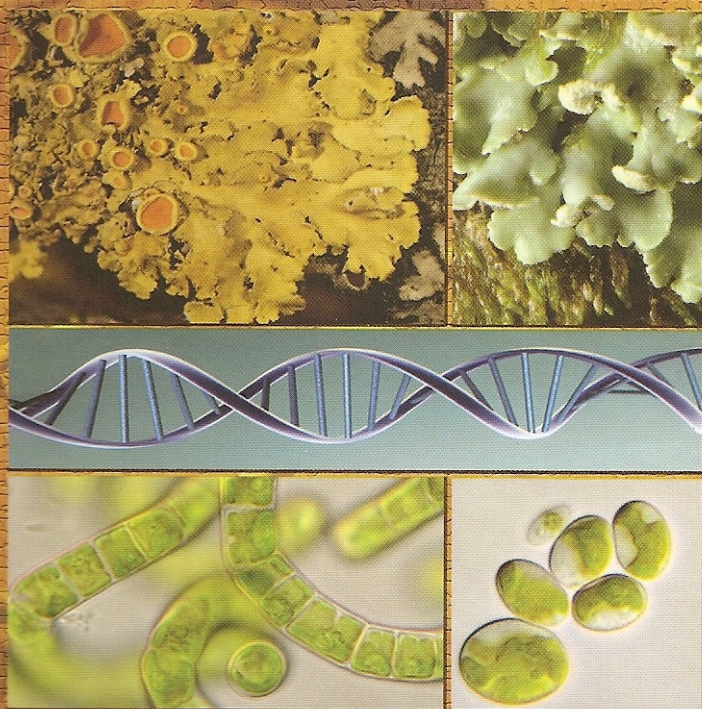


МОЛЕКУЛЯРНА ФІЛОГЕНІЯ І СУЧАСНА ТАКСОНОМІЯ НАЗЕМНИХ СПОРОВИХ РОСЛИН



НАЦІОНАЛЬНА
АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ім. М.Г. ХОЛОДНОГО

NATIONAL ACADEMY
OF SCIENCES OF UKRAINE
M.H. KHOLODNY INSTITUTE
OF BOTANY

**MOLECULAR
PHYLOGENY
AND RECENT TAXONOMY
OF TERRESTRIAL SPOREN
PLANTS**

*«SCIENTIFIC BOOK»
PROJECT*

**МОЛЕКУЛЯРНА
ФІЛОГЕНІЯ
І СУЧАСНА ТАКСОНОМІЯ
НАЗЕМНИХ СПОРОВИХ
РОСЛИН**

*ПРОЕКТ
«НАУКОВА КНИГА»*

А в т о р и:

*С.Я. Кондратюк, Т.І. Михайлюк, Т.М. Дарієнко, О.В. Надеїна, А.О. Войцехович,
Н.М. Федоренко, А. Лукешова, А. Массальський, Т. Фрідл, М.-Х. Джеонг, С. Стенруш,
І. Чарнефельт, Дж.А. Ілікс, А. Тель, Т.О. Кондратюк, Д.-С. Хо*

Вперше в Україні наведено результати молекулярно-філогенетичного аналізу за ядерною (18S велика субодинаця, ділянка ITS1/ITS2), мітохондріальною (12S та 23S малі субодинаці) та хлоропластною ДНК, які порівнено із сучасними відомостями щодо морфолого-анатомічних й біохімічних особливостей лишайників, симбіотичних і наземних зелених водоростей, а також мікроскопічних міцеліальних грибів. Уточнено описи морфологічних, анатомічних і біохімічних особливостей таксонів лишайників, симбіотичних і наземних водоростей, статус яких зазнав суттєвої ревізії у зв'язку з отриманням результатів молекулярно-філогенетичного аналізу досліджених груп наземних спорових рослин. Вперше подано таблиці для визначення опрацьованих таксонів лишайників, симбіотичних і наземних водоростей, статус і обсяг яких уточнено за традиційними морфолого-анатомічними ознаками.

Для ботаніків, мікологів, фікологів, екологів, викладачів і студентів біологічних, аграрних і лісівничих факультетів вищих навчальних закладів, а також для працівників управлінь охорони природи.

Results of molecular phylogenetic analysis after nuclear (18S LSU, ITS1/ITS2), mitochondrial (12S and 23S SSU) and chloroplast DNA of lichen-forming fungi, symbiotic and terrestrial algae as well as microscopic filamentous fungi obtained for the first time in Ukraine are compared with recent data on morphology, anatomy and biochemical characters. Taxonomical treatment of several groups of lichen-forming fungi, i.e. families Teloschistaceae and Physciaceae as well as symbiotic algae of the Trebouxiophyceae and terrestrial algae of the Myrmeceiaceae and Klebsor-midiaceae as well as original keys for identification of spore plants mentioned are provided.

For botanists, mycologists, phycologists, ecologists, tutors and students of biological, agricultural and forestry faculties of universities.

В і д п о в і д а л ь н и й р е д а к т о р *С.Я. Кондратюк*

Р е ц е н з е н т и

д-р біол. наук, проф. *П.М. Царенко*, д-р біол. наук, проф. *О.Є. Ходосовцев*

*Рекомендовано до друку вченою радою
Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
(протокол № 13 від 21.06.2011 р.)*

***Видання здійснено за державним замовленням
на випуск видавничої продукції***

Науково-видавничий відділ медико-біологічної, хімічної та геологічної літератури

Редактор *О.І. Калашикова*

- © С.Я. Кондратюк, Т.І. Михайлюк, Т.М. Дарієнко, О.В. Надеїна, А.О. Войцехович, Н.М. Федоренко, А. Лукешова, А. Массальський, Т. Фрідл, М.-Х. Джеонг, С. Стенруш, І. Чарнефельт, Дж.А. Ілікс, А. Тель, Т.О. Кондратюк, Д.-С. Хо, 2013

- © НВП «Видавництво “Наукова думка” НАН України», дизайн, 2013

П Е Р Е Д М О В А

Молекулярна філогенія окремих груп спорових рослин отримала особливо інтенсивний розвиток із середини 1990-х років. На жаль, в Україні відповідні дослідження здійснюються лише поодинокі дослідники і на сьогодні відчувається повна відсутність україномовної літератури із зазначеного питання.

Незважаючи на те що розвиток молекулярної філогенії наземних спорових рослин України (включаючи лишайники, симбіотичні та наземні водорості, міцеліальні гриби тощо) до останнього часу не мав системного та планомірного характеру, метою цього видання є спроба узагальнення робіт співробітників відділу ліхенології та бріології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України щодо молекулярної філогенії лишайників, симбіотичних і наземних водоростей, а також повного опису всіх етапів роботи щодо зазначених досліджень.

Отримання наведених у книзі результатів було б неможливе без залучення широкого кола фахівців з інших установ, зокрема закордонних лабораторій, які є співавторами наведених результатів. Як правило, базою проведення даних досліджень слугували саме закордонні лабораторії, в яких молекулярно-філогенетичні дослідження є звичайною практикою вже значний проміжок часу.

У монографії описано результати молекулярно-філогенетичних досліджень різних груп спорових рослин, а також висвітлено у доступній формі всі етапи екстрагування, ампліфікації, секвенування ДНК. Розглянуто особливості молекулярно-філогенетичного й традиційного морфолого-анатомічного вивчення лишайників родин телосхістових, фісцієвих і каліцієвих лишайників, наземних і симбіотичних водоростей класу трібуксієфісцієвих й порядку клібсормідієвих, а також мікроскопічних міцеліальних грибів родів *Cladosporium* та *Exophiala*. Невеликий розділ присвячено загальним особливостям використання різних генетичних маркерів у молекулярно-філогенетичних дослідженнях водоростей, а також проблеми впровадження бар-коду для різних організмів.

Сподіваємося, що це видання стане у пригоді українським ученим, які працюють у галузі таксономії спорових рослин і грибів й цікавляться новітніми методами та результатами досліджень, що активно проводяться у світі.

Деякі етапи досліджень були підтримані Державним комітетом з науки, інновацій та інформатизації України (№ М 317-2011-409, М 111-2012-409), Міжнародним фондом INTAS (гранти № 05-109-5431; 05-109-4864; 06-1000014-6216), Німецьким фондом фундаментальних досліджень (DFG).

Автори висловлюють щиру вдячність колегам, які допомогли у освоєнні методів молекулярної філогенії та обговоренні отриманих результатів: проф. Х. Майгоферу і проф. М. Грубе (Австрія), проф. І. Чарнефельту та д-ру А. Тель (Швеція), д-ру С. Стенруш і д-ру Ф. Хогнаба (Фінляндія), проф. У. Карстем, д-ру Т. Прошольд і д-ру А. Бек (Німеччина).

Автори третього розділу висловлюють вдячність М.В. Пирогову (Львів) за ініціювання проведення вивчення молекулярних ознак представників роду *Cladosporium* і М.А. Березовської за надання зразків культури водоростей *Chlorococum vacuolatum*. А. Войцехович вдячна проф. Т. Фрідлу (Німеччина) за надання автентичних штамів родів *Trebouxia* та *Asterochloris* і також канд. біол. наук О.Б. Блюму за можливість дослідження пігментів водоростей на базі його відділу.

З питань подальшого обговорення описаних результатів, а також проведення молекулярно-філогенетичних досліджень різних груп спорових рослин запрошуємо зацікавленого читача звертатися безпосередньо до авторів видання за адресою: відділ ліхенології та бріології, Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, вул. Терещенківська 2, 01601 м. Київ.

СПИСОК ПРИЙНЯТИХ СКОРОЧЕНЬ

МКН	— Міжнародний ботанічний кодекс номенклатури (сучасна назва — Номенклатурний кодекс рослин, грибів та водоростей)
ПІ-теорія	— теорія пізніх інтронів
ПЛР	— полімеразно-ланцюгова реакція
РІ-теорія	— теорія ранніх інтронів
ETS	— зовнішній спейсер, що зчитується (external transcribed spacer)
ITS	— внутрішній спейсер, що зчитується (internal transcribed spacer)
LSU	— велика субодиниця рДНК (large subunit)
mtSSU rDNA	— мала субодиниця мітохондріальної рДНК
<i>rbcL</i>	— велика субодиниця рибульозо-1,5-біфосфат карбоксилази/оксигенази (ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase large subunit)
SSU	— мала субодиниця рДНК (small subunit)

МОЛЕКУЛЯРНА ФІЛОГЕНІЯ І ТАКСОНОМІЯ ГРИБІВ

РОЗДІЛ 1

ФІЛОГЕНЕТИЧНИЙ АНАЛІЗ ЛИШАЙНИКІВ РОДИНИ ТЕЛОСХІСТОВИХ — TELOSCHISTACEAE ЗА ПОСЛІДОВНОСТЯМИ ОКРЕМИХ ГЕНІВ ЯДЕРНОЇ ТА МІТОХОНДРІАЛЬНОЇ ДНК

Лишайники (біологічна група грибів, що утворюють лишайникові симбіотичні асоціації) на цей час не вивчені повністю. Про це свідчить один з останніх проєктів щодо опублікування 100 нових для науки видів лишайників з різних екосистем земної кулі, у підготовці якого брали участь 120 дослідників (Lumbsch et al., 2011).

Сучасний етап розвитку таксономії лишайників пов'язаний з широким застосуванням молекулярної філогенії. Однак складність у таксономії лишайників зумовлена тим, що вони включені до системи грибів лише в останні 30 років і їх класифікаційна система зазнає суттєвих змін кожні 5—10 років. До часів К. Ліннея лишайники розглядали як окрему групу рослин разом з мохоподібними. К. Лінней запропонував відносити їх до водоростей, вважаючи лишайники статевою формою водоростей. Цей погляд К. Ліннея панував до другої половини ХІХ ст., незважаючи на те, що Е. Ахаріус, учень К. Ліннея, засновник окремої науки ліхенології, запропонував виділяти окремий відділ Lichenophyta ще на початку ХІХ ст. У 1867 р. німецький дослідник С. Швенденер відкрив «подвійну природу» лишайників, тобто існування як мінімум двох окремих компонентів — грибного (мікобіонта) та водорості (фотобіонта) лишайникової асоціації. Однак лише через понад 100 років (у 1980-ті) лишайники були віднесені до системи грибів. За останні роки система грибів зазнає суттєвих змін на рівні вищих таксонів (підвідділів, класів, підкласів тощо). Тому не дивно, що положення лишайників у цій системі суттєво змінюється кожні 5—10 років.

Українські дослідники О.Б. Блюм і Г.П. Кашеваров є визнаними засновниками молекулярної філогенії лишайників. Їх стаття про використання молекулярної філогенії у таксономії лишайників родини умбілікарієвих, що опублікована у Доповідах АН УРСР (Blum, Kashevarov, 1986), є визнаною піонерною роботою в цьому напрямку (див., наприклад: de Priest, 2004). З початку 1990-х років особливого розвитку набув філогенетичний аналіз за результатами секвенування ядерної та мітохондріальної ДНК. При цьому з середини 1990-х до 2011 р. було запропоновано декілька поколінь обладнання для секвенування окремих генів ДНК чи РНК (Park et al., 2011). У 2011 р. уперше проведено секвенування повного геному лишайнику *Cladonia metacorallifera*, що знаменує початок нового напрямку —

молекулярної філогенії за результатами секвенування повного геному цієї групи грибів. Однак для здешевлення та широкого використання молекулярної філогенії лишайників за результатами секвенування повного геному на порядку денному є вирішення значної кількості методичних завдань (Park et al., 2011).

У подальшому зупинимось на результатах молекулярної філогенії лишайників за результатами секвенування окремих генів ядерної та мітохондріальної ДНК. У цілому в Генобанку наведено відомості про результати секвенування великої кількості нуклеотидних послідовностей. Серед останніх найчастіше використовують гени великої субодиниці (18S LSU), ділянки ITS1/ITS2 (що містить послідовності генів ITS1, невеликої ділянки 5,8S та гена ITS2), малої субодиниці (28S SSU) ядерної ДНК. Для окремих груп лишайників отримані дані щодо послідовностей генів 13S та 23S малої субодиниці мітохондріальної (mtSSU) ДНК, а також генів бета-тубуліну і низки інших генів, що відповідають за синтез окремих білків, ферментів тощо.

Прикладом успішного використання філогенетичного аналізу за результатами секвенування 3—6 й більше генів для таксономії лишайників є роботи з таксономії лишайників родини Parmeliaceae, однієї з найкраще вивчених груп лишайників (Miadlikowska et al., 2006; Divakar et al., 2010). Такі дослідження є результатом об'єднання зусиль великих колективів, інколи до 20—40 співавторів.

Результати секвенування цілих груп генів, що відповідають за синтез певних лишайникових речовин (6M SAS type polyketide synthase), дали змогу розшифрувати їх і перенести до інших грибних організмів, зокрема до *Aspergillus nidulans*, що легко культивується в умовах культури, для подальшого синтезу та індустріального виробництва лишайникових речовин (Kim, 2011).

1.1. КСАНТОРІОЇДНІ ЛИШАЙНИКИ

1.1.1. Молекулярні дослідження і стан таксономії лишайників до наших досліджень

У ході наших досліджень було вперше спеціально проаналізовано велику кількість таксонів ксанторіюїдних лишайників, хоча представники родів або представники деяких груп із родів *Xanthoria*, *Caloplaca* та *Xanthomendoza* вже проаналізовано попередніми дослідниками, зокрема: *Xanthoria* та *Xanthomendoza* (Søchting et al., 2002), *Caloplaca* та *Xanthoria* (Søchting, Lutzoni, 2003). Слід наголосити, що значна кількість таксонів представників родини телосхістових (понад 50 таксонів у філогенетичному дереві) були опубліковані в останні 5 років дослідниками трьох різних ліхенологічних шкіл, зокрема швейцарської (Echenberger, 2007), американської (Gaya et al., 2008) та українсько-скандинавської (Fedorenko et al., 2009, 2012; Кондратюк і др., 2013). Однак лише в роботах останньої школи молекулярно-філогенетичні дані були використані з таксономічною метою, оскільки було виявлено високий рівень кореляції сучасних молекулярно-філогенетичних даних і даних традиційних морфолого-анатомічних та біохімічних даних

щодо ксанторіодних лишайників. На відміну від наших робіт (Fedorenko et al., 2009, 2012; Кондратюк и др., 2013), дослідники швейцарської та американської шкіл (Echenberger, 2007; Gaya et al., 2008) обмежувалися лише висновком про те, що роди лишайників *Caloplaca*, *Fulgensia* та *Xanthoria* є поліфілетичними. При цьому автори вбачали за можливе розв'язання проблеми їх класифікації лише у переміщенні «лінії розмежування» вказаних родів у бік одного чи іншого роду (*Caloplaca* чи *Fulgensia* або *Xanthoria* чи *Caloplaca*).

Під час популяційних досліджень використано відомості щодо молекулярної будови окремих видів ксанторіодних лишайників: *Rusavskia elegans*, *Xanthoria parietina*, *X. calcicola*, *X. ectaneoides*, *X. capensis* і *X. resendei* (Dyer, Murtagh, 2001; Honegger et al., 2004a,b; Lindblom, Ekman, 2006, 2007) або невеликих груп видів — *Oxneria ulophyllodes*, *Rusavskia elegans*, *Xanthoria candelaria* та *X. parietina* (Franc, Kärnefelt, 1998; Arup, Grube, 1999; Gaya et al., 2003; Søchting, Lutzoni, 2003; Søchting et al., 2002; Lindblom, Ekman, 2005). Фотобіонти ксанторіодних лишайників, а також молекулярні маркери, важливі для екології чи фізіології цієї групи лишайників, знаходимо в публікаціях (Martin, Winka, 2000; Scherrer et al., 2000, 2005; Beck et al., 2002; Martin et al., 2003; Scherrer, Honegger, 2003; Kahng et al., 2004).

Положення таких великих родів, як *Caloplaca*, *Fulgensia*, *Teloschistes* і *Xanthoria*, показано у декількох публікаціях з використанням молекулярно-філогенетичного аналізу (Arup, Grube, 1999; Gaya et al., 2003; Søchting, Lutzoni, 2003). Останніми роботами Е. Гая з колегами (Gaya et al., 2008) виявлено, що ксанторіодні лишайники утворюють монофілетичну гілку, включаючи деякі види родів *Caloplaca* та *Fulgensia*.

Стан таксономії ксанторіодних. Представники родини телосхістових характеризуються наявністю унікального так званого *Teloschistes*-типу сумки, біполярних спор та антрахінонів у коровому та епігіменіальному шарах. До середини 1990-х років традиційно до складу родини відносили найбільші три роди. Так, рід *Teloschistes* Norman включав до 30 видів кустих лишайників, рід *Xanthoria* (Fr.) Th. Fr. охоплював понад 20 видів листоватих лишайників, найбільший більш-менш гомогенний рід *Caloplaca* Th. Fr. включав понад 500 видів накипних лишайників. Разом з тим було запропоновано декілька менших родів, зокрема: *Fulgensia* A. Massal. et De Not., що включав до 15 видів, та 5 монофілетичних родів: *Apatoplaca* Poelt et Hafellner, *Cephalophysis* (Hertel) Kiliias, *Ioplaca* Poelt, *Seirophora* Poelt, *Xanthodactylon* P.A. Duvign. і *Xanthopeltis* R. Sant. (Kärnefelt, 1989).

Ксанторіодні лишайники є визнаною поліфілетичною групою лишайників у родині телосхістових *Teloschistaceae*. Різні автори виділяли декілька «морфологічних» підгруп, серед яких деякі були описані як окремі роди лишайників в останні роки, зокрема: *Josefpoeltia* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *Oxneria* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *Rusavskia* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *Xanthodactylon* P.A. Duvign. and *Xanthomendoza* S.Y. Kondr. et Kärnefelt (Kondratyuk, Kärnefelt, 1997, 2003).

Філогенетичне положення лишайників ми досліджували за допомогою філогенетичного аналізу, що ґрунтувався, у свою чергу, на результатах вивчення послідовностей ядерної та мітохондріальної ДНК. Висновок щодо

таксономічного статусу окремих груп зроблено за результатами порівняльного аналізу філогенетичного і традиційного морфолого-анатомічного вивчення вказаних лишайників.

Для певної частини таксонів у процесі наших досліджень були запропоновані нові назви, такі як *Gallowayella* (для групи видів *Xanthomendoza gallowayi*), *Massjukiella* (для групи видів *Xanthoria candelaria*), *Honeggeria* (для групи видів *Xanthomendoza rosmariae*) тощо. У ході викладення історичного огляду за хронологією та висвітлення власних результатів досліджень нові назви родових груп наведено за датою їх опублікування.

Групи *Xanthoria candelaria* та *X. parietina*. До останнього часу в складі роду *Xanthoria* виділяли лише 2 групи видів: *Xanthoria parietina*, що характеризується широкими плескуватими й тонкими лопатями, які прикріплюються до субстрату короткими, але широкими гаптерами та широкими яйцеподібними конідіями; *X. elegans* — з вузькими випуклими лопатями, у яких відсутні будь-які спеціалізовані органи прикріплення до субстрату, та паличкоподібними конідіями.

Група *X. parietina* значною мірою перекривається групою *X. candelaria*, за термінологією Й. Пельта та П. Петучніга (Poelt, Petutschnig 1992a,b) (іншими словами, від *X. parietina*-групи не відмежовували останню). Типові види обох груп, зокрема *X. parietina* (L.) Beltr. і *X. candelaria* (L.) Th. Fr., дуже поширені, тоді як велика кількість видів цих груп відрізняється значно вужчим поширенням. Так, *X. africana* Almborn зростає лише в Тропічній Африці, *X. mediterranea* Giralt, Nimis et Poelt — лише у середземноморській частині Європи, Азії та Північної Африки, *X. coomae* S.Y. Kondr. et Kärnefelt — ендемічний вид Австралії.

Під *Rusavskia*. Порівняно недавно ми запропонували віднести види групи *X. elegans* до роду *Rusavskia* (Kondratyuk, Kärnefelt, 2003). Види цього роду, наприклад *R. elegans* (Link) S.Y. Kondr. et Kärnefelt та *R. soreliata* (Vain.) S.Y. Kondr. et Kärnefelt, широко поширені в обох півкулях земної кулі, проте є й вузько поширені види. Так, *R. mandschurica* (Zahlbr.) S.Y. Kondr. et Kärnefelt зростає лише у Східній Азії, *R. papillifera* (Vain.) S.Y. Kondr. et Kärnefelt і *R. domogledensis* (Vězda) S.Y. Kondr. et Kärnefelt — у Південно-Східній Європі, *R. digitata* (S.Y. Kondr.) S.Y. Kondr. et Kärnefelt та *R. hafellneri* (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) S.Y. Kondr. et Kärnefelt є ендемічними видами відповідно Криму та Альп.

Група *Oxneria-Xanthomendoza*. Відповідає групі *Xanthoria ulophyllodes*, що була введена Й. Пельтом і П. Петучнігом (Poelt, Petutschnig, 1992a,b), робота яких ініціювала подальше спеціальне вивчення цієї мало вивченої до того часу групи (Kondratyuk, Poelt, 1997; Kondratyuk, Kärnefelt, 1997a,b; 2003; Kondratyuk, Zelenko, 2002; Lindblom 2006; Kondratyuk et al., 2010). У результаті було показано, що вона включає два різні роди *Oxneria* та *Xanthomendoza*, які характеризуються наявністю ризин, паличкоподібних конідій та високим вмістом парієтину, телосхістину чи фалациналу. Як і в попередніх групах, декілька видів дуже поширені в Голарктиці, зокрема: *Oxneria ulophyllodes* (Räsänen) S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *O. fallax* (Hepp ex Arnold) S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *Xanthomendoza poeltii* (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) S.Y. Kondr. et Kärnefelt и *X. weberi* (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) L. Lindblom.

Водночас досить вузько поширені види *Oxneria alfredii* (S.Y. Kondr. et Poelt) S.Y. Kondr. et Kärnefelt — зростає лише на сході Азіатського континенту; *Xanthomendoza galericulata* L. Lindblom, *X. montana* L. Lindblom, *X. wetmorei* S.Y. Kondr. et Kärnefelt та *X. tibellii* S.Y. Kondr. et Kärnefelt — лише в Північній Америці; *X. sogdiana* S.Y. Kondr. et Kudratov — ендемічний вид Центральної Азії, *X. hermonii* S.Y. Kondr. — відомий лише з Передньої (Малої) Азії.

Під *Xanthodactylon* s. l. Група спочатку була представлена лише одним видом роду *Xanthodactylon* Duvign., що відомий лише з Південної Африки (Duvigneaud, 1941). Цей рід доповнено трьома видами (Kondratyuk et al., 2008; Fedorenko et al., 2009). Група характеризується пальцеподібними або подецієподібними, порожнистими всередині лопатями, наявністю коротеньких розгалужених ризин уздовж країв лопатинок, паличкоподібними конідіями та унікальним типом спор з цибулиноподібними клітинами, що утворюються внаслідок одночасного потовщення клітинної оболонки в екваторіальній частині спори, а також біля полюсів (Kondratyuk et al., 2008).

Група *Xanthoria elixii*. Морфологічно досить гетерогенна, спільною рисою видів є наявність дуже коротких, роздвоєних на кінцях ризин, що подібні до ризин групи *Xanthodactylon flammeum*. Містить широко поширений у Південній півкулі вид *X. ligulata* (Körb.) P. James, а також ендемічні австралійські (*Xanthoria elixii* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *X. streimannii* S.Y. Kondr. et Kärnefelt і *X. filsonii* Elix) та африканські (*Xanthoria dissectula* S.Y. Kondr. et Kärnefelt) види.

Під *Josefpoeltia*. Характеризується унікальним типом анатомії слані (обидва корові шари слані є псевдопрозоплектенхімними), рясною сітчастою дуже тонких ризин, а також веретеноподібними (виразно потовщеними біля екватора і із загостреними кінцями) конідіями. Рід включає 2 види, з яких *J. parva* (Räsänen) Frödén et L. Lindblom до останнього часу відомий лише з Південної Америки під назвами *Xanthoria parva* Räsänen і *Josefpoeltia boliviensis* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, за нашими даними, також зростає на о-ві Мадагаскар. Інший вид *J. soredivosa* S.Y. Kondr. et Kärnefelt поширений лише в Південній Америці.

Під *Seirophora*. Включає широко поширені у Північній півкулі види, що нещодавно були виключені з роду *Teloschistes* за виразною лопатевою сланню, у якої відсутній нижній коровий шар, та за наявністю паличкоподібних конідій, до нового роду *Xanthoanaptychia* S.Y. Kondr. et Kärnefelt (Kondratyuk, Kärnefelt, 2003). Однак вже після опублікування цього роду Frödén і Lassen (2004) проведено лектотипіфікацію роду *Seirophora* Poelt таким чином, що вказаний рід Пільта має пріоритет для запропонованої нами назви *Xanthoanaptychia*.

Види з невизначеним положенням. Види *Xanthoria inflata* Eichenberger, Aptroot et Honegger, *X. karrooensis* S.Y. Kondr. et Kärnefelt і *X. bonae-spei* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, як зазначено у відповідних публікаціях Kärnefelt et al., 2002; Kondratyuk et al., 2004), мають досить унікальні комбінації ознак, морфолого-анатомічних і біохімічних. Однак вони не віднесені до жодної з відомих до останнього часу груп у родині телосхістових.

1.1.2. Матеріали і методи

Відбір зразків. З метою оцінки філогенетичного положення всіх груп ксанторіодних лишайників до філогенетичного аналізу зроблено спроби включити всі можливі групи родини *Teloschistaceae*. Для цього використовували колекції не старіші за 10 років із таких гербаріїв світу: С, CANL, CHR, Н, НВG, LD, KW і М. Для порівняння (як outgroup) були взяті представники родини *Physciaceae*, що за останніми даними є найближчою сестринською групою до родини *Teloschistaceae* (Miadlikowska et al., 2006) (див. також розд. 2, рис. 2.6).

Дані щодо морфологічних особливостей наведених лишайників ґрунтуються переважно на вивченні наших власних зборів, що були зібрані під час декількох експедицій до різних регіонів (Європа, Африка, Австралія, Нова Зеландія). Для анатомічних досліджень використовували зрізи, підготовлені вручну або за допомогою заморожувального мікротома *Kryomat*, *Leitz freezing microtome*. При цьому зрізи вивчали у воді та метиленовій синці (*lactophenol cottonblue*) під мікроскопом *Zeiss Axioscope*.

Загалом проаналізовано 201 зразок лишайників, що належить до 45 видів, з яких для 33 видів відомості щодо послідовностей ДНК були отримані вперше. Дані щодо послідовностей деяких видів були взяті з генобанку для отримання повнішої картини результатів філогенетичного аналізу.

Для проведення молекулярно-філогенетичних досліджень лишайників родини телосхістових особливо важливим є залучення для екстракції ДНК свіжезібраних зразків лишайників, зокрема зразків, що були зібрані впродовж поточного року. Тому в ході підготовки цього видання в першу чергу було переглянуто найсвіжіші колекції лишайників, що зберігаються в ліхенологічному гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW-L), а також у 2011 р. — усі зразки, які зберігаються у гербарії Корейського інституту вивчення лишайників Сунчонського національного університету (KoLRI). Крім того, в 2011 р. спільно з корейською стороною (зокрема проф. Дж.-С. Хо, директором Корейського інституту вивчення лишайників Сунчонського національного університету) була проведена експедиція для збору ліхенологічного матеріалу в НПП «Гуцульщина» Косівського р-ну Івано-Франківської обл. Загалом було зібрано понад 200 зразків лишайників, більша частина яких зберігається в ліхенологічному гербарії KW-L. Дублікати окремих видів також представлені в гербарії KoLRI.

Для подальшого молекулярно-філогенетичного вивчення представників роду калоплака також були використані зразки з колекції С.Я. Кондратюка: з Ірану — зібрана у вересні 2011 р. у провінції Есфахан на території природного парку Каркас; з Кореї, район гір Джірі (Jiri Mts.) — вересні—жовтні 2011 р.; з Росії — Далекий Схід (Приморський край) — у вересні 2011 р. Крім того, для молекулярних досліджень були використані зразки з колекції лишайників, зібраної корейськими колегами в Румунії у жовтні 2011 р.

У ліхенологічному гербарії KW-L серед наявних колекцій особливо детально були переглянуті збори С.Я. Кондратюка з Австралії, Канарських

островів (Іспанія) та різних регіонів України за зборами М.В. Пирогова, О.Є. Ходосовцева та інших колекторів. У гербарії KoLRI були переглянуті всі наявні колекції з Кореї, Китаю, арктичних та антарктичних районів, а також декількох країн Східної Азії та Європи (Угорщини, Болгарії та Румунії).

