



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.04.301>

До вивчення ліхенофільної мікобіоти України: рід *Zwackhiomyces* (*Xanthopyreniaceae*, *Collembosidiales*)

Валерій В. ДАРМОСТУК^{1,2}

¹Херсонський державний університет
вул. Університетська 27, Херсон 73000, Україна

²Національний природний парк "Нижньодніпровський"
вул. Університетська 136-а, Херсон 73000, Україна

Darmostuk V.V.^{1,2} 2019. Additions to the lichenicolous mycobiota of Ukraine: the genus *Zwackhiomyces* (*Xanthopyreniaceae*, *Collembosidiales*). *Ukrainian Botanical Journal*, 76(4): 301–315.

¹Kherson State University
27 Universytetska Str., Kherson 73000, Ukraine

²Nyzhniiodniprovskiy National Nature Park
136-a Universytetska Str., Kherson 73000, Ukraine

Abstract. A taxonomic revision of the genus *Zwackhiomyces* in Ukraine is provided. The genus is characterized by globose to pyriform ascomata, brown wall pigments deposited between the cells, branched and anastomosing interascal filaments, fissitunicate asci and 0–1-sepate hyaline ascospores. Previously, ten species of *Zwackhiomyces* were known in Ukraine. They are *Z. berengerianus*, *Z. calcariae*, *Z. cervinae*, *Z. coepulonus*, *Z. diderichii*, *Z. dispersus*, *Z. lecanorae*, *Z. lithoiceae*, *Z. polischukii*, and *Z. sphinctriniformis*. Three species, *Zwackhiomyces calcisedus*, *Z. inconspicuus*, and *Z. macrosporus*, are for the first time reported in the country. *Zwackhiomyces dispersus* is a new record for the plain part of Ukraine. All species of these lichenicolous fungi were found on 10 different host genera. *Rinodina calcarea* is a new host species for *Z. inconspicuus*. All examined species have commensal life strategies, and infection does not cause any visible damage or discoloration of the host thallus and apothecia. *Zwackhiomyces lecanorae* and *Z. inconspicuus* can grow on several different host genera. Other species show strict host specificity. Two species, *Z. coepulonus* and *Z. lecanorae*, are apparently widespread in Ukraine. Description, host lichen species, data about distribution, examined specimens and notes are provided for each species. An original key to species of *Zwackhiomyces* in Ukraine is proposed.

Keywords: lichenicolous life strategy, new records, phycoparasites

Submitted 18 March 2019. Published 02 September 2019

Дармостук В.В. 2019. До вивчення ліхенофільної мікобіоти України: рід *Zwackhiomyces* (*Xanthopyreniaceae*, *Collembosidiales*). *Український ботанічний журнал*, 76(4): 301–315.

Резюме. Проведена критико-таксономічна ревізія представників роду *Zwackhiomyces*, що виявлені в Україні. Цей рід характеризується кулястими до грушоподібними псевдотеціями, будовою стінки, в якій пігмент відкладається поза межами клітин, розгалуженими парафізами з анастомозами, фізітунікатними сумками та 1–2-клітинними аскоспорами. До 10 раніше відомих видів роду (*Z. berengerianus*, *Z. calcariae*, *Z. cervinae*, *Z. coepulonus*, *Z. diderichii*, *Z. dispersus*, *Z. lecanorae*, *Z. lithoiceae*, *Z. polischukii*, and *Z. sphinctriniformis*) нами вперше для території України додано три види – *Zwackhiomyces calcisedus*, *Z. inconspicuus* та *Z. macrosporus*. *Zwackhiomyces dispersus* наводиться вперше для рівнинної частини України. Всі види було відмічено на господарях з 10 різних родів лишайників. *Rinodina calcarea* є новим видом господаря для *Z. inconspicuus*. Усі досліджені види є коменсалами, тому їхній розвиток не викликає жодних видимих пошкоджень чи знебарвлення уражених ділянок слані. *Zwackhiomyces lecanorae*, *Z. inconspicuus* та *Z. macrosporus* можуть рости на кількох різних господарях, а інші види проявляють чітку субстратну спеціалізацію на рівні роду. *Zwackhiomyces coepulonus* та *Z. lecanorae* є найбільш поширеними на території України видами. Діагнози українською, субстратна приуроченість, поширення в Україні та світі, а також перелік досліджених зразків подані для кожного виду. Наведено ключ для визначення представників роду *Zwackhiomyces* в Україні.

Ключові слова: ліхенофільна життєва стратегія, нові знахідки, фікопаразити

© 2019 V.V. Darmostuk. Published by the M.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine. This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>), which permits use, distribution, and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited

Вступ

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

Одним із родів, що залишався поза увагою таких досліджень, є рід *Zwackhiomyces* Grube & Triebel, загалом представлений 36 видами (Lawrey, Diederich, 2018). Ключовою характеристикою роду є будова стінки псевдотеція, в якій пігмент відкладається у вигляді гранул та нерівномірних потовщень (Grube, Hafellner, 1990). Види цього роду розрізняються за розмірами плодового тіла, кількістю аскоспор у сумці, розмірами аскоспор та їхньою пігментацією. У роботі М. Грубе та Й. Гафельнера (Grube, Haffelner, 1990) наведено також відомості щодо *Phoma*-подібної анаморфи, 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 донедавна було відомо 10 представників роду (*Zwackhiomyces berengerianus*, *Z. calcariae*, *Z. cervinae*, *Z. coepulonus*, *Z. diderichii*, *Z. dispersus*, *Z. lecanorae*, *Z. lithoicae*, *Z. polischukii* та *Z. sphinctriniformis*) (e.g. Darmostuk, Khodosovtsev, 2017; Darmostuk et al., 2018). У нашій роботі вперше для території України наводимо три види – *Zwackhiomyces calcisedus*, *Z. inconspicuus* і *Z. macrosporus*. Метою дослідження було критико-таксономічне вивчення представників роду *Zwackhiomyces* в Україні. Для кожного виду подано український діагноз, сучасне поширення в Україні та екологічні особливості.

Матеріали та методи

Матеріалами для досліджень були зразки колекцій ліхенофільних грибів, що зберігаються в ліхенологічному гербарії Херсонського державного університету (KHER) та гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW-L). Ідентифікацію видів проводили в лабораторії біорізноманіття та екологічного моніторингу

ім. Й.К. Пачоського Херсонського державного університету. Деталі будови плодових тіл вивчали під мікроскопом MICROMED. Вимірювання проводились у воді з точністю до 0,2 мкм для конідій, конідіогенних клітин і клітин стінки псевдотеція, а також 5 мкм для інших структур. Цифрові значення представлені 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%-вий розчин КОН, розчин Йоду в калій йодиді (I/KI), розчин бриліантового крезилового синього ВСr. Фотографії зроблені за допомогою кольорової камери для мікрооб'єктів "Levenhuk C510 NG". Статистичну обробку даних проводили з використанням програмного пакету STATISTICA 6.0 StatSoft Inc. 2014. Назви ліхенофільних грибів та авторів таксонів подано за *Index Fungorum* [<http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>].

Результати досліджень

Zwackhiomyces berengerianus (Arnold) Grube & Triebel, in Grube & Hafellner, *Nova Hedwigia* 51(3–4): 308 (1990) (рис. 1, А–С)

Веgetативний міцелій нерозвинений. 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. 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 фізітунікатні, циліндричні до булавоподібних, 6–8-спорові, (80–)92–95(–98) × (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 й коротша за нижню, (17,4–)18,2–20,0(–22,4) × (6,2–)6,4–7,0(–7,2) мкм, співвідношення довжина/ширина складає (2,3–)2,7–2,9(–3,2) ($n = 25$). Пікніди не відмічені.

