linds.) Triebel & Rambold**

Господар: *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg (коменсал).

Досліджені зразки: Дніпропетровська обл.: Новомосковський р-н, окол. с. Андріївка, Самарський бір, на корі *Populus*, 09.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11718).

***Lichenochora wasseri* S.Y. Kondr.**

Господар: *Xanthocarpia crenulatella* (Nyl.) Frödén, Arup & Søchting (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Нововоронцовський р-н, окол. с. Стара Осокорівка, на вапняках, 03.06.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10801).

***Lichenochora weillii* (Werner) Hafellner & R. Sant.**

Господар: *Physconia grisea* (Lam.) Poelt. (коменсал).

Досліджені зразки: Миколаївська обл.: Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, парк Лабіринт, НПП «Бузький Гард», на корі *Quercus*, 27.05.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11633); Рацинська дача, на корі *Fraxinus*, 28.05.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11640); Херсонська обл.: Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, на корі *Quercus*, 18.11.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10311); Нововоронцовський р-н, смт. Нововоронцовка, парк, на корі *Fraxinus*, 30.05.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11366).

***Lichenosonium aeruginosum* Diederich, M. Brand, van den Boom & Lawrey**

Господар: *Cladonia* sp. (коменсал).

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

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

Господар: *Candelariella coralliza* (Nyl.) H. Magn., *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr., *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Glaucomaria carpinea* (L.) S.Y. Kondr., L. Lökös et Farkas, *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Parmelia sulcata* Taylor, *Ramalina farinacea*

(L.) Ach., *R. polymorpha* (Lilj.) Ach., *Xanthoparmelia pulla* (Ach.) O. Blanco, A. Crespo, Elix, D. Hawksw. & Lumbsch (некротроф).

Досліджені зразки: Запорізька обл.: Акимівський р-н, окоп. с. Богатир, Алтагірський ліс, на *P. sulcata*, на корі *Quercus*, 22.10.2008, зібр. та визн. Т.В. Зав'ялова (КНЕР 4235, 4236); Мелітопольський р-н, окоп. с. Терпіння, геологічна пам'ятка «Кам'яна могила», на *R. polymorpha*, на пісковиках, 04.10.2007, зібр. О.Є. Ходосовцев, Зав'ялова Т.В., визн. В.В. Дармостук (КНЕР 4227); на *S. coralliza*, на пісковиках, 04.10.2007, зібр. О.Є. Ходосовцев, Т.В. Зав'ялова, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 4178); Чернігівський р-н, берег р. Юшанли, на *R. farinacea*, на корі *Robinia*, 08.08.2010, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 1476);

Кіровоградська обл.: Бобринецький р-н, окоп. м. Бобринець, біля скель, на *X. pulla*, на гранітах, 29.07.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10102);

Миколаївська обл.: Вознесенський р-н, окоп. с. Трикрати, Арбузинський каньйон, НПП «Бузький Гард», на *X. pulla*, на гранітах, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10582, 10608); Новоодеський р-н, місце злиття р. Березівка та р. Інгул, на межі з Кіровоградською обл., РЛП «Приінгульський», на *X. pulla*, на гранітах, 28.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10955); Очаківський р-н, РЛП «Кінбурська коса», окоп. с. Покровка, на *S. aculeata*, на піску, 18.07.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 10133); урочище Гурені, вільхова колка, на *H. physodes*, на корі *Alnus*, 06.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10869);

Херсонська обл.: Бериславський р-н, с. Отрадокам'янка, лівий берег р. Козак, на *P. sulcata*, на корі *Acer*, 21.07.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10756); Великоолександрівський р-н, окоп. смт. Велика Олександрівка, ландшафтний заказник Інгулець, на *P. sulcata*, на корі *Quercus*, 07.11.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11291); там же, на *G. carpinea*, на корі *Quercus*, 18.03.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11415); Голопристанський р-н, окоп. с. Бехтери, на *R. farinacea*, на корі *Quercus*, 27.06.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 10792); окоп. с. Буркути, Виноградівська ділянка, на *R. farinacea*, на корі *Robinia*,

25.12.2014, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 8582, 8586); дорога між с. Буркути та с. Промінь, *R. farinacea*, на корі *Quercus*, 21.11.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 9586, 11079); окол. с. Іванівка, березові колки, на *E. prunastri*, на *Betula*, 24.06.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11648); Олешківський р-н, Козачелазерська арена, с. Покоси, на *E. prunastri*, на *Populus*, 20.03.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 3700); окол. с. Раденськ, на *H. physodes*, на корі *Pinus*, 20.11.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11084).

Lichenosonium lecanorae (Jaap) D. Hawksw

Господар: *Glaucomarina carpinea* (L.) S.Y. Kondr., L. Lőkös et Farkas, *Polyozosia albescens* (Hoffm.) S.Y. Kondr., L. Lőkös & Farkas, *P. dispersa* (Pers.) S.Y. Kondr., L. Lőkös & Farkas, *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy (некротроф).

Досліджені зразки: **Дніпропетровська обл.:** Апостолівський район, с. Токівське, біля річки Кам'янка, на *P. muralis*, на гранітах, 21.07.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Л.М. Гавриленко (КНЕР 7651); **Запорізька обл.:** Чернігівський р-н, с. Новополтавка, гора Синя, на *P. muralis*, на гранітах, 02.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Т.В. Зав'ялова (КНЕР 4410); **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, парк В. Скаржинського, НПП «Бузький Гард», на *G. carpinea*, на корі *Fraxinus*, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10540, 10546); Новобузький р-н, окол. с. Софіївка, Таборна балка, РЛП «Приінгульський», на *P. dispersa*, на гранітах, 29.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11650, 11736); Снігурівський р-н, окол. с. Олександрівка, на *P. muralis*, на вапняках, 02.05.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11725); **Одеська обл.:** Комінтерський р-н, окол. с. Волково, на *P. muralis*, на вапняках, 02.05.1996, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9700); **Херсонська обл.:** Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, Русова балка, на *G. carpinea*, на корі *Gleditsia triacantos*, 25.09.2015, зібр. та визн.

В.В. Дармостук (KHER 9233); окол. с. Давидів Брід, на *P. dispersa*, на вапняках, 02.10.1994, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 9639); Голопристанський р-н, між с. Малі Копані та с. Буркути, на *G. carpinea*, на корі *Quercus*, 21.11.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 9538); окол. с. Буркути, на *G. carpinea*, на корі *Quercus*, 10.11.1994, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 9423, 9841); Чорноморський біосферний заповідник, Солоноозерна ділянка, на *G. carpinea*, на корі *Quercus*, 08.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10899, 10908); Каланчацький р-н, с. Хорли, паркан біля сторої адміністрації порту, на *P. albescens*, на бетоні, 07.08.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11622);

***Lichenosonium lichenicola* (P. Karst.) Petr. & Syd.**

Господар: *Physcia tenella* (Scop.) DC (коменсал).

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

***Lichenosonium ruxidatae* (Oudem.) Petrak et H. Sydow**

Господар: *Cladonia foliacea* (Huds.) Willd., *C. furcata* (Huds.) Schrad., *C. rei* Schaer. (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, Чалбаська арена, на *C. foliacea*, на піску, 09.04.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 6178, 6179, 10004); там же, на *C. foliacea*, на піску, 18.11.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11666); Чорноморський біосферний заповідник, дорога між с. Геройське та Солоноозерною ділянкою, на *C. rei*, на піску, 05.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10853); Новотроїцький р-н, о. Куюк-Тук, на *C. furcata*, на ґрунті, 06.10.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 12128).

Lichenosonium usneae (Anzi) D. Hawksw.

Господар: *Seirophora lacunosa* (Rupr.) Frödén (некротроф).

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

Lichenosonium xanthoriae M.S. Christ

Господар: *Massjukiella polycarpa* (Hoffm.) S. Y. Kondr., Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, Hur & A. Thell, *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (некротроф).

Досліджені зразки: Миколаївська обл.: Новоодеський р-н, окол. м. Нова Одеса, ландшафтний заказник «Михайлівський степ», східний схил, на *M. polycarpa*, на *Prunus*, 26.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10942); Очаківський р-н, окол. с. Покровка, Кінбурська коса, на *M. polycarpa*, на *Eleagnus*, 16.07.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 10119, 10132, 11319); **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, окол. с. Тягинка, НПП «Нижньодніпровський», на *M. polycarpa* на гілочках чагарників, 31.03.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11605); Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, Русова балка, на *X. parietina*, на корі *Gleditsia triacantos*, 25.09.2015, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 9232), там же, на *M. polycarpa*, на корі *Pinus*, 04.01.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11410); Голопристанський р-н, окол. с. Кохани, на *X. parietina*, на корі *Robinia*, 12.09.2015, зібр. Малюга Н.Г., визн. В.В. Дармостук (КНЕР 9215); окол. с. Буркути, дубова колка, на *X. parietina*, на корі *Quercus*, 18.11.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11171); Каланчацький р-н, с. Роздольне, парк С.Б. Фальц-Фейн, на *X. parietina*, на корі *Fraxinus*, 24.10.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10933).

Lichenodiplis lecanorae (Vouaux) Dyko & D. Hawksw.