Методи морфолого-анатомічних і біохімічних досліджень лишайників. У ході досліджень були використані загальноприйняті методи збору та камеральної обробки лишайників, вивчення морфолого-анатомічних особливостей, а також методи тонкошарової хроматографії і методи високоефективної рідинної хроматографії (ВЕРХ). Для вивчення біохімічних особливостей лишайників методом тонкошарової хроматографії використовували третю систему (систему С), стандартом для гірофорової кислоти був лишайник виду *Punctelia subrudecta*, за рекомендаціями відповідних видань.

Методи молекулярних досліджень. Методи молекулярного аналізу детально описані у публікації (Fedorenko et al., 2009). Дослідження основані на власних даних щодо ядерної (ITS1/ITS2) та 12S малої субодиниці мітохондріальної ДНК, а також даних, залучених із генобанку, щодо генів 18S малої субодиниці ядерної ДНК і 23S мітохондріальної ДНК.

Екстракція. Фрагменти слані діаметром до 2–3 мм або апотеції поміщали в 1,5-міліметрові стерильні мікроцентрифужні піпетки. Два різні кити, зокрема DNeasy Plant Mini Kit і DNeasy Animal Tissue Kit (QIAGEN), однаково забезпечували екстрагування ДНК за дотримання протоколів, прикладених до них. По закінченні процедури екстраговану ДНК зберігали в 100–120 мкл елюювального буфера (the elution buffer).

Ампліфікація. Полімеразно-ланцюгову реакцію (ПЛР) проводили з використанням *Taq Ready-To-Go PCR Beads* виробництва GE Healthcare. При цьому до 4 мкл ДНК додавали 19 мкл води та 1 мкл 10 мМ концентрованих праймерів. Використовували такі праймери: ITS1F (Gardes, Bruns, 1993), ITS4 (White et al., 1990), mtSSU1-KL (5'-AGTGGGTGTACAGGTGAGTA-3') і mtSSU2-KL (5'-ATGTGGCACGTCTATAGCCCA-3') (Lohtander et al., 2002). При цьому два останні праймери були використані вперше для представників родини Teloschistaceae. Ампліфікація починалась з 5-хвилинного циклу при 95 °С, за яким слідували 5 циклів по 30 с при 95 °С для денатурації, 58 °С для ITS — відпалювання (=відпалу) (annealing temperature), 52 °С — для мітохондріальної малої субодиниці (mtSSU) протягом 30 с та подовження (=елонгації) за температури 72 °С протягом 1 хв. У подальших 30 циклах температуру відпалювання підвищували до 56 і 50 °С для ITS та mtSSU відповідно. У деяких випадках для особливо важких зразків використовували 40 циклів. Указану процедуру здійснювали з використанням PTC-100 Programmable Thermal Controller (MJ Research, Inc.). Продукти ПЛР очищали з використанням GFX PCR DNA і Gel Band Purification Kit виробництва GE Healthcare і елюювали з 50 мл стерильної води.

Очищення та секвенування. Секвенування проводили додаванням 2 мкл розчину ДНК, 3 мкл води та 1 мкл 2,5 мМ концентрації кожного праймера з використанням Big Dye Terminator v 1.1 Cycle Sequencing Kit (Applied Biosystems). При цьому використовували такі самі температурні умови, як і для ампліфікації. Продукти секвенування очищали з 1 мкл розчину EDTA,

1 мкл розчину NaOAc і 30 мкл 95%-го етанолового спирту. Послідовності отримано на автоматичному секвенаторі ABI Prism 377 виробництва Perkin Elmer.

Філогенія. Філогенетичний аналіз послідовностей, які вирівнювали вручну, виконано з використанням програми PAUP version 4.0b10 (Swofford 2002). Філогенетичні дерева будували на основі розрахунків загального евристичного пошуку, з максималізацією кількості збережених дерев до 1000, тоді як проміжки розглядали як відсутні ознаки. Бутстрепову підтримку визначали за 1000 повторностей з такими самими установчими параметрами. Рівні підтримки, вищі за 50, показано на консенсусних деревах.

Для визначення молекулярних дистанцій був використаний кластерний аналіз із застосуванням коефіцієнтів подібності NLxy. Для наочного відображення загальної картини генетичних взаємовідносин між усіма дослідженими таксонами на основі отриманих коефіцієнтів генетичної дистанції будували дендрограми за методом UPGMA — незваженого парногрупового методу кластерного аналізу, який також є складовою частиною програмного пакета PAUP version 4.0b10. Кластеризація починається з найменшої генетичної дистанції. Метод послідовно поєднує, кластеризує таксони в порядку збільшення генетичних дистанцій між ними, при цьому генетичні дистанції усереднюють у кожному циклі підрахунку.

Три філогенетичні дерева були отримані відповідно на основі матриксів повних послідовностей ділянки ITS1/ITS2, повних послідовностей mtSSU та матриксу, в якому всі дані щодо ДНК були об'єднані.

1.1.3. Перевірка статусу «морфологічних» родових груп

Були проведені три окремі філогенетичні аналізи один з використанням матриксів: а) повних послідовностей ділянки ITS1/ITS2; б) повних послідовностей mtSSU; в) комбінованих ITS-mtSSU даних. Однакові монофілетичні групи, що мають високий рівень підтримки, були виявлені у трьох філогенетичних деревах, хоча окремі зразки, що представляли кожену гілку, дещо відрізнялись.

Філогенетичний аналіз за даними щодо ITS1/ITS2 ділянки ядерної ДНК ґрунтувався на даних 105 зразків і 639 ознак, включаючи пропуски, з яких 362 ознаки були достовірно інформативними. У результаті евристичного пошуку отримано дерево завдовжки 2209 змін, індекс консистентності (=густоти) [consistency index] CI=0,4052, індекс затримки ([retention index]) RI=0,7837. Філогенетичний аналіз за даними мітохондріальної ДНК (mtSSU) виконано за даних 99 зразків і 1080 ознак, з яких 325 були достовірно інформативними. За евристичним пошуком отримано дерево завдовжки 1174 зміни, CI=0,5307, RI=0,8437. Філогенетичний аналіз за об'єднаними даними щодо ITS1/ITS2 ділянки ядерної ДНК і мітохондріальної ДНК здійснено за даними 105 видів з 1724 ознаками, з яких 692 ознаки були достовірно інформативними. У результаті евристичного пошуку отримано дерево завдовжки 3399 змін, CI=0,4445, RI=0,7933. В усіх евристичних аналізах кількість дерев збільшено до 8200, 8100 та 7700 для матриксів щодо ITS1/ITS2 ділянки, мітохондріальної ДНК та об'єднаних даних відповідно.

Монофілетичні групи. Листуваті представники родини телосхістових, тобто ксанторіодні лишайники, за даними філогенетичного аналізу, належать до великих монофілетичних груп: 1) *Seiophora*; 2) *Xanthoria* s. l.; 3) *Xanthoria candelaria*; 4) *Rusavskia*; 5) *Xanthomendoza* s. l. Групи *Xanthoria* s. l. і *Xanthomendoza* s. l. розділено на декілька дрібніших монофілетичних гілок, 2a—2c і 5a—5d, що мають також високі рівні підтримки; деякі з останніх запропоновані як окремі роди у публікації (Fedorenko et al., 2009). Зроблено висновок, що групи 2—5 складають монофілетичне ядро ксанторіодних лишайників з деякими спорідненими групами видів родів *Caloplaca* і *Fulgensia*.

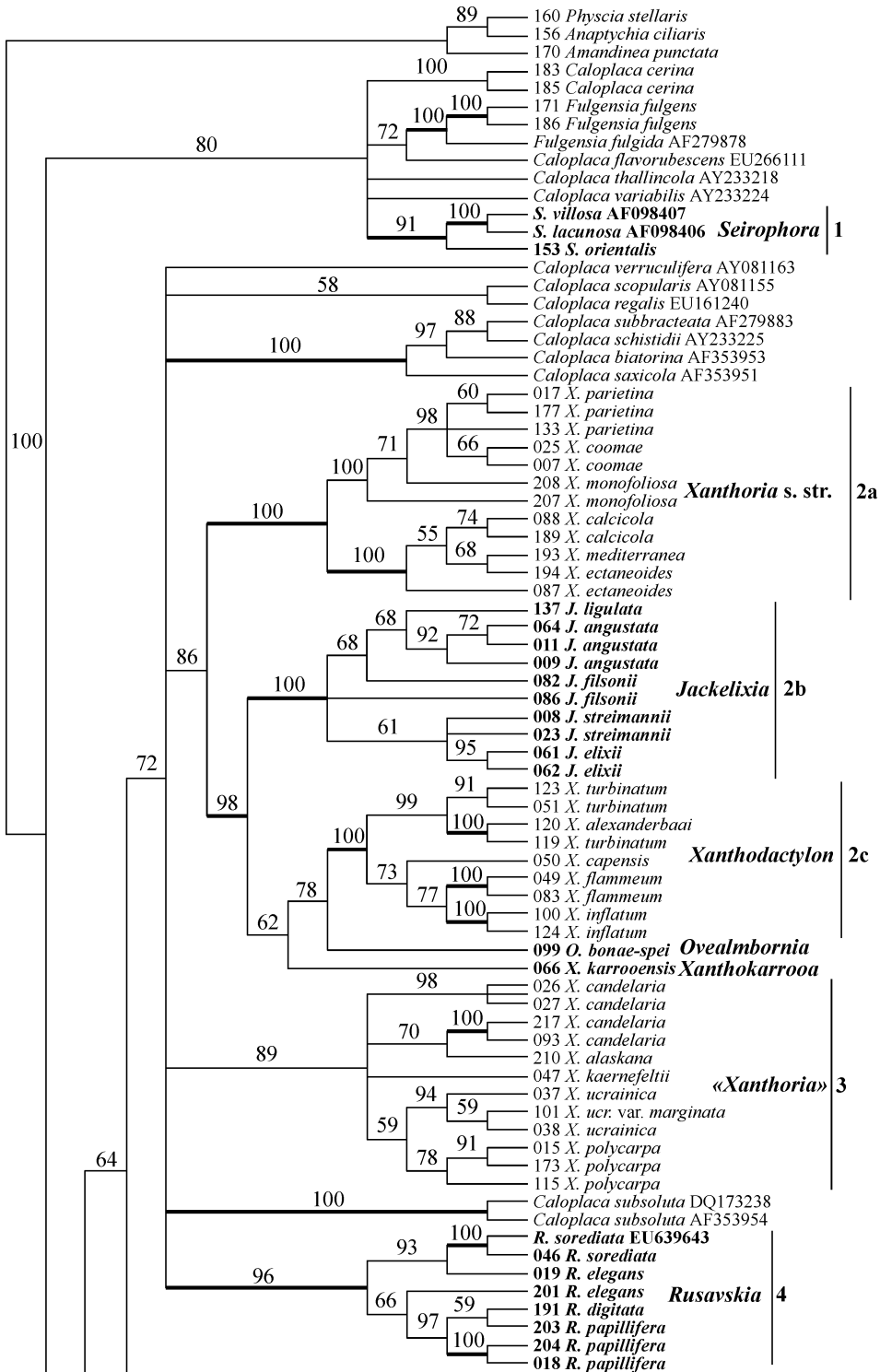
1. *Seiophora*. Рід утворює монофілетичну кладу, яка займає положення серед декількох груп видів родів *Caloplaca* та *Fulgensia*, включаючи типові види вказаних родів, зокрема: *Caloplaca cerina* (Ehrh. ex Hedw.) Th. Fr. і *Fulgensia fulgens* (Sw.) Elenkin (рис. 1.1, 1.2). На цьому етапі до молекулярного аналізу були включені зразки 4 видів *Seiophora*, зокрема: *S. contortuplicata* (Ach.) Frödén, *S. lacunosa* (P. Rupr.) Frödén, *S. orientalis* Frödén і *S. villosa* (Ach.) Frödén. *Seiophora* має найвищі рівні підтримки в усіх трьох філогенетичних деревах (рис. 1.1, 1.2).

Рід *Seiophora* запропонований на основі гербарного зразка *Physcia magara* Kremp., який, як нещодавно виявилося, складається з механічної суміші двох лишайників, зокрема: *Ramalina maciformis* (Delise) Bory та представника роду *Teloschistes*, тобто *T. villosus* (Ach.) Norman. Власне останній вид нещодавно лектотипіфікований шведськими дослідниками (Frödén, Lassen, 2004) як тип роду *Seiophora*, хоча назва «*seiophora*» відображає анатомічні особливості механічних тканин лишайника *Ramalina maciformis*, і, на нашу думку, є дуже невдалою для представників родини телосхістових.

2. Група *Xanthoria* s. l. Групу поділено на 3 підгрупи: 2a — *Xanthoria* s. str.; 2b — *Jackelixia*; 2c — *Xanthodactylon* s. l., та 2 окремі таксони — класи з окремими видами, *Xanthokarrooa karrooensis* та *Ovealmbornia bonaespei*. Група в цілому, а також її підгрупи мають найвищі або дуже близькі до найвищих рівні бутстреп-підтримки, до того ж вони є окремими гілками, за даними філогенетичного аналізу, за мітохондріальною ДНК (рис. 1.1, 1.2).

2a. *Xanthoria* s. str. Ядро роду в дослідженнях представлено двома групами близько споріднених видів, з яких 3 види — *X. coomae* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *X. monofoliola* S.Y. Kondr. et Kärnefelt та *X. parietina* (L.) Th. Fr. — утворюють 1 підгрупу, а види *X. calcicola* Oxner, *X. mediterranea* Giralt, Nimis et Poelt та *X. ectaneoides* (Nyl.) Zahlbr. — іншу.

2b. *Jackelixia*. Клада має високі рівні підтримки на всіх філогенетичних деревах. Вона включає 3 австралійські види, зокрема: *Jackelixia elixii* (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt et A. Thell, *J. filsonii* (Elix) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt et A. Thell, *J. streimannii* (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt et A. Thell, і широко поширений вид у Південній півкулі *Jackelixia ligulata* (Körb.) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt et A. Thell. Положення *J. ligulata* в межах підгрупи є дещо несподіваним з морфологічного погляду, оскільки цей вид відрізняється від видів групи *J. elixii* набагато вужчими, випуклими лопатинками та наявністю палісадної плектенхіми в корових шарах.



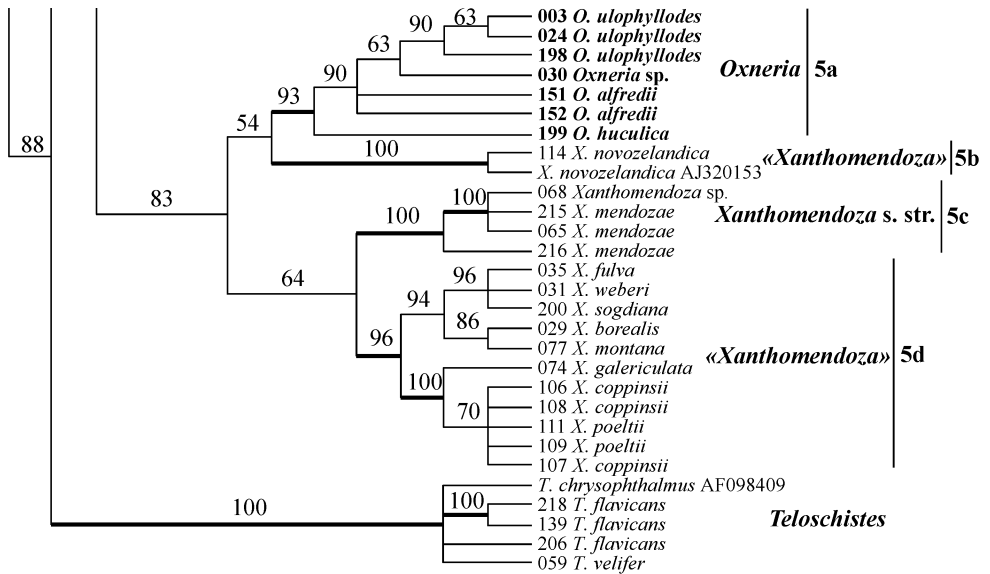
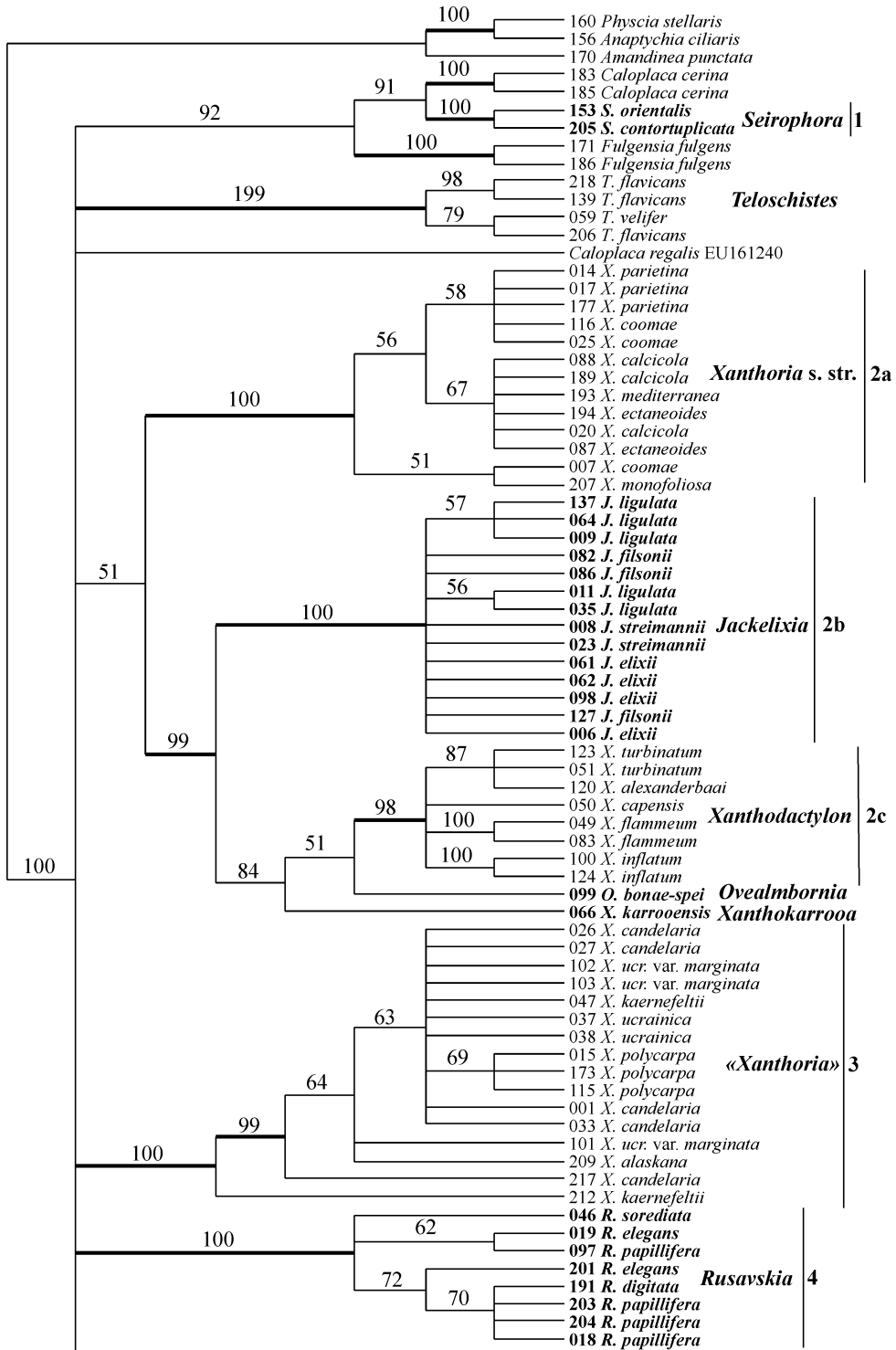


Рис. 1.1. Філогенетичне дерево ксанторіодних лишайників на основі даних щодо ITS1/ITS2-ділянки ядерної ДНК

2с. *Xanthodactylon* s. l. Підгрупа 2с є сильною кладою з 96—100%-ми рівнями підтримки в різних аналізах (рис. 1.1, 1.2). Більшість видів групи були віднесені до роду *Xanthodactylon* за морфологічними даними ще до проведення молекулярно-філогенетичного аналізу (*X. flammeum* (L. f.) C.W. Dodge, *X. turbinatum* (Vain.) C.W. Dodge та *X. alexanderbaai* (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) S.Y. Kondr. et Kärnefelt (Kärnefelt et al., 1995; Eichenberger et al., 2007; Kondratyuk et al., 2008). Однак для 2 видів відповідну комбінацію ми запропонували вже після отримання даних філогенетичного аналізу (*X. inflatum* (Eichenberger, Aptroot et Honegger) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix et A. Thell та *X. capensis* (Kärnefelt, Arup et L. Lindblom) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix et A. Thell). Слід наголосити, що для визначення природного відмежування роду *Xanthodactylon* до філогенетичного аналізу потрібно залучити додатково ще декілька близько споріднених таксонів з Південної Африки.

***Xanthokarrooa karrooensis* та *Ovealmbornia bonae-spei*.** Види *Xanthoria bonae-spei* S.Y. Kondr. et Kärnefelt (Kondratyuk et al., 2004) та *X. karrooensis* S.Y. Kondr. et Kärnefelt утворюють окремі базальні кледи в межах гілки *Xanthodactylon* s. l., за даними всіх аналізів. Їх ізольоване положення за морфологічними, анатомічними та біохімічними даними (Kärnefelt et al., 2002, Kondratyuk et al., 2004) дало змогу виділити їх в окремі родові групи *Ovealmbornia* та *Xanthokarrooa*.

3. *Xanthoria candalaria*. Група утворює окрему гілку з високим рівнем підтримки (98 %) за мітохондріальною ДНК, значно нижчим рівнем (74 %) за даними ядерної ДНК і ще нижчим рівнем в аналізі з об'єднаними даними за ядерною та мітохондріальною ДНК. До цієї групи належать 3 широко поширені види *Xanthoria candalaria* (L.) Th. Fr., *X. polycarpa* (Hoffm.) Rieber і



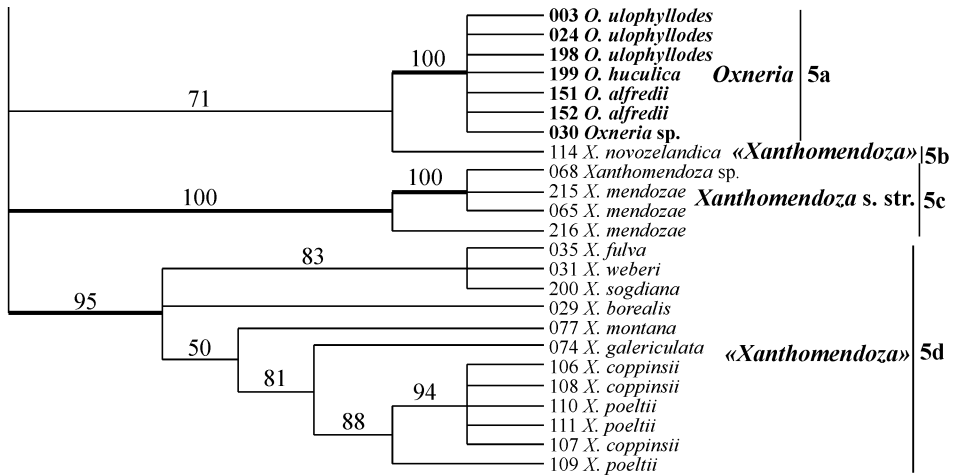


Рис. 1.2. Філогенетичне дерево ксанторіодних лишайників на основі даних щодо 12S mtSSU мітохондріальної ДНК

дещо менше поширений *X. ucrainica* S.Y. Kondr. (Kondratyuk, 1997). Крім того, до філогенетичного аналізу були також включені вузько поширені види *X. alaskana* J. W. Thomson і *X. kaernefeltii* S.Y. Kondr., D. J. Galloway et Goward, а також *X. candelaria* var. *marginata* Räsänen, що поширений в Балтійському регіоні (див. також підрозд. 1.1.4).

4. *Rusavskia*. Рід *Rusavskia* S.Y. Kondr. et Kärnefelt (Kondratyuk, Kärnefelt, 2003) представлений 4 видами у філогенетичному аналізі. Їз них 2 види (*R. elegans* (Link) S.Y. Kondr. et Kärnefelt і *R. soreliata* (Vain.) S.Y. Kondr. et Kärnefelt) широко поширені в обох півкулях, тоді як *R. papillifera* (Vain.) S.Y. Kondr. et Kärnefelt відома лише з Євразії, а *R. digitata* (S.Y. Kondr.) S.Y. Kondr. et Kärnefelt, близько споріднений з *R. papillifera*, є ендемічним видом Південно-Східної Європи.

5. Група *Xanthomendoza* s. l. Група має високу (92 %) підтримку за даними ядерної ДНК та об'єднаними даними ядерної та мітохондріальної ДНК (рис. 1.1, 1.2). Однак за мітохондріальною ДНК вона представлена 3 окремими групами (5b—5d), які також мають високу підтримку як за ядерною ДНК, так і за об'єднаними даними.

Хоча рід *Xanthomendoza* визнано більшістю сучасних дослідників, його об'єм потребує подальшої ревізії. У публікації (Fedorenko et al., 2009) припущено, що третім родом, який, очевидно, близько споріднений з родами *Oxneria* and *Xanthomendoza*, є *Josefpoeltia*. На жаль, на той час наші власні результати з ампліфікації ДНК представників роду *Josefpoeltia* були безрезультатними (див. також підрозд. 1.1.4).

5a. *Oxneria*. До філогенетичного аналізу були включені 3 види: дуже поширені у Північній півкулі *Oxneria ulophyllodes* (Räsänen) S.Y. Kondr. et Kärnefelt та *O. fallax* (Hepp ex Arnold) S.Y. Kondr. et Kärnefelt, а також ендемічний для Східної Азії *Oxneria alfredii* (S.Y. Kondr. et Poelt) S.Y. Kondr. et Kärnefelt. Молекулярні дані підтвердили близьку спорідненість «пари видів» у розумінні Й. Пельта, яку утворюють фертильний вид *O. alfredii* та сородіозний вид *O. ulophyllodes* (Kondratyuk, Poelt, 1997).

Як показано пізніше (Kondratyuk et al., 2010) *O. fallax* є досить гетерогенним видом. До філогенетичного аналізу фактично були включені зразки виду *Oxneria huculica* S.Y. Kondr. (Kondratyuk et al., 2010). Положення ж *O. fallax* у філогенетичному дереві родини телосхістових ще потребує подальшого спеціального вивчення.

5b. *Xanthomendoza novozelandica*. Вид включений до роду *Xanthomendoza* (Søchting et al., 2002) і роду *Oxneria* (Kondratyuk, Kärnefelt, 2003b). Однак за даними ядерної ДНК він утворює окрему кладу, тоді як за мітохондріальною ДНК та за об'єднаними даними він є сестринською групою до кледи *Oxneria*. Положення цього таксона обговорено у підрозд. 1.1.4.

5c. *Xanthomendoza s.str.* Південноафрикансько-американський вид *Xanthomendoza mendozae* утворює окрему кладу, і, відповідно до першоопису (Kondratyuk, Kärnefelt, 1997a), філогенетичні дані підтверджують вузьке трактування роду (Kondratyuk, Kärnefelt, 2003), на відміну від дуже широкого погляду, висловленого у статті У. Зохтінга та співавт. (Søchting et al., 2002). До цього роду також належить вид, дуже близький до *Xanthomendoza mendozae*, — *X. kashiwadanii* (Kondratyuk et al., 2009). Про його положення у філогенетичному дереві див. підрозд. 1.1.4.

5d. Групи *Xanthomendoza poeltii* та *X. weberi*. Ці групи не мають підтримки як окремі групи за мітохондріальною ДНК, однак характеризуються високою підтримкою за ядерною ДНК і об'єднаними даними (рис. 1.1, 1.2).

Група (*Xanthomendoza poeltii*) включає 2 види — *X. poeltii* та *X. coppinsii* S.Y. Kondr., Kärnefelt et Søchting, що часто зростають разом у Північній Європі, де їх розмежування утруднено (Kondratyuk, Kärnefelt, 1997b; Kondratyuk, 2004; Kondratyuk et al., 2010). Однак вид *X. coppinsii* значно ширше поширений у Євразії. Децю несподіваним є те, що за молекулярними даними північноамериканський вид *X. galericulata* Lindblom є сестринським до групи *X. coppinsii* та *X. poeltii*. На відміну від них *X. galericulata* має досить довгі та часто розсічені та вузькі при основі лопаті і дуже нагадує за морфологією види групи *X. weberi*. Група *X. weberi* представлена 2 видами, широко поширеними у Північній півкулі, *X. fulva* (Hoffm.) Poelt et Petutschnig, *X. weberi* (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) L. Lindblom, та вузько поширеним середньоазійським видом *Xanthoria sogdiana* S.Y. Kondr. et Kudratov (Kondratyuk, 2004; Kondratyuk et al., 2010).

Види родів *Caloplaca* та *Fulgensia*, близько споріднені до ксанторіюїдних лишайників. Як визначено попередніми дослідниками, деякі групи видів родів *Caloplaca* та *Fulgensia* виявляють тісніші зв'язки спорідненості з ксанторіюїдними лишайниками, ніж з типовими видами родів *Caloplaca* та *Fulgensia* (Agrup 2006; Søchting, Lutzoni, 2003; Gaya et al., 2003). Крім того, Е. Гайя зі співавт. (Gaya et al., 2008) показали, що деякі види цих родів розміщуються в ядрі ксанторіюїдних лишайників. Дослідники також припускають, що, можливо, було б доцільно включити окремі види родів *Caloplaca* та *Fulgensia* до роду *Xanthoria*. Однак згідно з нашими даними, лише одна група ксанторіюїдних лишайників, зокрема рід *Seiophora*, знаходиться у філогенетичному дереві родини телосхістових в одній гілці з родами *Caloplaca* s. str. і *Fulgensia* s. str. (рис. 1.1, 1.2). Однак всі ці групи мають однаково високі рівні підтримки і, на нашу думку, їх можна розглядати як окремі родові.

Відповідно до наших даних (див. підрозд. 1.1.4), види групи *Caloplaca flavorubescens* утворюють достатньо добре виражену монофілетичну групу, що споріднена з родом *Fulgensia* s. str.