Господар. Вид росте на слані *Bilimbia sabuletorum* (Schreb.) Arnold, а також може переходити на кірку водоростей. Скоріше за все проявляє себе як

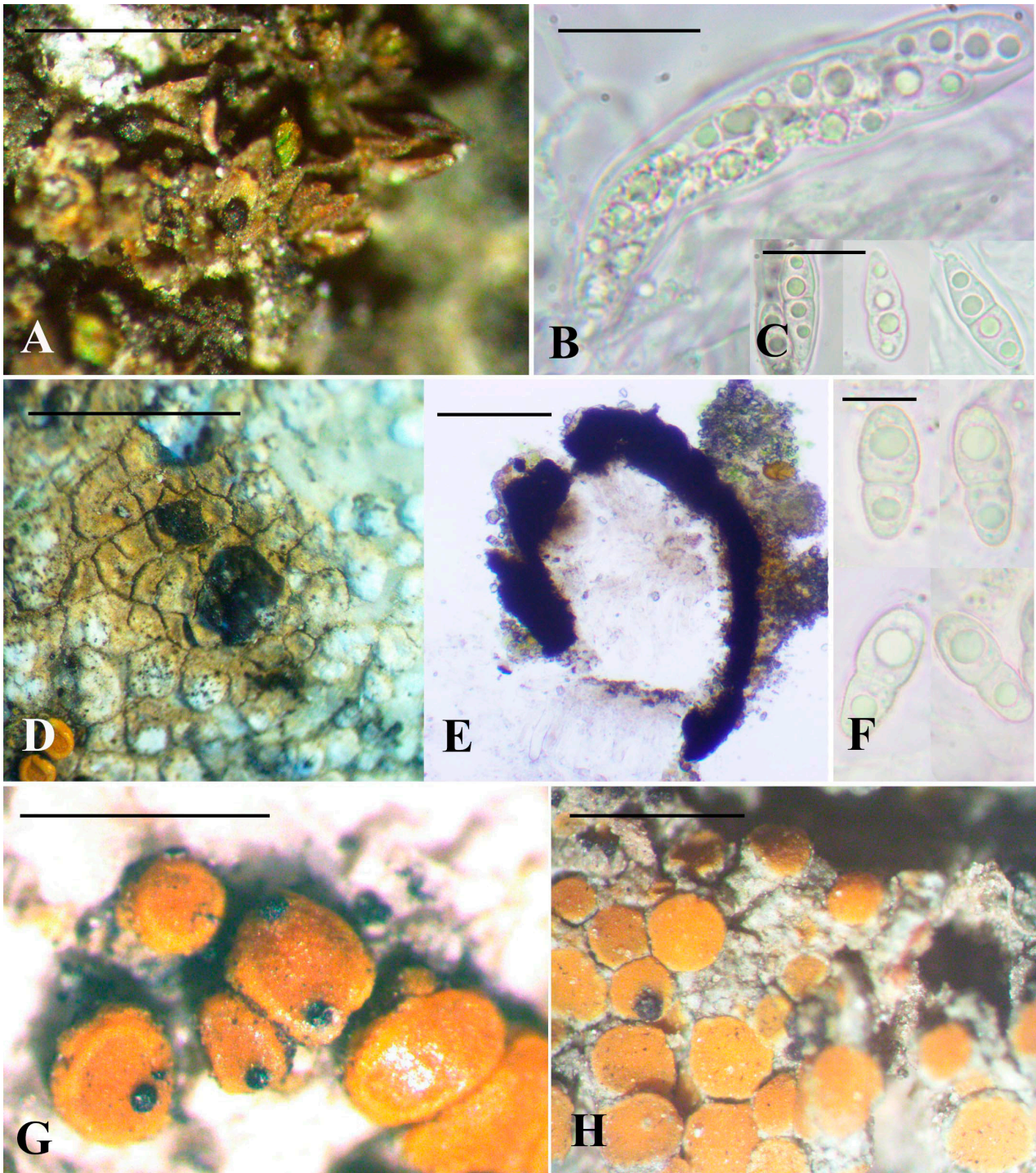


Рис. 1. *Zwackhiomyces berengerianus*. A: загальний вигляд; B: сумка з аскоспорами; C: аскоспори. *Zwackhiomyces calcariae*. D: загальний вигляд; E: зріз через аскому; F: аскоспори. *Zwackhiomyces coepulonus*. G: на *Xanthocarpia crenulatella*; H: на *Caloplaca raesaenii*. Масштаб: 1 мм (A, D, G, H), 25 мкм (B), 20 мкм (C), 100 мкм (E), 10 мкм (F)

Fig. 1. *Zwackhiomyces berengerianus*. A: general habit; B: ascus with ascospores; C: ascospores. *Zwackhiomyces calcariae*. D: general habit; E: cross-section of ascomata; F: ascospores. *Zwackhiomyces coepulonus*. G: on *Xanthocarpia crenulatella*; H: on *Caloplaca raesaenii*. Scale bar: 1 mm (A, D, G, H), 25 μ m (B), 20 μ m (C), 100 μ m (E), 10 μ m (F)

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). Уперше вказано для Херсонської області та Автономної Республіки Крим.

Досліджені зразки (всі на слані *V. sabuletorum*). АР Крим: Ленінський р-н, с. Вулканівка, сопка Джау-Тепе, 45.15016°N 35.94056°E, alt. 65 m, на ґрунті, 07.05.2011, leg. Ходосовцев О.Є., det. Дармостук В.В. (KHER4377); Одеська обл.: Комінтерський р-н, окол. с. Сербки, 46.89839°N 31.02799°E, alt. 27 m, на вапняковому ґрунті, 02.05.1996, leg. Ходосовцев О.Є., det. Дармостук В.В. (KHER9648); Херсонська обл.: Білозерський р-н, окол. с. Станіслав, 46.57007°N 32.16942°E, на лесових відслоненнях, 13.05.2017, leg. Наумович Г.О., det. Дармостук В.В. (KHER11918).

Zwackhiomyces calcariae (Flagey) Hafellner & Nik. Hoffm., in Hoffmann & Hafellner, Bibliotheca Lichenol. 77: 122 (2000) (рис. 1, D–F).

Опис зразків подано в роботі Т.О. Бойко та О.Є. Ходосовцева (Boiko, Khodosovtsev, 2011).

Господар. Вид уражає слань *Circinaria contorta* (Hoffm.) A.Nordin, Savić & Tibell на вапнякових брилах.

Поширення в Україні. Вид відомий з кількох місцезнаходжень в Миколаївській області (Boiko, Khodosovtsev, 2011). Новий для Херсонської області.

Досліджені зразки. Херсонська обл.: Білозерський р-н, окол. с. Микільське, зоологічна пам'ятка "Микільське поселення змій", 46.72350°N 32.85699°E, на вапняках, 09.08.2008, leg. Гавриленко Л.М., Ходосовцев О.Є., det. Дармостук В.В. (KHER7597); окол. с. Тягинка, Тягинська балка, НПП "Ниžньодніпровський", 46.76874°N 33.04200°E, на вапняках, 31.03.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER11085).

Zwackhiomyces calcisedus Cl.Roux, in Roux et al., Catalogue des Lichens et Champignons Lichénicoles de France Métropolitaine, ed. 2: 1313 (2014) (рис. 2, А, В).

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 фізітунікатні, булавоподібні, 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, співвідношення довжина/ширина складає (2,1–)2,3–2,6(–2,8) (n = 35). Пікніди не відмічені.

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

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

Досліджений зразок. Херсонська обл.: Бериславський р-н, окол. с. Бургунка, Бургунська балка, 46.80942°N 33.21411°E на вапняках, 18.07.2008, leg. Наумович Г.О., Ходосовцев О.Є., det. Дармостук В.В. (KHER11784).

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

Опис зразку подано в роботі О.Є. Ходосовцева та В.М. Клименка (Khodosovtsev, Klyumenko, 2015).

Господар. Вид росте по краях лусочок *Acarospora cervina* A.Massal., викликаючи незначне знебарвлення слані.

Поширення в Україні. Вид відомий з одного місцезнаходження на території Криму.

Досліджений зразок. АР Крим: Сімферопольський р-н, Долгоруківська яйла, 44.84733°N 34.37014°E, на вапняках, 29.09.2000, leg. & det. Ходосовцев О.Є. (KHER8563).

Zwackhiomyces coepulonus (Norman) Grube & R. Sant., in Grube & Hafellner, Nova Hedwigia 51(3–4): 310 (1990) (рис. 1, G, H).