Господар: *Fominiella skii* (Khodos., Vondrák & Soun) S.Y. Kondr., Upreti & Hur, *Lecanora saligna* (Schrad.) Zahlbr., *Polyozosia hagenii* (Ach.) S.Y. Kondr., L. Lőkös & Farkas (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Білозерський р-н, окол. с. Олександрівка, ВЕЛ-1, на *P. hagenii*, на корі *Quercus*, 09.01.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11386); Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, Попова яма, на *L. saligna*, на корі *Pinus*, 28.12.2015, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 10850); заповідне урочище Недогірський ліс, на *L. saligna*, на корі *Pinus*, 06.10.2012, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 8979); Високопільський р-н, окол. с. Зарічне, правий берег р. Інгулець, на степових схилах балки, на *P. hagenii*, на *Thymus* sp., 12.10.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 9455); Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Солонозерна ділянка, біля оз. Червоне, на *P. hagenii*, на корі *Quercus*, 05.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10850, 10909); о. Тендра, на *F. skii*, на *Ephedra distachya*, 30.04.2009, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 7302); о. Тендра, на *F. skii*, на кістках, 06.10.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11315); Олешківський р-н, НПП «Олешківські піски», окол. с. Раденськ, на *L. saligna*, на корі *Betula*, 20.03.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 3704, 7933, 7936); там же, на *L. saligna*, на корі *Pinus*, 20.11.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 10481); окол. с. Буркути, на *L. saligna*, на деревині, 18.11.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11152); ландшафтний заказник Саги, на *L. saligna*, на деревині, 08.04.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11644); Чаплинський р-н, дендропарк Асканія-Нова, на *L. saligna*, на корі *Betula*, 25.08.2014, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 8457).

***Lichenohendersonia squamarinae* Calat. & Etayo**

Господар: *Squamarina lentigera* (Weber) Poelt. (сапротроф).

Досліджені зразки: Миколаївська обл.: Очаківський р-н, між. с. Каталіно та с. Новобузьке, на ґрунті, 02.08.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев,

В.В. Дармостук (KNER 11668); **Херсонська обл.:** Білозерський р-н, окол. с. Широка Балка, на лесових відслоненнях, 01.04.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 10657).

Lichenohendersonia varians Calatayud & Etayo

Господар: *Candelariella xanthostigma* (Pers. ex Ach.) Lettau. (сапротроф).

Досліджені зразки: **Запорізька обл.:** Приазовський р-н, окол. с. Маківка, на корі *Robinia*, 08.08.2010, зібр. Т.В. Зав'ялова, визн. О.Є. Ходосовцев (KNER 6293).

Lichenostigma cosmopolites Hafellner та Calatayud

Господар: *Xanthoparmelia camtschadalis* (Ach.) Hale, *X. conspersa* (Ehrh. ex Ach.) Hale., *X. stenophylla* (Ach.) Ahti & D. Hawksw. (коменсал).

Досліджені зразки: **Дніпропетровська обл.:** Криворізький р-н, с. Тернувака, на *X. stenophylla*, на ґрунті, 17.07.2017, зібр. Л. Лисогор, визн. В.В. Дармостук (KNER 10926); м. Кривий Ріг, на *X. conspersa*, на залізистих кварцитах, 17.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович (KNER 11873); **Донецька обл.:** Нікольський р-н, окол. с. Назарівка, відділення УСПЗ «Кам'яні могили», на *X. conspersa*, на гранітах, 13.05.2011, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, О.В. Надєїна, А.Б. Громакова (KNER 4601); **Запорізька обл.:** Чернігівський р-н, Каїнкулацьке водосховище, на *X. conspersa*, на гранітах, 02.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Зав'ялова Т.О. (KNER 4300); окол. с. Стульневе, на *X. camtschadalis*, на ґрунті, 28.06.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 11705); **Миколаївська обл.:** Братський р-н, окол. с. Крива Пустош, на *X. conspersa*, на гранітах, 28.07.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10087); Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, Арбузинський каньйон, НПП «Бузький Гард», на *X. conspersa*, на гранітах, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10606); окол. с. Актове, Петропавлівський каньйон, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 26.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10691, 11630, 11632); Новобузький р-н, РЛП Приінгульський, місце злиття р. Березівка та

р. Інгулець, на *X. conspersa*, на гранітах, 28.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10968, 10990).

***Lichenostigma dimelaenae* Calat. & Hafellner**

Господар: *Dimelaena oreina* (Ach.) Norman. (коменсал).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окоп. с. Трикрати, Актівський каньйон, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 27.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10701, 10709, 10710).

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

Господар: *Aspicilia cinerea* (L.) Körb., *Circinaria caesiocinerea* (Nyl. ex Malbr.) A. Nordin, Savić & Tibell, *Lobothallia radiosa* (Hoffm.) Hafellner, *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy. (коменсал).

Досліджені зразки: **АР Крим:** Білогорський р-н, окоп. с. Мельники, на *L. radiosa*, на вапняках, 04.08.1957, зібр. Є. Копачевська, визн. В.В. Дармостук (KW 55273 sub *Caloplaca polycarpa*); **Дніпропетровська обл.:** м. Кривий Ріг, ландшафтний заказник державного значення «Скелі МОДРУ», на *A. cinerea*, на сланцях, 18.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович (KNER 9452); **Донецька обл.:** Тельманівський р-н, Кальміуське відділення УСПЗ, на *S. caesiocinerea*, на гранітах, 28.04.2013, зібр. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук, визн. В.В. Дармостук (KNER 8366, 9283); **Запорізька обл.:** Чернігівський р-н, Каїнкулацьке водосховище, на *A. cinerea*, на гранітах, 02.10.2007, зібр. О.Є. Ходосовцев, Т.В. Зав'ялова, визн. В.В. Дармостук (KNER 4304); Якимівський р-н, р. Юшанли, схил, на *A. cinerea*, на гранітах, 08.10.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, (KNER 6297); **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окоп. с. Трикрати, Арбузинський каньйон, НПП «Бузький Гард», на *A. cinerea*, на гранітах, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10596); окоп. с. Актівське, Актівський каньйон, НПП «Бузький Гард», на *A. cinerea*, на гранітах, 26.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10682, 11629); Сланецький р-н, Природний заповідник Сланецький степ, балка Роза, на

L. radiosa, на вапняках, 09.04.2005, зібр. та визн. Бойко Т.О. (KNER 11620, 11874); Снігурівський р-н, окоп. с. Снігурівка, на *P. muralis*, на вапняках, 22.09.1992, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KNER 10305); **Одеська обл.**: Комінтерський р-н, окоп. с. Волково, на *L. radiosa*, на вапняках, 02.05.1996, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 9699); **Херсонська обл.**: Березнігуватський р-н, окоп. с. Пришиб, на *L. radiosa*, на вапняках, 31.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 11310); Бериславський р-н, окоп. с. Бургунка, Буркунська балка, на *P. muralis*, на вапняках, 18.07.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, визн. В.В. Дармостук (KNER 7710); с. Новокаїри, Новокаїрська балка, на *L. radiosa*, на вапняках, 01.04.2009, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Л.М. Гавриленко (KNER 7652); окоп. с. Берислав, балка Кам'янка, на *L. radiosa*, на вапняках, 20.08.1930, зібр. А.М. Окснер, В.Соломонов, визн. В.В. Дармостук (KW 4131); Білозерський р-н, окоп. с. Понятівка, зоологічна пам'ятка природи «Понятівське поселення змії», на *P. muralis*, на вапняках, 09.08.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Л.М. Гавриленко (KNER 7642); Великоолександрівський р-н, окоп. с. Мала Олександрівка, на *L. radiosa*, на вапняках, 12.10.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, визн. Г.О. Наумович (KNER 9283); там же, на *L. radiosa*, на вапняках, 04.01.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 11403); окоп. с. Запоріжжя, на *L. radiosa*, на вапняках, 03.05.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 11703).

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

Господар: *Acarospora fuscata* (Nyl.) Th. Fr. (коменсал).

Досліджені зразки: **Донецька обл.**: Володарський р-н, відділення УСПЗ «Кам'яні могили», скеля Жаба, на гранітах, 12.05.2011, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, О.В. Надєїна, А.Б. Громакова (KNER 8254); там же, на гранітах, 08.07.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 11910); **Миколаївська обл.**: Вознесенський р-н, окоп. с. Актове, Актовський каньйон, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 01.05.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 9739).

Lichenostigma maureri Hafellner

Господар: *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Parmelina quercina* (Willd.) Hale (коменсал).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, на *P. quercina*, на корі *Quercus*, 21.11.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 9556); дорога між с. Буркути та с. Промінь, на *H. physodes*, на корі *Betula*, 21.11.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10006).

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

Господар: *Squamaria cartilaginea* (With.) P. James. (коменсал).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, окол. с. Тягинка, НПП «Нижньодніпровський», на *S. cartilaginea*, на вапняках, 01.06.2017, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11659).

Lichenostigma rugosa G. Thor

Господар: *Diploschistes candidissimus* (Kremp.) Zahlbr. (коменсал).

Зразки в гербаріях CWU, KHER та KW не виявлено.

Lichenostigma svandae Vondrák & Šoun

Господар: *Acarospora cervina* A. Massal. (коменсал).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Снігурівський р-н, окол. с. Євгенівка, на вапняках, 25.09.2009, зібр. визн. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, І.І. Мойсієнко, О.І. Литвиненко, визн. Г.О. Наумович (KHER 9471); **Одеська обл.:** Лиманський р-н, окол. с. Каїри, на вапняках, 03.05.1996, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 12592); **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, окол. с. Тягинка, на вапняках, 21.08.1994, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 804); там же, 31.03.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук

(KNER 11600); Білозерський р-н, окоп. с. Федорівка, на вапняках, 01.04.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 11980).