На жаль, станом на 2009 р. у генобанку були наявні відомості переважно щодо ядерної ДНК деяких видів родів *Caloplaca* та *Fulgensia*, тоді як дані щодо мітохондріальної ДНК були відсутні. При цьому за даними ядерної ДНК (ITS1/ITS2 ділянки) одну з клад, яка утворена видами *Caloplaca saxicola* (Hoffm.) Nordin, *C. biatorina* (A. Massal.) J. Steiner, *Fulgensia schistidii* (Anzi) Poelt та *F. subbracteata* (Nyl.) Poelt і має високі рівні підтримки, на нашу думку, не можна розглядати як складову частину будь-якої з груп ксанторіодних лишайників. Т. Касаліцький зі співавт. (Kasalicky et al., 2000) вказував на близько споріднені зв'язки *Fulgensia schistidii* та *Xanthoria parietina*. Однак за нашими даними, *Fulgensia schistidii* знаходиться в кладі *Caloplaca* subg. *Gasparrinia*: *C. saxicola* та *C. biatorina* (рис. 1.1). Тому, відповідно, цей вид краще розглядати у складі роду *Caloplaca* (як *Caloplaca schistidii*).

Таким чином, на етапі перевірки статусу «морфологічних» родів ми провели філогенетичний аналіз ксанторіодних лишайників родини телосхістових за ядерною ДНК (ділянка ITS1/ITS2) і малою субодиноцею мітохондріальної ДНК. Результати досліджень ґрунтуються на вивченні 201 зразка, що репрезентують 50 видів групи ксанторіодних лишайників, з яких 183 послідовності отримані вперше.

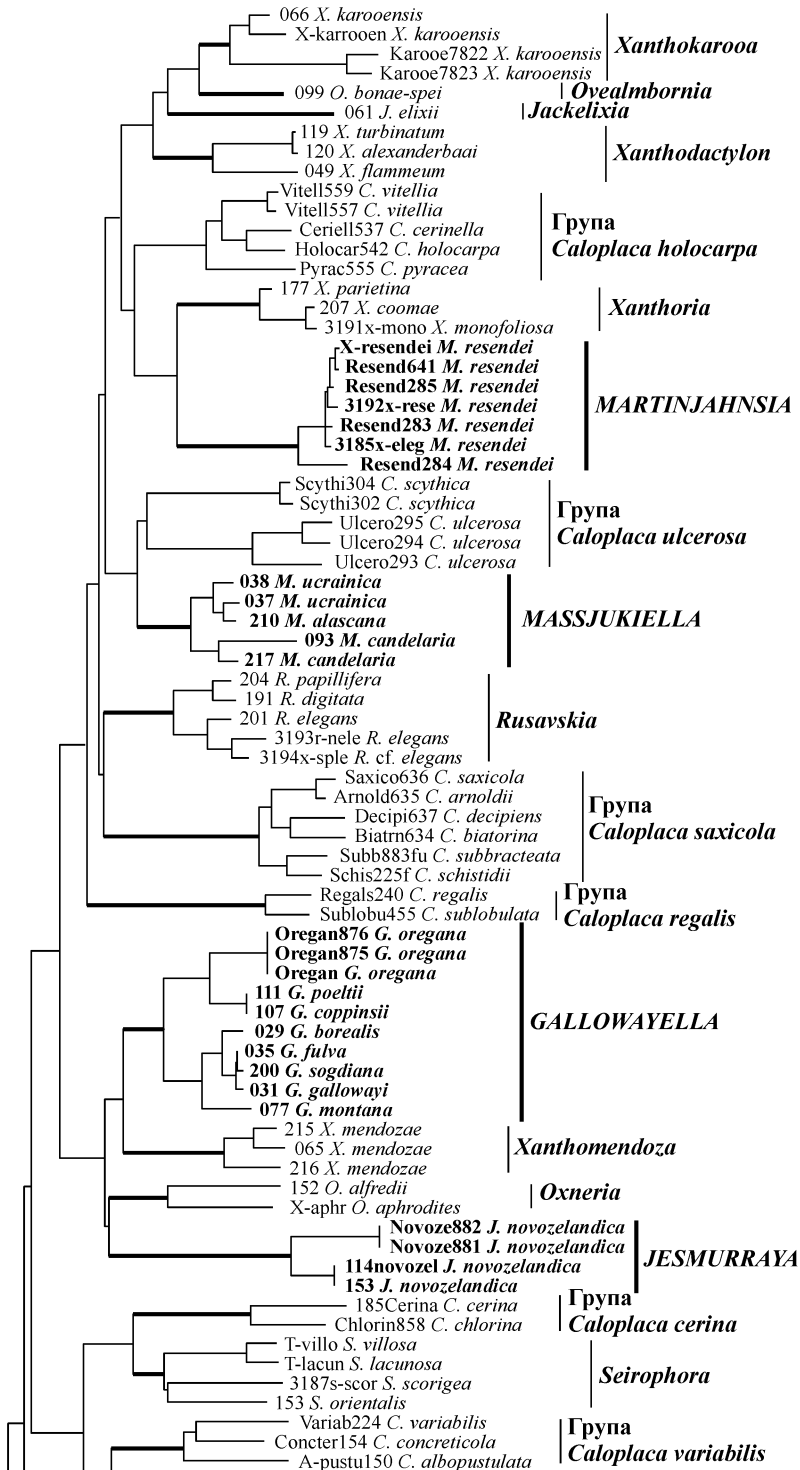
За результатами філогенетичного аналізу встановлено 5 груп з високим рівнем підтримки: *Seiophora*, *Xanthoria* s. str. — *Xanthodactylon*, *Xanthoria candelaria*, *Rusavskia* та *Xanthomendoza*.

Дві з указаних груп включають 7 підгруп з найвищими рівнями підтримки: 2a — *Xanthoria parietina* (або рід *Xanthoria* s. str.), 2b — *Jackelixia*, *Xanthodactylon flammeum* (або рід *Xanthodactylon* s. str.), 5a — *Oxneria*, 5b — *Xanthomendoza novozelandica*, 5c — *X. mendoza*, та 5d — *X. poeltii*.

Для кожної з названих груп обговорено альтернативні погляди на їх таксономічне положення, які б відповідали сучасній молекулярній філогенії ксанторіодних лишайників. Представники родів *Caloplaca*, *Fulgensia* та *Teloschistes*, що є особливо близько спорідненими до ксанторіодних лишайників, також включені до філогенетичного дерева, і їх статус теж коротко проаналізовано.

1.1.4. Порівняння морфолого-анатомічних і біохімічних особливостей деяких «молекулярних» груп

Морфологічна група ксанторіодних лишайників є поліфілетична і розпорошена серед монофілетичних груп накипних та плакоїдних представників родини Teloschistaceae (Gaya et al., 2003, 2008; Søchting, Lutzoni, 2003). Попередній філогенетичний аналіз групи ксанторіодних лишайників, який ґрунтувався на результатах секвенування ядерної та мітохондріальної ДНК (Fedorenko et al., 2009), показав високу кореляцію молекулярних, морфологічних, анатомічних і біохімічних ознак. Були відокремлені родові групи ксанторіодних лишайників *Jackelixia* S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt et A. Thell, *Ovealmbornia* S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos,



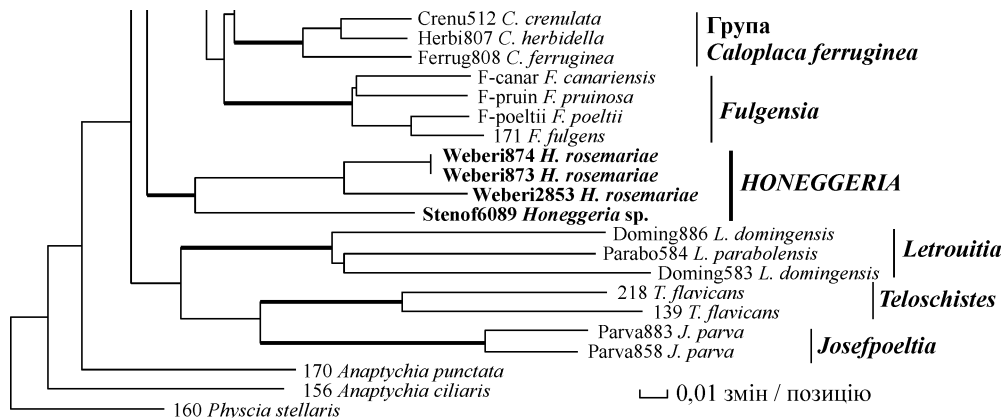


Рис. 1.3. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae зі спеціальним наголосом на ксанторіодні лишайники за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК. Товстішими лініями виділені зв'язки, які підтверджені в декількох аналізах, і ті, що мають найвищі рівні бутстреп-підтримки

Kärnefelt, Elix et A. Thell, *Oxneria* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *Rusavskia* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *Seirophora* Poelt, *Xanthodactylon* P.A. Duvign, *Xanthokarooa* S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix et A. Thell, *Xanthomendoza* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *Xanthoria* (Fr.) Th. Fr., які є монофілетичними групами в родині телосхістових.

Три монофілетичні групи з найвищими рівнями підтримки були виявлені раніше (Fedorenko et al., 2009), однак опис нових родів було відкладено у зв'язку з необхідністю включення додаткових видів до порівняльного аналізу. Додатковий матеріал, досліджений як за ядерною, так і за мітохондріальною ДНК, дав змогу встановити 5 нових родів лишайників.

Дані, отримані у попередніх дослідженнях (див. підрозд. 1.1.1 та статтю Fedorenko et al., 2009), значно розширені й доповнені новими зразками і послідовностями. Результати філогенетичного аналізу послідовностей наведено на консенсусних деревах (рис. 1.3—1.6). П'ять монофілетичних груп мають таку саму високу підтримку, як і попередні описані роди ксанторіодних лишайників. Тому ці групи наведено як нові роди: *Gallowayella*, *Jesmurraya*, *Honeggeria*, *Massjukiella* та *Martinjahnsia* (Fedorenko et al., 2012).

Результати секвенування ядерної ДНК. Найвищі рівні бутстреп-підтримки для таких груп, які описано як окремі роди *Gallowayella*, *Jesmurraya* та *Massjukiella*, вперше продемонстровані у статті (Fedorenko et al., 2009). Роди *Gallowayella* та *Jesmurraya* належать до *Xanthomendoza* гілки в широкому розумінні і є сестринськими монофілетичними гілками відповідно до *Xanthomendoza* та *Oxneria*, за даними ITS-послідовностей (див. рис. 1.3). У зазначеній публікації представлені досить не повні молекулярні дані щодо *Jesmurraya novozelandica*, щоб зробити таксономічні висновки. Наші власні дані щодо морфології цього лишайника, а також додаткові дані з генобанку дали змогу встановити високий рівень бутстреп-підтримки цього роду. Рід *Massjukiella* утворює сестринську групу з накипними лишайниками родини,

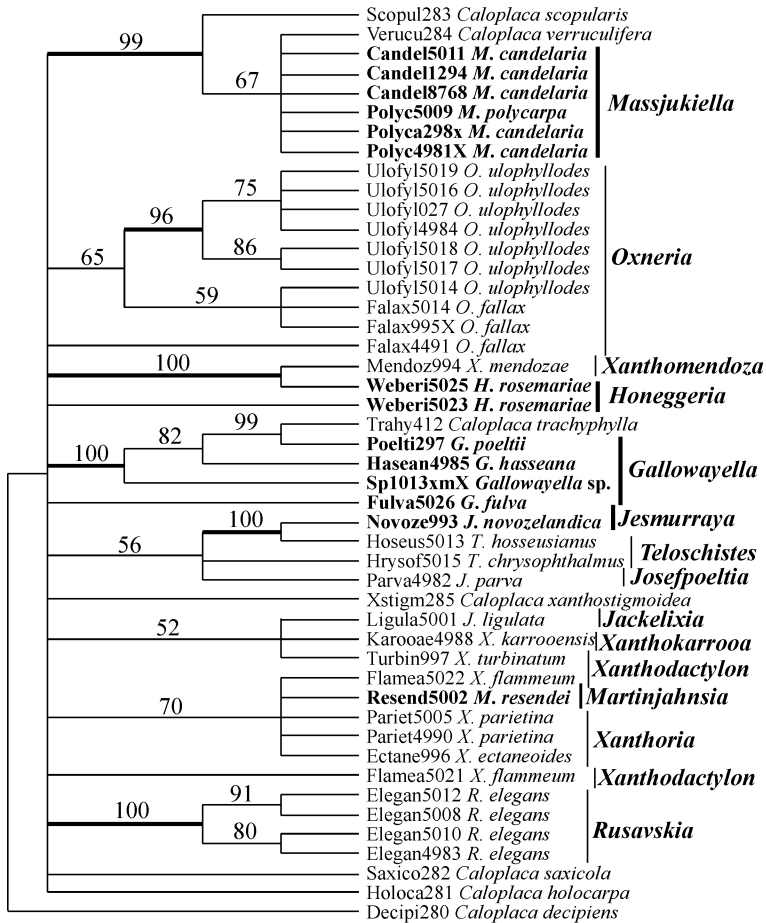


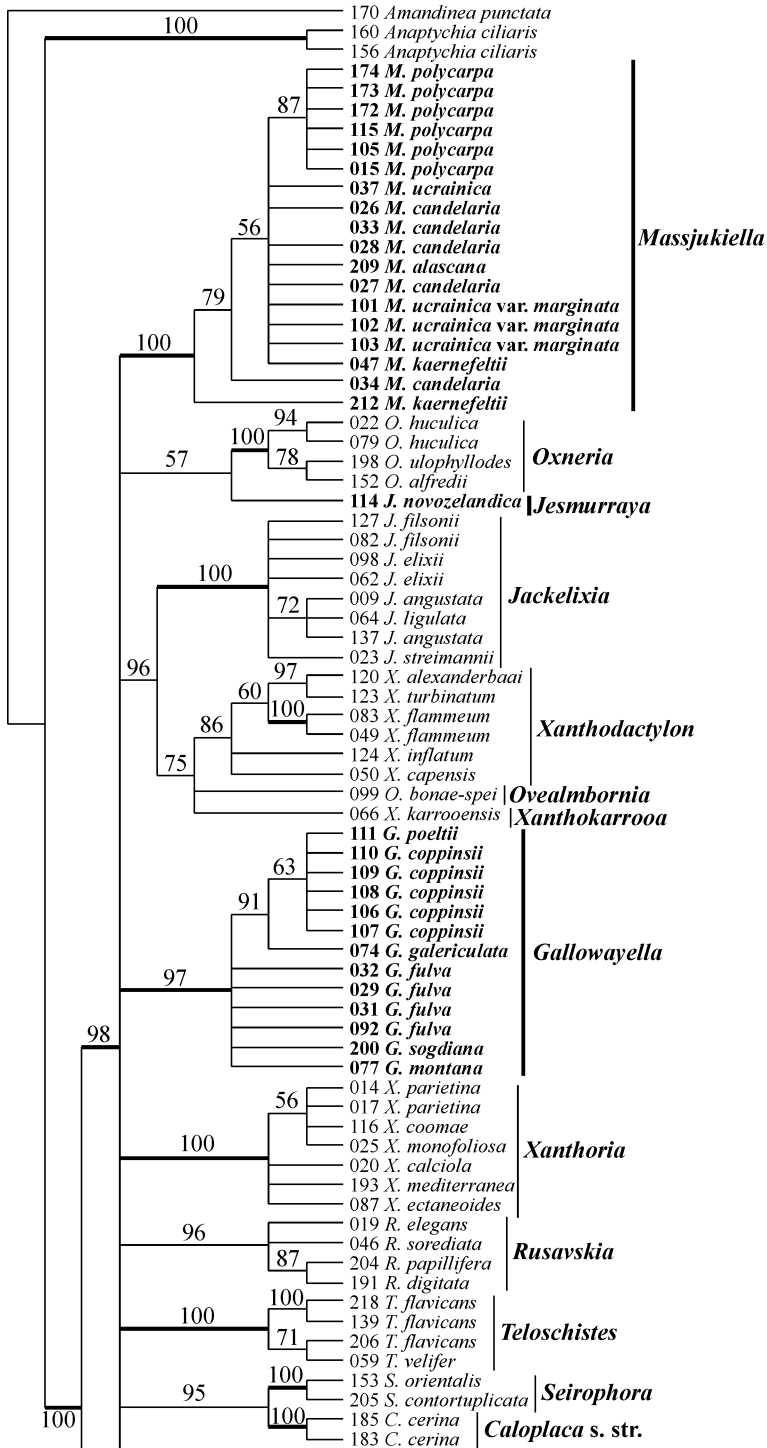
Рис. 1.4. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae зі спеціальним наголосом на канторіодні лишайники за даними послідовностей гена 18S ядерної ДНК

зокрема з групами *Caloplaca phlogina* та *C. ulcerosa*. Під *Martinjahnsia* є сестринською групою до гілки *Xanthoria* s. str., тоді як *Honeggeria* займає досить ізольоване положення.

Філогенетичне дерево за 18 S великою субодиницею ядерної ДНК показує подібний родовий поділ, за винятком *Martinjahnsia* та *Massjukiella*, хоча і з нижчими рівнями підтримки (див. рис. 1.4). *Martinjahnsia* утворює групу разом з родом *Xanthoria*, а *Massjukiella* — монофілетичну гілку разом з лишайниками групи *Caloplaca verruculifera* (див. рис. 1.4).

Результати секвенування мітохондріальної ДНК. *Gallowayella*, *Jesmurraya* та *Massjukiella* утворюють клади з високими рівнями підтримки за даними 12 S малої субодиниці мітохондріальної ДНК (див. рис. 1.5). У філогенетичному дереві за даними 23 S малої субодиниці мітохондріальної ДНК *Massjukiella* є сестринською групою до роду *Rusavskia* (див. рис. 1.6). Усі інші

1.1. Ксанторіодні лишайники



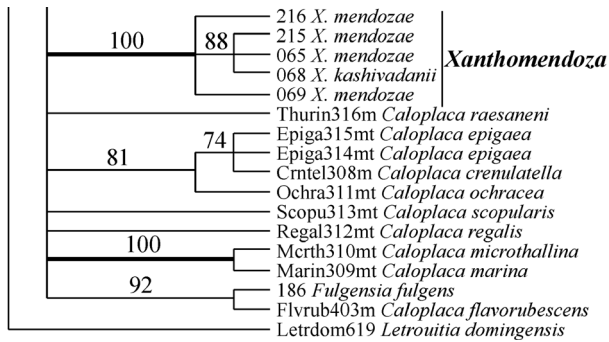


Рис. 1.5. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae зі спеціальним наголосом на ксанторіодні лишайники за даними послідовностей гена 12S SSU мітохондріальної ДНК

роди ксанторіодних лишайників утворюють клади з високими рівнями підтримки в гілці разом з родом *Teloschistes* з порівняно невисоким рівнем підтримки (див. рис. 1.6).

Місце ксанторіодних лишайників у філогенетичному дереві родини телосхістових. Ксанторіодні лишайники утворюють відокремлені групи серед накипних і плакодіодних представників родини Teloschistaceae. Нові роди *Gallowayella*, *Honeggeria*, *Jesmurraya*, *Martinjahnsia* та *Massjukiella* є монофілетичними групами з найвищими рівнями підтримки за всіма аналізами (див. підрозд. 1.2).

На відміну від попередніх результатів (див. підрозд. 1.1.1; статтю Fedorenko et al., 2009), *Gallowayella* та *Jesmurraya* є дуже віддаленими від роду *Josefpoeltia*, який, в свою чергу, займає найвідокремленіше положення серед ксанторіодних лишайників родини Teloschistaceae. До родів *Gallowayella* і *Jesmurraya* ближчими є роди *Oxneria* й *Xanthomendoza*, а також групи видів *Caloplaca intrudens* і *C. trachyphylla*.

Martinjahnsia є найближче спорідненою з родами *Xanthoria* і *Caloplaca aurantiella* (Nyl.) S. Moreau et M. Moreau. *Massjukiella* — це сестринська група плакодіодних лишайників групи *Caloplaca verruculifera* й накипних лишайників групи *Caloplaca bolacina*, *C. ignea* та *C. phlogina*.

Отже, на основі спеціальної перевірки морфолого-анатомічних і біохімічних особливостей 5 «молекулярних» груп ксанторіодних лишайників, виявлених ще під час філогенетичного аналізу до 2009 р., а також додаткового філогенетичного аналізу лишайників на основі використання двох генів (ITS1/ITS2 і 18S малої субодиниці) ядерної ДНК та двох генів (12 і 23 малих субодиниць) мітохондріальної ДНК, описані як нові роди: *Gallowayella*, *Jesmurraya*, *Honeggeria*, *Massjukiella* та *Martinjahnsia*.

Нові комбінації запропоновані для 24 видів лишайників: *Gallowayella aphrodites*, *G. borealis*, *G. concinna*, *G. coppinsii*, *G. fulva*, *G. hasseana*, *G. montana*, *G. galericulata*, *G. gallowayi*, *G. oregana*, *G. poeltii*, *G. sogdiana*, *G. tibellii*, *G. wetmorei*, *Honeggeria rosmarieae*, *Jesmurraya novozelandica*, *Massjukiella alaskana*, *M. candelaria*, *M. kaernefeltii*, *M. nowakii*, *M. polycarpa*, *M. ucrainica*, *M. ucrainica* ssp. *marginata* та *Martinjahnsia resendei*.

1.1. Ксанторіодні лишайники

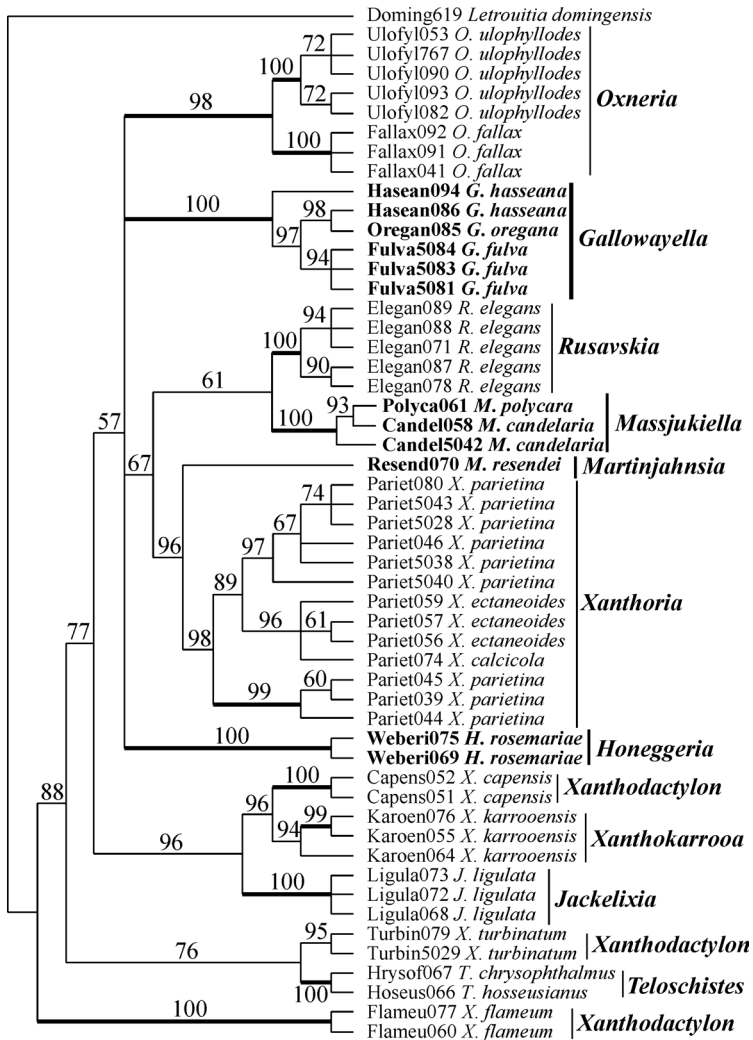


Рис. 1.6. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae зі спеціальним наголосом на ксанторіодні лишайники за даними послідовностей гена 23S SSU мітохondріальної ДНК

1.1.5. Сучасна таксономія

На сьогодні ксанторіодні лишайники представлені в 15 родах, коротку характеристику кожного з яких наведено нижче (табл. 1.1).

Gallowayella S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell in Fedorenko et al., *Bibl. Lich.* 108: 58 (2012) (рис. 1.7, a–г, див. вклейку).

Типовий вид роду: *Gallowayella gallowayi* (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell.

Таблиця 1.1. Перелік родів ксанторіюїдних лишайників та їх типових видів з вказівками найосновніших синонімів

№ п/п	Рід	Типовий вид	Публікація діагнозу роду
1	<i>Gallowayiella</i> S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell	<i>Gallowayella gallowayi</i> (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell = <i>Xanthoria gallowayi</i> S.Y. Kondr. et Kärnefelt	Fedorenko et al., 2012
2.	<i>Honeggeria</i> S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell	<i>Honeggeria rosmarieae</i> (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) S. Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell = <i>Xanthomendoza rosmarieae</i> S.Y. Kondr. et Kärnefelt	Там само
3	<i>Jackelixia</i> S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt et A. Thell	<i>Jackelixia elixii</i> (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt et A. Thell = <i>Xanthoria elixii</i> S.Y. Kondr. et Kärnefelt	Fedorenko et al., 2009
4	<i>Jesmurraya</i> S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell	<i>Jesmurraya novozelandica</i> (Hillmann) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell = <i>Xanthoria novozelandica</i> Hillmann	Fedorenko et al., 2012
5	<i>Josefpoeltia</i> S. Y. Kondr. et Kärnefelt	<i>Josefpoeltia parva</i> (Räsänen) Froden = <i>Xanthoria parva</i> Räsänen = <i>Josefpoeltia boliviensis</i> S. Y. Kondr. et Kärnefelt	Kondratyuk, Kärnefelt, 1997
6	<i>Martinjahnsia</i> S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell	<i>Martinjahnsia resendei</i> (Poelt et C. Tav.) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J. -S. Hur et A. Thell = <i>Xanthoria resendei</i> Poelt et C. Tav.	Fedorenko et al., 2012
7	<i>Massjukiella</i> S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell	<i>Massjukiella polycarpa</i> (Hoffm.) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell = <i>Lobaria polycarpa</i> Hoffm.	Там само
8	<i>Ovealmbornia</i> S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix et A. Thell	<i>Ovealmbornia bonae-spei</i> (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) S. Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix et A. Thell = <i>Xanthoria bonae-spei</i> S.Y. Kondr. et Kärnefelt	Fedorenko et al., 2009
9	<i>Oxneria</i> S.Y. Kondr. et Kärnefelt	<i>Oxneria alfredii</i> (S.Y. Kondr. et Poelt) S.Y. Kondr. et Kärnefelt = <i>Xanthoria alfredii</i> S.Y. Kondr. et Poelt	Kondratyuk, Kärnefelt, 2003; Кондратюк и др., 2004
10	<i>Rusavskia</i> S.Y. Kondr. et Kärnefelt	<i>Rusavskia elegans</i> (Link) S.Y. Kondr. et Kärnefelt = <i>Xanthoria elegans</i> (Link) Th. Fr.	Там само
11	<i>Seiophora</i> Poelt = <i>Xanthoanptychia</i> S.Y. Kondr. et Kärnefelt	<i>Seiophora villosa</i> (Ach.) Froden = <i>Physcia magara</i> = <i>Xanthoanptychia villosa</i> (Ach.) S.Y. Kondr. et Kärnefelt	Kondratyuk, Kärnefelt, 2003; Froden, Lassen, 2004; Кондратюк и др., 2004

№ п/п.	Рід	Типовий вид	Публікація діагнозу роду
12	<i>Xanthodactylon</i>	<i>Xanthodactylon flammeum</i> (L.f.) Duvign. = = <i>Xanthoria flammea</i> (L.f.) Dodge	Duvigneaud, 1941
13	<i>Xanthokarrooa</i> S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix et A. Thell	<i>Xanthokarrooa karrooensis</i> (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix et A. Thell = <i>Xanthoria karrooensis</i> S.Y. Kondr. et Kärnefelt	Fedorenko et al., 2009
14	<i>Xanthomendoza</i> S.Y. Kondr. et Kärnefelt	<i>Xanthomendoza mendozae</i> (Räsänen) S.Y. Kondr. et Kärnefelt = <i>Xanthoria mendozae</i> Räsänen	Kondratyuk, Kärnefelt, 1997
15	<i>Xanthoria</i> (Fr.) Th.Fr.	<i>Xanthoria parietina</i> (L.) Beltr.	Кондратюк и др., 2004

Слань листувата. Верхній та нижній корові шари параплектенхімні, клітинні просвіти маленькі, до 5(7) мкм у діаметрі / поперечнику. Ризини *Oxneria*-типу численні на нижній поверхні. Апотеції леканорові до зеоринових, справжній ексципул псевдопрозоплектенхімний. Спори біполярні *Xanthoria*-типу. Конідії широко паличкоподібні.

Етимологія: рід названий на честь новозеландського ліхенолога Девіда Галловія (David J. Galloway), який зробив надзвичайно великий внесок до наших сучасних знань щодо ліхенофлори його рідного регіону.

Примітки: 3 з 6 видів, віднесених до цього роду, підтверджені за молекулярними даними. До останнього часу види роду відносили до родів *Xanthomendoza* (Søchting et al., 2002) та *Oxneria* (Kondratyuk et Kärnefelt, 2003). У цілому рід включає 14 видів, поширених в обох півкулях.

Jackelixia S.Y. Kondr. et A. Thell, N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt et A. Thell in Fedorenko et al., *Bibl. Lich.* 100: 74 (2009) (рис. 1.7, *д—ж*; 1.8—1.10, див. вклейку).

Типовий вид роду: *Jackelixia elixii* (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) S.Y. Kondr., Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt et A. Thell.

Слань листувата, проста чи в скупченнях, лопаті звичайно добре виражені, рідко менше розвинені і не помітні з-під апотеціїв, міцно або слабко прикріплена до субстрату; рівномірно жовта, оранжева до зрідка сірої чи білувато-сірої; слань дуже тонка (товщина 80—110 мкм на зрізі) до досить товстої і з порожниною в серцевині; верхній коровий шар — палисадна параклектенхіма; нижній коровий шар складається з 1—2 рядів клітин з дуже потовщеними стінками; гаптери вздовж країв лопатей, *Xanthodactylon* типу. Апотеції зеоринові, леканорові чи біаторові, звичайно численні; диск червонуватий до оранжевого; справжній ексципул псевдопрозоплектенхімний; спори *Xanthoria* типу; конідії паличкоподібні.