Веgetативний міцелій нерозвинений. Псевдотеції кулясті до грушоподібних, спочатку напівзанурені у слань господаря, потім поверхневі, поодинокі або зібрані у групи по 2–5 псевдотеціїв, 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

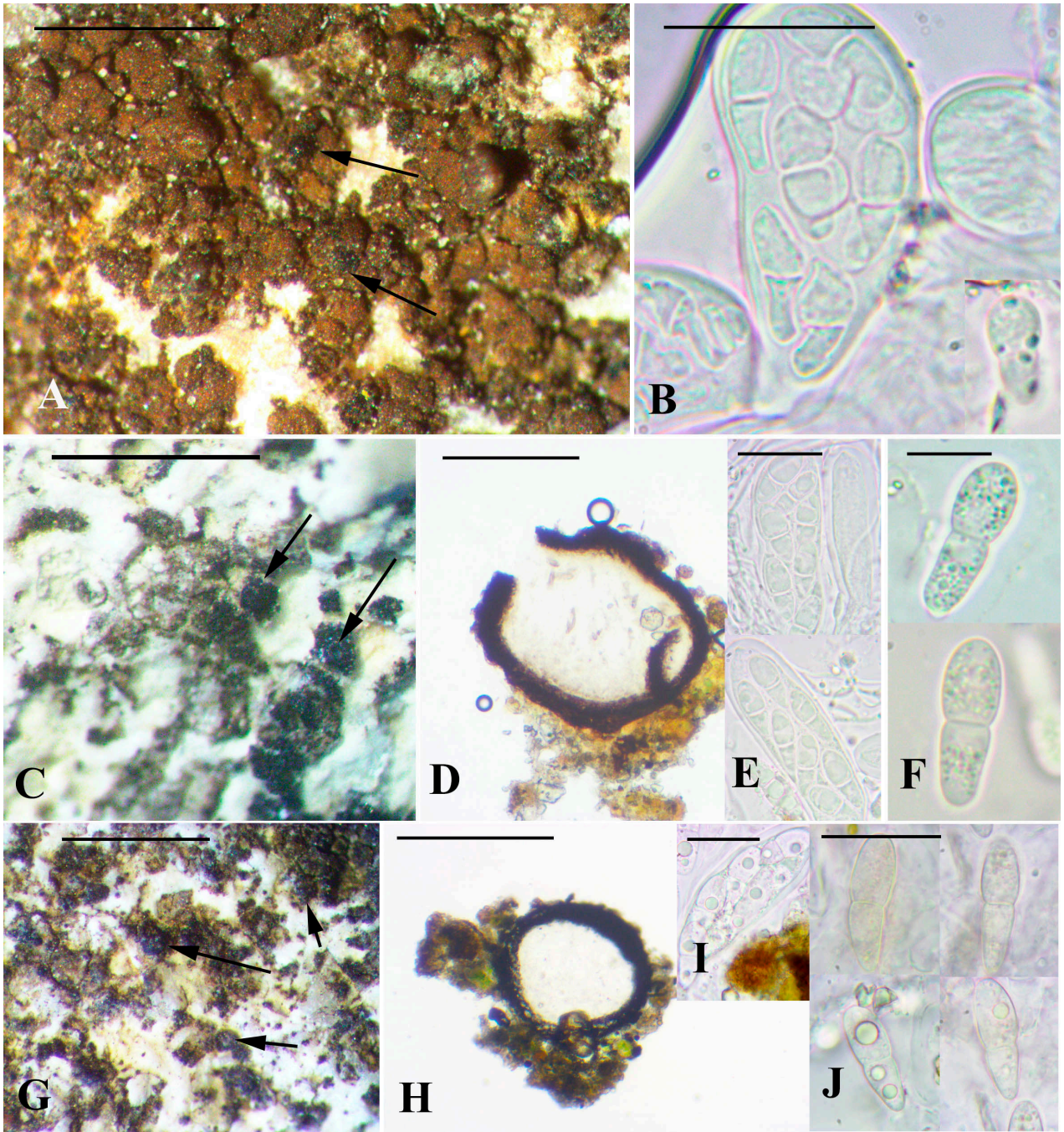


Рис. 2. *Zwackhiomyces calcisedus*. А: аскоми на слані господаря (стрілка); В: сумка зі спорами. *Zwackhiomyces lithoiceae*. С: аскоми на слані господаря (стрілка); D: зріз через аскому; Е: сумки зі спорами; F: аскоспори. *Zwackhiomyces* sp. G: аскоми на слані господаря (стрілка); H: зріз через аскому; I: сумки зі спорами; J: аскоспори. Масштаб: 1 мм (А, С, G), 25 мкм (В, Е, I, J), 100 мкм (D), 10 мкм (F), 200 мкм (H)

Fig. 2. *Zwackhiomyces calcisedus*. A: ascomata on host thallus (arrow); B: ascus with ascospores. *Zwackhiomyces lithoiceae*. C: ascomata on host thallus (arrow); D: cross-section of ascoma; E: ascus with ascospores; F: ascospores. *Zwackhiomyces* sp. G: ascomata on host thallus (arrow); H: cross-section of ascoma; I: ascus with ascospores; J: ascospores. Scale bar: 1 mm (A, C, G), 25 μ m (B, E, I, J), 100 μ m (D), 10 μ m (F), 200 μ m (H)

пігмент відкладається поза межами клітини, стає чорним у розчині КОН. Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, 1,5–2,5 мкм завтовшки. Сумки фізитунікатні, циліндричні, з незначним потовщенням в апікальній частині, (4–6)8-спорові, (60–)72–75(–80) × (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 й коротша за нижню, з незначним периспорієм до 0,5 мкм, (16,0–)18,2–20,8(–22,4) × (5,6–)6,6–7,8(–8,4) мкм, співвідношення довжина/ширина складає (2,1–)2,4–2,8(–3,2) (n = 35).

Пікніди 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) × (1,2–)1,4–2,0(–2,4) мкм (n = 15). Конідії одноклітинні, коротко поличкоподібні, безбарвні, (2,8–)3,4–3,8(–4,0) × (1,2–)1,4–2,6(–2,0) мкм (n = 35).

Господар. Вид зазвичай росте по краю апотеціїв та на слані *Caloplaca raesaenii* Bredkina, *Xanthocarpia crenulatella* (Nyl.) Frödén, Arup & Søchting та *X. cfr. diffusa* (Vondrák & Llimona) Frödén, Arup & Søchting.

Поширення в Україні. Вид поширений в Україні, відмічений на територіях Донецької, Житомирської, Луганської, Миколаївської, Тернопільської, Хмельницької, Херсонської областей та АР Крим (Darmostuk, Khodosovtsev, 2017). Уперше наводимо для Дніпропетровської та Одеської областей.

Досліджені зразки. АР Крим: Ленінський р-н, окол. с. Опук, на *Xanthocarpia crenulatella*, 45.10220°N 35.83038°E, на вапняках, 10.08.1994, leg. Ходосовцев О.Є., det. Дармостук В.В. (KHER11867); Дніпропетровська обл.: Нікопольський р-н, гирло р. Базавлук, 47.76939°N 34.03758°E, на *X. crenulatella*, на гранітах з карбонатною кіркою, 29.05.2007, leg. Мойсієнко І.І., det. Дармостук В.В. (KHER11677); Миколаївська обл.: Новобузький р-н, окол. с. Новий Буг, 47.69295°N 32.36651°E, на *Xanthocarpia cfr. diffusa*, на гранітах, 28.05.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER11643); Одеська обл.: Лиманський р-н, окол. с. Каїри, правий берег Тілігульського лиману, 46.92646°N 30.97862°E, на *X. crenulatella*, на вапняках, 02.05.1996, leg. Ходосовцев О.Є., det. Дармостук В.В. (KHER2625, KHER11076); Тернопільська обл.: Заліщицький р-н, окол.

с. Нагоряни, НПП "Дністровський каньйон", 48.79201°N 25.58118°E, на *X. crenulatella*, на вапняках, 11.05.2018, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER11735); Кременецький р-н, окол. с. Великі Бережці, 50.10723°N 25.57537°E, на *X. crenulatella*, на вапняках, 27.07.2004, leg. & det. Смеречинська Т.О. (KW-L0446); Херсонська обл.: Бериславський р-н, окол. с. Миколаївка, берег р. Козак, Бургунська балка, 46.78517°N 33.24349°E, на *X. crenulatella*, на вапняках, 19.07.2008, leg. Ходосовцев О.Є., Наумович Г.О., det. Ходосовцев О.Є., Гавриленко Л.М. (KHER7721); Білозерський р-н, окол. с. Микільське, НПП "Нижньодніпровський", 46.74087°N 32.85496°E, на *Caloplaca raesaenii*, на гілочках *Ephedra distachya*, 31.03.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER11125); окол. с. Федорівка, 46.80592°N 32.79567°E, на *X. crenulatella*, на вапняках, 02.05.2018, leg. & det. Дармостук В.В. (KHER11695); Великоолександрівський р-н, с. Мала Олександрівка, 47.29405°N 33.27379°E, на *X. crenulatella*, на вапняках, 08.07.2014, leg. & det. Дармостук В.В. (KHER10624, KHER11068).