Lichenothelia convexa Henssen

Господар: *Aspicilia cinerea* (L.) Körb. (коменсал).

Досліджені зразки: **Запорізька обл.:** Чернігівський р-н, окоп. с. Новополтавка, на гранітах, 02.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Зав'ялова Т.О. (KNER 4283); **Кіровоградська обл.:** Бобринецький р-н, окоп. м. Бобринець, біля скель, на гранітах, 29.07.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10097); **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окоп. с. Актове, Актовський каньйон, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 26.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10687).

Lichenothelia renobalesiana D. Hawksw. & V. Atienza

Господар: *Bagliettoa calciseda* (DC.) Gueidan & Cl. Roux (коменсал).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Очаківський р-н, між. с. Каталіно та с. Новобузьке, на вапняках, 02.08.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 11669); **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, окоп. с. Тягинка, НПП «Нижньодніпровський», на вапняках, 31.03.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 11601).

Lichenothelia scopularia (Nyl.) D.Hawksw.

Господар: *Aspicilia cinerea* (L.) Körb. (коменсал).

Досліджені зразки: **Запорізька обл.:** Токмацький р-н, окоп. с. Ударник, на гранітах, 07.06.2009, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Т.О. Зав'ялова (KNER 1475); Мелітопольський р-н, окоп. с. Мирне, геологічна пам'ятка «Кам'яна могила», на пісковиках, 04.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Т.О. Зав'ялова (KNER 4195); Чернігівський р-н, окоп. с. Стульнево, на гранітах, 28.06.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 12442); окоп. с. Новополтавка, на гранітах, 02.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Т.О. Зав'ялова (KNER 4394).

Llimoniella cf. adnata Hafellner & Nav.-Ros.

Господар: *Placidium squamulosum* (Ach.) Breuss (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Великоолександрівський р-н, с. Білогірка, на ґрунті, 02.05.2017, зібр. Г.О. Наумович, визн. В.В. Дармостук (KHER 11654).

Llimoniella groenlandiae (Alstrup & D. Hawksw.) Triebel & Hafellner

Господар: *Xanthocarpia borysthenica* (Khodos. & S.Y. Kondr.) Frödén, Arup & Søchting (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Білозерський р-н, окол. с. Широка балка, на лесових відслоненнях, 19.08.2002, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 11548, 11549).

Marchandiomyces corallinus (Roberge) Diederich & D. Hawksw.

Господар: *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg, *Physconia grisea* (Lam.) Poelt, *Physcia tenella* (Scop.) DC., *Protoparmelia badia* (Hoffm.) Hafellner, *Ramalina polymorpha* (Lilj.) Ach., *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (некротроф).

Досліджені зразки: Миколаївська обл.: Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, Арбузинський каньйон, НПП «Бузький Гард», на *P. badia*, на гранітах, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10601, 11911); Парк ім. В. Скаржинського, НПП «Бузький Гард», на *P. orbicularis*, на корі *Quercus*, 27.05.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11621); окол. с. Актове, Актовський каньйон, НПП «Бузький Гард», на *R. polymorpha*, на гранітах, 28.07.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10291); **Херсонська обл.:** Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, на *P. orbicularis* та *X. parietina*, на корі *Juglans regia*, 02.07.2015, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 9190, 11073); на *X. parietina*, на корі *Populus*, 13.02.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 9900); окол. смт. Велика Олександрівка, заповідне урочище Недогірський ліс, на *X. parietina*, на корі *Quercus*, 21.10.2017,

зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10829, 10832); окол. с. Максима Горького, на *X. parietina*, на корі *Fraxinus*, 08.07.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11741); Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, на *P. tenella*, на корі *Quercus*, 10.11.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 4828); Чаплинський р-н, Асканія-Нова, на *P. grisea*, на корі *Fraxinus*, 25.08.2014, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 8434).

Merismatium decolorans (Arnold) Triebel

Господар: *Cladonia furcata* (Huds.) Schrad. (біотроф).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Новотроїцький р-н, о. Чурюк, на ґрунті, 06.10.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 12124).

Microsphaeropsis caloplacae Etayo & Yazıcı

Господар: *Calogaya lobulata* (Flörke) Arup, Frödén & Søchting (некротроф).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Білозерський р-н, Софіївська балка, НПП «Нижньодніпровський», на рослинних залишках, 14.12.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10006).

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

Господар: *Acarospora cervina* (Ach.) A. Massal., *Aspicilia* sp., *Athallia inconnexa* (Nylander) S.Y. Kondr. & L. Lokos, *Rinodina calcarea* (Hepp ex Arnold) Arnold. (коменсал).

Досліджені зразки: АР Крим: Тарханкутський п-ів, мис Атлет, на *Aspicilia* sp., на вапняках, 12.08.1995, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 10306); Миколаївська обл.: Снігурівський район, окол. с. Євгенівка, на слані *A. cervina*, що росте на вапнякових брилах, 25.09.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, І.І. Мойсієнко, О.І. Литвиненко, визн. В.В. Дармостук (KHER 9443, 9446); на слані *R. calcarea*, що зростає на вапнякових брилах, 25.09.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, Мойсієнко І.І., Литвиненко О.І., визн. В.В. Дармостук (KHER 9445) Херсонська обл.: Бериславський р-н, окол.

с. Бургунка, на *Aspicilia* sp., на вапняках, 27.10.1993, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 2062); Білозерський р-н, окол. с. Понятівка, на *A. inconexa*, на вапняках, 09.08.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Л.М. Гавриленко, визн. В.В. Дармостук (KHER 7582); Нововоронцовський р-н, окол. с. Гаврилівка, на *A. inconexa*, на вапняках, 30.05.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11628).

***Muellerella lichenicola* (Sommerf.) D. Hawksw.**

Господар: *Acarospora cervina* (Ach.) A. Massal., *Candelariella aurella* (Hoffm.) Zahlbr., *Circinaria calcarea* (L.) A. Nordin, Savić & Tibell, *C. contorta* (Hoffm.) A. Nordin, Savić & Tibell, *Variospora aurantia* (Pers.) Arup, Frödén & Søchting, *Verrucaria nigrescens* Pers., *Xanthocarpia crenulatella* (Nyl.) Frödén, Arup & Søchting (коменсал).

Досліджені зразки: **АР Крим:** Ленінський р-н, масив Чокрак, на *V. nigrescens*, на вапняках, 09.07.1996, зібр. О.О. Редченко, визн. В.В. Дармостук (KHER 2063, KW 66661); окол. м. Керч, Митридат, на *Caloplaca* sp., на вапняках, 08.08.1994, зібр. та визн. Ходосовцев О.Є (KHER 2058, 2060, 2061); **Донецька обл.:** Новоазовський р-н, с. Гусельщикове, вапняки по р. Грузький Єланчик, на *V. aurantia*, 18.07.1925, зібр. Ю. Клоков, визн. В.В. Дармостук (KW 4178); Старобешівський р-н, осипи вапняків до Гадючої балки, на *V. aurantia*, 01.04.1956, зібр. А.М. Окснер, Є.Г. Копачевська, визн. В.В. Дармостук (KW 4177); **Дніпропетровська обл.:** Криворізький р-н, окол. с. Чкалівка, правий берег долини річки Інгулець, на *V. nigrescens*, на вапняках, 11.10.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев Г.О. Наумович, Сметана О.М. (KHER 9469); **Запорізька обл.:** Мелітопольський р-н, окол.с. Троїцьке, Троїцька балка, на *Caloplaca* sp., на вапняках, 23.10.2008, зібр. та визн. Т.В. Зав'ялова, О.Є. Ходосовцев (KHER 1456, 1466); **Миколаївська обл.:** Березніговатський р-н, окол. с. Біла Криниця, на *X. crenulatella*, на вапняках, 06.05.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11729); Єланецький р-н, заповідн. «Єланецький степ», відслонення вапняків на схилах балки «Роза», на *C. aurella*, 09.05.2005, зібр. та визн. Т.О. Бойко (KHER

9651); Очаківський р-н, о. Березань, на *S. contorta*, на бетоні, 20.07.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11665, 11667); **Одеська обл.:** Комінтерський р-н, окол. с. Волково, на *S. contorta*, на вапняках, 02.05.1995, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 9698); **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, с. Львово, на *S. contorta*, на вапняках, 20.08.1994, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 11866); Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, на *A. cervina*, на вапняках, 12.10.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, визн. В.В. Дармостук (KHER 9445); окол. с. Заповіт, на *S. contorta*, на вапняках, 30.05.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук, О.Є. Ходосовцев (KHER 11915); окол. с. Давидів Брід, на *Caloplaca* sp., на вапняках, 02.10.1994, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10153); Нововоронцовський р-н, окол. с. Осокорівка, на *X. crenulatella*, на вапняках, 03.06.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11713); Білозерський р-н, окол. с. Панятівка, на *A. calcarea*, на вапняках, 23.08.1994, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, (KHER 400).

***Muellerella pygmaea* (Körb.) D. Hawksw.**

Господар: *Acarospora fuscata* (Nyl.) Th. Fr., *Bellemerea supreoatra* (Nyl.) Clauzade & Cl. Roux, *Candelariella vitellina* (Hoffm.) Müll. Arg., *Lecidea fuscoatra* (L.) Ach., *Lobothallia alphoplaca* (Wahlenb.) Hafellner (коменсал).