Хімічні особливості: телосхистин займає домінуюче положення, тоді як парієтин і парієтинова кислота представлені у невеликій кількості.

Поширення: рід включає 10 видів у Південній півкулі, серед них *Jackelixia ligulata* та *J. elixii* найширше поширені (перший у Південній півкулі в цілому, другий — в Австралії).

Етимологія: рід названий на честь відомого австралійського ліхенолога та фахівця з органічної хімії Джона Елікса (John A. Elix).

Примітки: *Jackelixia* відрізняється від *Xanthoria* s. str. за анатомією слані, зокрема за наявністю палисадної параплектенхіми у верхньому коровому шарі та більш-менш мезодермно параплектенхімного нижнього корового шару слані, прозоплектенхімного справжнього ексципула та паличкоподібних конідій. Крім того, види цього роду мають гаптери *Xanthodactylon* типу і телосхістин (на відміну від парієтину) як домінуючу лишайникову речовину.

Слід наголосити, що рід включає 2 морфологічно відмінні групи видів, які умовно назвемо *J. elixii* та *J. ligulata*. Остання відрізняється від першої набагато товстішою сланню, з добре вираженою і заповненою плектенхімою чи порожнистою серцевиною, випуклими лопатями та наявністю парієтину як домінуючої речовини. Крім того, слань менше притиснена до субстрату, лопаті звичайно вужчі та довші, не бувають загорнутими догори на кінцях, як у *J. elixii*. Однак філогенетичний аналіз показує, що види цих морфологічних груп утворюють одну монофілетичну групу і, відповідно, об'єднані в один рід.

Jesmurraya S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell in Fedorenko et al., Bibl. Lich. 108: 58 (2012) (рис. 1.11, а, б, див. вклейку).

Типовий вид роду: *Jesmurraya novozelandica* (Hillmann) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell.

Слань листувата. Верхній та нижній корові шари параплектенхімні, клітинні просвіти маленькі, до 10 мкм діам./поперечнику. Ризини *Oxneria*-типу, численні. Апотеції звичайно численні, леканорові до зеоринових, справжній ексципул склероплектенхімний, *Xanthoria*-типу. Спори біполярні, *Xanthoria*-типу. Конідії вузькопаличкоподібні.

Етимологія: рід описаний на честь хіміка д-ра Джеймса Марі (Dr. James Murray) на відзнаку його внеску у вивчення австралазійських представників родини телосхістових.

Примітки: *Jesmurraya novozelandica* було включено до родів *Xanthomenodoza* (Søchting et al., 2002) та *Oxneria* (Kondratyuk, Kärnefelt, 2003). Однак рід *Jesmurraya* відрізняється від обох указаних груп за морфологією та високою молекулярною підтримкою.

Josefpoeltia S.Y. Kondr. et Kärnefelt, Bibl. Lich. 68: 22 (1997) (рис. 1.11, в—е, див. вклейку).

Типовий вид роду: *Josefpoeltia parva* (Räsänen) Frödén (syn. *Josefpoeltia boliviensis* S.Y. Kondr. et Kärnefelt).

Слань листувата. Верхній та нижній корові шари псевдопрозоплектенхімні (слань *Josefpoeltia*-типу). Ризини дуже тоненькі й численні, утворюють густу сіточку на нижньому боці слані (ризини *Josefpoeltia*-типу). Апотеції леканорові до зеоринових, справжній ексципул склероплектенхімний. Спори біполярні, *Xanthoria*-типу. Конідії веретеноподібні.

Етимологія: рід описаний на честь відомого німецького ліхенолога Йозефа Пельта (Josef Poelt, München, Berlin, Germany та Graz, Austria) за його унікальний внесок у вивчення, зокрема, представників родини телосхістових Teloschistaceae, а також лишайників світу в цілому.

Примітки: рід включає 2 види — *Josefpoeltia solediosa* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, відомий лише з Південної Америки, та *J. parva*, відомий на сьогодні з Південної Америки та Мадагаскару.

Honeggeria S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell in Fedorenko et al., Bibl. Lich. 108: 58 (2012) (рис. 1.12, а, б, див. вклейку).

Типовий вид роду: *Honeggeria rosmariae* (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell.

Слань листувата. Верхній та нижній корові шари параплектенхімні, клітинні просвіти маленькі, до 10 мкм діам./поперечнику. Ризини *Oxneria*-типу, численні. Апотеції леканорові до зеоринових, справжній ексципул невизначеної природи (тканина «textura intricata») або зовсім не розвинений. Спори біполярні, *Xanthoria*-типу. Конідії паличкоподібні.

Етимологія: рід описаний на честь швейцарського ліхенолога Розмарі Хонеггер (Rosemarie Honegger, Zürich) за її унікальний внесок у вивчення анатомії лишайників, зокрема представників родини телосхістових Teloschistaceae.

Примітки: рід включає два види: *H. rosmariae*, відомий з Північної Америки, та поки що ще не описаний вид, досить звичайний в Європі. Матеріал *H. rosmariae* до останнього часу зберігають у гербаріях під назвою *Xanthomendoza weberi* (Eichenberger, 2007) і лише нещодавно описаний нами як окремий вид (Lumbsch et al., 2011).

Martinjahnsia S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, I. Kärnefelt, J. Elix, J.-S. Hur et A. Thell in Fedorenko et al., Bibl. Lich. 108: 58 (2012) (рис. 1.12, в—е, див. вклейку).

Типовий вид роду: *Martinjahnsia resendei* (Poelt et C. Tav.) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, I. Kärnefelt, J. Elix, J.-S. Hur et A. Thell.

Слань листувата, з дуже товстими та вузькими лопатинками. Обидва верхній та нижній корові шари склероплектенхімні *Caloplaca regalis*-типу, серцевина з добре розвинутою склероплектенхімною тканиною і без порожнини. Гаптери *Xanthoria*-типу, досить рідко. Апотеції невідомі. Конідії вузькоеліпсоїдні до лінзоподібних.

Етимологія: рід названий на честь відомого німецького ліхенолога Ханса Мартіна Янса (Hans Martin Jahns) за його внесок у ліхенологію в цілому.

Примітки: цей монотипічний рід відомий із середземноморської частини Європи та Північної Африки. Зовнішньо лишайник дуже подібний до *Rusavskia elegans* (Link) S.Y. Kondr. et Kärnefelt, чим пояснюється попереднє його включення до роду *Rusavskia* (Kondratyuk et Kärnefelt, 2003). За морфологією слані, зокрема склероплектенхімною тканиною корових шарів, та наявністю добре розвинутої серцевини вид також дуже подібний до *Caloplaca regalis* групи і роду *Xanthomendoza*.

Massjukiella S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell in Fedorenko et al., Bibl. Lich. 108: 58 (2012) (рис. 1.13, див. вклейку).

Типовий вид роду: *Massjukiella polycarpa* (Hoffm.) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix, J.-S. Hur et A. Thell.

Слань листувата до кушикоподібної чи кушистої. Верхній та нижній корові шари параплектенхімні, клітинні просвіти досить великі — в діаметрі/поперечнику до 13 мкм. Органи прикріплення до субстрату відсутні. Апотеції численні, леканорові до зеоринових на зрізі, справжній ексципул параплектенхімний (апотеції *Massjukiella*-типу). Спори біполярні, *Xanthoria*-типу. Конідії широко еліпсоїдні.

Хімічні особливості: парієтин як домінуюча лишайникова речовина.

Поширення: включає щонайменше 12 видів, поширених від полярних арктичних та антарктичних регіонів до гірських масивів у тропічних районах.

Етимологія: рід названий на честь відомого українського альголога Надії Прохорівни Масюк (1930—2009) на вшанування її внеску в підготовку молодого покоління криптогамістів для Національної академії наук України.

Примітки: рід *Massjukiella* є унікальним у родині телосхістових за морфологією апотеціїв (справжній ексципул параплектенхімний) та відсутністю органів прикріплення до субстрату.

***Ovealmbornia* S.Y. Kondratyuk, N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix et A. Thell** in Fedorenko et al., Bibl. Lich. 100: 75 (2009) (рис. 1.14, див. вклейку).

Типовий вид роду: *Ovealmbornia bonae-spei* (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix et A. Thell.

Слань сіра до блідо-сіруватої чи частково брудно-жовтуватої, лопаті досить випуклі з краями, що характерно загорнуті донизу, дещо розсічені на менші фрагменти по краю; ризини досить короткі, товсті, дещо роздвоєні чи розширені на верхівках, досить рясні на нижній поверхні; на зрізі верхній коровий шар палісадний, серцевина виповнена більш-менш компактною серцевинною плектенхімою, нижній коровий шар лептодермний параплектенхімний. Апотеції зеоринові, диск жовтуватий до жовто-оранжевого, добре контрастує із сірим сланевим краєм; справжній ексципул дуже масивний, складається з 2 відмінних шарів — верхнього мезодермного параплектенхімного та нижнього псевдопрозоплектенхімного; спори біполярні, однак з дуже потовщеними стінками (завширшки до 1,5—2,0 мкм) біля полюсів; конідії довгі, вузькопаличкоподібні.

Хімічні особливості: парієтин як домінуюча лишайникова речовина.

Поширення: включає щонайменше 2 види, поширені у Південній Африці, один з яких поки що не описаний, хоч відомий з декількох локалітетів.

Етимологія: рід названий на честь шведського ліхенолога Ове Альмборна (Ove Almborn), який прикладав багато зусиль для вивчення ліхенофлори Південної Африки.

Примітки: представники роду відрізняються від ксанторіюїдних лишайників інших родів переважно сірою сланню, досить товстою сланню з добре вираженою серцевиною, наявністю вузькопаличкоподібних конідій та рясними роздвоєними короткими ризинами.

Рід *Ovealmbornia* відрізняється від інших південноафриканських родів *Xanthodactylon* і *Xanthokarrooa* товстою сланню з рясними роздвоєними короткими ризинами, мезодермно параплектенхімним спражнім ексципулом і вузькими паличкоподібними конідіями. Рід *Ovealmbornia* має напіввипуклі лопаті з характерно загорнутими донизу краями, а також відрізняється відсутністю типово випуклих до циліндричних лопатей з порожниною та ризин *Xanthodactylon*-типу. У представників обох родів *Xanthodactylon* і *Xanthokarrooa* і верхній, і нижній корові шари склероплектенхімні, тоді як нижній коровий шар лептодермно параплектенхімний у роду *Ovealmbornia* відрізняється від верхнього палісадного. У представників родів *Xanthodactylon* і *Xanthokarrooa* справжній ексципул псевдопрозоплектенхімний, тоді як у *Ovealmbornia* він дуже желатинізований і двошаровий.

***Oxneria* S.Y. Kondr. et Kärnefelt**, Ukr. Bot. J. 60 (4): 428 (2003) (рис. 1.15, див. вклейку).

Типовий вид роду: *Oxneria alfredii* (S.Y. Kondr. et Poelt) S.Y. Kondr. et Kärnefelt.

Слань листувата. Верхній та нижній корові шари мезодермно-параплектенхімні, клітинні просвіти досить малі (до 3—5 мкм у поперечнику), а клітинні перегородки досить товсті (товщина понад 1 мкм). Органи прикріплення до субстрату — численні справжні ризини (ризини *Oxneria*-типу). Апотеції численні, леканорові до зеоринових на зрізі, справжній ексципул псевдопрозоплектенхімний (апотеції *Oxneria*-типу). Спори біполярні, *Xanthoria*-типу. Конідії вузькопаличкоподібні.

Хімічні особливості: три домінуючі лишайникові речовини, зокрема: парієтин, телосхістин та фалацінал, а також невелика кількість парієтинової кислоти та емодину.

Поширення: включає щонайменше 3 види, 2 з яких широко поширені в Голарктиці, а типовий вид — у Східній Азії. Статус ще одного виду з Європи, відомого з багатьох локалітетів Центральної та Приатлантичної Європи, потребує подальшої ревізії.

Етимологія: рід названий на честь відомого українського вченого Альфреда Миколайовича Окснера (1898—1973) на вшанування його внеску у вивчення представників родини телосхістових і ліхенофлори Євразії у цілому.

Примітки: рід *Oxneria* є унікальним у родині телосхістових за морфологією апотеціїв (поєднання мезодермно параплектенхімного корового шару та псевдопрозоплектенхімного справжнього ексципула), за морфологією органів прикріплення до субстрату (ризини *Oxneria*-типу) та вузькопаличкоподібними конідіями.

У статті (Kondratyuk, Kärnefelt, 2003), де наведено першоопис роду *Oxneria*, до його складу віднесено до 18 видів. Однак за результатами філогенетичного аналізу за ядерною та мітохондріальною ДНК обсяг роду *Oxneria* значно звужився (див. також примітки до родів *Gallowayella*, *Jesmurraya*).

***Rusavskia* S.Y. Kondr. et Kärnefelt**, Ukr. Bot. J. 60 (4): 433 (2003) (рис. 1.16, див. вклейку).

Типовий вид роду: *Rusavskia elegans* (Link) S.Y. Kondr. et Kärnefelt.

Слань листувата до куцистої. Верхній та нижній корові шари склероплектенхімні лише з невеликими включеннями параплектенхіми. Спеціалізовані органи прикріплення до субстрату відсутні (прикріплюється до поверхні субстрату всією нижньою поверхнею). Апотеції численні, леканорові до зеоринових на зрізі, справжній ексципул склероплектенхімний (апотеції *Xanthoria*-типу). Спори біполярні, *Xanthoria*-типу. Конідії широкопаличкоподібні.

Хімічні особливості: домінуючою лишайниковою речовиною є лише парієтин, у невеликих кількостях наявні парієтинова кислота, емодин, телосхістин і фалацінал.

Поширення: включає щонайменше 13 видів, переважна більшість яких широко поширені в Голарктиці та Південній півкулі.

Етимологія: рід названий на честь української сім'ї Івана Каленьовича Русавського (1907—1996).

Примітки: рід *Rusavskia* є унікальним у родині телосхістових за морфологією слані (поєднання склероплектенхіми і параплектенхіми в коровому

шарі та відсутністю спеціалізованих органів прикріплення до субстрату) й широкопаличкоподібними конідіями.

***Seiophora* Poelt**, Flora, Jena 174 (5/6): 440 (1983) (рис. 1.17, див. вклейку).

Типовий вид роду: *Seiophora villosa* (Ach.) Froden (syn. *Seiophora magara* (Krempf.) Poelt) (рис. 1.17).

Слань листувата до куцистої, часто зеленувато- або білувато-сіра до сіро-жовтуватої, а також з дрібненькими війками до повстистих. Верхній коровий шар прозоплектенхімний, нижній, як правило, відсутній. Спеціалізовані органи прикріплення до субстрату відсутні. Апотеції численні, леканорові до зеоринових на зрізі, справжній ексципул склероплектенхімний (апотеції *Xanthoria*-типу). Спори біполярні, *Xanthoria*-типу. Конідії паличкоподібні.

Хімічні особливості: антрахінони переважно відсутні в слані, представлені лише в апотеціях, де домінуючою лишайниковою речовиною є парієтин, у невеликих кількостях наявні парієтинова кислота, емодин, телосхистин та фалацінал.

Поширення: включає близько 12 видів, поширених від арктичних регіонів до пустель та альпійських лук південних гір Голарктики.

Етимологія: назва роду пов'язана з анатомічними особливостями лишайнику *Ramalina maceformis*, зразок якого було змонтовано разом з фрагментами слані *Seiophora villosa* з апотеціями на одному гербарному зразку, і тому його помилково розглядали як представника цього роду (під назвою *Physcia magara*).

Фактично типовий зразок *Physcia magara* складається з 2 видів лишайників, *Seiophora villosa* та *Ramalina maceformis*. Однак оскільки саме цей зразок був нещодавно лектотипіфікований як тип роду *Seiophora*, ми змушені використовувати цю назву, а не запропоновану нами назву *Xanthoanaptychia* (див. нижче).

Примітки: рід *Seiophora* є унікальним у родині телосхістових за морфологією слані (відсутність нижнього корового шару і органів прикріплення до субстрату) та паличкоподібними конідіями.

Саме за такою ознакою, як відсутність нижнього корового шару, ми запропонували іншу назву для цієї групи — *Xanthoanaptychia* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, Ukr. Bot. J. 60 (4): 434 (2003). Однак після лектотипіфікації типового зразка *Physcia magara* як *Seiophora villosa* назва виявилася пізнішим синонімом назви Й. Пельта.

Представників роду *Seiophora* до останнього часу розглядали у складі роду *Teloschistes* (рис. 18, а, б, див. вклейку).

***Xanthodactylon* Duvigneaud**, Bull. Jard. Bot. de l'Etat Bruxelles 16:259 (1941) **emend. S.Y. Kondr., Kärnefelt, Elix et A. Thell** in Kondratyuk et al. Sauteria 15: 265 (2008) (рис. 1.18, в—д; 1.19; 1.20, а, б, див. вклейку).

Типовий вид роду: *Xanthodactylon flammeum* (L.f.) C.W. Dodge.

Слань листувата до куцистої. Верхній та нижній корові шари склероплектенхімі, лише з невеликими включеннями параплектенхіми. Прикріплення до субстрату за допомогою коротеньких розгалужених гаптер, що розвиваються переважно вздовж країв лопатей (гаптери *Xanthodactylon*-типу). Апотеції численні, леканорові до зеоринових на зрізі, справжній ексципул склероплектенхімний (апотеції *Xanthoria*- або *Rusavskia*-типу). Спори

біполярні, *Xanthodactylon*-типу, хоча може бути суміш спор і *Xanthoria*-типу. Конідії широкопалічкоподібні.

Хімічні особливості: домінуючою лишайниковою речовиною є лише парієтин, у невеликих кількостях наявні парієтинова кислота, емодин, телосхістин і фалацинал.

Поширення: включає щонайменше 5 видів, відомих переважно лише з Південної Африки, хоча 1 вид широко поширений у Південній півкулі.

Етимологія: рід названий за пальцеподібними (подецієподібними) виступами типового виду *Xanthodactylon flammeum*.

Примітки: тривалий час рід *Xanthodactylon* був унікальним у родині телосхістових за морфологією слані (подецієподібними — циліндричноподібними, порожнистими всередині лопатинками слані), однак нещодавно ми встановили також унікальний тип спор, за яким цей рід відрізняється від інших представників родини (Kondratyuk et al., 2008).

Xanthokarrooa S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix et A. Thell in Fedorenko et al., Bibl. Lich. 100: 76 (2009) (рис. 1.20, з, див. вклейку).

Типовий вид роду: *Xanthokarrooa karrooensis* (S.Y. Kondr. et Kärnefelt) S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix et A. Thell.

Слань листувата, лопаті плоскі до напіввипуклих, фіолетово-червоні до коричнево-червоних в експонованих ділянках і до білуватих й сіруватих чи зеленуватих у затінку; знизу жовтувата до верхівок лопатей і білувата у центральній частині; гаптери вздовж краю лопатинок *Xanthodactylon*-типу та ризини *Oxneria*-типу в центральній частині слані; верхній коровий шар палісадний; нижній коровий шар дуже тонкий, складається з 1(2) рядів клітин з дуже потовщеними стінками. Апотеції леканорові до зеоринових, справжній ексципул псевдопрозоплектенхімний; сумки *Teloschistes*-типу, спори біполярні. Конідії широкопалічкоподібні.

Хімічні особливості: цитреорозеїн та емодинал як основні лишайникові речовини.

Поширення: монотипний рід, який поки що відомий лише з Південної Африки.

Етимологія: назва роду *Xanthokarrooa* утворена поєднанням двох частин «*Xantho*» — від родової назви ксанторії та «*Karroo*» — назви відомого пустельного регіону Карроо у Південній Африці.

Примітки: представники роду *Xanthokarrooa* відрізняються від ксанторіодних лишайників інших родів вмістом у слані цитреорозеїну та емодиналу як основних лишайникових речовин, що, очевидно, зумовлюють дуже характерну гаму кольорів слані — від фіолетово-червоного до коричнево-червоного на експонованих ділянках і до білуватого та сіруватого чи зеленуватого в затінку, а також наявністю 2 типів ризин і широкопалічкоподібними конідіями.

Xanthomendoza S.Y. Kondr. et Kärnefelt, Bibl. Lich. 68: 26 (1997) (рис. 1.20, д—ж, див. вклейку).

Типовий вид роду: *Xanthomendoza mendozae* (Räsänen) S.Y. Kondr. et Kärnefelt.

Слань листувата. Верхній коровий шар параплектенхімний з досить великими, до 13 мкм у діаметрі/поперечнику, клітинними просвітами (параплектенхіма *Massjukiella*-типу); серцевина заповнена спеціальною механічною

плектенхімою; нижній коровий шар прозоплектенхімний. Органи прикріплення до субстрату — довгі товсті ризини (ризини *Xanthomendoza*-типу). Апотеції трапляються дуже рідко, леканорові, однак коровий шар не виражений, справжній ексципул псевдопрозоплектенхімний (апотеції *Xanthomendoza*-типу). Спори біполярні, *Xanthoria*-типу. Конідії широкопаличкоподібні.

Хімічні особливості: домінує 1 (паріетин) або 3 лишайникові речовини, зокрема: паріетин, телосхістин і фалацінал, а також наявна невелика кількість паріетинової кислоти та емодину.

Поширення: включає щонайменше 3 види, один з яких широко поширений на обох американських континентах та Африці, а 2 відомі лише з Південної Америки.

Етимологія: родова назва утворена від об'єднання двох частин попередньої назви типового виду роду «*Xanthoria mendozae*».

Примітки: рід *Xanthomendoza* є унікальним у родині телосхістових за морфологією слані (різні типи плектенхіми у верхньому та нижньому корових шарах, наявність серцевинної плектенхіми) та наявністю ризини *Xanthomendoza*-типу), за морфологією апотеціїв (сланевого краю без корового шару та псевдопрозоплектенхімного справжнього ексципула) і широкопаличкоподібними конідіями.

У публікації У. Зохтінга зі співавт. (2002) до складу роду *Xanthomendoza* віднесено до 18 видів. Однак за результатами філогенетичного аналізу за ядерною та мітохондріальною ДНК обсяг роду *Xanthomendoza* значно звужився (див. також примітки до родів *Gallowayella*, *Jesmurraya*, *Oxneria*).

***Xanthoria* (Fr.) Th. Fr., Nova Acta R. Soc. Sci. Upsal., Ser. 3, 3: 166 1861 (1860)** (рис. 1.21, а, б, див. вклейку).

Типовий вид роду: *Xanthoria parietina* (L.) Beltr.

Слань листувата. Верхній та нижній корові шари лептодермно-параплектенхімні, клітинні просвіти досить малі (у поперечнику до 5—7 мкм). Органи прикріплення до субстрату — короткі, маловиражені гаптери (гаптери *Xanthoria*-типу). Апотеції численні, леканорові до зеоринових на зрізі, справжній ексципул склероплектенхімний (апотеції *Xanthoria*-типу). Спори біполярні, *Xanthoria*-типу. Конідії широкоовальні.

Хімічні особливості: домінуюча лишайникова речовина паріетин, також наявна невелика кількість паріетинової кислоти, емодину, телосхістину та фалаціналу.

Поширення: включає близько 15 видів, серед яких більшість широко поширені в Голарктиці та Середземномор'ї.

Етимологія: родова назва «золотянка» пов'язана з жовтим кольором слані лишайників роду.

Примітки: рід *Xanthoria* є унікальним у родині телосхістових за морфологією апотеціїв (поєднання лептодермного параплектенхімного корового шару та склероплектенхімного справжнього ексципула), за морфологією органів прикріплення до субстрату (гаптери *Xanthoria*-типу) та широкоовальними конідіями.

До 1990-х років рід включав понад 30 видів. Однак з кінця 1990-х зі складу роду виділено понад 10 родових груп, тому його обсяг суттєво скоротився.

1.1.6. Таблиця визначення родів

1. Слань з дуже широким спектром варіювання кольору від білувато-сірого до густо-червоного та фіолетового в межах однієї слані; містить цитреорозейн та емодинал як основні лишайникові речовини; південноафриканський таксон *Xanthokarrooa* (рис. 1.20, з; тут і далі див. вклейку)
- Слань звичайно жовта до оранжевої, зрідка сіра до білувато-сірої в межах тієї самої слані; парієтин і телосхістин — основні лишайникові речовини 2
2. Слань звичайно вся біла чи сірувато-біла, ризини двох типів (різняються за розмірами); серцевинна плектенхіма добре розвинена; справжній ексципул апотеція двох типів, власне мезодермно параплектенхімний та псевдопрозоплектенхімний; південноафриканські таксони *Ovealmbornia* (рис. 1.14)
- Слань переважно жовта чи помаранчева, лише зрідка у затемнених умовах білувата чи білувато-сіра; види поширені в обох півкулях . . . 3
3. Слань утворена дуже випуклими лопатями, які звичайно містять порожнину в серцевині 4
- Слань утворена плоскими, виразно дорзовентральними лопатями 7
4. Слань дуже товста, утворена вертикально орієнтованими або пухко розташованими лопатями, що налягають одна на одну; лопаті повністю або лише в центрі слані радіальної будови; спори *Xanthodactylon*-типу *Xanthodactylon* (рис. 1.18—1.20)
- Слань розеткоподібна, лопаті переважно горизонтально орієнтовані; спори *Xanthoria*-типу 5
5. Сланеві лопаті з численними маленькими ризинами вздовж країв; корові шари — палісадна параплектенхіма *Jackelixia* [*J. hypogymnioides* група] (рис. 1.8—1.10)
- Сланеві лопаті з гаптерами або без спеціальних органів прикріплення до субстрату 6
6. Сланеві лопаті дуже товсті, завтовшки понад 0,5 мм, обидва корові шари склероплектенхімні типу *Caloplaca regalis*; конідії вузькоеліпсоїдні *Martinjahnsia* (рис. 1.12, в, з)
- Сланеві лопаті звичайно тонші, дуже варіабельні — від товстих з порожниною в серцевині до плоскуватих в межах однієї слані; конідії паличкоподібні *Rusavskia* (рис. 1.16)
- 7 (3). Корові шари добре розвинені 8
- Нижній коровий шар відсутній *Seiophora* (рис. 1.17)
8. Верхній та нижній корові шари однакової природи 9
- Верхній та нижній корові шари різні: верхній — параплектенхіма, нижній — прозоплектенхіма; серцевина з добре розвинутою плектенхімою *Xanthomendoza* (рис. 1.20, д—ж)
- 9 (7). Гаптери розвиваються лише в місцях контакту слані з субстратом *Xanthoria* (рис. 1.21, а, б)
- Справжні ризини (розвиваються без будь-якого контакту з субстратом) наявні або органи прикріплення до субстрату відсутні 10
10. Справжні ризини наявні, звичайно добре помітні 11
- Спеціальні органи прикріплення до субстрату відсутні 17

11. Ризини різних типів (та різного розміру) наявні в межах однієї слані
 *Ovealmbornia* (рис. 1.14)
 — Ризини більш-менш однакового розміру в межах однієї слані . . . 12
12. Ризини дуже короткі, на кінчиках роздвоєні чи потовщені, звичайно численні вздовж країв лопатей; корові шари — палисадна параплектенхіма; види поширені у Південній півкулі . . . *Jackelixia* (рис. 1.8—1.10)
 — Ризини досить довгі (довжина до 1—2 мм чи більша), звичайно численні на нижній поверхні 13
13. Ризини дуже тонькі (діаметр до 40 мкм), утворюють густу сітку знизу; корові шари псевдопрозоплектенхімні; конідії веретеноподібні *Josefpoeltia* (рис. 1.11, *в, з*, див. вклейку)
 — Ризини звичайно ширші (діаметр понад 40 мкм; конідії паличкоподібні) 14
14. Слань утворена плоскими горизонтально спрямованими лопатями великого розміру; корові шари мезодермні параплектенхімні *Oxneria* (рис. 1.15)
 — Сланеві лопаті звичайно вузькі і невеликі, вертикально чи горизонтально спрямовані; корові шари параплектенхімні 15
15. Справжній ексципул апотеціїв добре розвинений, псевдопрозоплектенхімний або склероплектенхімний 16
 — Справжній ексципул апотеціїв відсутній або погано виражений, структура «*textura intricata*» *Honeggeria* (рис. 1.12, *а, б*)
16. Справжній ексципул апотеціїв *Gallowayella* (рис. 1.7, *а—г*)
 — Справжній ексципул апотеціїв склероплектенхімний *Jesmurraya* (рис. 1.11, *а, б*)
- 17 (10). Слань розеткоподібна, складається з випуклих лопатей, які часто порожнисті всередині; конідії паличкоподібні *Rusavskia* (рис. 1.16)
 — Слань від розеткоподібної до напівкущистої чи подушкоподібної; лопаті звичайно дуже малі, дорсиветральної чи радіальної будови; конідії широкоеліпсоїдні *Massjukiella* (рис. 1.13).

1.2. КАЛОПЛАКОЇДНІ ЛИШАЙНИКИ

Для накипних лишайників — представників родини Teloschistaceae, визнаними на сьогодні є переважно 2 роди — *Caloplaca* та *Fulgensia*. Однак переважна більшість таксонів належить до роду *Caloplaca*. З метою відмежування від того, що нижче проаналізовано переважно накипні представники, які включені до роду *Caloplaca* в широкому розумінні (*Caloplaca* s. lat.), ми в цілому називаємо цю групу лишайників калоплакоїдними.

У «премолекулярний» період було декілька спроб виділити зі складу роду *Caloplaca* менші групи видів. Так, у цілому було запропоновано близько 20 родових груп. Однак за даними табл. 1.2 для частини родів важко визначити типовий вид, оскільки вони не були вказані авторами таксонів. Наприклад, для встановлення статусу роду *Huea* існує проблема виявлення та збору свіжих зразків для їх подальшого включення до молекулярного вивчення і філогенетичного аналізу.