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

Опис зразків подано в роботі О.Є. Ходосовцева (Khodosovtsev, 2011).

Господар. Вид росте на подеціях *Cladonia rangiformis* Hoffm.

Поширення в Україні. Вид відомий з одного місцезнаходження на Півдні України.

Досліджений зразок. Херсонська обл.: Голоприс-танський р-н, околиці с. Стара Збур'ївка, 46.43901584°N 32.37851143°E, alt. 32 m, вільховий ліс, на піску, 08.02.2008, leg. Уманець О.Ю., det. Ходосовцев О.Є. (KHER3672).

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

Опис зразків подано в роботі О.Є. Ходосовцева (Khodosovtsev, 2011).

Господар. Вид росте на слані *Protoblastenia rupestris* (Scop.) J.Steiner.

Поширення в Україні. Вид відомий з кількох місцезнаходжень в АР Крим (Khodosovtsev, 2011). Новий для рівнинної частини України.

Досліджені зразки. АР Крим: Бахчисарайський р-н, окол. с. Соколине, Великий каньйон Криму, 44.527778°N 34.016667°E, на затінених

вапняках, 27.07.1999, leg. & det. Ходосовцев О.Є. (KHER845); Алуштинський р-н, Кримський природний заповідник, дорога на Чучельський перевал, 3500 м над р. м., 44.66411°N 34.27068°E, на сланцях біля дороги на Козьмодем'янський монастир, 13.11.2001, leg. Ходосовцев О.Є., Зеленко С.Д., det. Дармостук В.В. (KHER2397); Чернівецька обл.: Кельменецький р-н, с. Нагоряни, Урочище Шишкові горби, 48.54844°N 26.78705°E, на девонських вапняках, 12.05.2018, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER11920).

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

Веgetативний міцелій нерозвинений. Псевдотеці кулясті до напівкулястих, напівзанурені в 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 фізітунікатні, циліндричні з витягнутою базальною частиною, 8-спорові, (65–)70–85(–95) × (10–)12–14(–15) мкм (n = 20). Аскоспори розміщені в один ряд у сумках, еліпсоїдні, двоклітинні, не звужені біля септи, безбарвні, бородавчасті, з незначним периспорієм до 0,5 мкм (12,8–)13,6–15,2(–16,0) × (4,6–)5,2–5,8(–6,0) мкм, співвідношення довжина/ширина складає (2,2–)2,5–2,9(–3,4) (n = 35). Пікніди не відмічені.

Господар. Вид було описано на апотеціях *Myriolecis dispersa* (Pers.) Śliwa, Zhao Xin & Lumbsch, що ріс на вапняках. Наш зразок виявлено на слані та апотеціях *Rinodina calcarea* (Hepp ex Arnold) Arnold, поряд з яким також було виявлено і *M. dispersa*. Тому, скоріше за все, *Z. inconspicuus* може зростати на широкому спектрі кальцифільних лишайників. *Rinodina calcarea* новий вид господаря.

Поширення. Вид відомий з кількох локалітетів на території Австрії, Італії, Гренландії та Хорватії (Grube, Hafellner, 1990).

Досліджений зразок. Херсонська обл.: Бериславський р-н, окол. с. Бургунка, Бургунська балка, 46.78794°N 33.23226°E, на вапняках, 18.07.2008, leg. Ходосовцев О.Є., Наумович Г.О., det. Дармостук В.В. (KHER11788).

Zwackhiomyces lecanorae (Stein) Nik. Hoffm. & Hafellner, *Bibliotheca Lichenol.* 77: 124 (2000) (рис. 3, G, H).

Веgetативний міцелій нерозвинений. Псевдотеції напівкулясті, на 1/3 занурені у слань чи апотеції господаря, поодинокі чи зібрані в групи по 3–5 псевдотеціїв, чорні, (170–)185–200(–215) мкм у діаметрі (n = 10). Стінка псевдотеціїв псевдопаренхіматозна, темно-коричнева ззовні, 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 фізітунікатні, 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), співвідношення довжина/ширина складає (1,7–)1,9–2,5(–2,9) (n = 25).

Пікніди 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* (DC.) Gueidan & Cl.Roux, *Myriolecis albescens* (Hoffm.) Śliwa, Zhao Xin & Lumbsch, *M. dispersa* та *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy, *Xanthocarpia crenulatella*.

Поширення в Україні. Вид відомий з Миколаївської, Одеської, Хмельницької та Херсонської областей (Darmostuk, Khodosovtsev, 2017; Khodosovtsev et al., 2019). Уперше наводимо для Запорізької області.

Досліджені зразки. Запорізька обл.: Мелітопольський р-н, окол. с. Троїцьке, на *Xanthocarpia crenulatella*, на вапняках, 20.08.2008, leg. Ходосовцев О.Є., Зав'ялова Т.В., det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER10930); Одеська обл.: Комінтерський р-н, окол. с. Волково, 46.92668°N 30.98053°E, на *Myriolecis dispersa*, на вапняках, 02.05.1996, leg. Ходосовцев О.Є., det.

Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER9702, KHER10148, KHER10149); Херсонська обл.: Бериславський р-н, окол. с. Тягинка, Тягинська балка, 46.76864°N 33.03364°E, на *Bagliettoa calciseda*, на вапняках, 08.08.2010, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Гавриленко Л.М. (KHER7538); окол. с. Бургунка, Бургунська балка, 46.79318°N 33.23031°E, на *M. dispersa*, на бетоні, 18.07.2008, leg. Ходосовцев О.Є., Гавриленко Л.М., det. Ходосовцев О.Є., Вондрак Я. (KHER4941), теж саме, на *B. calciseda*, на вапняках, 18.07.2008, leg. Ходосовцев О.Є., Наумович Г.О., det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER7680); м. Херсон, в районі міського елеватора, 46.62798°N 32.62089°E, на *Myriolecis albescens*, на бетоні, 14.06.1996, leg. & det. Ходосовцев О.Є. (KHER9428); Білозерський р-н, окол. с. Дар'їв-ка, правий берег р. Інгулець, 46.75643°N 32.74448°E, на *M. albescens*, на вапняках, 09.08.2008, leg. Наумович Г.О., Гавриленко Л.М., det. Дармостук В.В. (KHER9474); пос. Дачі, 46.75643°N 32.74448°E, на *M. dispersa*, на вапняках, 31.03.2007, leg. Наумович Г.О., det. Дармостук В.В. (KHER8542); Нововоронцовський р-н, окол. с. Осокорівка, Осокорівська балка, 47.45967°N 33.84790°E, на *M. dispersa*, на вапняках, 03.06.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER11712).

Zwackhiomyces lithoicae (B. de Lesd.) Hafellner & Volk. *John, Herzogia* 19: 171 (2006) (рис. 2, С–F).

Веgetативний міцелій нерозвинений. 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 у розчині КОН. Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, 2,0–2,5 мкм завтовшки. Сумки фізітунікатні, 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, верукозні, з розвиненим периспорієм до 1,5 мкм, (16,8–)17,8–20,4(–24,6) × (5,6–)6,4–7,8(–8,7) мкм, співвідно-

шення довжина/ширина складає (2,2–)2,5–3,1 (–3,3) (n = 35). Пікніди не відмічені.

Господар. Вид росте на слані *Verrucaria nigrescens*.

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

Досліджені зразки: Херсонська обл.: Бериславський р-н, окол. с. Бургунка, Бургунська балка, 46.78794°N 33.23226°E, на вапняках, 18.07.2008, leg. Ходосовцев О.Є., Наумович Г.О., det. Дармостук В.В. (KHER7599); Нововоронцовський р-н, окол. с. Гаврилівка, 47.34447°N 33.96809°E, на вапняках, 30.07.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER10816); окол. с. Стара Осокорівка, 47.47337°N 33.83982°E, на вапняковому рухляку, 03.06.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER10695).