Досліджені зразки: **Донецька обл.:** Нікольський р-н, окол. с. Назарівка, відділення УСЗ «Кам'яні Могили», на *S. vitellina*, на гранітах, 08.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11727); на *Aspicilia* sp., (KHER 11909); Тельманівський р-н, окол. с. Гранітне, Кальміуський відділення УСПЗ, на *B. supreoatra*, на гранітах, 28.04.2013, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 9405); **Дніпропетровська обл.:** Криворізький р-н, окол. с. Чкалівка, правий берег долини річки Інгулець, на *L. alphoplaca*, що росте на відслоненнях гранітів, біля тимчасових водотоків, 11.10.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, О.М. Сметана, визн. В.В. Дармостук,

Г.О. Наумович (KNER 9460). м. Кривий Ріг, балка Красна, на *A. fuscata*, на залізистих кварцитах, 10.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 11721); **Запорізька обл.:** Мелітопольський р-н, окоп. с. Терпіння, Кам'яна могила, на *C. vitellina*, на пісковиках, 04.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Т.В Зав'ялова. (KNER 4212); **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окоп. с. Актове, Актовський каньйон, НПП «Бузький Гард», на *L. fuscoatra*, на гранітах, 26.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 9717, 10677).

Muellerella ventosicola (Mudd) D. Hawksw.

Господар: *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. (біотроф).

Зразки в гербаріях CWU, KNER та KW не виявлено.

Nectriopsis rubefaciens (Ellis & Everh.) M.S. Cole & D. Hawksw

Господар: *Parmelia sulcata* Taylor (сапротроф).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Голопристанський р-н, окоп. с. Буркути, на корі *Quercus*, 08.07.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KNER 9269); там же, 28.12.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 11101).

Opographa centrifuga A. Massal.

Господар: *Verrucaria nigrescens* Pers. (коменсал).

Досліджені зразки: **Одеська обл.:** Лиманський р-н, окоп. с. Каїри, на вапняках, 03.05.1996, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER); **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, окоп. с. Тягинка, на вапняках, 19.04.1994, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KNER 12189); окоп. с. Миколаївка, на вапняках, 19.07.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Л.М. Гавриленко (KNER 11783).

Phacothecium varium (Tul.) Trevis.

Господар: *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (коменсал)

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Каланчацький р-н, с. Роздольне, парк С.Б. Фальц-Фейн, на корі *Fraxinus*, 24.10.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11254).

***Phaeospora lecanorae* Eitner**

Господар: *Polyozosia albescens* (Hoffm.) S.Y. Kondr., L. Lőkös et Farkas (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Каланчацький р-н, с. Хорли, старий паркан, на бетоні, 08.08.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10934).

***Pleospora xanthoriae* Khodos. & Darmostuk**

Господар: *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Солоноозерна ділянка, оз. Грязное, на рослинних рештках, 29.11.2008, зібр. Уманець О.Ю., визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 9319); окол. с. Промінь, Шелеменські озера, на корі *Populus*, 05.12.2015, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 9330).

***Plowrightia mereschowskyi* Vouaux**

Господар: *Agrestia hispida* (Mereschk.) Hale & W.L. Culb. (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Новотроїцький р-н, окол. с. Григорівка, на ґрунті, 06.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11652).

***Polycoccum aksoyi* Halicsi & V. Atienza**

Господар: *Aspicilia* sp. (коменсал).

Досліджені зразки: Дніпропетровська обл.: Криворізький р-н, с. Рахманівка, кар'єр баронеси А. Гервалт, на сланцях, 26.06.2014, зібр. Є.О. Головенко, визн. В.В. Дармостук (KHER 9633).

Polycoccum marmoratum (Krempelh.) D. Hawksw.

Господар: *Verrucaria nigrescens* Pers. (коменсал).

Зразки в гербаріях CWU, KHER та KW не виявлено.

Polycoccum pulvinatum (Eitner) R. Sant.

Господар: *Physcia caesia* (Hoffm.) Hampe ex Fürnr. (біотроф).

Досліджені зразки: **Кіровоградська обл.:** Бобринецький р-н, окол. м. Бобринець, балка, біля скелі, на гранітах, 29.07.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10098, 10101, 10114); **Миколаївська обл.:** Новоодеський р-н, с. Возсіятське, на гранітах, 25.11.2008, зібр. та визн. Т.О. Бойко (KHER 9653); окол. с. Софіївка, РЛП «Приінгульський», правий берег р. Інгул, на гранітах, 29.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10953, 10997).

Polycoccum teresum Halic et K. Knudsen

Господар: *Xanthoria* cf. *calcicola* Zahlbr. (біотроф).

Досліджені зразки: **АР Крим:** Тарханкутський п-ів, ландшафтний заказник Джангул, на вапняках, 13.06.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 6184).

Polysporina subfuscescens (Nyl.) K. Knudsen & Kocourk

Господар: *Acarospora fuscata* (Nyl.) Th. Fr. (некротроф).

Досліджені зразки: **Запорізька обл.:** Мелітопольський р-н, окол. с. Терпіння, геологічна пам'ятка «Кам'яна могила», на пісковиках, 13.05.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 12416); Чернігівський р-н, окол. с. Стульнево, на гранітах, 28.06.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 12426); **Кіровоградська обл.:** Бобринецький р-н, окол. м. Бобринець, балка, біля скелі, на гранітах, 29.07.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10096); **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол. с. Актове, Актовський каньйон, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 26.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10685).

Pronectria caloplacae A. Khodosovtsev, J. Vondrák & A. Naumovich

Господар: *Flavoplaca austrocitrina* (Vondrák, Říha, Arup & Söchting) Arup, Söchting & Frödén (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Білозерський р-н, окол. с. Олександрівка, на старому бетонному каналі, 11.01.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11577).

Pronectria casaresii Etayo

Господар: *Evernia prunastri* (L.) Ach. (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Олешківський р-н, окол. с. Буркути, на корі *Prunus*, 18.11.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10314).

Pronectria dillmaniae Zhurb.

Господар: *Placidium squamulosum* (Ach.) Breuss (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Білозерський р-н, окол. с. Висунці, на ґрунті, зібр. І.І. Мойсієнко, визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 10315).

Pronectria diplococca J. Kocourková, A. Khodosovtsev, A. Naumovich, O. Vondráková & J. Motiejnait.

Господар: *Collema* sp. (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Білозерський р-н, окол. с. Микільське, НПП «Нижньодніпровський», на ґрунті, 13.02.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович (KHER 6242, 6243).

Pronectria leptaleae (J. Steiner) Lowen

Господар: *Physcia stellaris* (L.) Nyl. (коменсал).

Досліджені зразки: Миколаївська обл.: Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, парк В. Скаржинського, НПП «Бузький Гард», на корі *Quercus*, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10322, 12183).

***Pronectria xanthoriae* Lowen & Diederich**

Господар: *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (коменсал).

Досліджені зразки: Миколаївська обл.: Очаківський р-н, окол. с. Покровка, Кінбурська коса, НПП «Білобережжя Святослава», на корі *Populus*, 06.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10689);

***Pyrenidium actinellum* Nyl.**

Господар: *Aspicilia cinerea* (L.) Körb., *Collema* sp. (некротроф).

Досліджені зразки: Дніпропетровська обл.: м. Кривий Ріг, ландшафтний заказник Скелі Модру, на *A. cinerea*, на сланцях, 18.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Наумович Г.О (КНЕР 3927); **Харківська обл.:** Дворічанський р-н, окол. с. Новомлинське, НПП «Дворічанський», на *Collema* sp., на карбонатному ґрунті, 18.09.2013, зібр. А.Б. Громакова, визн. В.В. Дармостук (CWU).

***Pyrenochaeta xanthoriae* Diederich**

Господар: *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (коменсал).

Досліджені зразки: Дніпропетровська обл.: Новомосковський р-н, окол. с. Андріївка, Самарський бір, на корі *Populus*, 09.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11719); **Миколаївська обл.:** Очаківський р-н, НПП «Білобережжя Святослава», урочище Рожок, на корі *Populus*, 04.10.2015, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9261); окол. с. Василівка, на корі *Populus*, 06.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10886); **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, окол. с. Козацьке, о. Козак, НПП «Нижньодніпровський», на *Salix*, 21.07.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11743); Білозерський р-н, с. Софіївка, Софіївська балка, НПП «Нижньодніпровський», на корі *Robinia*,

14.12.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10922); Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, Попова яма, на корі *Ulmus*, 30.04.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10924); окол. смт. Велика Олександрівка, Недогірський ліс, на корі *Quercus*, 21.10.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10825); окол. с. Максима Горького, на корі *Fraxinus*, 08.07.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11740); Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, о. Тендра, на *Ephedra distachya*, 30.04.2009, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 7315); Олешківський р-н, с. Пролетарка, Козачелажерська арена, на корі *Populus*, 05.04.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 4096); Скадовський р-н, окол. с. Промінь, урочище Шелеменське, на корі *Populus*, 05.12.2015, зібр. О.Є. Ходосовцев, Ю.А. Ходосовцева, визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 9612, 9622).

Refractohilum achromaticum (B. Sutton) D. Hawksw.

Господар: на стерильних трентеполіоїдних лишайниках (сапротроф).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Олешківський р-н, окол. с. Буркути, на корі *Quercus*, 18.11.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10656).

Refractohilum intermedium Cl. Roux & Etayo

Господар: *Pachyphiale carneola* (Ach.) Arnold. (сапротроф).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Каланчацький р-н, парк в с. Хорли, на корі *Populus*, 30.06.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10755, 11649).