Таблиця 1.2. Назви родів та їх типових видів, запропонованих для накипних представників родини Teloschistaceae

Рід	Рік опублікування	Типовий вид
<i>Aglaopisma</i> De Not. ex Bagl.	1856	?
<i>Amphiloma</i> Körb.	1855	?
<i>Blastenia</i> A. Massal.	1852	<i>Blastenia ferruginea</i>
<i>Caloplaca</i> Th. Fr.	1860	<i>Caloplaca cerina</i> (Hedw.) Th. Fr.
<i>Candelariopsis</i> (Sambo) Szatala	1959	?
<i>Follmannia</i> C.W. Dodge,	1967 [1966]	<i>Follmannia rufa</i> C.W. Dodge
<i>Fulgensia</i> A. Massal. et De Not.	1853	<i>Fulgensia vulgaris</i> A. Massal. et De Not.
<i>Gasparrinia</i> Tornab.	1848	<i>Gasparrinia murorum</i> (Hoffm.) Tornab. = <i>Caloplaca saxicola</i> (Hoffm.) Nordin
<i>Gyalolechia</i> A. Massal.	1852	<i>Gyalolechia aurea</i> (Schaer.) A. Massal.
<i>Huea</i> C.W. Dodge et G.E. Baker	1938	<i>Huea flava</i> C.W. Dodge et G.E. Baker
<i>Kuettlingeria</i> Trevis.	1857	<i>Kuettlingeria visianica</i> (A. Massal.) Trevis.
<i>Leproplaca</i> (Nyl.) Nyl., in Hue	1888	<i>Leproplaca xantholyta</i> (Nyl.) Nyl.
<i>Mawsonia</i> C.W. Dodge	1948	<i>Mawsonia harrissonii</i> C.W. Dodge
<i>Meroplacis</i> Clem.	1909	<i>Meroplacis brebissonii</i> (Fée) Clem.
<i>Niopsora</i> A. Massal.	1861	<i>Niopsora ecklonii</i> A. Massal.
<i>Polycauliona</i> Hue	1908	<i>Polycauliona regalis</i> (Vain.) Hue
<i>Pyrenodesmia</i> A. Massal.	1853	<i>Pyrenodesmia chalybaea</i> (Fr.) A. Massal.
<i>Tetrophthalmium</i> (Mull. Arg.) Hillm.		?
<i>Thamnonoma</i> (Tuck.) Gyeln.	1933	?
<i>Triophthalmidium</i> (Müll. Arg.) Gyeln.	1933	?
<i>Xanthocarpia</i> A. Massal. et De Not.	1853	<i>Xanthocarpia ochracea</i> (Schaer.) A. Massal. et De Not.

Більшу частину таксонів, наведених у табл. 1.2, розглянуто як підроди у складі роду *Caloplaca* або їх ранг був ще нижчий. Як правило, вказані таксони виділяли лише на основі одної-двох простих ознак і тому розглядали як дуже штучні (Kärnefelt, 1989). Тому слід визнати справедливим висновок У. Зохтінга та Ф. Лутзоні (Søchting et Lutzoni, 2003), що сучасне розуміння роду *Caloplaca* залишається майже таким самим, яким воно було понад 100 років тому.

Найдетальніший перелік внутрішньородових груп для роду *Caloplaca* наведений у роботах А. Вейда (Wade, 1965), Г. Клозаде, К. Ру (Clauzade, Roux 1985), Й. Пельга, Е. Хінтереггер (Poelt, Hinteregger, 1993). Вейд (Wade, 1965) виділив для лишайників роду *Caloplaca* Британських островів чотири секції: Sect. *Caloplaca*, Sect. *Triophthalmidium*, Sect. *Gasparrinia*, Sect. *Leproplaca*. Перша з них (Sect. *Caloplaca*) включала види з накипною сланню та апотеціями з або без сланевого краю та із суцільним чи несучільним водоростевим шаром під гіпотецієм. За А. Вейдом, ця секція охоплює види з різними пігментами.

Друга секція (Sect. *Triophthalmidium*) включала таксони з накипною сланню, апотеції без сланевого краю та аскоспори з чотирма клітинами.

До третьої секції (Sect. *Gasparrinia*) належали види з плакоїдною чи лускатою сланню і апотеції зі сланевим краєм.

Секція *Leproplaca* включала лише таксони з лепрозною сланню, які звичайно бувають лише стерильними.

Для лишайників Західної Європи Г. Клозаде та К. Ру (Clauzade, Roux, 1985) пропонували 6 підродів, 3 з яких (*Caloplaca*, *Gasparrinia* та *Leproplaca*) були, відповідно, подібними до концепції А. Вейда. Однак підрід *Caloplaca* у розумінні Г. Клозаде та К. Ру було поділено на 3 групи, зокрема: *C. citrina*, *C. cerina* та *C. ferruginea*. Підрід *Gasparrinia* був розділений на 5 груп видів: *C. aurantia*, *C. aurea*, *C. carphinea*, *C. persica* та *C. saxicola*.

Підрід *Pyrenodesmia* включав види з білувато-сірою сланню (яка давала або не давала позитивну фіолетову реакцію з КОН) та майже чорними апотеціями зі сланевим або лецидеєвим краєм і, відповідно, епітецієм з позитивною (фіолетовою) чи негативною реакцією на КОН.

Підрід *Gyalolechia* об'єднував види зі спорами, що мали дуже тонку перегородку (менша 3 мкм завт.).

Підрід *Xanthocarpia* включав види з тонкою чи ендолітною сланню та з 4-клітинними (або 3-септованими) спорами.

Пізніше Хенсен з колегами (1987) для представників роду *Caloplaca* з Гренландії виділили 10 груп видів: *C. cerinae*, *C. chlybeae*, *C. citrinae*, *C. ferrugineae*, *C. nivales*, *C. pauliae*, *C. pyrceae*, *C. saxicolae*, *C. sinapispermae* та *C. trachyphyllae*.

Й. Пельт та Е. Хінтереггер (1993) для гімалайських представників роду *Caloplaca* виділили 21 групу видів.

Першочерговими завданнями ревізії накипних представників родини телосхістових, зокрема роду *Caloplaca*, є перелік всіх родових груп, які були запропоновані в XIX та XX ст. для цих лишайників, установлення типових видів для кожної з родової групи, аналіз положення типових видів у філогенетичному дереві родини (іншими словами — перевірка статусу «морфологічних родів» за молекулярними даними) та аналіз обсягу «морфологічних родів» за молекулярними ознаками.

1.2.1. Положення у філогенетичному дереві родини *Teloschistaceae*

Наявні відомості щодо ядерної ДНК у генобанку та отримані в ході наших досліджень дані щодо ядерної та мітохондріальної ДНК накипних представників родини засвідчують, що філогенетичне дерево родини телосхістових має 3 основні філогенетичні гілки (або філи); умовно це *Seiophora* — *Caloplaca* s. str. — *Fulgensia* s. str. (перша), *Josefpoeltia* — *Teloschistes* — *Letrouitia* (друга) та *Honeggeria* — *Xanthoria* s. str. — *Xanthomendoza* (третя) (рис. 1.22). Слід зазначити, що інколи перша та друга гілки міняються місцями у філогенетичному дереві родини (рис. 1.22—1.29), однак при цьому склад узятих гілок залишається незмінним.

Перша філа *Seiophora* — *Caloplaca* s. str. — *Fulgensia* s. str. включає декілька монофілетичних груп, серед яких лише 3 мають відповідні назви як окремі родові групи: *Seiophora*, *Caloplaca* s. str. і *Fulgensia* s. str. Кожна з указаних монофілетичних гілок представлена кількома видами, в тому числі типовими видами вказаних родів. Так, гілка *Seiophora* включає типовий вид *S. villosa*; гілка *Caloplaca* s. str. — типовий вид *C. cerina*; гілка *Fulgensia* s. str. — типовий вид *F. fulgens*.

Для зручності подання всіх проаналізованих таксонів у першій філі (*Seiophora* — *Caloplaca* s. str. — *Fulgensia* s. str.) наводимо їх характеристику

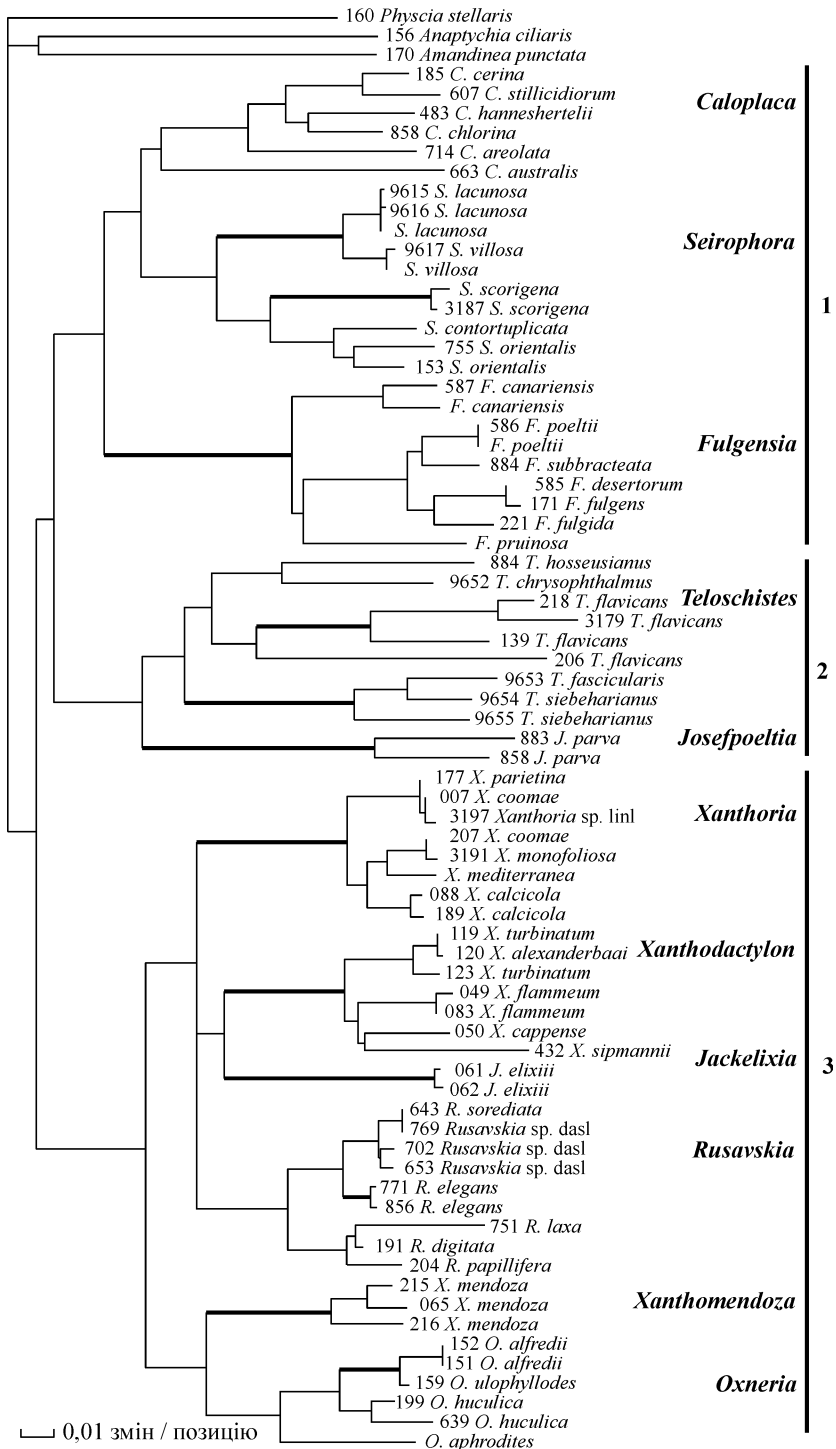


Рис. 1.22. Основні три філи філогенетичного дерева родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК. Товстими лініями виділені зв'язки, які підтвержені в декількох аналізах, і ті, що мають найвищі рівні бутстреп-підтримки

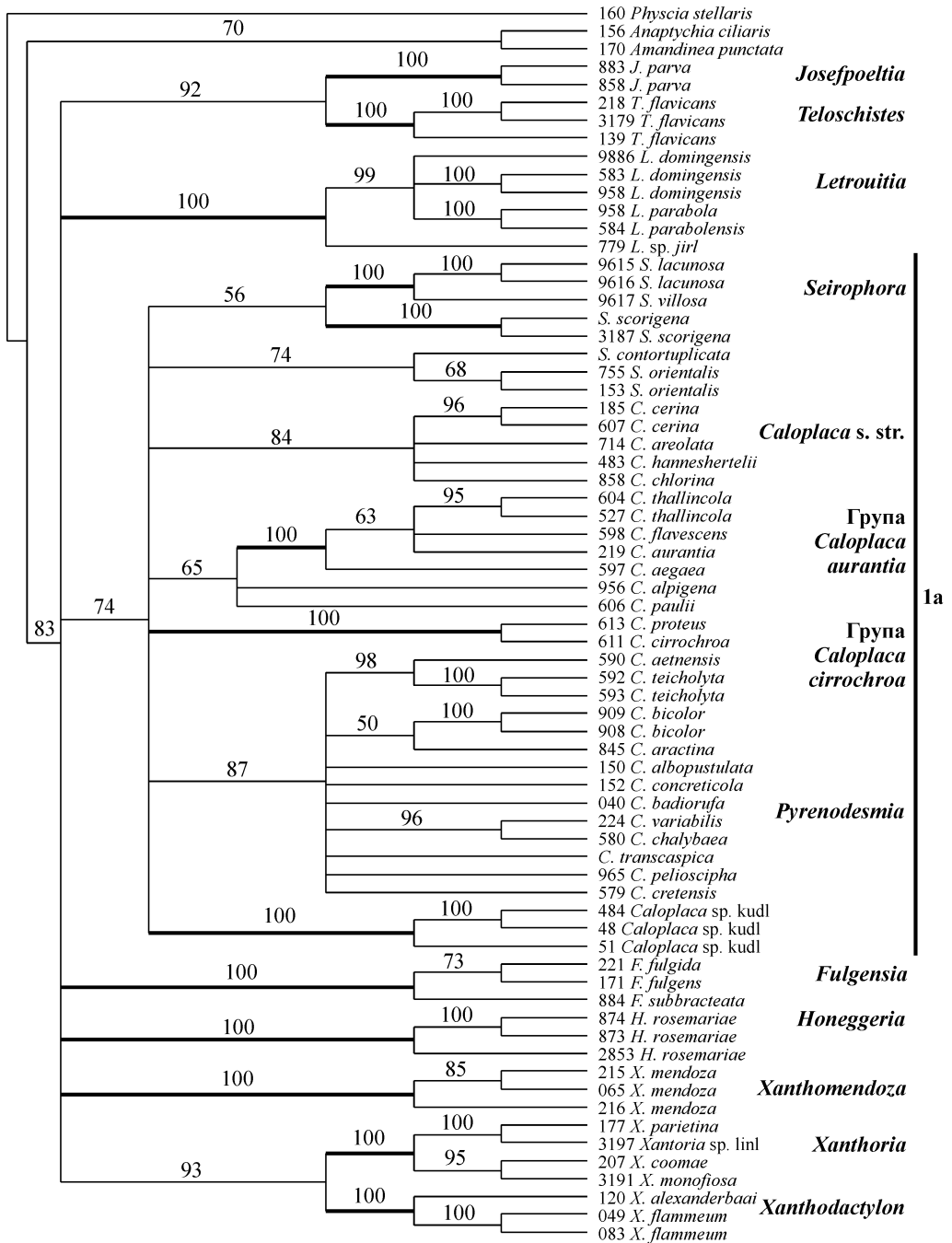


Рис. 1.23. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК (збільшений фрагмент субфілі 1a)

1.2. Калоплакоїдні лишайники

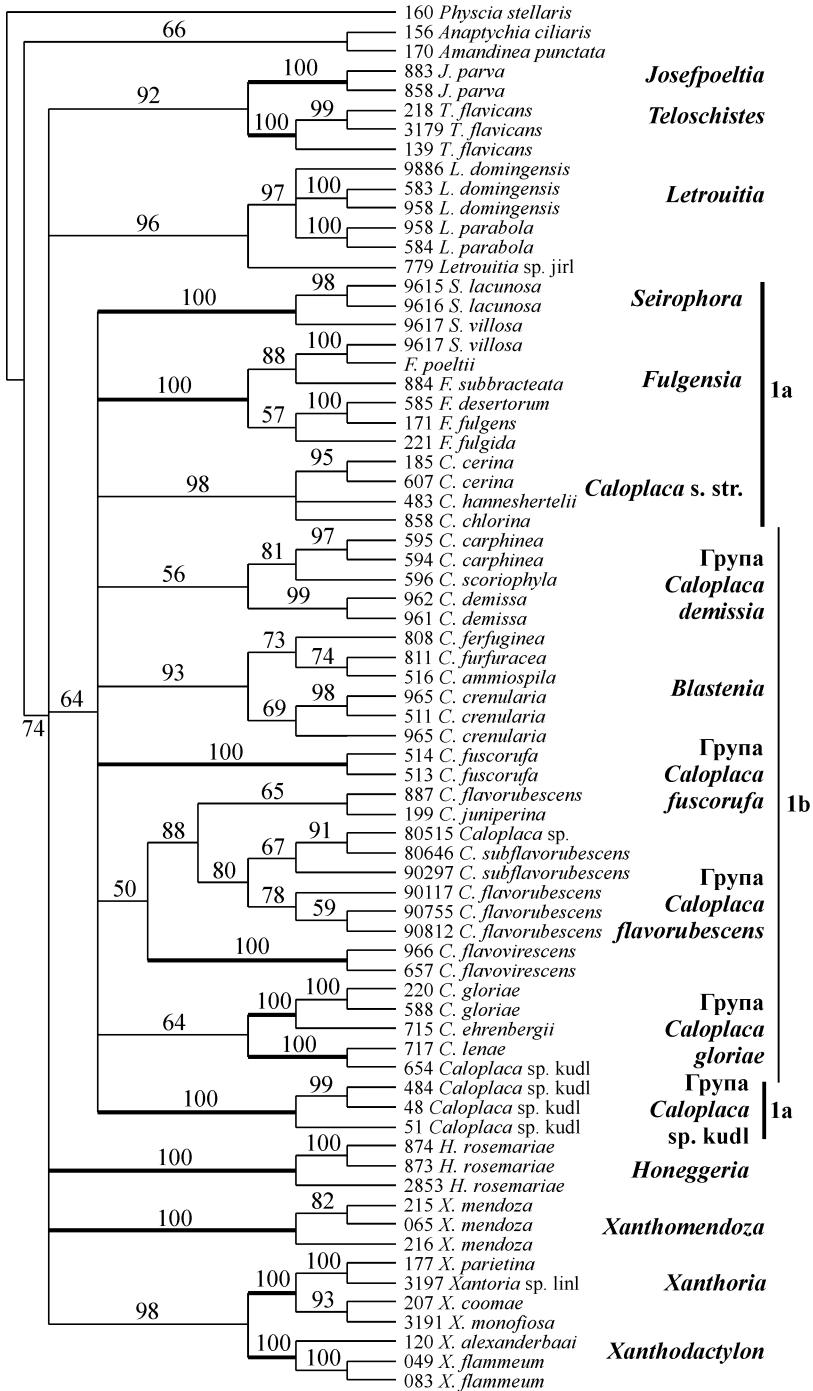


Рис. 1.24. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК (збільшений фрагмент субфілі 1b)

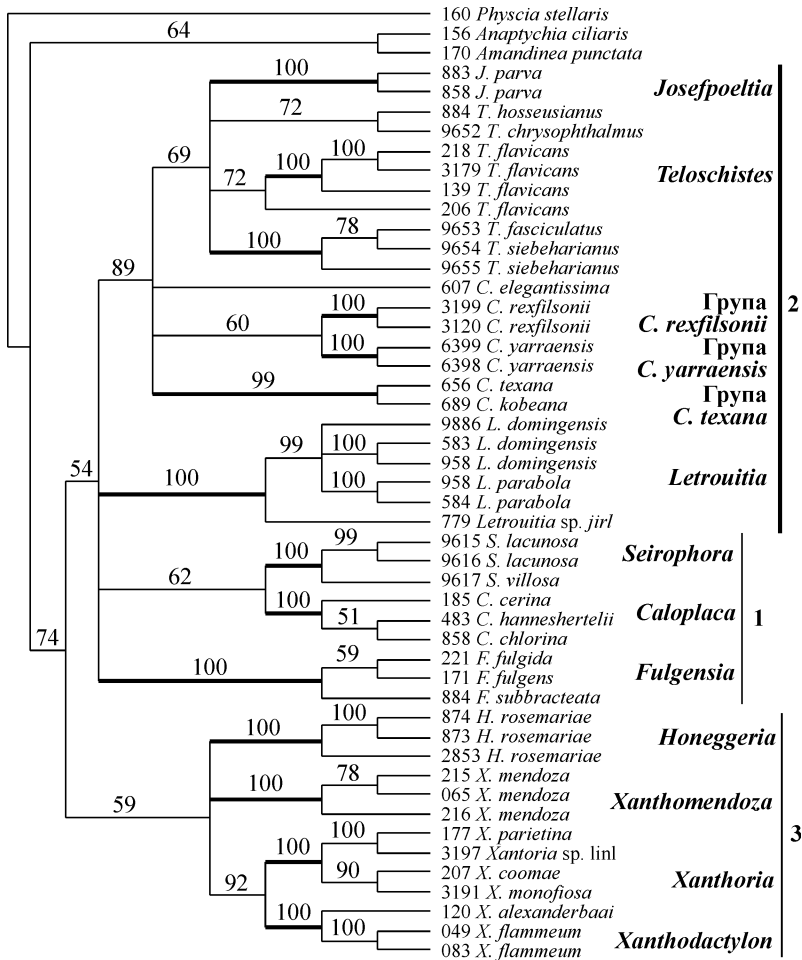


Рис. 1.25. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК (збільшений фрагмент філи 2)

за двома умовно розділеними субфілами: 1a *Seirophora* — *Caloplaca* s. str. (див. рис. 1.23) та 1b, що умовно названа *Fulgensia* s. str. (див. рис. 1.24).

У субфілі *Seirophora* — *Caloplaca* s. str. (див. рис. 1.23) спеціальної ревізії потребують власне роди *Caloplaca* s. str. і *Seirophora*. Таксономія групи *Caloplaca cerina* (що і є родом *Caloplaca* s. str.) розроблена у дисертації Я. Шона (Šuon, 2009). Однак за результатами секвенування ITS1/ITS2 ділянки ядерної ДНК положення у складі цього роду підтверджене лише для видів *C. cerina*, *C. stillicidiorum*, *C. hanneshertelii*, *C. chlorina* та *C. «areolata»*. Питання про положення видів *C. cirrochroa*-групи (зокрема, видів *C. cirrochroa* і *C. proteus*), а також видів *Caloplaca xantholyta*-групи (або власне роду *Leproplaca* s. str.) залишається відкритим, оскільки для цих видів отримані лише одиничні послідовності. Для уточнення їх статусу необхідно отримати додаткові молекулярні дані й бажано за декількома різними генами.

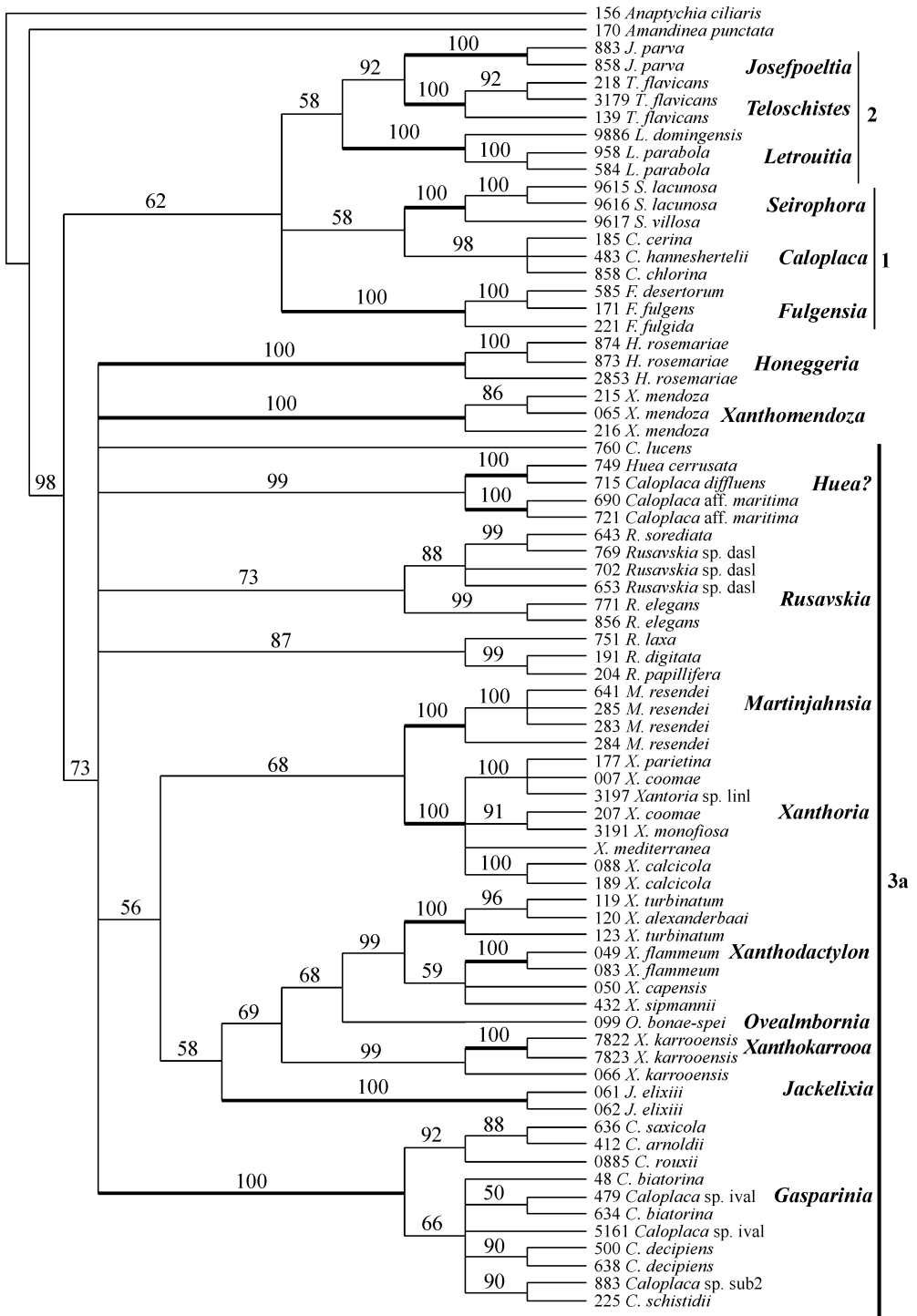


Рис. 1.26. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК (збільшений фрагмент субфіли 3a)

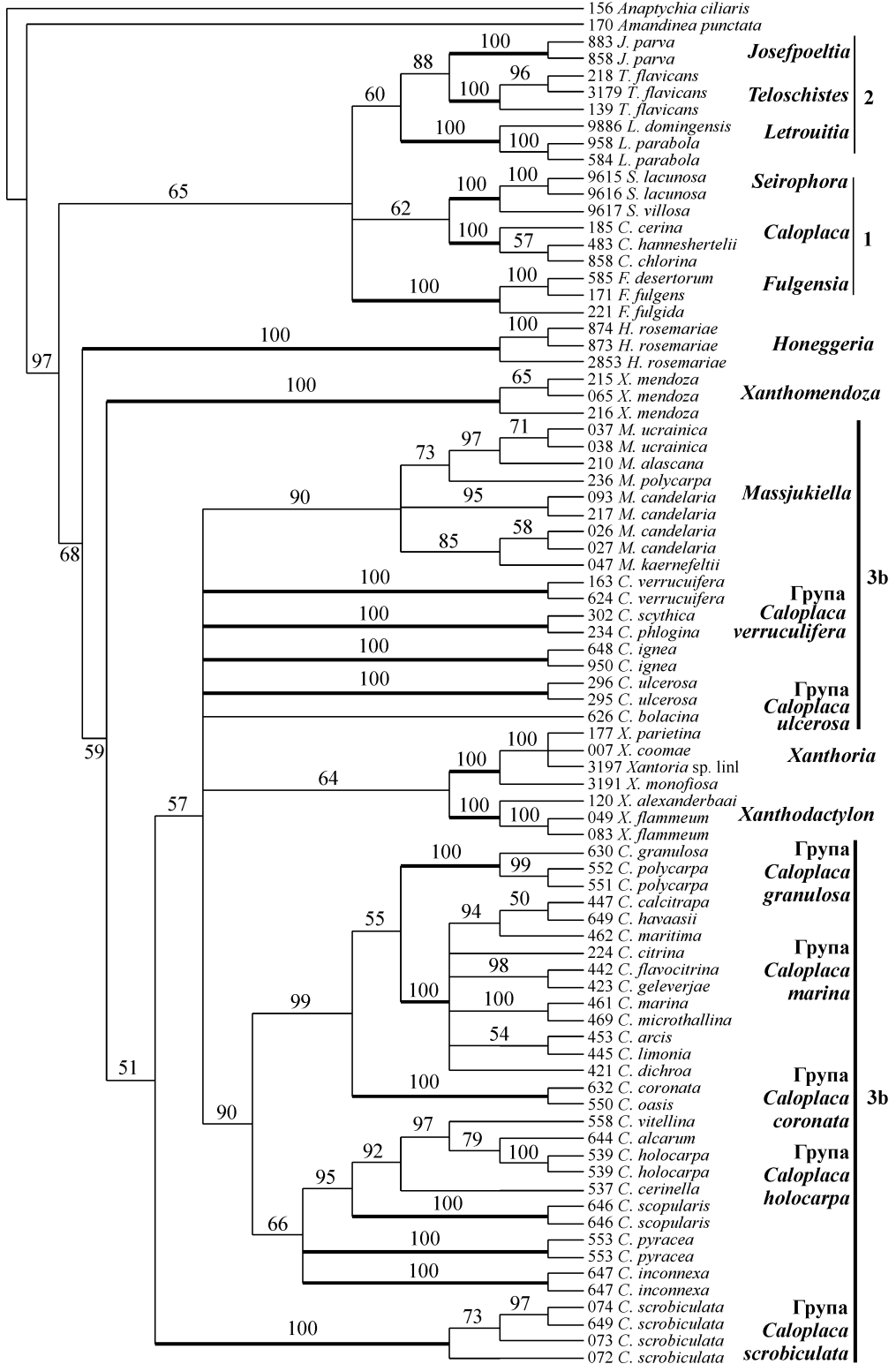


Рис. 1.27. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК (збільшений фрагмент субфіли 3b)