Zwackhiomyces macrosporus Alstrup & Olech, *Polish Polar Research* 14(1): 40 (1993) (рис. 3, D–F).

Веgetативний міцелій нерозвинений. 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, 1,5–2,0 мкм завтовшки. Сумки фізітунікатні, 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, верукозні, з незначним периспорієм до 1 мкм, (28,0–)32,2–36,4(–38,6) × (7,2–)8,0–9,4(–10,6) мкм, співвідношення довжина/ширина складає (3,1–)3,3–3,9(–4,1) (n = 35). Пікніди не спостерігали.

Господар. Вид описано зі слані *Protopannaria pezizoides* (Weber) P.M.Jørg. & S.Ekman (Alstrup, Olech, 1993), проте подальші дослідження дозволили виявити цей вид і на інших епібіофільних та епігейних лишайниках з родів *Bryonora* Poelt та *Megaspora* (Clauzade & Cl.Roux) Hafellner & V.Wirth (Zhurbenko, Brackel, 2013). Це дає підстави вважати, що вид не проявляє вузької субстратної специфічності, або теоретично може бути альгофільним видом. Досліджений зразок виявлено на стерильній слані *Mycobilimbia* sp., що росте на мохах.

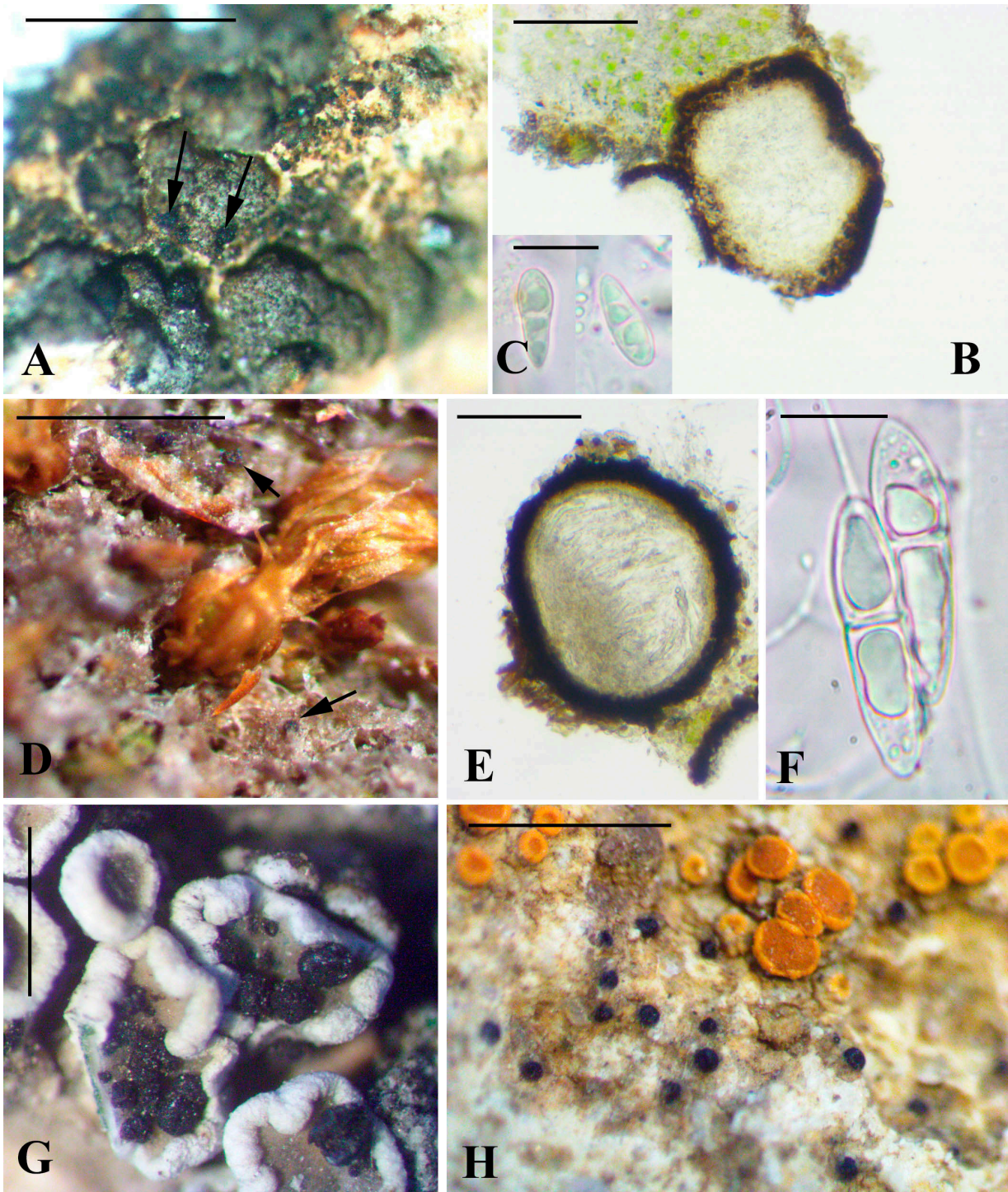


Рис. 3. *Zwackhiomyces inconspicuus*. A: загальний вигляд; B: зріз через аскому; C: аскоспори. *Zwackhiomyces macrosporus*. D: загальний вигляд; E: зріз через аскому; F: аскоспори. *Zwackhiomyces lecanorae*. G: на *Myriolecis dispersa*; H: на *Xanthocarpia crenulatella*. Масштаб: 1 мм (A, D, G, H), 100 мкм (B, E), 15 мкм (C), 10 мкм (F)

Fig. 3. *Zwackhiomyces inconspicuus*. A: general habit; B: cross-section of ascoma; C: ascospores. *Zwackhiomyces macrosporus*. D: general habit; E: cross-section of ascoma; F: ascospores. *Zwackhiomyces lecanorae*. G: on *Myriolecis dispersa*; H: on *Xanthocarpia crenulatella*. Scale bar: 1 mm (A, D, G, H), 100 μm (B, E), 15 μm (C), 10 μm (F)

Поширення. Вид 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.

Досліджений зразок. Закарпатська обл.: Карпатський біосферний заповідник, біля р. Велика Уголька, 48.28766°N 23.63019°E, alt. 814 m, на вапняках, 15.06.2010, leg. Надеїна О.В., det. Дармостук В.В. (KHER9528).

Примітка. Один із зразків (KHER9528) 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 проти (17,4–)18,2–20,0(–22,4) × (6,2–)6,4–7,0(–7,2) мкм у *Z. berengerianus* (Grube, Hafellner, 1990). Серед бріофілних *Zwackhiomyces*-подібних видів також слід відмітити *Frigidopyrenia bryospila* (Nyl.) Grube, що відрізняється від *Z. macrosporus* наявністю кулястих лусочок слані, випуклими псевдотетціями 400–450 мкм у діаметрі та довгими сумками (130–140 мкм проти (95–)100–105(–110) мкм у *Z. berengerianus*) (Grube, 2005).

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

Вегетативний міцелій нерозвинений. Псевдотетції спочатку занурені в лусочки слані господаря, пізніше напівзанурені, поодинокі або зібрані в групи по 3–5 псевдотетцій, чорні, напівкулясті (160–)170–190(–230) мкм у діаметрі (n = 20). Стінка псевдотетції псевдопаренхіматозна, темно-коричнева ззовні, коричнева в середній частині до гіалінової з внутрішньої частини, (15–)25–30(–35) мкм завтовшки (n = 20), складається з 5–8 шарів клітин. Гранулярний коричневий пігмент відкладається поза межами клітини, стає чорним до оливково-коричневого у розчині КОН. Парафізоїди розгалужені та з численними анастомозами, 1,5–2,0 мкм завтовшки. Сумки булавоподібні, (4–)8-спорові, (60–)65–70(–75) × (12–)13,5–15,0(–16) мкм (n = 15). Аскоспори розміщені в один, рідше в два ряди в сумках, еліпсоїдні, двоклітинні, безбарвні, бородавчасті, злегка звужені в області септи, інколи слабогетерополярні, (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 за верхню, співвідношення довжина/ширина складає (1,7–) 2,0–2,7(–3,1) (n = 30). Стадію анаморфи не спостерігали.