Roselliniella lecideae Darmostuk, Khodos. & Naumovich

Господар: *Lecidea fuscoatra* (L.) Ach. (коменсал).

Досліджені зразки: Дніпропетровська обл.: м. Кривий Ріг, правий берег р. Демуріна, на гранітних брилах, 17.10.2007, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10706, 10707).

***Rosellinula frustulosae* (Vouaux) R. Sant.**

Господар: *Lecanora argopholis* (Ach.) Ach. (коменсал).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, Арбузинський каньйон, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 27.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10705); **Херсонська обл.:** Білозерський р-н, окол. с. Зелений гай, на вапняках, 06.05.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11674).

***Sarcopyrenia cylindrospora* (P. Crouan & H. Crouan) M.V. Aguirre**

Господар: *Aspicilia cinerea* (L.) Körb., *Aspicilia* sp. (некротроф).

Досліджені зразки: **Дніпропетровська обл.:** Апостолівський р-н, окол. с. Токівське, на *A. cinerea*, на гранітах, 21.07.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Л.М. Гавриленко (KHER 11786); **Запорізька обл.:** Чернігівський р-н, Каїнкулацьке водосховище, на *Aspicilia* sp., на гранітах, 02.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Зав'ялова Т.В. (KHER 4299).

***Sclerococcum sphaerale* (Ach. Ex Ficus & Schubert) Fr.**

Господар: вид лишайника не вказаний (коменсал).

Зразки в гербаріях CWU, KHER та KW не виявлено.

***Sphaerellothecium aculeatae* Khodos., Gavrylenko & Klymenko**

Господар: *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr. (некротроф).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Очаківський р-н, окол. с. Василівка, на ґрунті, 06.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10893); **Херсонська обл.:** Голопристанський р-н, дорога між с. Буркути та с. Промінь, на кучугурах, 05.07.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 9960, 9961, 10770, 11071); 21.11.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10000, 10001, 10002); Чорноморський біосферний заповідник, Солонозерна ділянка, біля озера Червоне, на піску, 05.05.2017, зібр. та визн.

О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10856); окол. с. Іванівка, заказник «Березові колки», на піску, 24.06.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11304); окол. с. Кардашинка, на ґрунті, 10.05.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 8607).

Sphaerellothecium cf. atryneae (Arnold) Roux & Triebel

Господар: *Lecanora polytropa* (Ehrh.) Rabenh. (біотроф).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, Арбузинський каньйон, НПП «Нижньодніпровський», на гранітах, 27.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10703).

Stigmidium bellemerei Cl. Roux & Nav.-Ros.

Господар: *Lecania turicensis* (Hepp) Müll. Arg. (коменсал).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Білозерський р-н, с. Федорівка, на вапняках, 13.06.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11631).

Stigmidium clauzadei Cl. Roux & Nav.-Ros.

Господар: *Verrucaria viridula* Ach. (коменсал).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Новоодеський р-н, Михайлівський степ, на вапняках, 26.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10799); **Херсонська обл.:** Білозерський р-н, окол. с. Федорівка, на вапняках, 25.05.1995, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 9511).

Stigmidium congestum (Körb.) Triebel

Господар: вид вказано *Lecanora flotoviana* Spreng. (коменсал).

Зразки в гербаріях CWU, KHER та KW не виявлено.

Stigmidium fuscatae (Arnold) R.Sant.

Господар: *Acarospora fuscata* (Nyl.) Th. Fr. (коменсал).

Досліджені зразки: **Донецька обл.:** Нікольський р-н, окоп. с. Назарівка, відділення УСЗ «Кам'яні Могили», на гранітах, 08.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11916); **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окоп. с. Трикрати, Арбузинський каньйон, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10595); **Новобузький р-н,** окоп. с. Розанівка, місце злиття р. Березівка та р. Інгул, на гранітах, 28.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10991).

Stigmidium glebarum (Arnold) Hafellner

Господар: *Toninia opuntioides* (Vill.) Timdal, *T. sedifolia* (Scop.) Timdal (коменсал).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Єланецький р-н, Природний заповідник Єланецький степ, балка Прусакова, на *T. opuntioides*, на вапняках, 01.12.2007, зібр. та визн. Бойко Т.О. (KHER 11875, 11887); **Одеська обл.:** Комінтерський р-н, окоп. с. Волково, на *T. sedifolia*, на вапняках, 02.05.1995, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 9710, 10372); **Херсонська обл.:** Великоолександрівський р-н, окоп. с. Запоріжжя, на *T. opuntioides*, на вапняках, 03.05.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11710).

Stigmidium mycobilimbiae Cl. Roux, Triebel & Etayo

Господар: *Bilimbia sabuletorum* (Schreb.) Arnold (коменсал).

Досліджені зразки: **Одеська обл.:** Комінтерський р-н, окоп. с. Волково, на вапняках, 02.05.1995, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10145, 10146).

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

Господар: *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy (коменсал).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окоп. с. Трикрати, Арбузинський каньйон, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10321); **Очаківський р-н,**

окол. с. Парутине, руїни Ольвії, на вапнякових стінах, 28.03.1995, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 5305) на глиняних артефактах, 07.10.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 10150); Снігурівський р-н, с. Галоганівка, на вапняках, 06.05.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11672); **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, окол. с. Тягинка, НПП «Нижньодніпровський», на вапняках, 31.03.2017, зібр. та визн. Ходосовцев О.Є., В.В. Дармостук (КНЕР 11599, 11602); Великоолександрівський р-н, окол. с. Запоріжжя, на вапняках, 30.04.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11301).

***Stigmatidium stygnospila* (Minks) R. Sant.**

Господар: *Dermatocarpon miniatum* (L.) W. Mann (некротроф).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, Арбузинський каньйон, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 27.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10702).

***Stigmatidium xanthoparmeliarum* Hafellner**

Господар: *Xanthoparmelia conspersa* (Ehrh. ex Ach.) Hale. (некротроф).

Досліджені зразки: **Дніпропетровська обл.:** Криворізький р-н, окол. с. Чкалівка, на гранітах, 11.10.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, Сметана О.М. (КНЕР 9464); окол. м. Кривий Ріг, долина р. Демуріна, на гранітних брилах, 17.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович (КНЕР 9505, 9506); **Запорізька обл.:** Чернігівський р-н, окол. с. Стульневе, на гранітах, 28.06.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11701); **Кіровоградська обл.:** Бобринецький р-н, окол. м. Бобринець, на гранітах, 29.07.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10095); **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол. с. Актове, Актовський каньйон, НПП «Бузький Гард», на гранітах, 01.05.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9725); Єланецький р-н, окол. с. Водяно-Лорино, на гранітах, 13.04.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9754).

Taeniolella delicata M.S. Christ. & D. Hawksw.

Господар: *Glaucomaria carpineae* (L.) S. Y. Kondr., L. Lőkös et Farkas, *Physconia distorta* (With.) J.R. Laundon (некротроф).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Очаківський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Волижин ліс, на *G. carpineae*, на корі *Quercus*, 29.01.1994, збір. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9848); **Херсонська обл.:** Великоолександрівський р-н, с. Мала Олександрівка, садиба Дармостука, на *P. distorta*, на *Morus*, 22.01.2017, збір. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11074); Голопристанський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Солонозерна ділянка, на *G. carpineae*, на корі *Quercus*, 05.05.2017, збір. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10700).

Taeniolella phaeophysciae D. Hawksw.

Господар: *Phaeophyscia orbicularis* (Neck.) Moberg (некротроф).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Великоолександрівський р-н, окол. с. Велика Олександрівка, Недогірський ліс, на корі *Quercus*, 21.10.2017, збір. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 10828); Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, на корі *Salix*, 11.10.2011, збір. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 4879); там же, 28.12.2017, збір. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11102); Каланчацький р-н, с. Роздольне, парк С.Б. Фальф-Фейн, на корі *Fraxinus*, 30.06.2017, збір. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 10747); Чаплинський р-н, Дендропарк Асканія Нова, на корі *Fraxinus*, 23.08.2014, збір. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 8430, 8470).

Taeniolella rolfii Diederich & Zhurb.

Господар: *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr. (некротроф).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Голопристанський р-н, дорога між с. Буркути та с. Промінь, на піску, 05.01.2017, збір. та визн. О.Є. Ходосовцев,

(KNER 11082, 11083, 10911); окол. с. Іванівка, ботанічний заказник «Хрестова сага», на піску, 25.06.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 11307).

Toninia subfuscae (Arnold) Timdal

Господар: *Verrucaria* sp. (ліхенофільний лишайник).

Досліджені зразки: **Одеська обл.:** Комінтерський р-н, окол. с. Волково, на вапняках, 02.05.1995, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10147).

Toninia talparum Timdal

Господар: *Lecania turicensis* (Hepp) Müll. Arg. (ліхенофільний лишайник).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Снігурівський р-н, с. Галогановка, на вапняках, 06.05.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 11679); **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, окол. с. Республіканець, Кам'янська балка, на вапняках, 02.06.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 11051);

Tremella phaeophysciae Diederich & M. S. Christ.

Господар: *Physconia grisea* (Lam.) Zahlbr. (біотроф).

Досліджені зразки: **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, парк В. Скаржинського, НПП «Бузький Гард», на корі *Fraxinus*, 21.10.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 10310, 11624); **Херсонська обл.:** Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, НПП «Олешківські піски», на корі *Fraxinus*, 28.12.2017, зібр. та визн. Ходосовцев О.Є., В.В. Дармостук (KNER 11134).