1.2. Калоплакоїдні лишайники

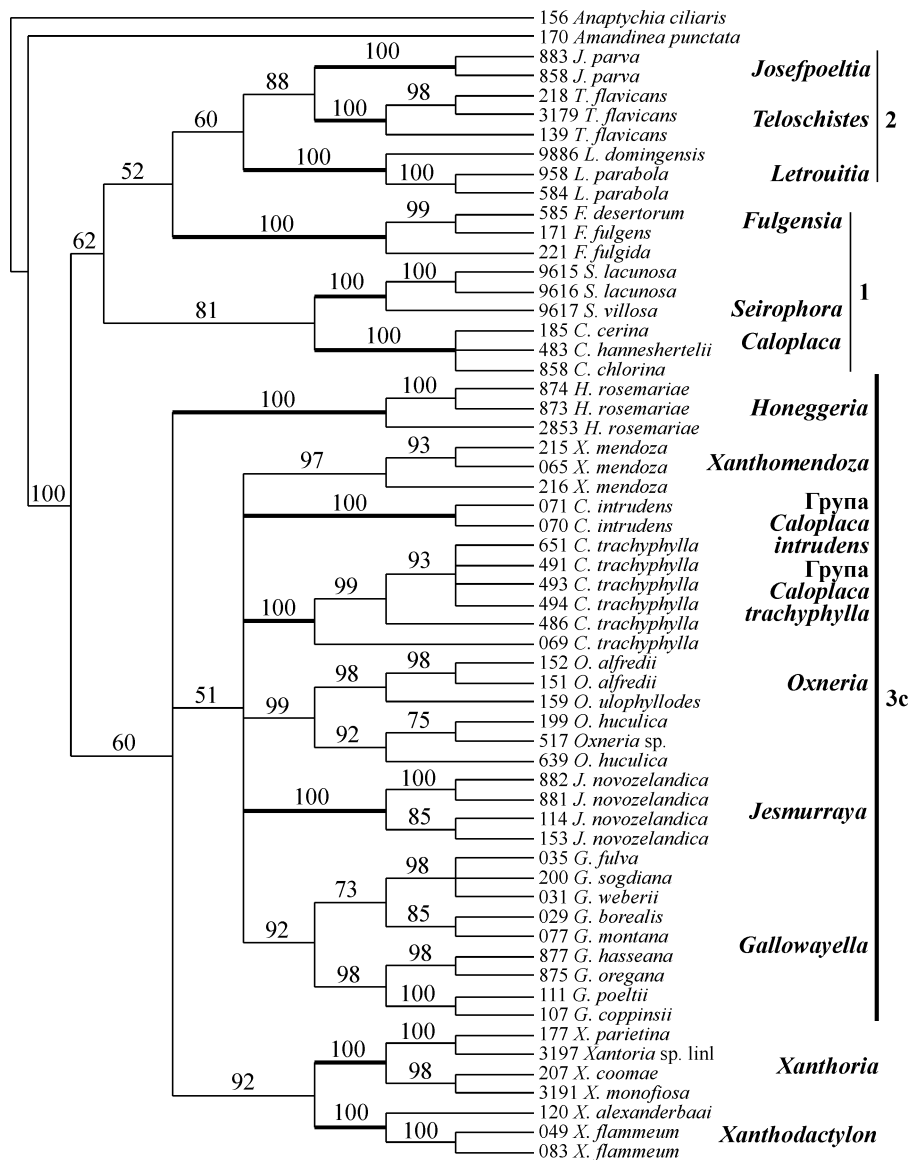


Рис. 1.28. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК (збільшений фрагмент субфілі 3с)

Перша субгілка (*Seirophora* — *Caloplaca* s. str.) включає декілька груп видів, які до останнього часу розглядали у складі роду *Caloplaca* s. l. (рис. 1.23). Так, до її складу входять групи видів *C. aurantia* і *C. variabilis* (= *chalybea*). За молекулярними даними, група *Caloplaca aurantia* включає види *C. aurantia*, *C. thallincola*, *C. flavescens* (рис. 1.21, д, е, див. вклейку) і *C. aegaea*. З цією групою має найтісніші родинні зв'язки ще не описаний із Середньої Азії вид *Caloplaca* sp. kud1 (рис. 1.30, в, г, див. вклейку), який зовнішньо дуже подіб-

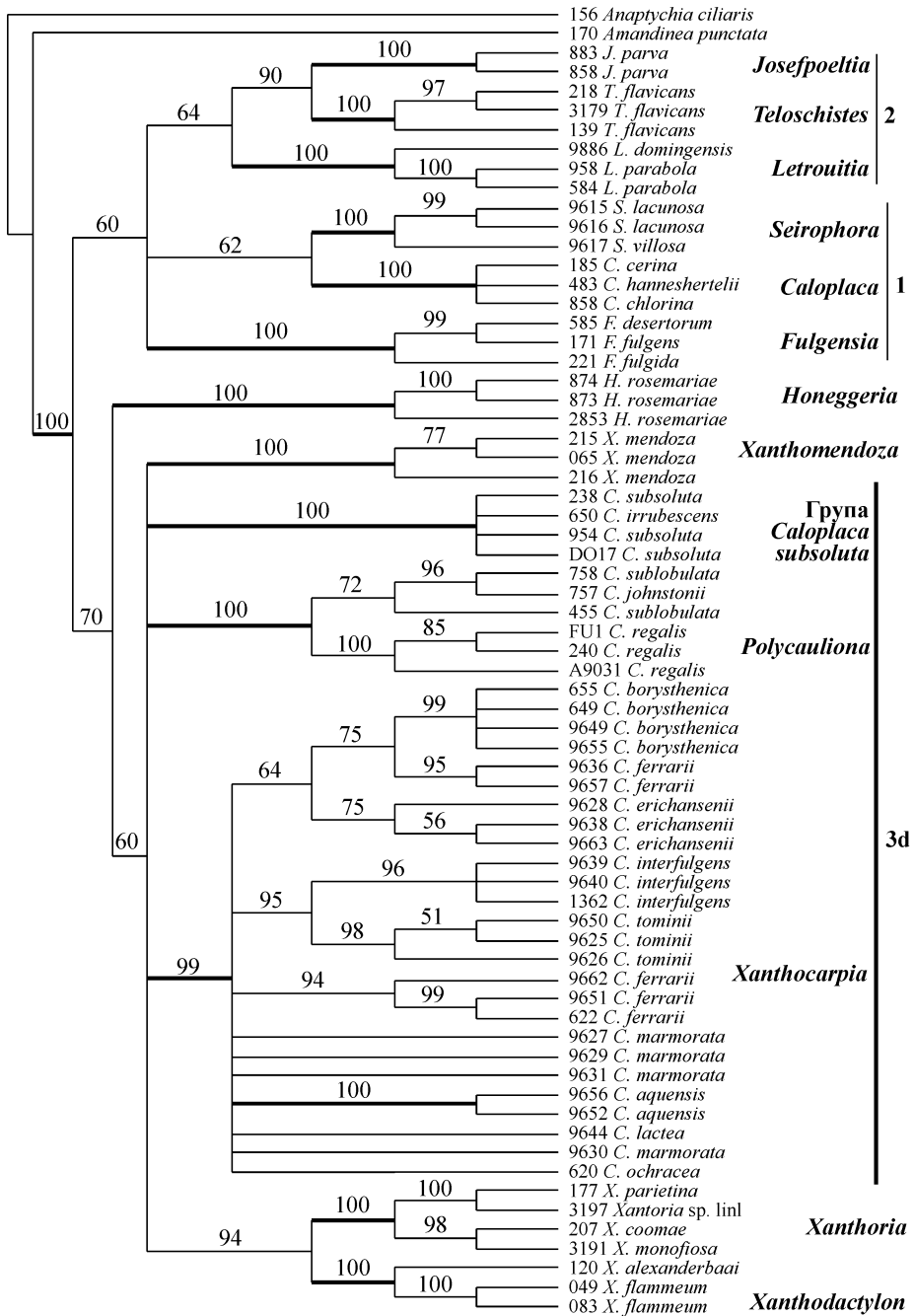


Рис. 1.29. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК (збільшений фрагмент субфіли 3d)

ний до азійського виду *C. scrobiculata* (див. рис. 1.27). Однак *Caloplaca* sp. kud1 відрізняється від *C. scrobiculata* (рис. 1.30, *д, е*, див. вклейку) значно меншими розмірами сланевих ареол, апотеціїв, а також розмірами спор і паразитичним способом існування. Як показано на рис. 1.23, 1.24, *Caloplaca* sp. kud1 утворює виразну зовнішню групу до групи *Caloplaca aurantia* видів. Слід також наголосити, що, відповідно до даних ITS1/ITS2-ділянки ядерної ДНК, положення видів *C. alpigena*, *C. paulii*, *C. australis* у складі групи *C. aurantia* потребує подальшого вивчення. Група *C. variabilis* (= *chalybea*) (або рід *Pyrenodesmia* s. str.), за даними ITS1/ITS2 ділянки ядерної ДНК, включає види *C. variabilis*, *C. transcaspica*, *C. chalybaea*, *C. badiorufa*, *C. concheticola*. Статус видів *C. albopustulata*, *C. bicolor*, *C. aractina*, *C. aetnensis*, *C. teicholyta*, *C. pelioscypha*, *C. cretensis*, які за даними ITS1/ITS2 ділянки ядерної ДНК виявляють найбільшу близькість до групи *C. variabilis*, має бути перевірений за даними філогенетичного аналізу за іншими генами та морфолого-анатомічними ознаками.

Субфіла *Fulgensia* s. str. першої філи (*Seiophora* — *Caloplaca* s. str. — *Fulgensia* s. str.) (див. рис. 1.24) включає власне монофілетичну гілку роду *Fulgensia* s. str. і декілька груп видів, які входять до складу роду *Caloplaca* s. lat. Це група *C. ferruginea* (або рід *Blastenia* s. str.), яка включає види *C. ferruginea*, *C. furfuracea*, *C. ammoslipea*, *C. crenularia* та *C. herbidella*. Крім роду *Blastenia* s. str. друга субфіла об'єднує також групи видів *Caloplaca demissa*-, *C. flavorubescens*-, *C. gloriae*- та *C. haematommona*-.

Таким чином, перша гілка *Seiophora* — *Caloplaca* s. str. — *Fulgensia* s. str. філогенетичного дерева родини телосхістових включає роди *Caloplaca* s. str., *Fulgensia* s. str. і *Seiophora*, що визнано у більшості ліхенологічних праць, а також роди *Pyrenodesmia* s. str. і *Blastenia* s. str., які до останнього часу розглядали у складі штучного роду *Caloplaca* s. lat. Крім того, у цій гілці представлений рід *Leproplaca*, статус якого потребує подальшого вивчення.

Друга філа *Josefpoeltia* — *Teloschistes* — *Letrouitia* включає описані на сьогодні роди *Josefpoeltia*, *Teloschistes* і *Letrouitia*, а також групи видів *Caloplaca rexifilsonii* (рис. 1.31, *а, б*, див. вклейку) і *C. yarraensis* (див. рис. 1.25). Розміщення представників роду *Letrouitia* у складі цієї гілки ставить під сумнів виділення родини *Letrouitiaceae* (Lumbsch, Nuhndorf, 2007). Згідно з нашими даними, її виділення недоцільно, а також необхідні перегляд обсягу і суттєве зниження до обсягу другої філи. Іншими словами, родина ***Teloschistaceae* s. str. emend. cum loco** включає лише вказані вище 3 роди (*Josefpoeltia*, *Teloschistes*, *Letrouitia*), а також новий чи навіть декілька ще не описаних родів, до складу яких входять накипні представники філи. Представники зазначеної родини є переважно видами тропічних районів і регіонів Південної півкулі. Представники першої й третьої філ складають відповідно окремі родини ***Caloplacaceae* s. str. emend. cum loco** та ***Xanthoriaceae* s. str. emend. cum loco**.

Третя філа *Honeggeria* — *Xanthoria* s. str. — *Xanthomendoza* включає 4 більш-менш однакові субфіли. Оскільки третя філа є найчисленнішою за кількістю груп видів, що утворюють монофілетичні гілки, для зручності їх аналіз наведений за такими субфілами (див. рис. 1.26—1.29): 3а — *Xanthoria* — *Xanthodactylon* — *Rusavskia* (рис. 1.26); 3б — *Massjukiella* s. lat. (рис. 1.27);

3c — *Xanthomendoza* s. lat. — *Oxneria* (рис. 1.28); 3d — *Polycauliona* — *Xanthocarpia* (рис. 1.29).

Субфіла 3a *Xanthoria* — *Xanthodactylon* — *Rusavskia* (рис. 1.26) включає переважно представників листуватих лишайників, зокрема родів *Jackelixia*, *Martinjahnsia*, *Ovealmbornia*, *Rusavskia*, *Xanthodactylon*, *Xanthokarrooa*, *Xanthoria* (див. Fedorenko et al., 2009, 2012), а також двох груп диморфних накипних лишайників — *Caloplaca saxicola* та *C. lucens*.

Слід зазначити, що листуваті представники утворюють 3 окремі гілки в межах субфіли: *Xanthodactylon* s. lat., *Xanthoria* s. lat. і *Rusavskia*. При цьому роди *Jackelixia*, *Xanthokarrooa*, *Ovealmbornia* входять до складу гілки *Xanthodactylon* s. lat., а рід *Martinjahnsia* — до *Xanthoria* s. lat. На жаль, запропоновані нами нові роди *Jackelixia*, *Ovealmbornia*, *Xanthokarrooa* (Fedorenko et al., 2009, 2012; Kondratyuk et al., 2009; Wirth, Kondratyuk, 2010) на сьогодні включають до роду *Xanthoria* s. lat. (Lumbsch et al., 2009; Printzen, 2010). Однак останнє повністю протирічить даним філогенетичного аналізу. За молекулярними даними, роди *Jackelixia*, *Ovealmbornia* та *Xanthokarrooa* можуть бути віднесені до *Xanthodactylon* s. l., але ні в якому разі не до роду *Xanthoria* s.l.

Група *Caloplaca saxicola*, що також входить до складу субфіли 3c *Xanthoria* — *Xanthodactylon* — *Rusavskia* включає види, які традиційно розглядають як членів роду *Gasparrinia* (*C. saxicola*, *C. decipiens*, *C. subbracteata*, *C. schistidii*, *C. biatorina*, *C. arnoldii*), а також нещодавно описані (*Caloplaca rouxii*) й ще не описаний азійський вид *Caloplaca* sp. *ival*.

Цікавим є те, що до субфіли 3a входить також рід *Huea*, який до наших досліджень визнавали лише антарктичним родом і родом, що охоплює лише види з темним ексципулом і темним гіпотецієм. Однак за нашими даними, вид роду *Huea*, зокрема *H. cerusata*, входить до складу гілки, яка об'єднує лишайники, що мають апотеції з яскравим жовтим сланевим краєм і безбарвним гіпотецієм. Тому подальша ревізія представників гілки має бути спрямована на уточнення об'єму роду *Huea* і статусу видів, що виявляють близькість до інших його представників.

Субфіла 3b *Massjukiella* s. lat. (рис. 1.27) включає лише один рід *Massjukiella* листуватих лишайників, а також декілька груп накипних представників: *Caloplaca marina* (рис. 1.31, *d*, *e*, див. вклейку), *C. holocarpa*, *C. verruculifera*, *C. scrobiculata* та *C. ulcerosa*.

Субфіла 3c *Xanthomendoza* — *Oxneria* (рис. 1.28) включає роди *Xanthomendoza* s. str., *Gallowayella*, *Jesmurraya* та *Oxneria* (Fedorenko et al., 2012). Однак крім указаних родів листуватих лишайників до складу субфіли входять представники накипних лишайників, які до останнього часу розглядали у складі роду *Caloplaca* s. lat. Це дві групи видів — *Caloplaca trachyphylla* (рис. 1.30, *a*, див. вклейку) та *C. intrudens*. Перша з них дуже близька до роду *Xanthomendoza* s. str., друга утворює зовнішню групу до всієї субфіли *Xanthomendoza* s. l. (див. рис. 1.28).

Слід наголосити, що рід *Honeggeria*, який в усіх аналізах утворює зовнішню групу до третьої філи (*Honeggeria* — *Xanthoria* s. str. — *Xanthomendoza*) в цілому, логічно розглядати як дуже близький саме до 3 c субфіли (*Xanthomendoza* — *Oxneria*). Лишайники цього роду спочатку відносили до роду

Xanthomendoza, зокрема, до виду *X. weberii* (сучасна назва *Gallowayella weberii*). Однак нашими дослідженнями (Lumbsch et al., 2011) показана приналежність цього матеріалу до іншого виду — *Honeggeria rosmariae*, який і є типовим видом роду.

Субфіла 3d *Polycauliona* — *Xanthocarpia* (рис. 1.29) включає досить численну групу накипних представників, яку до цього часу зараховували до роду *Caloplaca* s. lat. Центральне положення в групі займає вид *C. ochracea*. Досить часто види цієї гілки розглядали як члени групи *C. crenulatella* (рис. 1.21, в, г, див. вклейку). Однак у зв'язку з тим, що типовий вид роду Массалонго *Xanthocarpia ochracea* входить до складу цієї гілки, для всіх її видів (від *Caloplaca borysthenica* до *C. erichanseni*, *C. marmorata*, *C. aquensis*) слід прийняти назву *Xanthocarpia*. Окрему гілку субфіли 3d складають накипні лишайники, які донині відносили до роду *Caloplaca* s. lat. Однак фактично вони є представниками роду *Polycauliona*, оскільки типовий його вид *P. regalis* входить до складу цієї гілки разом з видами *Caloplaca subglobulata* та *C. johnstonii*. Окрему гілку субфіли 3d складають також накипні лишайники *Caloplaca subsoluta*-групи, до складу якої крім *C. subsoluta* входить також *C. irrubescens*.

Отже, субфіла 3d включає досить численну групу накипних представників, які дотепер зараховували до роду *Caloplaca* s. lat., однак фактично вони є представниками 2 родів (*Polycauliona* та *Xanthocarpia*), що до останнього часу не визнавали.

Отже, використання методів молекулярної філогенії дало змогу підтвердити існування набагато більшої кількості груп видів у складі родини телосхістових, порівняно з кількістю груп, виділених за морфолого-анатомічними та біохімічними даними. Серед ксанторіодних (листуватих) представників родини телосхістових на основі результатів філогенетичного аналізу за даними секвенування ядерної та мітохондріальної ДНК ми підтвердили існування 13 родових груп: *Gallowayella*, *Jackelixia*, *Jesmuraaya*, *Josefpoeltia*, *Martinjahnsia*, *Massjukiella*, *Oxneria*, *Ovealmbornia*, *Rusavskia*, *Seirophora*, *Xanthodactylon*, *Xanthokarrooa* та *Xanthoria* s. str. Результати філогенетичного аналізу представників родини телосхістових як за ядерною, так і за мітохондріальною ДНК засвідчують, що роди *Seirophora*, *Xanthoria* s. str. і *Xanthodactylon* s. str. також є поліфілетичними. Статус різних груп видів, що входить до їх складу, потребує детальної ревізії в подальшому. Ми проводимо ревізію вказаних груп видів за морфологічними, анатомічними та біохімічними ознаками.

Кущисті лишайники родини телосхістових на сьогодні розглядають у складі одного роду *Teloschistes* (рис. 1.18, а, б, див. вклейку). Однак за нашими даними, цей рід також не є монофілетичним і, очевидно, подальша таксономічна ревізія роду *Teloschistes* підтвердить відчленування декількох груп видів з його складу.

Філогенетичний аналіз усіх даних, що наявні в генобанку щодо представників родини Teloschistaceae Zahlbr. свідчить про те, що переважна більшість раніше описаних родових груп накипних лишайників за морфологічними ознаками мають найвищий рівень бутстрепової підтримки за молекулярними даними. Це насамперед роди *Blastenia* A. Massal., *Pyrenodesmia* A. Massal., *Xanthocarpia* A. Massal., *Gasparrinia* Tornab., *Polycauliona* Hue, які не визнавали до останнього часу і розглядали у складі роду *Caloplaca* Th. Fr. s. lat.

1.2.2. Рівні підтримки і таксономічний склад монофілетичних груп родини Teloschistaceae за молекулярними даними

Нами встановлено, що роди *Letrouitia* Hafellner et Bellemère, *Josefpoeltia* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *Fulgensia* A. Massal. et De Not., *Xanthoria* (Fr.) Th. Fr., *Jackelixia* S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt et A. Thell, *Gasparrinia* Tornab., *Xanthococca* A. Massal., *Polycauliona* Hue, *Xanthomendoza* S.Y. Kondr. et Kärnefelt утворюють монофілетичні групи з найвищим рівнем підтримки, тобто 100 % (рідко 99 %). Ми також виявили, що роди *Blastenia* A. Massal., *Xanthodactylon* Duvigneaud em. S.Y. Kondr. et Kärnefelt, і *Xanthokar-rooa* S.Y. Kondr., N.M. Fedorenko, S. Stenroos, Kärnefelt, Elix et A. Thell мають дуже високий рівень бутстреп-підтримки — 97—100 % (рідко 95—97 %). Роди *Caloplaca* Th. Fr. [s. str.], *Oxneria* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *Pyrenodesmia* A. Massal., *Rusavskia* S.Y. Kondr. et Kärnefelt та *Seirophora* Poelt мають порівняно низький рівень підтримки, інколи нижче 95%-ї бутстреп-підтримки.

Разом з тим за нашими даними роди *Gasparrinia*, *Blastenia*, *Pyrenodesmia*, які були виділені за морфологічними ознаками у XIX ст., є також поліфілетичними. Їх представники розміщуються на різних, часто значно віддалених монофілетичних гілках. Так, у складі роду *Gasparrinia* за даними молекулярних досліджень підтверджено положення лише 7 видів, у тому числі типовий вид *G. saxicola* (Pollich) Tornab. (із понад 90 видів, включення яких до роду *Gasparrinia* пропонувалось різними авторами). Подібно до цього у складі роду *Blastenia* за молекулярними даними підтверджено положення 5 таксонів, включаючи типовий вид *Blastenia ferruginea* (Huds.) A. Massal. (понад 230 видів, до останнього часу зарахованих до цього роду). Так само положення лише 5 видів роду *Pyrenodesmia*, в тому числі типовий вид *Pyrenodesmia variabilis* (Pers.) A. Massal. (понад 45 видів, до останнього часу віднесених до роду *Pyrenodesmia*), підтверджено за молекулярними даними.

В цілому за результатами філогенетичного аналізу всіх даних, що наявні в генобанку, нами виявлено понад 30 окремих монофілетичних гілок, що мають високу бутстреп-підтримку, серед яких більше 10 не можна віднести ні до яких відомих родів серед представників родини Teloschistaceae Zahlbr. На жаль, молекулярні дані щодо представників 5 родів — *Apatoplaca* Poelt et Hafellner, *Cephalophysis* (Hertel) Kiliyas, *Huea* C.W. Dodge et G.E. Baker (дані щодо типового виду роду), *Ioplaca* Poelt і *Xanthopeltis* R. Sant., відсутні у генобанку.

1.2.3. До ревізії лишайників груп *Caloplaca flavorubescens* і *C. cinnabarina* за морфолого-анатомічними та біохімічними ознаками

Значну кількість видів групи *Caloplaca flavorubescens* знайдено починаючи з 1920-х років. Так, відомий білоруський ліхенолог М.П. Томін описав *C. gordejjevi* (як *Blastenia gordejjevi* та *Placodium gordejjevi*) з Далекого Сходу Росії. З того часу цей вид наводили лише у російськомовній літературі (Томін 1956; Кондратюк и др., 2004). Європейські ліхенологи дотримувалися

погляду М. Гіралт з колегами (Giralt et al., 1993), які вивчали зразки лишайників *C. gordejjevi* з Далекого Сходу Росії й віднесли їх до виду *Caloplaca flavorubescens*. Інакше кажучи, цей вид європейські автори не розрізняли, а включали як синонім до виду *C. flavorubescens*.

C. gordejjevi відрізняється від *C. flavorubescens* набагато темнішими червонувато-оранжевими чи іржасто-оранжевими дисками апотеціїв (на відміну від жовтих чи жовто-оранжевих у *C. flavorubescens*) та жовтувато-оранжевим власним краєм (на відміну від світлішого сланевого краю у *C. flavorubescens*) (див. також: Кондратюк и др., 2004).

Слід зазначити, що склад лишайникових речовин східноазійського матеріалу до останнього часу не вивчений.

У 1996 р. ми спільно з датським ліхенологом Ульріком Сохтінгом описали окремий вид *Caloplaca oxneri* S.Y. Kondr. et Søchting (Kondratyuk et al., 1996) на основі матеріалу з Далекого Сходу Росії.

Слід зауважити, що відомий український ліхенолог А.М. Окснер планував описати цей лишайник як новий для науки вид в 1920—1930-х роках під назвою *Caloplaca phloginoides* Охнер. Однак указана назва залишилася гербарною, оскільки ці дані ніколи не були опубліковані. Зазначений таксон ми назвали на честь А.М. Окснера як *Caloplaca oxneri*, тому що в 1993 р. австрійські дослідники Й. Пельт і Е. Хінтереггер опублікували з Азії вид лишайника з дуже близькою назвою — *Caloplaca phloginopsis* Poelt et Hinteregger.

Вид *Caloplaca oxneri* відрізняється від *C. gordejjevi* та *C. flavorubescens* за наявністю ізидіїв або ізидієподібних, вертикально спрямованих фрагментів слані.

Крім того, в тропічних районах відомий ще один вид з ізидіями із цієї групи — *C. bassiae* (Ach.) Zahlbr (рис. 1.31, в, г, див. вклейку). Однак на відміну від *Caloplaca oxneri* він має справжні ізидії, які є виразно циліндричними до пальце- та коралоподібних і утворюють густі суцільні дернинки із вертикально спрямованих циліндричних елементів яскраво-жовтого кольору. Жовті ізидії часто контрастують на темнішій зеленуватій чи невиразній слані. Апотеції *C. bassiae* часто мають жовтий колір (як диск, так і край), без домішку темних оранжевих або червонуватих відтінків (як у видів *C. gordejjevi* та *C. flavorubescens*).

У 2011 р. опубліковані результати корейських дослідників Й. Йоші та Дж. Хо (Yoshi et al., 2010) щодо ревізії корейського матеріалу групи *C. flavorubescens*. При цьому описано новий для науки вид *C. subflavorubescens*, який відрізняється від *C. flavorubescens* наявністю гірофорової кислоти, а також ізидієподібних утворів. Однак, на жаль, зіставляючи *C. subflavorubescens* з близько спорідненими видами, автори не наводили порівняння з видами *C. gordejjevi* та *C. oxneri*, описаними з Далекого Сходу Росії.

Наші результати спеціального вивчення лишайникових речовин корейського, російського та китайського матеріалу вказаних видів засвідчують наявність 4 видів групи *C. flavorubescens*, які досить чітко розрізняються за комплексом морфолого-анатомічних і біохімічних ознак.

Так, *Caloplaca gordejjevi* відрізняється як за відсутністю ізидієподібних, вертикально спрямованих виростів слані (іншими словами, слань гладенька

до горбкуватої), так і за біохімічними ознаками — наявністю речовин фрагілінового та 7-хлороемодинового хемосиндромів. Власне за біохімічними ознаками цей вид відрізняється від європейського виду *C. flavorubescens*, що характеризується наявністю антрахінонів парієтинового хемосиндрому. Відомості щодо біохімічних ознак виду *C. gordejjevi* отримані в ході наших досліджень уперше.

Caloplaca oxneri розрізняється як за наявністю ізидієподібних, вертикально спрямованих виростів слані, так і за біохімічними ознаками: виявлено речовини фрагілінового, 7-хлороемодинового та гірофорового хемосиндромів. Іншими словами, вид дуже подібний до східноазійського виду *C. gordejjevi*, однак відрізняється від останнього наявністю ізидіозної слані, а також гірофорової кислоти у слані. Відомості щодо біохімічних ознак цього виду отримані в ході наших досліджень уперше.

За такої ситуації ми також змушені внести корективи щодо розуміння окремих видів. Вид *Caloplaca subflavorubescens* відрізняється як за біохімічними ознаками (наявністю речовин фрагілінового, 7-хлороемодинового та гірофорового хемосиндромів), так і морфологічними. Лишайники цього виду характеризуються сланню від гладенької до досить зморшкуватої чи горбкуватої. Однак зразки з ізидієподібними, вертикально спрямованими виростами слані, які раніше відносили до цього виду, належать до виду *Caloplaca oxneri*. Відомості щодо наявності антрахінонів фрагілінового та 7-хлороемодинового хемосиндромів у цього виду отримані під час наших досліджень уперше.

Слід також зазначити, що попередні вказівки Й. Йоші з колегами (Joshi et al., 2010) про наявність антрахінонів парієтинового хемосиндрому є помилковими, що пояснюється використаннями лише методу тонкошарової хроматографії. Для розмежування антрахінонів парієтинового та емодинового і фрагілінового та 7-хлороемодинового хемосиндромів можливе лише за умови використання високочутливої рідинної хроматографії.

У результаті камеральної обробки колекцій з Далекого Сходу Росії було виявлено додаткові локалітети нових для науки видів лишайників *Caloplaca kiewkaensis*, *C. trassii* та *C. ussuriensis*, законні описи яких опубліковані в 2011 р. (Kondratyuk et al., 2011).

Щодо розуміння видів групи *Caloplaca cinnabarina* корейські дослідники (Joshi et al., 2011) заперечують видовий статус таксона *Caloplaca aequata* (Hue) Zahlbr., що був описаний французьким дослідником А. Гю в 1915 р. (Hue, 1915). При цьому вони порівнюють лише морфологічні ознаки обох таксонів, а відомості щодо складу лишайникових речовин корейського матеріалу не наводять. Й. Йоші з колегами (Joshi et al., 2011) дійшли висновку щодо значного поширення виду *C. cinnabarina*, а вид *C. aequata* (Hue) Zahlbr. вважають синонімом останнього.

Ми опублікували результати ревізії австралійських представників групи *C. cinnabarina* (Kondratyuk et al., 2011b) та описали новий для науки вид, який відрізняється від відомого *C. cinnabarina* комплексом морфологічних, а особливо біохімічних ознак — наявністю широкого спектра лишайникових речовин: гірофорової, олеевої та леканорової кислот тощо.

Висновок корейських колег щодо фактичного закриття *Caloplaca aequata* (Hue) Zahlbr. і включення його як синоніма до *C. cinnabarina* ми сприйняли з деяким сумнівом, оскільки розуміємо важливість біохімічних даних у систематиці цієї групи. Тому, перебуваючи в Корейському інституті вивчення лишайників Сунчонського національного університету у вересні—жовтні 2011 р., ми провели спеціальне вивчення лишайникових речовин корейських і наявних китайських лишайників досліджуваної групи.