Господар. Вид росте на слані епіфітних лишайників *Bacidia fraxinea* Lönng. та *B. rubella* (Hoffm.) A.Massal. на корі *Acer* та *Carpinus*.

Поширення в Україні. Вид відомий лише з типових локалітетів в АР Крим та Хмельницькій області (Khodosovtsev, Darmostuk, 2017).

Досліджені зразки наведено у протолозі виду (Khodosovtsev, Darmostuk, 2017).

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

Вегетативний міцелій не спостерігали. Псевдотетції занурені, розміщені між лопатями господаря, кулясті до напівкулястих, подинки або зібрані у групи по 2–3, чорні, (230–)250–260(–265) мкм у діаметрі (n = 10). Стінка псевдотетції 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, 1,5–2,0 мкм завтовшки. Сумки фізитунікатні, циліндричні до булавоподібних, 8-спорові, (65–)70–75(–82) × (12–)14–15(–28) мкм (n = 15). Аскоспори двоклітинні, еліпсоїдні, безбарвні, з сильно видовженою нижньою клітиною, звужені біля септи, верукозні, з незначним периспорієм до 1 мкм, (22,2–)24,4–26,8(–30,6) × (5,6–)6,4–8,2(–9,6) мкм, співвідношення довжина/ширина складає (2,7–)3,1–3,2(–4,6) (n = 35). Пікніди не відмічені.

Господар. Вид росте між лопатями слані *Romularia lurida* (Ach.) Timdal, що зростає на ґрунті та вапняках.

Поширення в Україні. Вид відомий з кількох локалітетів на території Кримського п-ова.

Досліджені зразки. АР Крим: Ялтинський р-н, хр. Чатирдаг, 44.75682°N 34.30129°E, на ґрунті, 12.09.1999, leg. Ходосовцев О.Є., det. Дармостук В.В. (KHER6438 sub *Romularia lurida*); там само, на ґрунті, 20.06.1973, leg. Копачевська Є.Г., det. Дармостук В.В. (KW-L65910 sub *Romularia lurida*); окол. м. Ялта, 44.54593°N 34.24356°E, на ґрунті, 12.09.1999, leg. Ходосовцев О.Є., det. Дармостук В.В. (KHER6436 sub *Romularia lurida*); гора Мала Чучель, 44.64500°N 34.24194°E, на ґрунті, 20.08.1955, leg. Копачевська Є.Г., det. Дармостук В.В. (KW-L57289 sub *Romularia lurida*); гора Роман-Кош, 44.61190°N 34.24220°E, на ґрунті, 31.05.1957, leg. Копачевська Є.Г., Окснер А.М., det.

Дармостук В.В. (KW-L36390 sub *Romjularia lurida*); окол. Нікітської яйли, 44.52226°N 34.23387°E, на ґрунті, 19.08.1932, leg. Козлов, Півоварова, det. Дармостук В.В. (KW-L36377 sub *Romjularia lurida*); гора Ай-Петрі, 44.45020°N 34.0528°E, на ґрунті, 15.06.1955, leg. Копачевська Є.Г., Оксер А.М., det. Дармостук В.В. (KW-L36364 sub *Romjularia lurida*).

Примітка. За результатами аналізу літературних джерел відомо, що для території України було наведено ще один вид роду – *Zwackhiomyces sphinctrinoides*, який уражує апотеції *Lecanora campestris* (Kondratyuk, 1999). Під час дослідження ліхенологічних колекцій гербаріїв Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного (KW) та Херсонського державного університету (KHER) вказаний вид не було виявлено. У роботі, що зазначена вище, наведено ключ для ідентифікації ліхенофільних грибів, у якому *Z. sphinctrinoides* вказано на *Romjularia lurida*. Зважаючи на це, ми вважаємо, що стала помилка й види були переплутані, адже *Lecanora campestris* – досить рідкісний вид для 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. *Zwackhiomyces sphinctriniformis* відрізняється від *Z. sphinctrinoides* більшими розмірами плодових тіл (200–250 мкм проти 150–250 мкм у *Z. sphinctrinoides*), виключно 8-споровими сумками (проти (4)6(8)-спорових у *Z. sphinctrinoides*) та траплянням на різних видах лишайників-господарів [Grube & Hafellner, 1990].

Zwackhiomyces sp. (рис. 2, G–J).

Вегетативний міцелій нерозвинений. Псевдотеції кулясті, сидячі на слані господаря, поодинокі, чорні, (190–)205–220(–270) мкм у діаметрі ($n = 10$). Стінка псевдотецій 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 фізігунікатні, 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, верукозні, (21,2–)25,4–29,6(–34,6) × (8,6–)9,2–10,4(–11,6) мкм, співвідношення довжина/ширина складає (1,9–)2,4–3,0(–3,6) ($n = 35$). Пікніди не відмічені.

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

Досліджений зразок. Херсонська обл.: Високопільський р-н, окол. с. Архангельське, 47.41255°N

33.36254°E, на вапняках, 03.05.2018, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER11919).

Примітка. У цілому три види роду *Zwackhiomyces* відомі на представниках родини *Verrucariaceae*. Вид *Zwackhiomyces lecanorae*, що часто росте на представниках роду *Bagliettoa*, легко відрізнити за наявністю одноклітинних аскоспор. Досліджені зразки інших двох видів (*Zwackhiomyces calcisedus* та *Z. lithoicae*) мають більші розміри аскоспор (рис. 4). Крім розмірів аскоспор *Z. calcisedus* відрізняється меншими псевдотеціями – (75–)95–110(–130) мкм у *Z. calcisedus* проти (190–)205–220(–270) мкм та коротшими 8-споровими сумками. *Zwackhiomyces lithoicae* також характеризується наявністю 4–6 спорових сумок, проте від дослідженого зразка відрізняється меншими псевдотеціями – (90–)125–140(–165) мкм у *Z. lithoicae* проти (190–)205–220(–270) мкм та коротшими сумками (45–)48–52(–54) мкм – у *Z. lithoicae* проти (65–)67–70(–74) мкм). Кілька видів роду мають схожу комбінацію розмірів псевдотецій та аскоспор. Виявлений зразок подібний до *Zwackhiomyces arenicola* R.C.Harris, 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). *Zwackhiomyces aspicillae* Halcsı & Candan відрізняється вужчими 6–8 споровими сумками, спорами характерної форми з сильно витягнутою нижньою клітиною та зростанням на *Circinaria contorta* (Halcsı, Candan, 2009).

Обговорення

Ліхенофільні гриби як доволі численна екологічна група здатні здійснювати різні види впливу на лишайники-господарі. Тому одним з аспектів аналізу певної вибірки ліхенофільних грибів є визначення типу взаємовідносин між ними та господарем. Система класифікації цих відносин має значну історію розробки та вдосконалення, проте в усіх них спостерігається єдиний напрямок, що має на меті розділення грибів на групи більш патогенних видів, які призводять до загибелі господаря, та групи коменсалів, що співіснують з лишайником-господарем (Darmostuk, 2018).

Представники роду *Zwackhiomyces* проявляють себе як фікопаразити, а саме коменсали, тобто вони зростають на лишайниках, не викликаючи деструкції чи пригнічення розвитку структур слані, зміни забарвлення чи утворення некротичних плям. Лише кілька з досліджених представників (*Z. cervinae* та *Z. polischukii*) викликали незначне знебарвлення слані при масовому розвитку гриба.