Trichoconis hafellneri U.Braun, Khodos., Darmostuk & Diederich

Господар: *Athallia pyracea* (Ach.) Arup, Frödén & Söchting, *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Голопристанський р-н, окол. с. Промінь, озеро Шелеменське, на корі тополі, 21.11.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 9328, 9430, 9432).

***Trichothecium roseum* (Pers.) Link**

Господар: *Athallia pyracea* (Ach.) Arup, Frödén & Söchting, *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (сапротроф).

Досліджені зразки: Херсонська обл., Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, на корі *Quercus*, 10.10.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER).

***Unguiculariopsis thallophila* (P. Karst.) W.Y. Zhuang**

Господар: *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy (коменсал).

Досліджені зразки: Дніпропетровська обл.: окол. м. Чкаловка, лівий берег р. Інгулець, біля тимчасових водотоків, на гранітах, 05.05.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович (KHER 6962); м. Кривий Ріг, балка Красна, на залізистих кварцитах, 10.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11691, 11708).

***Verrucula biatorinaria* (Zehetl.) Nav.-Ros. & Cl. Roux**

Господар: *Calogaya saxicola* (Hoffm.) Vondrák (ліхенофільний лишайник).

Досліджені зразки: Миколаївська обл.: Очаківський р-н, о. Березань, на бетоні, 21.07.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER).

***Vouauiella lichenicola* (Linds.) Petr. & Syd.**

Господар: *Glaucotaria carpineae* (L.) S. Y. Kondr., L. Lőkös et Farkas (біотроф).

Досліджені зразки: Херсонська обл., Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, на корі *Quercus*, 10.10.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER).

Weddellomyces epicallopisma (Wedd.) D. Hawksw.

Господар: *Flavoplaca austrocitrina* (Vondrák, Říha, Arup & Söchting) Arup, Söchting & Frödén, *Variospora aurantia* (Pers.) Arup, Frödén & Söchting (коменсал).

Досліджені зразки: **АР Крим:** Ленінський р-н, г. Опук, на *V. aurantia*, на вапняках, 09.06.1983, зібр. Копачевська Є., Безніс Н, визн. В.В. Дармостук (KW 53290); **Херсонська обл.:** Білозерський р-н, окол. с. Олександрівка, на *F. austrocitrina*, на бетоні, 09.01.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11653); Великоолександрівський р-н, с. Мала Олександрівка, на *Caloplaca* sp., на вапняках, 29.09.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 12137).

Weddellomyces heterochrous Nav.-Ros. & Cl. Roux

Господар: *Circinaria calcarea* (L.) A. Nordin, Savić & Tibell (коменсал).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Білозерський р-н, окол. с. Олександрівка, на бетоні, 09.01.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER).

Xanthoriicola physciae (Kalchbr.) D. Hawksw.

Господар: *Calogaya lobulata* (Flörke) Arup, Frödén & Söchting, *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (біотроф).

Досліджені зразки: **АР Крим:** Нижньогірський р-н, окол. с. Дмитрівка, на корі *Robinia*, 07.06.2003, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 1102); **Дніпропетровська обл.:** Новомосковський р-н, окол. с. Андріївка, Самарський бір, на деревині, 09.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 11658, 11717); **Запорізька обл.:** Якимівський р-н, окол. с. Богатир, Алтагірський ліс, на корі *Robinia*, 22.10.2008, зібр. та визн. Зав'ялова Т.В. (KHER 4237); **Миколаївська обл.:** Вознесенський р-н, окол. с. Актове, Актовський каньйон, НПП «Бузький Гард», на чагарниках, 01.05.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 9737); Очаківський р-н, Чорноморський біосферний заповідник, Волижин ліс, на корі *Quercus*, 29.01.1994, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (KHER 9840); РЛП «Кінбурська коса», Ковалівська сага, на *Morus*, 17.07.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KHER 10120); урочище Рожок, на корі *Quercus*, 04.10.2015, зібр.

О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9262); Миколаївський р-н, окоп. с. Гурівка, на корі *Prunus*, 11.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11686); **Одеська обл.**: Тарутинський р-н, окоп. с. Весела долина, «Фрумушика нова», на корі *Juglans*, 02.05.2014, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9025); **Херсонська обл.**: Великоолександрівський р-н, с. Мала Олександрівка, на *Prunus*, 13.02.2016, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 10927); окоп. смт. Велика Олександрівка, ландшафтний заказник Інгулець, на корі *Quercus*, 07.11.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11288); окоп. с. Запоріжжя, Попова яма, на корі *Ulmus*, 30.04.2017, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11300); Генічеський р-н, Арабатська стрілка, окоп. с. Стрілкве, на *C. lobulata*, на корі *Eleagnus*, 15.07.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 10294); Голопристанський р-н, окоп. с. Гола Пристань, на корі *Populus*, 11.10.2007, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 7262); окоп. с. Промінь, на корі *Populus*, 20.05.2016, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9939); окоп. с. Буркути, на корі *Quercus*, 21.11.2015, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9579); о. Тендра, на деревині, 30.04.2009, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 7296); Каланчацький р-н, с. Роздольне, парк С.Б. Фальц-Фейн, на корі *Fraxinus*, 24.10.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11276); окоп. с. Роздольне, п-ів Карадай, на рослинних рештках, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11661); Олешківський р-н, окоп. с. Пролетарка, Козачелатерська арена, на корі *Populus*, 05.04.2008, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 6184); Ландшафтний заказник Саги, на корі *Pinus*, 11.11.2014, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 9005); Чаплинський р-н, Біосферний заповідник Асканія-Нова, на корі *Fraxinus*, 06.07.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (КНЕР 11733).

***Zwackhiomyces berengerianus* (Arnold) Grube & Triebel**

Господар: *Bilimbia sabuletorum* (Schreb.) Arnold (коменсал).

Досліджені зразки: **АР Крим:** Ленінський р-н, с. Вулканівка, сопка Джау-Тепе, на ґрунті, 07.05.2011, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 4377);

Одеська обл.: Комінтерський р-н, окоп. с. Сербки, на вапняковому ґрунті, 02.05.1996, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 9648); **Херсонська обл.:** Білозерський р-н, окоп. с. Станіслав, на лесових відслоненнях, 13.05.2017, зібр. Г.О. Наумович, визн. В.В. Дармостук (KHER 11918).

Zwackhiomyces calcariae (Flagey) Hafellner & Nik. Hoffm.

Господар: *Circinaria calcarea* (L.) A. Nordin, Savić & Tibell (коменсал).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Білозерський р-н, окоп. с. Микільське, зоологічна пам'ятка «Микільське поселення змій», на вапняках, 09.08.2008, зібр. Л.М. Гавриленко, О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 7597); окоп. с. Тягинка, Тягинська балка, НПП «Нижньодніпровський», на вапняках, 31.03.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11085).

Zwackhiomyces calcisedus Cl. Roux

Господар: *Verrucaria nigrescens* Pers. (коменсал).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, окоп. с. Бургунка, Бургунська балка, на вапняках, 18.07.2008, зібр. Г.О. Наумович, О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 11784).

Zwackhiomyces coepulonus (Norman) Grube & R. Sant.

Господар: *Caloplaca raesaenenii* Bredkina., *Xanthocarpia crenulatella* (Nyl.) Frödén, Arup & Søchting, *X. cf. diffusa* (Vondrák & Llimona) Frödén, Arup & Søchting (коменсал).

Досліджені зразки: **АР Крим:** Ленінський р-н, окоп. с. Опук, на *X. crenulatella*, на вапняках, 10.08.1994, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KHER 11867); **Дніпропетровська обл.:** Нікопольський р-н, гирло р. Базавлук, на *X. crenulatella*, на гранітах з карбонатною кіркою, 29.05.2007, зібр. І.І. Мойсієнко, визн. В.В. Дармостук (KHER 11677); **Миколаївська обл.:** Новобузький р-н, окоп. с. Новий Буг, на *X. cf. diffusa*, на гранітах, 28.05.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11643); **Одеська обл.:**

Лиманський р-н, окол. с. Каїри, правий берег Тілігульського лиману, на *X. crenulatella*, на вапняках, 02.05.1996, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (KNER 2625, 11076); **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, окол. с. Миколаївка, берег р. Козак, Бургунська балка, на *X. crenulatella*, на вапняках, 19.07.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, визн. О.Є. Ходосовцев, Л.М. Гавриленко (KNER 7721); Білозерський р-н, окол. с. Микільське, НПП «Нижньодніпровський», на *S. raesaenii*, на гілочках *Ephedra distachya*, 31.03.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KNER 11125); окол. с. Федорівка, на *X. crenulatella*, на вапняках, 02.05.2018, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 11695); Великоолександрівський р-н, с. Мала Олександрівка, на *X. crenulatella*, на вапняках, 08.07.2014, зібр. та визн. В.В. Дармостук (KNER 10624, 11068).

Zwackhiomyces diderichii D. Hawksw. & Ittur.

Господар: *Cladonia rangiformis* Hoffm. (коменсал).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Голопристанський р-н, окол. с. Стара Збур'ївка, вільховий ліс, на піску, 08.02.2008, зібр. Уманець О.Ю., визн. О.Є. Ходосовцев (KNER 3672).