Отримані нами результати свідчать, що корейські зразки містять такі самі лишайникові речовини, які були наведені нами для австралійського матеріалу під назвою *Caloplaca brownliae*. Інакше кажучи, слань містить найбільшу кількість гірофорової кислоти, тоді як олеєва та леканорова кислоти наявні в менших концентраціях.

Отже, на основі результатів дослідження хімічного складу лишайникових речовин корейського та китайського матеріалу зроблено такі таксономічні висновки.

По-перше, не можна погодитися з висновком корейських дослідників щодо невизнання видового статусу виду *Caloplaca aequata*. Цей вид відрізняється від *C. cinnabarina* за наявністю депсинів гірофорового хемосиндрому — гірофорової, олеєвої та леканорової кислот (на відміну від *C. cinnabarina*, що містить лише антрахінони парієтинового хемосиндрому).

По-друге, видова назва *Caloplaca aequata* є законною також для австралійського матеріалу. Запропоновану нами назву *C. brownliae* слід розглядати як пізніший синонім до назви французького дослідника А. Гю *Caloplaca aequata*. Тому наші результати дають змогу підтвердити сучасними знахідками існування описаного А. Гю виду *Caloplaca aequata* та значно розширити відомості щодо поширення цього виду в Західному Тихоокеанському регіоні, від Кореї та Китаю на півночі до Австралії включно на півдні.

* * *

Результати спеціальної ревізії морфологічних, анатомічних і хімічних ознак підтвердили родовий статус «молекулярних» груп видів *Gallowayella*, *Jesmurraya*, *Honeggeria*, *Massjukiella* та *Martinjahnsia*, що були виявлені як монофілетичні групи за філогенетичним аналізом даних ядерної та мітохондріальної ДНК.

Положення роду *Letrouitia* разом з родами *Teloschistes* та *Josefpoeltia* ставить під сумнів існування окремої родини Letrouitiaceae.

Високі рівні підтримки монофілетичних гілок, до складу яких входять групи видів *Caloplaca ferruginea*, *C. saxicola*, *C. ochracea*, *C. variabilis*, *C. regalis*, і які значно віддалені від *Caloplaca* s. str., що включає лише групу *C. cerina*, свідчать про необхідність перегляду розуміння роду *Caloplaca* в цілому. Таким чином, наступним черговим завданням вивчення цієї групи лишайників є ревізія накипних представників родини Teloschistaceae.

Філогенетичний аналіз представників родини телосхістових за послідовностями ядерної та мітохондріальної ДНК свідчить про те, що групи видів *Caloplaca flavorubescens*, *C. aurantia*, *C. trachyphylla* та *C. verruculifera* займа-

ють відособлене положення від групи *Caloplaca cerina* (тобто роду *Caloplaca* s. str.). Останнє підтверджує наше припущення, що групи видів *Caloplaca flavorubescens* та *C. trachyphylla* утворюють окремі монофілетичні гілки у філогенетичному дереві родини телосхістових, а також дає підстави до перегляду їх родового статусу.

Опубліковано 3 нові для науки види лишайників з групи *Caloplaca flavorubescens* — *C. kiewkaensis*, *C. trassii* та *C. ussuriensis*. Отримано оригінальні дані щодо біохімічних особливостей східноазійських представників групи *Caloplaca flavorubescens* та зроблено висновок про необхідність емендації (зміни обсягу розуміння) 3 східноазійських видів цієї групи.

Окремі види наведені вперше для східноазійських країн, наприклад, для Кореї — *Caloplaca oxneri*, *C. gordejevi*. Крім того, понад 20 видів лишайників уперше наведені для Кореї та понад 10 видів — нових для Китаю.

На основі філогенетичного аналізу даних секвенування ядерної та мітохондріальної ДНК у 2011 р. підтверджено видовий статус більше 5 нових для науки видів родів *Caloplaca* (попередні назви: *Caloplaca* sp. kud1¹, *Caloplaca* sp. iva1 та *C. sp. leo1*), *Rusavskia* (попередня назва *Rusavskia* sp. esf1) та *Letrouitita* (попередня назва *Letrouitita* sp. jir1).

¹ За час підготовки видання до друку опубліковано законний опис виду *Caloplaca kudratovii* S.Y. Kondr., B. Zarei-Darki et J.-S. Hur (*Kondratyuk S.Y., Lökos L., Zarei-Darki B. et al. Five new Caloplaca species (Teloschistaceae, Ascomycota) from Asia // Acta bot. Hungarica. — 2013. — 55, N 1—2. — P. 69—88*). Описи інших нових для науки видів підготовлюють до друку.

PHYLOGENETIC ANALYSIS OF LICHEN-FORMING FUNGI OF THE FAMILY TELOSCHISTACEAE (ASCOMYCOTA) AFTER NUCLEAR AND MITOCHONDRIAL DNA SEQUENCES

The molecular phylogeny of the Parmeliaceae, Physciaceae, Caliciaceae and many other families of lichen-forming fungi is now based on polyphasic approach using up to six or seven different genes of nuclear and mitochondrial DNA. As a consequence the taxonomy of the Parmeliaceae and other families can now be based on segregation of robust monophyletic groups of species.

The majority of phylogenetic analyses of small species groups of the Teloschistaceae (especially of the genus *Caloplaca*) is based on ITS1/ITS2 sequences of nuclear DNA as the main molecular tool.

There are fewer reports of polyphasic molecular data having been used in such phylogenetic analyses (Gaya, 2003, 2008; Eichenberger, 2007; Fedorenko, 2009, 2012; Kondratyuk et al., 2013). Such investigations have indicated that the currently accepted genera *Caloplaca*, *Fulgensia*, *Xanthoria* and *Teloschistes* are polyphyletic and the delineation of *Caloplaca* and *Xanthoria* and of *Caloplaca* and *Fulgensia* is problematic.

The existence of well defined monophyletic groups within species groups like those of *Caloplaca cerina*, *C. saxicola*, *C. regalis*, *C. ferruginea*, *C. variabilis* and *Fulgensia fulgens* [some of which are type species of different genera proposed in 'pre-molecular time'] are found to be distributed among other monophyletic branches of the xanthorioid lichens following analysis of nuclear molecular data.

As a consequence generic names proposed for the above species groups (i. e. *Blastenia*, *Pyrenodesmia*, *Polycauliona* etc.) can be used together with *Caloplaca* s.str., *Teloschistes*, *Seiophora* and *Fulgensia*.

However, it should be emphasized that following molecular analysis such groups/genera as *Blastenia*, *Pyrenodesmia* and the *Caloplaca saxicola*- group include far fewer species than was proposed from morphological segregation in the 'pre-molecular' period.

Alternatively, molecular data confirms that the morphologically defined groups (i. e. *Blastenia*, *Pyrenodesmia*, *Polycauliona* etc.) are just as polyphyletic as the genera *Teloschistes*, *Seiophora* and *Fulgensia*.

Caloplaca subgenus *Gasparrinia* is similarly polyphyletic.

Furthermore, there have been recent proposals to retain the xanthorioid genera *Jackelixia*, *Ovealmbornia*, *Xanthokarroa* within *Xanthoria*. However, this is in complete disagreement with the presently accepted molecular phylogenetic tree of the Teloschistaceae. Molecular data indicates that *Jackelixia*, *Ovealmbornia* and *Xanthokarroa* could be considered to belong to *Xanthodactylon* s.l., but certainly not *Xanthoria* s.l.

Further, present molecular data does not support the families Letrouitiaceae and Teloschistaceae.

In future we will probably have three families, i. e. Teloschistaceae s. emend., Caloplacaceae s. emend. and Xanthoriaceae s. emend., instead of the two mentioned above. Special attention to monophyletic groups in the current Teloschistaceae as well as wider usage of a polyphasic molecular approach will also help to clarify the position and circumscription of generic groups within these families.

РОЗДІЛ 2

МОЛЕКУЛЯРНА ФІЛОГЕНІЯ І ТАКСОНОМІЯ У РОДИНІ ФІСЦІЄВИХ

З початком «молекулярної» ери традиційна ліхенологічна наука відчула істотних змін. Це виявляється як у розширенні можливостей для дослідження і з'ясування цікавих закономірностей, так і у деякій ідеалізації молекулярних методів. Однак лише після застосування методів молекулярної філогенії вдалося з'ясувати систематичну належність і родинні зв'язки у стерильних лишайників, зокрема роду *Coscinocladium* (Crespo et al., 2004), показати несподівані для ліхенологічної громадськості зв'язки між родинами Physciaceae та Caliciaceae (наприклад, Wedin et al., 2000; Miadlikowska et al., 2007), остаточно довести окреме положення деяких родів, зокрема *Tetramelas* та *Endohyliana* (Nordin, Tíbel, 2005; Nadyeina et al., 2010), встановити зв'язки у близьких видів, зокрема *Physcia aipolia* та *P. caesia* (Myllys et al., 2001; Simon et al., 2005; Lohtander et al., 2009). Разом з тим з'явилося поняття «криптичних» видів, тобто таких, що морфологічно неможливо відрізнити один від одного, але які відмінні за молекулярними даними і мають високу підтримку окремих клад на молекулярно-філогенетичному дереві (наприклад: Crespo, Pérez-Ortega, 2009; Crespo, Lumbsh, 2010). До сьогодні не відомо жодного прикладу виявлення криптичних видів серед представників родини Physciaceae, але це поняття є доволі поширеним серед інших родин, зокрема Parmeliaceae і Teloschistaceae (наприклад: Vondrák et al., 2008; Crespo, Perez-Ortega, 2009).

2.1. ТРАДИЦІЙНА СИСТЕМАТИКА НА ОСНОВІ МОРФОЛОГІЇ НА ПРОТИВАГУ МОЛЕКУЛЯРНИЙ ФІЛОГЕНІЇ

Протягом багатьох років у ліхенології була поширена концепція родини Physciaceae, яку запропонував Й. Пельт (Poelt, 1965; Ainsworth et al., 2001). Вона охоплювала представників різноманітних життєвих форм, у тому числі накипні, листуваті й кушисті лишайники, що мають пігментовані (темно-коричневі), переважно 2-клітинні аскоспори, які налічують 20 типів (Mayrhofer, 1982, 1984; Matzer, Mayrhofer, 1996), мають лецидеїновий або леканориновий ексципул та сумки *Lecanora*- або *Bacidia*-типу (Rambold et al., 1994) (рис. 2.1; 2.2, див. вклейку).

За А. Цальбрукнером (1898), таксони Physciaceae Zahlbr. включали лише представників листуватих і кушистих лишайників, тоді як накипні види входили до складу родини Buelliaceae Zahlbr. (1898), оскільки наприкінці

XIX ст. типам росту сланей надавали вагомого еволюційно-таксономічного значення. Іншою важливою ознакою вважали тип ексципула, і цю ознаку використовували для розділення родів *Buellia* і *Rinodina* (Zahlbruckner, 1926), які належали до *Buelliaceae*.

За типами асків *Lecanora* або *Bacidia* Г. Рамбольд з колегами (Rambold et al., 1994) виділили 2 групи у межах родини *Physciaceae*, за Й. Пельтом (1965), *Physcia*- і *Buellia*-групи, які співзвучні, але не відповідають родинам *Buelliaceae* і *Physciaceae*, за А. Цальбрукнером. З початком застосування молекулярно-генетичних підходів на філогенетичних деревах широкого масштабу, що включають кілька родин і представників *Physciaceae*, за Й. Пельтом (1965), зокрема, ці дві групи були відокремлені з високим рівнем підтримки (наприклад: Grube, Arup, 2001; Helms et al., 2003). *Physcia*-група включає накипні, листуваті й кушисті таксони, що часто мають спори з потовщенням клітинної стінки і аски *Lecanora*-типу (роди *Anaptychia*, *Physconia*, *Tornabea*, *Heterodermia*, *Hyperphyscia*, *Mobergia*, *Phaeophyscia*, *Physcia*, *Physciella*, *Phaeorrhiza* і *Rinodina*). *Buellia*-група включає листуваті і накипні таксони, що мають спори переважно без потовщень клітинної стінки і аски *Bacidia*-типу (роди *Amandinea*, *Buellia*, *Dermatiscum*, *Dimelaena*, *Redonia*, *Santessonia*, *Diplocia*, *Dirinaria*, *Pyxine*, *Diplolemma*, *Hafellia*) (рис. 2.3, 2.4). Цікавим здавалось знаходження у межах *Buellia*-групи таксонів з родини *Caliciaceae* (види родів *Cyphelium*, *Texasporium*, *Thelomma*), спочатку за даними одно- чи двогенної філогенії (наприклад: Wedin et al., 2002; Helms et al., 2003), а потім і всеохоплюючої п'ятигенної (Miadlikowska et al., 2007). Остання робота внесла істотні зміни у сталу систематику *Physciaceae sensu* Й. Пельт: таксони *Buellia*-групи увійшли до родини *Caliciaceae* у новому розумінні, а таксони *Physcia*-групи — до родини *Physciaceae s. str.* (Kirk et al., 2008). Обидві родини утворюють сестринські клади з високим рівнем підтримки і належать до підпорядку *Physciineae*, що разом з підпорядком *Teloschistinae* входить до порядку *Teloschistales* (Miadlikowska et al., 2007; Kirk et al., 2008) (рис. 2.4).

Однак традиційний погляд на родину зберігається й нині, оскільки спеціалісти звичайно працюють з таксонами *Physciaceae s. l.* (за Й. Пельтом), особливо з «гібридними» таксонами, що поєднують ознаки кількох родів, які належать до різних родин, згідно з новою системою (як види родів *Rinodina* і *Buellia*). Наприклад, у авторитетному у ліхенологічних колах оглядовому періодичному виданні «Outline of Ascomycota», присвяченому розвитку класифікації грибів (Lumbsch, Huhndorf, 2009), також прийнято *Physciaceae s. l.*, але із включенням також таксонів традиційної родини *Caliciaceae*. Ми дотримуємось останнього видання з певними примітками, оскільки наші особисті дослідження у межах «родини фісцієвих» також стосуються видів з «гібридними» ознаками двох родів, що, згідно з новою класифікацією (Miadlikowska et al., 2007), належать до різних родин.

Отже, у сучасному розумінні родина *Physciaceae s. l.* складається із близько 44 родів (Lumbsch, Huhndorf, 2009), включаючи також класичні «каліцієві» роди *Acolium* (Ach.) Grev., *Calicium* Pers., *Cyphelium* Ach., *Texasporium* Nadv. ex Tibell, Hofsten, *Thelomma* A. Massal. та деякі інші. До *Physciaceae s. str.* належать 512 видів із 17 родів, а до *Caliciaceae s. str.* — 731 вид із 31 роду (Kirk et al., 2008).

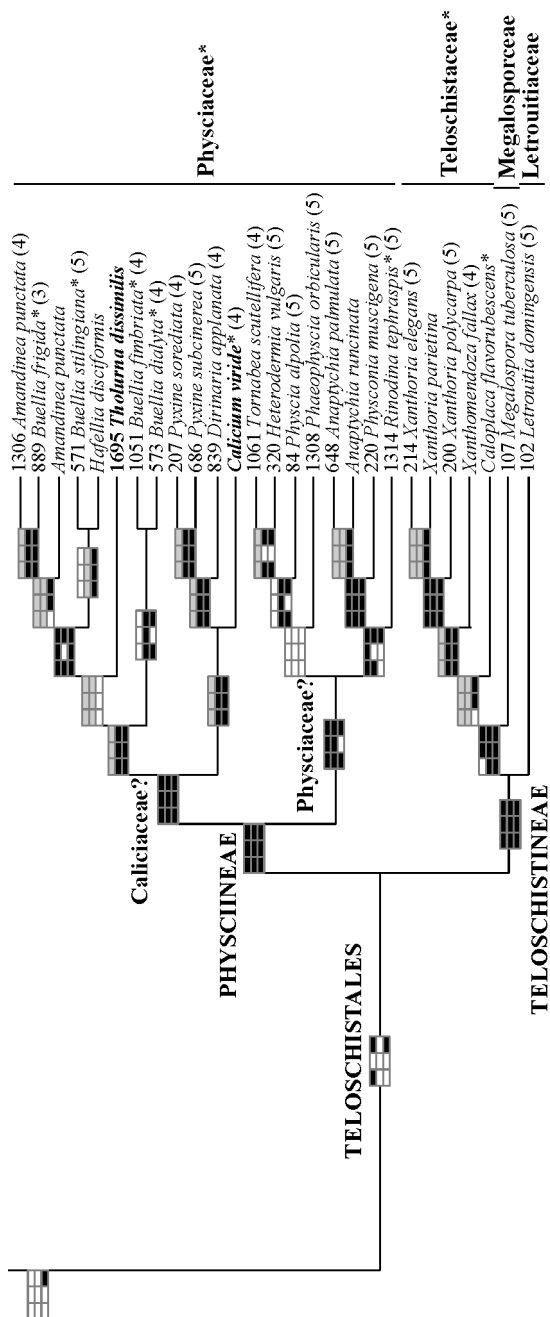


Рис. 2.3. Фрагмент філогенетичного дерева, що включає представників родини Physciaceae. Репродуковано зі статті (Miałikowska et al., 2007), де філогенетичні взаємозв'язки побудовано на основі байєвського аналізу 264 різноманітних представників за 5 генами (nucSSU, nucLSU, mitSSU, mitLSU, rPB1 і rPB2)

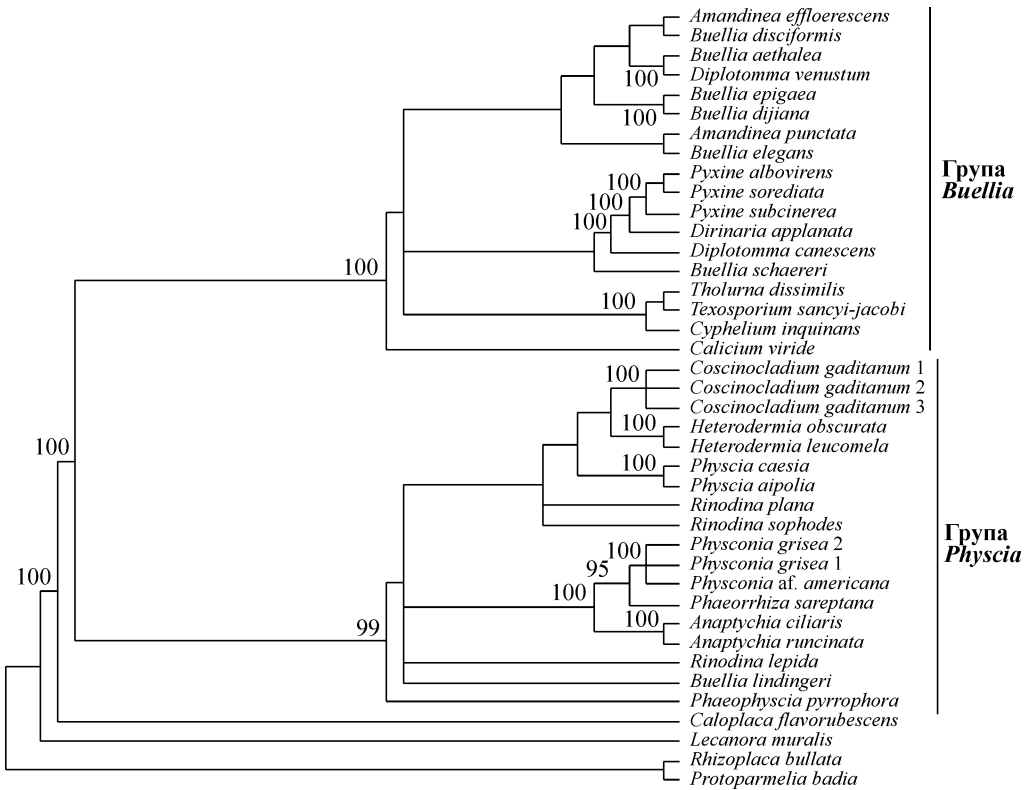


Рис. 2.4. Філогенетичне положення роду *Coscinocladium* серед *Physcia*-групи родини Physciaceae: В/ММСМ (model-based Bayesian Markov chain Monte Carlo) дерево, побудовано на основі аналізу mtSSU-ділянки

Нижче наведено морфологічні ознаки, на яких ґрунтується сучасний обсяг родини Physciaceae (у широкому і вузькому сенсі):

- аски *Lecanora*-типу у Physciaceae s. str. і *Bacidia*-типу у Caliciaceae s. Lumbsh et Huhndorf (Bellemere, Letrouit-Galinou, 1981, 1987; Hafellner 1984; Rambold et al., 1994) (рис. 2.2, див. вклейку);
- лецидеїновий або леканориновий ексципул (існують також перехідні форми, наприклад крипто- чи псевдолеканориновий). Лецидеїновий ексципул характерний переважно для Caliciaceae s. Lumbsh et Huhndorf, а леканориновий — для Physciaceae s. str., однак цю ознаку не можна вважати абсолютною для визначення родини або роду (рис. 2.1, див. вклейку);
- пігментовані (темно-коричневі), септовані, різною мірою товстостінні аскоспори, що поділені на 20 типів (Maerhofer, 1982, 1984; Matzer, Maerhofer, 1996). Спори з потовщенням клітинної стінки частіше спостерігаються серед таксонів Physciaceae s. str., а без потовщень — серед Caliciaceae s. Lumbsh et Huhndorf, але існує багато виключень (рис. 2.5);
- таксони, що належать як до Physciaceae s. str., так і до Caliciaceae s. Lumbsh et Huhndorf, дуже екологічно пластичні і трапляються на різно-

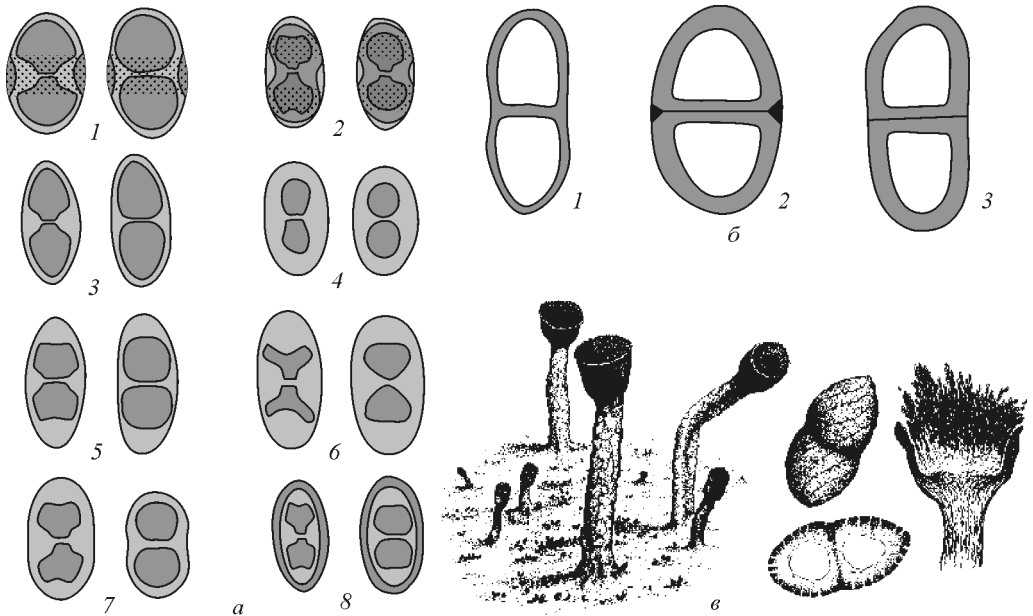


Рис. 2.5. Типи аскоспор у представників родини Physciaceae s. l.:

a — Physciaceae s. str., види з нерівномірним потовщенням клітинної стінки (представлені зрілі і трохи перзрілі стадії): типи: 1 — *Bischoffii*, 2 — *Bicincta*, 3 — *Physconia*, 4 — *Pachysporaria*, 5 — *Physcia*, 6 — *Mischoblastia*, 7 — *Milvina*, 8 — *Tunicata*. Модифіковано порівняно з даними Х. Майгофера і Р. Моберга (Mayrhofer, Moberg, 2002); *б* — Caliciaceae s. str., види без нерівномірного потовщення клітинної стінки: типи: 1 — *Rinodinella* (*Rinodinella controversa*), 2 — *Beltraminea* (*Rinodina parvula*), 3 — *Buellia* (*Buellia zahlbruckneri*). Модифіковано порівняно з даними Х. Майгофера (Mayrhofer, 1984); *в* — загальний вигляд слані зі стебельчастими плодовими тілами, що утворюють мазедій, та 2-клітинні спори без потовщень клітинної стінки у *Calicium adaequatum*; рисунок О. Мікуліна (<http://www.fs.fed.us/r6/aq/lichen/drawings.htm>)

манітних субстратах — серед них є епілітні, епіфітні, нагрунтові, епібріофільні та ліхенофільні;

• життєві форми або форми росту слані також варіюють у представників Physciaceae s. l., але підкреслимо, що куциста слань характерна лише для Physciaceae s. str. (поряд з листуватою з усіма її видозмінами і накипною), а «порохниста» слань і «стебельчасті, цвяхоподібні» плоді тіла, що утворюють мазедій, — лише для Caliciaceae s. Lumbsh et Huhndorf (поряд з накипною, лускатою і листуватою сланню) (рис. 2.6, 2.7, див. вклейку).

Незважаючи на те що Caliciaceae s. Lumbsh et Huhndorf, Physciaceae s. l. і підпорядок Physciinei в цілому утворюють монофілетичні кладки на філогенетичних деревах з високим рівнем підтримки (наприклад: Miadlikowska et al., 2007), багато родів у середині цих монофілетичних родин все ще лишаються поліфілетичними (табл. 2.1) і тому є об'єктами досліджень, навіть після виділення протягом останніх років родів *Phaeorrhiza*, *Rinodinella*, *Mobergia*, *Hafellia*, *Amandinea*, *Diploicia*, *Diplotomma*, *Tetramelas*, *Endohyalina* (напр., Nordin, 2000; Grube, Arup, 2001; Helms et al., 2003; Giralt, 2010a, b; Nadyeina et al., 2010). Таксономія Physciaceae s. l. розвивається із широким застосуванням методів молекулярної філогенії. Так, за даними відкритої бази даних NCBI (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/>)

2.1. Традиційна систематика на основі морфології на противагу молекулярній філогенії

Т а б л и ц я 2.1. Роди, що визначені у межах родини Physciaceae, їх сучасна родинна належність і монофілетичність

№ п.п.	Рід (Dictionary ..., 2001)	Родина (Dictionary ..., 2008)	Підтримка за молекулярно-філогенетичними методами
1	<i>Amandinea</i> M. Choisy ex Scheid. et H. Mayrhofer, 1993	Caliciaceae Chevall., 1826	Немонофілетичний (Grube, Arup, 2001)
2	<i>Anaptychia</i> Körb., 1848	Physciaceae Zahlbr., 1898	Немонофілетичний (Lohtander, 2000; Grube, Grube, 2001; Helms et al., 2003), монофілетичний (Lohtander et al., 2008)
3	<i>Australiaena</i> Matzer, H. Mayrhofer et Elix, 1997	Caliciaceae Chevall., 1826	—
4	<i>Buellia</i> De Not., 1846	Te same	Поліфілетичний (Helms et al., 2003)
5	<i>Coscinocladium</i> Kunze, 1846	Physciaceae Zahlbr., 1898	—
6	<i>Cratiria</i> Marbach, 2000	Caliciaceae Chevall., 1826	—
7	<i>Culbersonia</i> Essl. 2000 (не визначено положення)	Physciaceae Zahlbr., 1898	—
8	<i>Dermatiscum</i> Nyl., 1867	Caliciaceae Chevall., 1826	—
9	<i>Dermiscellum</i> Hafellner, H. Mayrhofer et Poelt, 1979	Physciaceae Zahlbr., 1898	—
10	<i>Dimelaena</i> Norman, 1853	Caliciaceae Chevall., 1826	—
11	<i>Diploicia</i> A. Massal., 1852	Te same	—
12	<i>Diplotomma</i> Flot., 1849	» »	Монофілетичний (Nordin, Tibell, 2005)
13	<i>Dirinaria</i> (Tuck.) Clem., 1909	» »	Монофілетичний (Helms et al., 2003)
14	<i>Endohyalina</i> Marbach, 2000	Physciaceae Zahlbr., 1898	Імовірно, монофілетичний (Nadyeina et al., 2010)
15	<i>Gassicurtia</i> Fée, 1825	Caliciaceae Chevall., 1826	—
16	<i>Hafellia</i> Kalb, H. Mayrhofer et Scheid., 1986	Te same	—
17	<i>Heterodermia</i> Trevis., 1868	Physciaceae Zahlbr., 1898	Монофілетичний (Helms et al., 2003)
18	<i>Hyperphyscia</i> Müll. Arg., 1894	Te same	*
19	<i>Hypoflavia</i> Marbach, 2000	Caliciaceae Chevall., 1826	—
20	<i>Mobergia</i> H. Mayrhofer et Sheard, 1992	Physciaceae Zahlbr., 1898	*
21	<i>Monerolechia</i> Trevis., 1857	Te same	—
22	<i>Phaeophyscia</i> Moberg, 1977	» »	Монофілетичний (Lohtander et al., 2000)
23	<i>Phaeorrhiza</i> H. Mayrhofer et Poelt, 1979	» »	Монофілетичний (Grube, Arup, 2001)
24	<i>Physcia</i> (Schreb.) Michx., 1803	» »	Монофілетичний (Lohtander et al. 2000; Helms et al., 2003)
25	<i>Physconia</i> Poelt, 1965	» »	Монофілетичний (Helms et al., 2003; Lohtander et al., 2008) Немонофілетичний (Grube, Arup, 2001)

№ п.п.	Рід (Dictionary ..., 2001)	Родина (Dictionary ..., 2008)	Підтримка за молекулярно-філогенетичними методами
26	<i>Pyxine</i> Fr., 1825	Caliciaceae Chevall., 1826	Монофілетичний (Helms et al., 2003)
27	<i>Redonia</i> C.W. Dodge, 1973	Physciaceae Zahlbr., 1898	—
28	<i>Rinodina</i> (Ach.) Gray, 1821	Te same	Поліфілетичний (Grube, Arup, 2001; Helms et al., 2003)
29	<i>Rinodinella</i> H. Mayrhofer et Poelt, 1978	» »	Монофілетичний (Grube, Arup, 2001)
30	<i>Santessonia</i> Hale et Vobis, 1978	Caliciaceae Chevall., 1826	—
31	<i>Stigmatochroma</i> Marbach, 2000	Te same	—
32	<i>Tetramelas</i> Norman, 1853	» »	Монофілетичний (Nordin, Tibell, 2005)
33	<i>Tornabea</i> Østh., 1980	Physciaceae Zahlbr., 1898	*

Примітка. Тире — немає даних. Зірочка — допускаємо монофілетичність кількох маловидових родів (*Endohyalina*, *Hyperphyscia*, *Mobergia*, *Tornabea*), хоча однозначне твердження є передчасним, оскільки до аналізу було включено лише по одному представнику роду (Helms et al., 2003; Nadyeina et al., 2010).