Більшість ліхенофільних грибів коменсалів проявляють родову спеціалізацію при виборі господаря (Diederich, 2000). Зокрема, представники

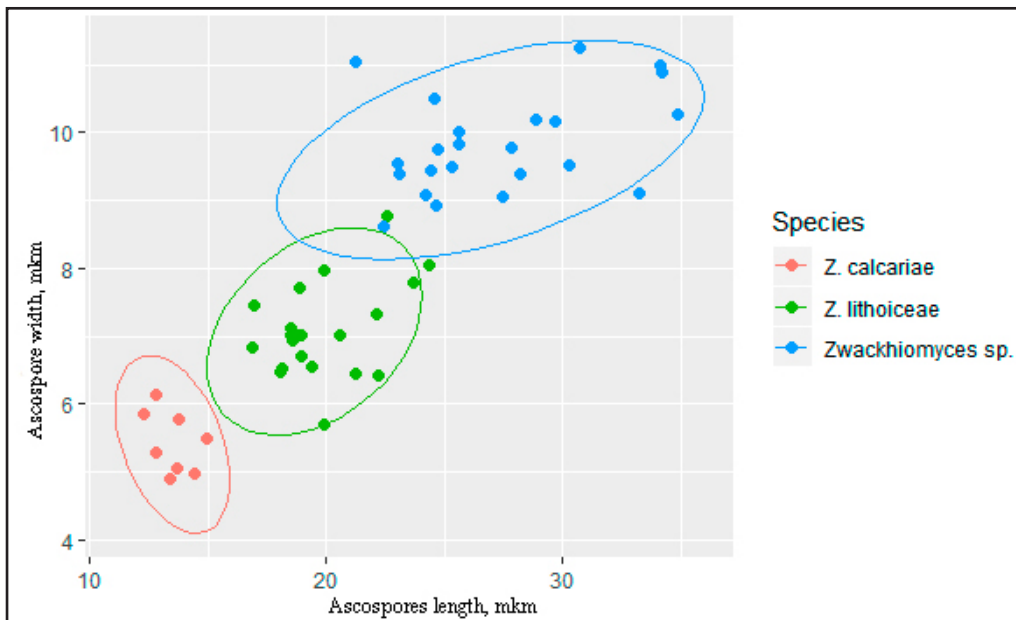


Рис. 4. Розміри аскоспор у видів роду *Zwackhiomyces*, виявлених на *Verrucaria* spp.

Fig. 4. Ascospore dimensions of species of the genus *Zwackhiomyces* found on *Verrucaria* spp.

Ключ для визначення видів роду *Zwackhiomyces* в Україні

- | | |
|---|--------------------------------|
| 1. Аскоспори одноклітинні | <i>Zwackhiomyces lecanorae</i> |
| 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 | <i>Z. cervinae</i> |
| 3*. Периспорій до 1 мкм завтовшки, аскоспори залишаються гіаліновими | 4 |
| 4. Сумки 100–110 мкм завдовжки | <i>Z. macrosporus</i> |
| 4*. Сумки 65–85 мкм завдовжки | 5 |
| 5. Сумки 4–6-спорові | <i>Zwackhiomyces</i> sp. |
| 5*. Сумки 8-спорові | <i>Z. sphinctriniformis</i> |
| 6. Аскоспори до 4 мкм завтовшки | <i>Z. diderichii</i> |
| 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 | <i>Z. lithoicae</i> |
| 8*. Сумки 8-спорові | 9 |
| 9. Аскоспори до 15 мкм завдовжки | <i>Z. calcisedus</i> |
| 9*. Аскоспори більше 15 мкм завдовжки | <i>Z. calcarea</i> |
| 10. Сумки 60–70 мкм завдовжки | 10 |
| 10*. Сумки більше 70 мкм завдовжки | 11 |
| 11. Псевдотеції грушоподібні, 120–170 мкм у діаметрі | <i>Z. dispersus</i> |
| 11*. Псевдотеції напівкулясті, 170–190 мкм у діаметрі | <i>Z. polischukii</i> |
| 12. Аскоспори до 18 мкм завдовжки | <i>Z. inconspicuus</i> |
| 12*. Аскоспори більше 18 мкм завдовжки | 12 |
| 13. Псевдотеції до 170 мкм у діаметрі | <i>Z. berengerianus</i> |
| 13* Псевдотеції більше 170 мкм у діаметрі | <i>Z. coepulonius</i> |

роду *Zwackhiomyces* були відмічені на 16 видах лишайників, що належать до 10 родів. Серед досліджених видів *Z. lecanorae* та *Z. inconspicuus* характеризуються меншим рівнем спеціалізації. *Zwackhiomyces inconspicuus* теоретично приурочений до зростання на епілітних кальцифільних лишайниках, проте для підтвердження цієї гіпотези потрібні дослідження більшої кількості зразків.

Zwackhiomyces lecanorae росте на представниках великої кількості видів лишайників різної субстратної приуроченості. Вид може уражати як епілітні лишайники (з родів *Bagliettoa* A.Massal., *Lecanora* Ach., *Protoparmeliopsis* M.Choisy, *Xanthocarpia* A.Massal. & De Not. та *Verrucaria* Schrad.), так і бути одним з компонентів епіфітних лишайникових угруповань, наприклад *Amandineo punctati-Xanthorietum parietinae* Khodosovtsev et al., 2017, інфікуючи *Lecanora* spp. на корі дерев (Khodosovtsev et al., 2017).

У цілому, таксономія видів у межах роду *Zwackhiomyces* спирається, в першу чергу, на вибір господаря і лише потім на морфометричні параметри такі, як розміри плодових тіл, сумок та аскоспор (табл. 1, 2). В одному з останніх узагальнених ключів для визначення *Zwackhiomyces* (Calatayud et al., 2007) автори розділяють морфологічно подібні види лише на основі субстратної приуроченості. Проте, як показують дослідження спеціалізації вибору господаря представниками роду *Abrothallus* De Not. (Suija et al., 2015), на господарі одного роду або навіть виду може рости кілька видів ліхенофільних грибів певного роду. Це пов'язано з процесами диверсифікації грибів при зміні господаря та географічній ізоляції, внаслідок чого відбувається повне нівелювання спеціалізації гриба як таксономічної ознаки.

Розміри псевдотеціїв не є надто достовірним показником, адже для більшості видів вони коливаються в межах 150–250 мкм у діаметрі. Якщо брати до уваги розміри сумок та аскоспор, то цей показник може більш коректно відображати розподіл видів на окремі морфологічно подібні групи. Проте в межах цих груп (наприклад, *Zwackhiomyces berengerianus*, *Z. coepulonus*, *Z. sphinctriniformis*, *Z. polischukii*) такі показники стають невалідними і морфологічно розділити ці види доволі складно. Тому, як і для більшості ліхенофільних грибів, цей рід потребує проведення критичної ревізії з використанням молекулярних маркерів.

Висновки

На території України відмічено 13 видів роду *Zwackhiomyces*, що зростають на представниках 10 родів лишайників-господарів.

Zwackhiomyces calcisedus, *Z. inconspicuus* та *Z. macrosporus* наводяться вперше для території України. *Zwackhiomyces dispersus* – новий вид для рівнинної частини України.

Досліджені види роду за характером відносин з господарем належать до фікопаразитів коменсалів і не викликають деструкції чи пригнічення розвитку структури лишайника.

Найбільш поширеними на території України можна вважати *Zwackhiomyces coepulonus* та *Zwackhiomyces lecanorae*.

Подяки

Автор широ вдячний J. Etayo, R.D. Harris, W. Brackel за допомогу в пошуку літературних джерел; М.Я. Захаровій, Є.М. Корнієнку, О.В. Юрченку за всебічну допомогу під час експедиційних досліджень; Л.М. Гавриленко, Г.О. Наумович, О.В. Надєїній за люб'язно надані зразки; Л.П. Поповій за всебічну допомогу під час роботи в гербарії KW та О.Є. Ходосовцеву за цінні зауваження та дискусію щодо статті. Дослідження виконано за підтримки проекту Міністерства освіти та науки України (N 0116U004735).