Zwackhiomyces inconspicuus Grube & Hafellner

Господар: *Rinodina calcarea* (Hepp ex Arnold) Arnold. (коменсал).

Досліджені зразки: **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, окол. с. Бургунка, Бургунська балка, на вапняках, 18.07.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, визн. В.В. Дармостук (KNER 11788).

Zwackhiomyces lecanorae (Stein) Nik. Hoffman & Hafellner

Господар: *Bagliettoa calciseda* (DC.) Gueidan & Cl. Roux, *Caloplaca lactea* (A. Massal.) Zahlbr., *Polyozosia albescens* (Hoffm.) S.Y. Kondr., L. Lökös et Farkas, *P. dispersa* (Pers.) S.Y. Kondr., L. Lökös et Farkas, *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy. (коменсал).

Досліджені зразки: Запорізька обл.: Мелітопольський р-н, окол. с. Троїцьке, Троїцька балка, на *S. lactea* на вапняках, 23.10.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 10930); **Миколаївська обл.:** Снігурівський район, окол. с. Євгенівка, на *P. muralis*, на вапнякових брилах, 25.09.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, І.І. Мойсієнко, О.І. Литвиненко, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 9450, 9451); Очаківський р-н, о. Березань, на *M. albescens*, на бетоні, 20.07.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11673); **Одеська обл.:** Комінтерський р-н, окол. с. Волково, на *P. muralis*, на вапняках, 02.05.1996, зібр. О.Є. Ходосовцев, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 9702, 10148, 10149); **Херсонська обл.:** Бериславський р-н, окол. с. Тягинка, Тягинська балка, на *V. calciseda*, на вапняках, 08.08.2010, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, Л.М. Гавриленко (КНЕР 7538); окол. с. Бургунка, Бургунська балка, на *P. dispersa*, на бетоні, 18.07.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Л.М. Гавриленко, визн. О.Є. Ходосовцев, Вондрак Я. (КНЕР 4941), теж саме, на *V. calciseda*, на вапняках, 18.07.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 7680); м. Херсон, в районі міського елеватору, на *M. albescens*, на бетоні, 14.06.1996, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев (КНЕР 9428); Білозерський р-н, окол. с. Дар'івка, правий берег р. Інгулець, на *M. albescens*, на вапняках, 09.08.2008, зібр. Г.О. Наумович, Л.М. Гавриленко, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 9474); пос. Дачі, *P. dispersa*, на вапняках, 31.03.2007, зібр. Г.О. Наумович, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 8542); Нововоронцовський р-н, окол. с. Осокорівка, Осокорівська балка, на *P. dispersa*, на вапняках, 03.06.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР 11712).

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

Господар: *Verrucaria nigrescens* Pers. (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Бериславський р-н, окол. с. Бургунка, Бургунська балка, на вапняках, 18.07.2008, зібр. О.Є. Ходосовцев, Г.О. Наумович, визн. В.В. Дармостук (КНЕР 7599); Нововоронцовський р-н, окол. с. Гаврилівка, на вапняках, 30.07.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (КНЕР

10816); окол. с. Стара Осокорівка, на вапняковому рухляку, 03.06.2017, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 10695).

***Zwackhiomyces* sp.**

Господар: *Verrucaria* cf. *nigrescens* Pers. (коменсал).

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Високопільський р-н, окол. с. Архангельське, на вапняках, 03.05.2018, зібр. та визн. О.Є. Ходосовцев, В.В. Дармостук (KHER 11919).

ДОДАТОК Б.

ВИКЛЮЧЕНІ ВИДИ ЛІХЕНОФІЛЬНИХ ГРИБІВ СТЕПОВОЇ ЗОНИ УКРАЇНИ

До списку виключених видів віднесено таксони, що були наведені під некоректними назвами. В обговоренні до кожного виду подані покликання на літературні джерела, у яких вказано вид, а також нову коректну назву.

Arthonia clemens (Tul.) Th. Fr.

Господар: *Polyozosia albescens* (Hoffm.) S. Y. Kondr., L. Lőkös et Farkas, *P. crenulata* (Ach.) S.Y. Kondr., L. Lőkös et Farkas, *P. dispersa* (Pers.) S.Y. Kondr., L. Lőkös et Farkas, *P. pruinosa* (Chaub.) S. Y. Kondr., L. Lőkös et Farkas

Вид наводили для території степової зони у кількох ліхенологічних працях (Кондратюк, Ходосовцев, 1997; Кондратюк, 1999; Ходосовцев, 1999; Ходосовцев, Редченко, 2002). Під час ревізії зразків встановлено, що вони відносяться до *A. apotheciorum*. Останній відрізняється від *A. clemens*, що трапляється на представниках роду *Rhizoplaca*, ширшими яйцеподібними аскоспорами (4–5 vs. 3,5–4 мкм), у яких верхня і нижня клітина майже рівні по ширині (1/1 vs. 2/1) та зростанням на представниках *Polyozosia dispersa* групи.

Arthonia lecanorina (Almq.) R. Sant.

Господар: *Polyozosia albescens* (Hoffm.) S. Y. Kondr., L. Lőkös et Farkas

Вид наведено як новий для степової зони України з території Бургунської балки (Бериславський р-н, Херсонська обл.) (Гавриленко & Ходосовцев, 2009). Під час ревізії зразків КНЕР (7734 sub *Caloplaca interfulgens*) встановлено, що види відносяться до *Arthonia apotheciorum*. *Arthonia lecanorina* відрізняється від *A. apotheciorum* світло-зеленим гіменієм, коротшими аскоспорами (9–11 vs. 11–14 мкм), реакцією гіменію на I+ червоно-коричневий та зростанням на представниках *Lecanora allophana* групи (Дармостук, 2016).

Cornutispora ciliata Kalb

Господар: *Massjukiella polycarpa* (Hoffm.) S. Y. Kondr., Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, Hur & A. Thell

Вид було наведено як новий для України у 2016 році (Khodosovtsev & Darmostuk, 2016). Детальне анатомо-морфологічне дослідження зразка (KHER 9504) виду дозволили віднести його до *Cornutispora lichenicola*.

Endococcus propinquus (Körb.) D. Hawksw.

Господар: *Aspicilia* sp.

Детальні дослідження зразків KW дозволили перевизначити вид як *Endococcus rugulosus*.

Phoma denigricans Hafellner

Господар: *Protoparmelia* sp.

Вид наведено для території Запорізької області у 1999 році (Кондратюк, 1999). Дослідження морфо-анатомічних характеристик зразка (KHER 890) дозволили віднести його до *Didymocyrtis foliaceiphila* (Darmostuk & Khodosovtsev, 2017).

Stigmidium schaeereri (A. Massal.) Trevis.

Господар: *Polyozosia albescens* (Hoffm.) S. Y. Kondr., L. Lőkös et Farkas

Вид наводили для території степової зони у кількох ліхенологічних працях (Кондратюк, Ходосовцев, 1997; Кондратюк, 1999; Ходосовцев, 1999; Ходосовцев, Редченко, 2002). Під час дослідження зразків KHER (5301, 5305) встановлено, що вони відносяться до *S. squamariae*.

Telogalla olivieri (Vouaux) Nik. Hoffm. & Hafellner (= *Guignardia olivieri* (Vouaux) Olivier)

Господар: *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr.

Вид наведено у роботі С.Я. Кондратюка (Кондратюк, 1999) для території Херсонської області з покликанням на першоджерело (Navrotskaya et al., 1996).

Однак, у самій роботі, в переліку досліджених зразків наведено лише знахідку з Івано-Франківської області, тому ми не можемо включити цей вид до переліку ліхенофільних грибів степової зони України.

ДОДАТОК В.

СПИСОК ПУБЛІКАЦІЙ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ ТА ВІДОМОСТІ ПРО
АПРОБАЦІЮ РЕЗУЛЬТАТІВ ДИСЕРТАЦІЇ

Основні положення дисертації були представлені та обговорені на засіданнях кафедри ботаніки Херсонського державного університету, VI відкритому з'їзді фітобіологів Причорномор'я (19 травня 2015 р., м. Херсон-Лазурне, очна участь), Міжнародній конференції молодих вчених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (29 червня – 3 липня 2016 р., м. Херсон, очна участь; 4-5 вересня 2017 р., м. Луцьк, заочна участь; 3-5 вересня 2018 р., с. Кирилівка, Запорізька область, очна участь), XII, XIII Міжнародній конференції молодих вчених «Біологія: від молекули до біосфери» (26 листопада – 1 грудня 2017 р., м. Харків, заочна участь; 28 – 30 листопада 2018 р., м. Харків, очна участь), XIV з'їзді Українського ботанічного товариства (, 25–26 квітня 2017 р., м. Київ, заочна участь), Міжнародній конференції «Заповідна справа у Степовій зоні України (до 90-річчя від створення Надморських заповідників)» (14-15 березня 2017 р., с. Урзуф, заочна участь).

Статті у наукових виданнях, що індексовані у наукометричних базах даних**Web of Science та Scopus:**

1. Braun, U., Khodosovtsev, A. Ye., Darmostuk, V. V., & Diederich, P. (2016). *Trichoconis hafellneri* sp. nov. on *Athallia pyracea* and *Xanthoria parietina*, a generic discussion of *Trichoconis* and keys to the species of this genus. *Herzogia*, 29(2), 307–314. <https://doi.org/10.13158/heia.29.2.2016.307> (Особистий внесок дисертанта: збір та камеральна обробка зразків ліхенофільного гриба, проведення їх анатомо-морфологічні досліджень).
2. Darmostuk, V. V., Khodosovtsev, A. Ye., Naumovich, G. O., & Kharechko, N. V. (2018). *Roselliniella lecideae* sp. nov. and other interesting lichicolous fungi from the Northern Black Sea region (Ukraine). *Turkish Journal of Botany*, 42(3), 354–361. <https://doi.org/10.3906/bot-1709-5> (Особистий внесок

дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

3. Khodosovtsev, A. Ye., & 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> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

4. Khodosovtsev, A. Ye., & Darmostuk, V. V. (2016). *Pleospora xanthoriae* sp. nov. (Pleosporaceae, Pleosporales), a new lichenicolous fungus on *Xanthoria parietina* from Ukraine, with a key to the known lichenicolous species of *Dacampia* and *Pleospora*. *Opuscula Philolichenum*, 15, 6–11. (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів).

5. Khodosovtsev, A. Ye., & 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> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

6. 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> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, підготовка їх для молекулярно-генетичних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

7. Khodosovtsev, A. Ye., Darmostuk, V. V., Didukh, Y. 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. <https://doi.org/10.5209/МВОТ.62891> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, загальний менеджмент ліхеноценотичних описів, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

Статті у наукових фахових виданнях України та наукових періодичних виданнях інших держав:

1. Дармостук, В. В. (2015). *Codonmyces lecanorae* Calat. & Etayo – новий вид ліхенофільного гриба для України. *Чорноморськ. бот. ж.*, 11(3), 327–329. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/15.113/5>
2. Дармостук, В. В. (2016). Лишайники та ліхенофільні гриби заповідного урочища «Недогірський ліс» (Великоолександрівський район, Херсонська область). *Вісник ОНУ. Біологія*, 21(1(38)), 43–49. [https://doi.org/10.18524/2077-1746.2016.1\(38\).60669](https://doi.org/10.18524/2077-1746.2016.1(38).60669)
3. Дармостук, В. В. (2016). Лишайники та ліхенофільні гриби Русової балки (Великоолександрівський район, Херсонська область). *Біологічні Студії*, 10(2), 133–140.
4. Дармостук, В. В. (2016). Рід *Cercidospora* (Dothideales) в Україні. *Укр. бот. журн.*, 73(3), 262–267. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.03.262>
5. Дармостук, В. В., & Головенко, Є. О. (2016). *Polycoccium aksoyi* Halıcı & V. Atienza – новий вид для мікобіоти України. *Вісник Запорізького Національного Університету*, 1, 123–127. (Особистий внесок дисертанта: ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання тексту статті).
6. Дармостук, В. В., & Наумович, Г. О. (2016). *Unguiculariopsis* (Helotiaceae, Helotiales) – новий рід для мікобіоти України. *Укр. бот. журн.*, 73(4), 378–381. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.04.378> (Особистий внесок дисертанта: ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

7. Дармостук, В. В., & Ходосовцев, О. Є. (2014). Лишайники та ліхенофільні гриби Кальміуського відділення Українського степового заповідника. *Чорноморськ. бот. ж.*, 10(3), 322–327. (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

8. Наумович, Г. О., & Дармостук, В. В. (2015). Ліхенофільні гриби долини р. Інгулець (Україна). *Чорноморськ. бот. ж.*, 11(4), 512–520. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/15.114/7> (Особистий внесок дисертанта: ідентифікація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

9. Ходосовцев, О. Є., Дармостук, В. В., Мойсієнко, І. І., & Давидов, О. В. (2018). Лишайники та ліхенофільні гриби острова Березань з нотатками щодо його флористичного та ландшафтного різноманіття. *Чорноморськ. бот. ж.*, 14(3), 279–290. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/18.143/6> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

10. 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. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/16.122/6> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

11. Ходосовцев, О. Є., Дармостук, В. В., & Ходосовцева, Ю. А. (2017). Лишайники та ліхенофільні гриби національного природного парку «Білобережжя Святослава». *Чорноморськ. бот. ж.*, 13(3), 324–332. (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

12. 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. <https://doi.org/10.32999/ksu1990-553X/2019-15-1-6> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

13. Ходосовцев, О. Є., Малюга, Н. Г., Дармостук, В. В., Ходосовцева, Ю. А., & Клименко, В. М. (2017). Епіфітні лишайникові угруповання класу *Physcietea* старих парків Херсонщини (Україна). *Чорноморськ. бот. ж.*, 13(4), 481–515. (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, загальний менеджмент ліхеноценотичних описів, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

14. Ходосовцев, О. Є., Дармостук, В. В., Ходосовцева, Ю. А., Наумович, Г. О., & Малюга, Н. Г. (2018). Лишайники та ліхенофільні гриби Чалбаської арили нижньодніпровських пісків (Херсонська область). *Чорноморськ. бот. ж.*, 14(1), 69–90. (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

15. Darmostuk, V. V., & Khodosovtsev, A. Ye. (2017). Lichenicolous fungi of Ukraine: an annotated checklist. *Studies in Fungi*, 2(1), 138–156. <https://doi.org/10.5943/sif/2/1/16> (Особистий внесок дисертанта: опрацювання літературних джерел та написання частини тексту статті).

16. Khodosovtsev, A. Ye. & Darmostuk, V. V. (2018). New for Ukraine species of lichens and lichenicolous fungi from marl limestones in the Northern Black Sea Region. *Ukr. Bot. J.*, 75(1), 33–37. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj75.01.033> (Особистий внесок дисертанта: збір, ідентифікація та гербаризація зразків, проведення їх анатомо-морфологічних досліджень, створення фотоматеріалів та написання частини тексту статті).

Матеріали конференцій та наукових семінарів:

1. Дармостук, В. В. (2015). Ліхенобіота Національного природного парку «Приазовський» (Запорізька область). *VI відкритий з'їзд фітобіологів Причорномор'я (19 травня 2015 р., Херсон-Лазурне)* (С. 22–23). Херсон-Лазурне: ХДУ.
2. Дармостук, В. В. (2015). Перші данні про ліхенобіоту РЛП «Половецький степ». *«Біологічні Дослідження – 2015»: Збірник наукових праць* (С. 24–27). Житомир: ПП «Рута».
3. Дармостук, В. В. (2016). До історії вивчення ліхенофільних грибів Причорноморської низовини. *«Біологічні Дослідження – 2016»: Збірник наукових праць* (С. 115–117). Житомир: ПП «Рута».
4. Дармостук, В. В. (2016). Лишайники та ліхенофільні гриби запроектованого заповідного урочища «Вірвовчина балка» (м. Херсон). *Наука і Методика: Збірник наукових праць* (С. 16–19). Херсон: ХДУ.
5. Дармостук, В. В. (2016). Ліхенофільна мікобіота Національного природного парку «Білобережжя Святослава». *Матеріали міжнародна конференція молодих вчених "Актуальні проблеми ботаніки та екології" (29 червня – 3 липня 2016 р., Херсон, Україна)* (С. 31). Херсон: ХДУ.
6. Дармостук, В. В. (2016). Ліхенофільні гриби, що ростуть на представниках родини Lecanoraceae в Херсонській області. *Альманах QN (Questiones Naturales): Зб. Наукових Праць Студентів Факультету Природничої та Математичної Освіти* (С. 201–206). Суми: Видавничий дім «Ельдорадо».
7. Дармостук, В. В. (2017). Ліхенофільні гриби родини Bionectriaceae півдня України. *Матеріали XII Міжнародної конференції молодих учених «Біологія: від молекули до біосфери» (26 листопада – 1 грудня 2017 р., м. Харків, Україна)* (С. 159–160). Харків: ХНУ ім. В.Н. Каразіна.
8. Дармостук, В. В. (2017). Ліхенофільні гриби, що зростають на *Protoperarmeliopsis muralis* (schreb.) M. Choisy в Україні. *Матеріали XIV з'їзду Українського ботанічного товариства (м. Київ, 25–26 квітня 2017 р.)* (С. 89). Київ: Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного.

9. Дармостук, В. В. (2018). Матеріали до вивчення роду *Lichenosonium* Petr. & Syd. в Україні. *Матеріали XIII Міжнародної конференції молодих учених «Біологія: від молекули до біосфери» (28 – 30 листопада 2018 р., м. Харків, Україна)* (С. 178–179). Харків: ХНУ ім. В.Н. Каразіна.

10. Дармостук, В. В. (2018). Ліхенофільні гриби: від паразитів до коменсалів. *Міжнародна конференція молодих вчених "Актуальні проблеми ботаніки та екології" (2 – 5 вересня, 2018 р., с. Кирилівка, Запорізька область)* (С. 15). Мелітополь: Таврійський державний агротехнологічний університет

11. Ходосовцев, О. Є., Дармостук, В. В., & Ходосовцева, Ю. А. (2017). Стан вивченості лишайників та ліхенофільних грибів заповідників та національних природних парків степової зони України. *Заповідна справа у Степовій зоні України (до 90-річчя від створення Надморських заповідників), Праці Всеукраїнської науково-практичної конференції (с. Урзуф, 14-15 березня 2017 року)* (С. 181–187). Київ. (Особистий внесок дисертанта: опрацювання літературних джерел та написання частини тексту статті).

12. Darmostuk, V. V. (2017). First records of *Cercidospora macrospora* (Uloth) Hafellner & Nav.-Ros. anamorph stage, *Advances in botany and ecology (Lutsk, September 4, 2017)* (pp. 11). Lutsk: Vezha.