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Alstrup V., Olech M. 1993. Lichenicolous fungi from Spitsbergen. *Polish Polar Research*, 14: 33–42.
- Boiko T.O., Khodosovtsev A.Ye. 2011. *Ukrainian Botanical Journal*, 68(2): 254–258. [Бойко Т.О., Ходосовцев О.Є. 2011. Нові для України види ліхенофільних грибів з природного заповідника "Єланецький степ". *Український ботанічний журнал*, 68(2): 254–258].
- Calatayud V., Triebel D., Pérez-Ortega S. 2007. *Zwackhiomyces cervinae*, a new lichenicolous fungus (*Xanthopyreniaceae*) on *Acarospora*, with a key to the known species of the genus. *The Lichenologist*, 39(2): 129–134. <https://doi.org/10.1017/S002428290700583X>
- Darmostuk V.V. 2016. *Ukrainian Botanical Journal*, 73(3): 262–267. [Дармостук В.В. 2016. Рід *Cercidospora* (*Dothideales*) в Україні. *Український ботанічний журнал*, 73(3): 262–267]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj73.03.262>
- Darmostuk V.V. 2018. In: *Advances in botany and ecology (Kyrylivka, 2–5 September, 2018)*. Kyiv, p. 15. [Дармостук В.В. 2018. Ліхенофільні гриби: від паразитів до коменсалів. У зб.: *Актуальні проблеми ботаніки та екології (Кирилівка, 2–5 вересня 2018 р.)*. Київ, с. 15].
- Darmostuk V.V. 2019. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(2): 101–113. [Дармостук В.В. 2019. Рід *Lichenoconium* (*Lichenoconiaceae*, *Ascomycota*) в Україні. *Українсь-*

Таблиця 1. Морфологічні характеристики та господарі видів роду *Zwackhiomyces* в Україні
 Table 1. Morphological characters and host species of *Zwackhiomyces* in Ukraine

Характеристика	<i>Z. berengerianus</i>	<i>Z. calcariae</i>	<i>Z. calceus</i>	<i>Z. cervinae</i>	<i>Z. coarctatus</i>	<i>Z. diderichii</i>	<i>Z. dispersus</i>
Розміри псевдотеціїв, мкм	140–160	170–250	95–110	220–300	180–190	75–125(-150)	120–170
Форма псевдотеціїв	кулясті	кулясті до грушоподібних	кулясті	кулясті	кулясті до грушоподібних	кулясті	грушоподібні
Товщина стінки, мкм	23–25	30–40	14–18	30–60	20–22	25–35	25–35
Кількість спор у сумці	6–8	8	8	8	(4–6)–8	8	8
Розміри сумок, мкм	92–95 × 14–16	45–65 × 11–14	38–42 × 17–20	90–110 × 18–21	72–75 × 14–16	45–63 × 6,5–7,5	60–70 × 14–17
Сетованість спор	1-сетовані	1-сетовані	1-сетовані	1-сетовані	1-сетовані	1-сетовані	1-сетовані
Розміри аскоспор, мкм	18,2–20,0 × 6,4–7,0	18–21 × 7–8	13,2–14,0 × 6,0–6,8	28–36 × 9,0–9,3	18,2–20,8 × 6,6–7,8	10,0–12,5 × 3,5–4,0	19–22 × 7–8
Товщина периспорию	до 1 мкм	до 1 мкм	не спостерігали	до 3 мкм	до 1 мкм	не спостерігали	до 1 мкм
Господар	<i>Vilimbia sabuletorum</i>	<i>Cirsinia contorta</i>	<i>Verrucaria nigrescens</i>	<i>Ascarospora cervina</i>	<i>Catoplasma</i> spp.	<i>Cladonia rangiformis</i>	<i>Protoblastenia rupestris</i>

Таблиця 1. Продовження
 Table 1. Continuation

Характеристики	<i>Z. inconspicuous</i>	<i>Z. lecanorae</i>	<i>Z. lithoicae</i>	<i>Z. macrosporus</i>	<i>Z. polischukii</i>	<i>Z. sphinctriniformis</i>
Розміри псевдотеціїв, мкм	195–210	185–200	125–140	200–220	170–190	250–260
Форма псевдотеціїв	кулясті	напівкулясті	кулясті до напівкулястих	кулясті до напівкулястих	напівкулясті	кулясті до напівкулястих
Товщина стінки, мкм	12–14	25–27	18–22	14–16	25–30	22–26
Кількість спор у сумці, шт	8	8	4–6	6–8	(4)–8	8
Розміри сумок, мкм	70–85 × 12–14	74–78 × 13,2–13,8	48–52 × 15–22	100–105 × 25–27	65–70 × 13,5–15	70–75 × 14–15
Сетованість спор	1-сетовані	0-сетовані	1-сетовані	1-сетовані	1-сетовані	1-сетовані
Розміри аскоспор, мкм	13,6–15,2 × 5,2–5,8	14,6–16,4 × 6,2–7,4	17,8–20,4 × 6,4–7,8	32,2–36,4 × 8,0–9,4	18–21 × 6,0–7,6	24,4–26,8 × 6,4–8,2
Товщина периспорию	до 0,5 мкм	до 1 мкм	до 1,5 мкм	до 1 мкм	до 1 мкм	до 1 мкм
Господар	<i>Rinodina calcareo</i>	<i>Bagliettoa calcisceda</i> , <i>Myrolexis</i> spp., <i>Protoparmeliopsis muralis</i> , <i>Xanthoscarpia crenulata</i>	<i>Verrucaria nigrescens</i>	<i>Mycobolimbia</i> sp.	<i>Bacidia fraxinea</i> , <i>B. rubella</i>	<i>Romularia lurida</i>

- кий ботанічний журнал, 76(2): 101–113]. <https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.02.101>
- 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>
- 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.
- 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>
- Harris R.D. 1995. *More Florida lichens, including the 10 cent tour of the pyrenolichens*. Bronx; New York: The New York Botanical Garden, 191 pp.
- Khodosovtsev A.Ye. 2011. *Chornomorski Botanical Journal*, 7(2): 194–198. [Ходосовцев О.Є. 2011. Нові для України види ліхенофільних грибів. *Чорноморський ботанічний журнал*, 7(2): 194–198].
- Khodosovtsev A.Ye., Klymenko V.M. 2015. *Chornomorski Botanical Journal*, 11(2): 217–222. [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. *Чорноморський ботанічний журнал*, 11(2): 217–222].
- 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., Didukh Ya.P., Pylypenko I.O. 2019. *Verrucario viridulae-Staurotheletum hutenogoniae*, 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., Maliuga N.G., Darmostuk V.V., Khodosovtseva Yu.A., Klymenko V.M. 2017. *Chornomorski Botanical Journal*, 13(4): 481–515. [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). *Чорноморський ботанічний журнал*, 13(4): 481–515].
- Kondratyuk S.Ya. 1999. Lichenicolous fungi. In: *Study of mycobiota diversity of Ukraine (Lichenicolous, Septoria and Puccinia fungi)*. Eds S.Ya. Kondratyuk, T.V. Andrianova, Yu.Ya. Tykhonenko. Kyiv: Phytosociocentre, pp. 8–43. [Кондратюк С.Я. 1999. Ліхенофільні гриби. В кн.: *Вивчення різноманітності мікобіоти України (ліхенофільні, септорієві та пукцинієві гриби)*. Ред. С.Я. Кондратюк, Т.В. Андріанова, Ю.Я. Тихоненко. Київ: Фітосоціоцентр, с. 8–43].
- Kondratyuk S.Ya. 2005. *Ukrainian Botanical Journal*, 62(4): 509–516. [Кондратюк С.Я. 2005. Нові для мікобіоти України та рідкісні види роду *Lichenostigma* Haf. (*Arthoniales*, *Ascomycotina*). *Український ботанічний журнал*, 62(4): 509–516].
- Lawrey J.D., Diederich P. 2019. *Lichenicolous fungi – worldwide checklist, including isolated cultures and sequences available*. Retrieved from <http://www.lichenicolous.net>
- Pirogov M., Chepelevska N., Vondrák J. 2014. *Carbonea* in Ukraine. *Studia Biologica*, 8(1): 137–148. <https://doi.org/10.30970/sbi.0801.317>
- Roux C. 2017. *Catalogue des lichens et champignons lichénicoles de France métropolitaine*, vol. 1. 2^e éd. Fontainebleau: Association française de lichénologie (A. F. L.), 1581 pp.
- Suija A., de los Rios A., Pérez-Ortega S. 2015. A molecular reappraisal of *Abrothallus* species growing on lichens of the order *Peltigerales*. *Phytotaxa*, 195(3): 201–226. <https://doi.org/10.11646/phytotaxa.195.3.1>
- Wijayawardene N.N., Hyde K.D., Rajeshkumar K.C., Hawksworth D.L., Madrid H., Kirk P.M., Karunaratna S.C. 2017. Notes for genera: *Ascomycota*. *Fungal Diversity*, 86(1): 1–594. <https://doi.org/10.1007/s13225-017-0386-0>
- 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/heid.26.2.2013.323>

Рекомендує до друку С.Я. Кондратюк