у 2006 р. були наявні відомості про 610 зразків родини, що були об'єктом секвенування і включені у філогенетичні узагальнення; у 2011 р. ця кількість зростає більше ніж удвічі — нуклеотидні дані відомі вже для 1281 зразка.

2.2. МОЛЕКУЛЯРНІ МАРКЕРИ І ЇХ ФУНКЦІОНАЛЬНА ІНФОРМАТИВНІСТЬ ДЛЯ ТАКСОНОМІЇ РОДИНИ PHYSCIACEAE

Для розв'язання питань на внутрішньовидовому, популяційному і міжвидовому рівнях як генетичні маркери застосовано ділянки ядерної ДНК (SSU, ITS, LSU, beta-tubulin, introns) і мітохондріальної ДНК (SSU) мікобіонта (крім філогенетичних даних стосовно фотобіонтів). Розташування цих ділянок у первинному транскрипті РНК показано на схемі (див. розд. 6).

ITS. Найбільшої популярності набув аналіз з використанням даних секвенування ITS-ділянки. ITS — це ділянка нефункціональної РНК, що розміщується між структурними одиницями рибосомальної РНК: малою (SSU — small subunit) і великою (LSU — large subunit) субодиницями РНК. За дозрівання рРНК ETS- і ITS-ділянки вирізаються і як нефункціональні дозрілі субпродукти швидко руйнуються. Гени, що кодують рибосомальну РНК, існують у численних+ повторах (тисячі копій), кожна копія розділена нетранскрибуючою ділянкою — ETS і ITS. Загальновживаності у таксономії і молекулярно-філогенетичних дослідженнях різноманітних організмів (рослин, тварин, грибів) послідовності ITS-ділянки набули внаслідок високої чисельності копій, що полегшує ампліфікацію навіть тоді, коли кількість ДНК невелика; крім того, ділянка має великий ступінь варіабельності навіть між близькими видами. Останнє може бути пояснено відносно низьким еволюційним тиском на ці нефункціональні послідовності ДНК, тому мутації трапляються тут з більшою ймовірністю (White et al., 1990). Най-

популярнішим є використання даних ITS сиквенсів для розв'язання таксономічних проблем на видовому рівні, між близькими видами у межах роду, а також на внутрішньовидовому рівні, включаючи популяційний (наприклад: Lohtander, 2000; Myllys et al., 2001; Kaschik, 2006).

SSU, LSU: інтрони. Ділянки великої та малої субодиниць РНК (SSU, LSU) не настільки варіабельні, як ITS, тому в таксономічних і молекулярно-філогенетичних роботах використовують дані послідовностей інтронів, що подекуди трапляються серед SSU- чи LSU-послідовностей. Інtron (або мобільний генетичний елемент) як ділянка ДНК, що не містить інформації про послідовність амінокислот білка, як і ITS, дістає впливу мутацій, що накопичуються. Тому інтрони є корисними маркерами і мають значення для з'ясування ступеня міжродинних зв'язків, міжродових або у близьких видів (Simon et al., 2005). Проблемою щодо застосування інтронів як маркерів є їх необлігатність знаходження: деякі таксони багаті на інтрони, тоді як інші — ні (Myllys et al., 2001). Тому застосування послідовностей інтронів у таксономії чи філогенії неможливо планувати априорно — треба мати попередні дані щодо знаходження інтронів як таких у певній групі. Серед представників родини Physciaceae за допомогою інтронів серед SSU і LSU рДНК з'ясували взаємозв'язки у можливій парі видів *Physcia aipolia* і *P. stellaris*: було показано їх значну гетерогенність в індивідуальних таломмах (Myllys et al., 2001; Simon et al., 2005; Lohtander, 2009). Інтрони серед LSU використовували для з'ясування міжродинних зв'язків Caliciaceae і Physciaceae (Tibell, 2003).

mtSSU rDNA. Крім ядерної ДНК, грибна клітина містить також мітохондріальну ДНК, що еволюціонувала окремо від ядерної ДНК, тому послідовності mtSSU rDNA-ділянки вважають консервативнішими, що дає можливість робити узагальнення про взаємозв'язки між родами (Crespo et al., 2001; Wedin et al., 2002; Crespo et al., 2004). Комплексний філогенетичний аналіз за даними послідовностей ITS-ділянки і mtSSU rDNA використовували для з'ясування зв'язків між родинами Caliciaceae і Physciaceae (Wedin et al., 2002), вирішення питань щодо «гібридних» таксонів, що мають ознаки двох родів (Nadyeina et al., 2010).

Beta-tubulin gene. Ген бета-тубуліну кодує послідовності однойменного білка, але оскільки цей білок дуже консервативний (лише третина позицій його кодонів і інтронів варіюють), то за наявності інтронів у гені він виявився корисним для з'ясування між- і внутрішньовидових зв'язків у грибів. На прикладі роду *Physcia* показано, що ген бета-тубуліну містить достатньо варіацій для цього (Myllys et al., 2001).

2.3. ПРИКЛАДИ ЗАСТОСУВАННЯ МОЛЕКУЛЯРНО-ФІЛОГЕНЕТИЧНИХ МЕТОДІВ

2.3.1. Встановлення систематичної належності стерильних видів:

Lecanora, *Placodium* чи *Buellia*?

Систематичне положення стерильного лишайника, більше відомого як *Lecanora lisbonensis* G. Samp., було неясним протягом майже двох століть, вид згадували в літературі під різними назвами з різних систематичних груп —

Variolaria gaditana Clemente, *Coscinocladium occidentale* Kunze, *Lecanora lisbonensis* G. Samp., *Placodium lisbonensis* (G. Samp.) Klem., *Buellia lisbonensis* (G. Samp.) Werner. Вид має накипну плакодіюїдну слань з білуватою пруюнозною поверхнею із соредіями. Вид подекуди рясно вкриває кальційвмісні скельні породи у Західному Середземномор'ї, де його найчастіше наводили як *Lecanora lisbonensis* G. Samp. (Nimis, 1993; Llimona, Hladun, 2001), оскільки вважали (імовірно, помилково), що він має апотеції з одноклітинними прозорими спорами (Sampaio, 1921). Вид розглядали також як *Placodium lisbonensis* (G. Samp.) Klem. через наявність плакоїдної слані (Klement, 1965); як *Buellia lisbonensis* (G. Samp.) Werner — за наявності муральних коричневих спор, які начебто спостерігали (Werner, 1976). Крім того, вид описано у складі монотипового роду *Coscinocladium occidentale* Kunze (Kunze, 1846a) і як *Variolaria gaditana* Clemente (Clemente, 1807).

Іспанські автори (Crespo et al., 2004) перевірили філогенетичне положення цього незрозумілого таксона за даними генних локусів ITS і mtSSU. Виявилось, що вид належить до монотипового роду у межах родини Physciaceae (а саме до *Physcia*-групи, див. рис. 2.4). Було проведено його нео- і лектотипікацію, а також визнано за найприйнятнішу, згідно з Кодом ботанічної номенклатури, назву — *Coscinocladium gaditanum* (Clemente) A. Crespo, Llimona, D. Hawksw. На жаль, авторам не вдалось здійснити комбінований філогенетичний аналіз за локусами ITS і mtSSU, оскільки для порівняння і з'ясування систематичного положення сумнівного виду були використані таксоми з родин Caliciaceae і Teloschistaceae, для яких з генобанку NCBI відомі переважно лише ITS-послідовності, і немає даних щодо послідовностей mtSSU. Філогенія, що ґрунтується на аналізі ITS-ділянки, відмінна від філогенії, що ґрунтується на аналізі mtSSU-ділянки, і не показала монофілетичності у цьому новому роді. Крім належності цього таксона до родини Physciaceae, було показано також відмінність нового роду від інших родів родини. Автори допускають його близькість до роду *Mobergia*, описаного із Центральної та Північної Америки. Аналогічно родову (і родинну) належність стерильного накипного плакоїдного виду з соредіями *Lecanora demissa* (Korb.) Zahlbr. було змінено із застосуванням молекулярно-генетичних методів: на цей час вид розглядають як *Caloplaca demissa* (Körb.) Arup, Grube у межах родини Teloschistaceae (Arup, Grube, 1999).

2.3.2. Пара видів чи «криптичні» види?

Понад 10 років тривало дослідження близьких видів *Physcia aipolia* і *P. caesia*, що, згідно з Р. Мобергом (Moberg, 1977), належать до секції *Seasiae* (характеризується пруюнозною поверхнею слані і апотеціів, принаймні по краях, і від К+ серцевинний шар жовтіє). *Physcia aipolia* і *P. caesia* — приклад пари видів у сенсі, запропонованому Й. Пельтом (Poelt, 1970). Ця концепція пояснює зв'язок між двома близькими таксонами, що майже ідентичні морфологічно, анатомічно і хімічно, але розрізняються лише стратегією розмноження. Так, один із цих видів, *Physcia aipolia*, є первинним видом, що розмножується статево (має апотеції), а *P. caesia* — вторинним, анаморфним, або стерильним, видом, що розмножується вегетативно (має соралі). Види також характеризуються екологічними відміннос-

тями: перший переважно трапляється як епіфіт, другий — як епіліт (рис. 2.8, див. вклейку). Досліджувати цю групу авторів спонукала еволюційна гіпотеза А. Телера (Tehler, 1982), який допускає, що стерильні члени з пари видів не є справжніми видами, а швидше це нестатеві клони, що виникли з материнського виду і мають потенціал як для статевого, так і для безстатевого розмноження.

Спочатку автори використовували у своєму дослідженні лише ITS-послідовності. За даними навіть лише цієї єдиної ділянки було показано, що *P. aipolia* var. *aipolia* і *P. caesia* утворюють монофілетичну кладу, яка є сестринською до іншої монофілетичної кледи, що включає *P. aipolia* var. *alnophila* (Lohtander et al., 2000). Це перший доказ-основа для підвищення рангу *P. aipolia* var. *alnophila* до видового — *Physcia alnophila* (Vain.) Loht., Moberg, Myllys, Tehler, що було реалізовано, однак, пізніше (Lohtander et al., 2009). Філогенію цієї групи видів було проаналізовано детальніше, зокрема до аналізу було взято більше зразків і крім аналізу за ITS-послідовностями включено також дані інтронів у SSU і гена, що кодує білок бета-тубулін (Myllys et al., 2001). Комбінований аналіз за трьома генними локусами показав існування кількох генетично відмінних ліній у *Physcia aipolia/caesia* групі, які, проте, не мають морфологічних відмінностей, що дало підставу авторам припустити наявність «криптичних» видів у групі. Далі автори включили до аналізу дані за mtSSU генною ділянкою, а також дані детального аналізу філогенетичних ліній за морфологічними і хімічними ознаками (Lohtander et al., 2009). Додавання ще одного генного локусу і додатково 52 зразків представників групи підтвердило філогенетичні «криптичні» кладу з високим рівнем підтримки, причому деякі з них корелюють з морфологічними і хімічними ознаками, а отже, потенційно є новими для науки видами.

Автори дійшли висновку, що досліджувана група видів не є прикладом пари видів за Й. Пельтом, оскільки вони виявилися ближчими до інших видів роду, ніж між собою. Вони не є одним видом, як було попередньо допущено (Lohtander et al., 2009; Myllys et al., 2001), і до того ж не є прикладом типових «криптичних» видів, за С. Крокеном і Дж. Тейлором (Kroken, Taylor, 2001), оскільки філогенетичні кладу підтримані морфологічними і/або хімічними ознаками. Навпроти, відповідно до молекулярних даних, ця група видів містить кілька груп, що також мають морфологічні чи/та хімічні відмінності, і, отже, їх можна вважати окремими видами. За нашою думкою, існування феномену «криптичних» видів існує доти, доки ще не знайдені морфологічні та/або хімічні ознаки, які б корегували з цими видами. Отже, логічним є сприйняття цього феномену як перехідного етапу розуміння делімітації певної групи таксонів, але не сталого факту.

2.3.3. Традиційна морфологія чи багатогенна філогенія?

Новий погляд на міжродинні зв'язки

Початок ХХІ ст. у ліхенології відзначився зламаними стереотипами щодо систематичної належності деяких звичайних таксонів лишайників, наприклад: такі широко поширені роди, як *Bacidia*, *Lecania*, (у минулому родина Bacidaceae) і *Toninia* (у минулому родина Lecideaceae), нині розглядають у межах родини Ramalinaceae (Miadlikowska et al., 2007; Naesborg et al.,

2007 та ін.); у минулому анаморфні аскоміцети *Lepraria* і *Leprocaulon* вважають належними до Stereocaulaceae Chevall. (Myllys et al., 2005), *Dimerella* і *Gyalecta* (у минулому Gyalectaceae, Gyalectales) — перший рід належить до родини Coenogoniaceae (Fr.) Stizenb., а другий — до Gyalectaceae (A. Massal.) Stizenb. порядку Ostropales Nannf. (Kauff, Lutzoni, 2002).

Зміни поглядів торкнулися і представників родини Physciaceae (наприклад: Wedin et al., 2000, 2002; Helms, 2003; Miadlikowska et al., 2007). Уперше М. Ведін та співавт. (2000) на основі SSU-філогенії показали, що родини Physciaceae і Caliciaceae у традиційному розумінні утворюють монофілетичну групу. Цю інформацію було важко сприйняти, оскільки таксони родини Caliciaceae, що раніше належали до порядку Caliciales, мають унікальну серед лишайників життєву форму — у радянській літературі її називали «порошкоплідними» лишайниками, але точніше їх суть передає англомовне «pin-lichens» (шпилькові чи кнопкові) або розмовне — «цвяхоподібні» (рис. 2.7, див. вклейку). Уявити родинні стосунки між цвяхоподібними Caliciaceae і накипними, листуватими і кущистими, з різними типами асків таксонами Physciaceae спершу досить важко. У минулому неможливо було допустити таку варіабельність характерних рис у межах будь-якої родини лишайників, оскільки типу росту слані (життєвим формам) надавалось велике значення.

Протягом XIX і XX ст. був поширений погляд на каліціодні лишайники і неліхенізовані гриби як такі, що формують таксон і (або) природну групу. Ця традиція ґрунтувалась на існуванні мазедію, прототунікатних сумок і «цвяхоподібного» апотеція на ніжці (Tibell, 2003). Проте ще до застосування арсеналу молекулярних методів висловлювалися сумніви щодо цих традиційних поглядів — було допущено, що родина Caliciaceae як центральна прототунікатна група належить до основного лишайникового порядку Lecanorales (Wedin, Tibell, 1997). Ці самі автори підкреслили подібність у характеристиках спор і аском у Caliciaceae і Physciaceae. Пізніше, вперше за використання філогенетичного аналізу, оснований на послідовностях SSU rDNA, було проілюстровано, що родини Caliciaceae і Physciaceae формують добре відокремлену монофілетичну групу всередині порядку Lecanorales (Ascomycotina). Показано, що цей зв'язок впливає також із анатомічних даних, особливо з характеру онтогенезу спор, а також розвитку поверхні спор у обох таксонів (Wedin et al., 2000; див. рис. 2.5, б, в). У подальшому для ґрунтовнішої перевірки своєї гіпотези М. Ведін з колегами додали до аналізу послідовностей SSU rDNA локус також послідовності за nITS rDNA і mtSSU rDNA локусами (Wedin et al., 2002), що підтвердило сформульовану раніше гіпотезу і дало змогу виявити у проаналізованих таксонах 2 основні групи з високим рівнем підтримки: «*Buellia*-» і «*Physcia*-» групи. Л. Тібель для підтримки цієї гіпотези додав дані щодо інтронів у LSU rDNA (Tibell, 2003), але його дані виявилися недостатніми ані для підтримки, ані заперечення міжродинних зв'язків, однак допомогли вирішити питання зі ступенем підтримки окремих родів у Caliciaceae s. str. П'ятигенна філогенія серед Lecanoromycetes (Miadlikowska et al., 2007) підтвердила гіпотезу М. Ведіна та ін. (2000, 2002) і зробила її загальноприйнятною (Dictionary ..., 2008; див. рис. 2.3).

2.3.4. Підтвердження морфологічних даних молекулярно-філогенетичними методами

Останнім часом можна спостерігати одночасне або майже одночасне застосування методів традиційної морфології і молекулярної філогенії до таксонів родини Physciaceae s. l. Так, заново виділений з *Buellia* s. l. рід *Tetramelas* (Marbach, 2000) і таксономічно-флористичні нотатки до роду (Nordin, 2004) доповнені філогенетичною підтримкою (Nordin, Tibell, 2005).

Іншим прикладом є незалежне опрацювання представників нового роду *Endohyalina* з погляду традиційного морфологічного (Giralt et al., 2010a,b) і комплексного підходів із застосуванням молекулярно-філогенетичних методів (Nadyeina et al., 2010). Незважаючи на детально розроблений арсенал анатомо-морфологічних ознак для розмежування таксонів Physciaceae, все ще існує низка видів з невизначеним (сумнівним) родовим статусом, що мають ознаки кількох родів одночасно. Такі таксони у літературі називають несумісними, або «гібридними» (англ. 'extraneous'), оскільки вони характеризуються кількома ознаками, що підкреслюють їх належність до двох родів одночасно. Види зі згаданого нового роду *Endohyalina* є прикладом таких таксонів.

2.4. МАТЕРІАЛИ ДО ТАКСОНОМІЇ РОДУ *RINODINA* (PHYSCIACEAE, LICHENIZED ASCOMYCOTINA) З ВИКОРИСТАННЯМ КОМБІНОВАНИХ ДАНИХ ITS I mtSSU rDNA ГЕНІВ

Космополітний рід *Rinodina* (Ach.) Gray включає понад 265 видів (Kirk et al., 2008), поширених в обох півкулях від полярних до тропічних широт. Детальні таксономічні обробки опубліковані для епілітних видів *Rinodina* з Європи (наприклад: Mayrhofer, Poelt, 1979; Mayrhofer, 1984a; Giralt, 2001), Африки (наприклад: Mayrhofer, 1984a; Matzer, Mayrhofer, 1996), Азії (наприклад: Mayrhofer, 1984a), Австралазії (наприклад: Mayrhofer, 1983, 1984b; Kaschik, 2006) і для епіфітних видів *Rinodina* з Європи (наприклад: Ropin, Mayrhofer, 1993, 1995; Giralt, Mayrhofer, 1994, 1995; Giralt, Matzer, 1994) та Північної Америки (наприклад: Sheard, Mayrhofer, 2002). Інші обробки сфокусовані на одиничних видах або групах видів, але у світовому масштабі (наприклад: Mayrhofer et al., 1990; Matzer, Mayrhofer, 1994; Matzer et al., 1998; Mayrhofer et al., 2001). Ключі для визначення видів *Rinodina* розроблено для Великої Британії та Ірландії (Giavarini et al., 2009), Південно-Західної Німеччини (Wirth, 1995), Скандинавії (Mayrhofer, Moberg, 2002), Іберійського півострова (Giralt, 2001), розширеного регіону Сонорської пустелі (Sheard, 2004), Північної Америки в цілому (Sheard, 2010) та Росії (Котлов, 2008).

Види роду *Rinodina* звичайно мають накипну слань, леканоринові апотеції, 2-клітинні коричневі аскоспори з потовщенням внутрішнього шару клітинної стінки і аскоми *Lecanora*-типу. Найважливішим комплексом ознак для визначення видів роду і родової належності взагалі є наявність власного

ексципула, аскоспори і аски. Різноманітні фенотипи, що поєднують ці характеристики, були класифіковані як категорії або «типи» (Zahlbruckner, 1926; Poelt, Maerhofer, 1979; Rambold et al., 1994). Кореляція типів асків з іншими категоріями узгоджується з концепцією двох головних груп у Physciaceae Zahlbr., наприклад: *Physcia*-групи (включаючи переважно накипних представників *Rinodina* і листуватих представників родів *Physcia* (Schreb.) Michx., *Phaeophyscia* Moberg та *Physconia* Poelt серед них) і *Buellia*-групи (включаючи *Buellia* De Not., *Diploicia* A. Massal., *Dirinaria* (Tuck.) Clem., *Pyxine* Fr., *Santesonia* Hale. et Vobis серед них, див. рис. 2.3; рис. 2.4, див. вклейку).

Однак існують цікаві виключення, що поєднують у собі ознаки *Buellia* і *Rinodina*, наприклад: *Buellia lindingeri* Erichsen, *B. parvula* (Maerhofer et Poelt) Maerhofer et Scheid. і *Rinodina insularis* (Arnold) Hafellner. Сучасна загальноприйнята родова концепція *Rinodina* s. l. є поліморфною з визнанням важливості пігментованості аскоспор та утворення внутрішньої клітинної стінки спор (наприклад: Hafellner et al., 1979; Maerhofer, 1982; Kaschik, 2006). Перші філогенетичні аналізи Physciaceae показали, що різниця у цих характеристиках не відображає великі лінії серед *Rinodina*, але вони можуть бути більш специфічними на видовому рівні або нижче (Grube, Arup, 2001; Helms et al., 2003; Kaschik, 2006). Ці роботи підтверджують гіпотезу про парафілетичність роду *Rinodina*, з листуватими і кущистими лініями, що, ймовірно, походять від різноманітних накипних предків.

Усі дослідження, однак, ґрунтувались тільки на даних ITS, які обмежують візуалізацію детальніших (глибоких) гілок-ліній. Ділянки генів mtSSU і nrITS rDNA були використані для вивчення природних взаємозв'язків між лишайниковими родинами Physciaceae і Caliciaceae Chevall. (Wedin et al., 2002). Цей аналіз включав лише 3 види роду *Rinodina*, що виявилися близькими до листуватих родів *Physcia* і *Anaptychia* Körb. у межах *Physcia*-групи. Г. Гельмс з колегами (Helms et al., 2003) включили 6 видів роду *Rinodina* у філогенію окремих Physciaceae і 20 видів у філогенію усіх Physciaceae з використанням лише даних ITS ділянки. Варіабельність серед некодуючих ділянок ITS гена є показовою для розрізнення таксонів на видовому рівні (Mullys et al., 2001; Kaschik, 2006), тоді як ділянка mtSSU rDNA гена є консервативнішим генним локусом, що дає змогу узагальнювати взаємозв'язки між родами (Crespo et al., 2001; Wedin et al., 2002). Комбінований (комплексний) аналіз з використанням обох генних ділянок nrITS і mtSSU rDNA має бути цінним для розрізнення родів або груп видів у межах роду.

Ми перевірили філогенетичну важливість головних ознак, які були використані для розмежування видів роду *Rinodina*, а також філогенетичне положення деяких «несумісних» видів серед представників родів *Rinodina* і *Buellia* (*Buellia lindingeri*, *Buellia parvula* та *Rinodina insularis*) з використанням молекулярних даних за генами ITS і mtSSU rDNA.

2.4.1. Матеріали та методи

Збір матеріалу. Більшість зразків лишайників, вибраних для молекулярного аналізу, були зібрані протягом 2005—2007 рр. у Австрії, Україні, Росії, Швеції та Греції (о-в Крит) і знаходяться у гербаріях GZU або KW. Інші

послідовності запозичені з генобанку NCBI. До того ж, позичено гербарний матеріал у таких публічних гербаріях та особистих колекціях: G, M, SZU, hb. Groner, hb. Vězda and hb. Zimmermann.

Матеріал перевірено з використанням стереомікроскопа та мікроскопа з високою роздільною здатністю. Тонкошарову хроматографію (ТШХ) проведено за стандартною методикою (напр.: Orange et al., 2001).

Екстракція ДНК, полімеразна ланцюгова реакція (ПЛР, ампліфікація), секвенування ДНК і вирівнювання послідовностей. Лишайникові зразки були ретельно перевірені на наявність будь-якої зовнішньо помітної інфекції іншими організмами. Загальну екстракцію ДНК проведено з апотеціїв за модифікованим СТАВ-методом, як описано у статті (Cubero et al., 1999). Екстракти ДНК були використані для ПЛР ампліфікації ITS-ділянки ядерної rDNA і SSU-ділянки мітохондріальної ДНК. Для ПЛР ядерної рибосомальної ITS-ділянки були використані праймери ITS1F (Gardes, Bruns, 1993) і ITS4 (White et al., 1990), для ділянки мітохондріального гена SSU — праймери mtSSU1 і mtSSU3R (Zoller et al., 1999). ПЛР проведена з використанням Applied Biosystems Gene Amp PCR System 2400. ПЛР-продукти були очищені з QIAquick PCR Purification Kit (QIAGEN, Vienna) відповідно до протоколу. ПЛР-продукти секвеновані за допомогою BigDyeTerminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit (Applied Biosystems, Vienna) відповідно до наданих інструкцій. Послідовності отримано на ABI 310-автоматичному секвенаторі (Applied Biosystems, Vienna). Послідовності обох ланцюгів були об'єднані та скореговані на AutoAssembler Software (Applied Biosystems, Vienna) і після цього використані для вирівнювання у BioEdit (<http://jwbrown.mbio.ncsu.edu/BioEdit/bioedit.html>) разом із послідовностями, вибраними для аналізу з генобанку NCBI. Вирівнювання проведено автоматично з використанням Clustal алгоритму із стандартними налаштуваннями у BioEdit і далі удосконалено вручну. Вихідні дані nrITS і mtSSU rDNA об'єднані у BioEdit і складені з 1237 нуклеотидів для 44 таксонів.

Філогенетичний аналіз. Під час філогенетичного аналізу, що ґрунтується на об'єднаних вихідних даних nrITS і mtSSU rDNA, було побудовано парсимонічне дерево у програмному пакеті PAUP*4.08b (Swofford, 2002), з використанням heuristic search із 1000 повторів випадкових додавань послідовностей. З матриці даних були виключені 73 сумнівні (неоднозначні) позиції, інтервали трактовані як відсутні дані. Філограма побудована із застосуванням байєсівського підходу як засобу MrBayes 3.0b4 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). Значення підтримки за даними аналізу розглядали як вагомні, якщо вони перевищували 0,95. Філогенетичне дерево було візуалізовано з програми Tree-View (Page, 1996). Ми використали *Rhizocarpon geographicum* (L.) DC. як зовнішню групу (Grube, Arup, 2001).

2.4.2. Результати

Ми отримали 47 нових послідовностей (26 nrITS ділянки і 21 mtSSU rDNA ділянки) з 19 накипних видів Physciaceae (переважно роду *Rinodina*). Проаналізовані види розподілено поміж двох груп, що відповідають уже

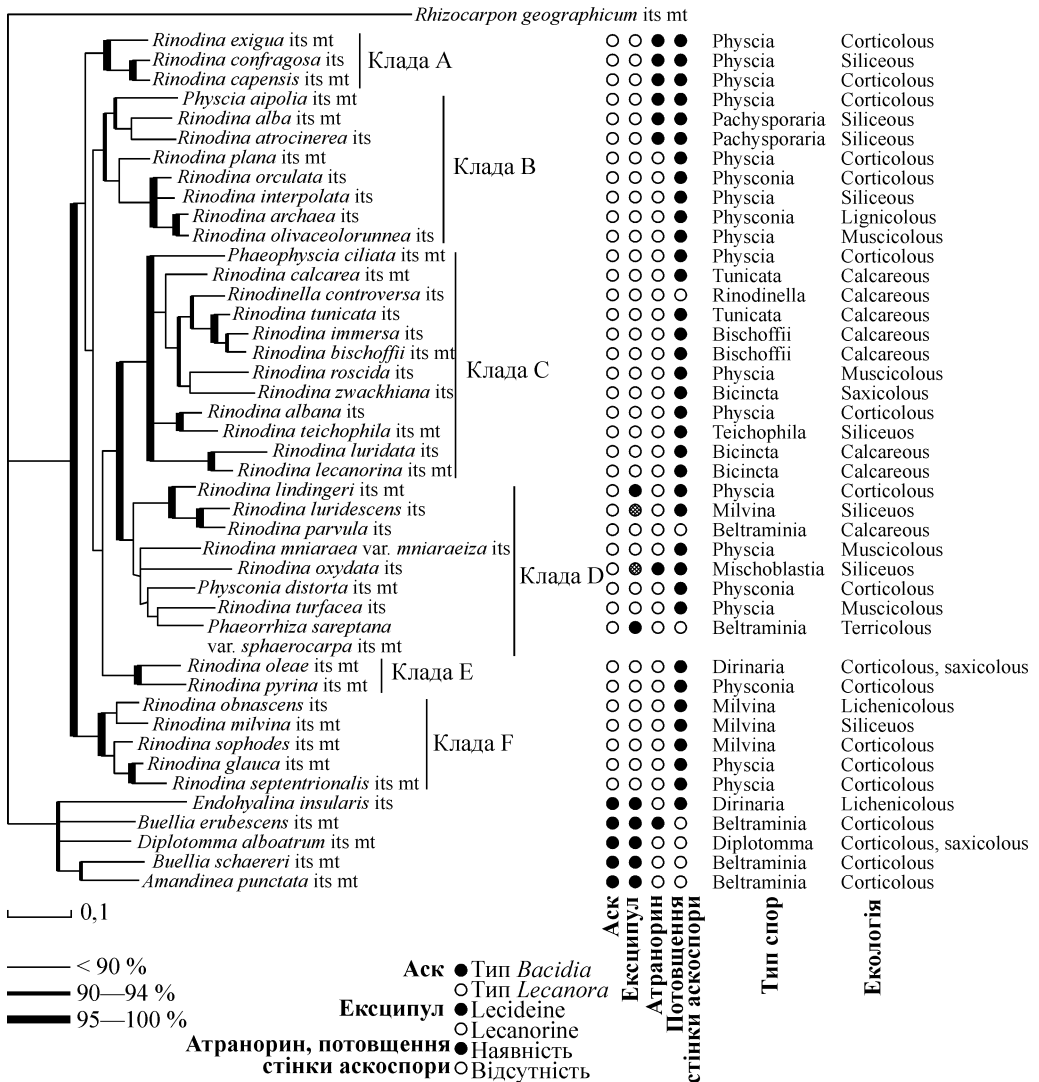


Рис. 2.9. Байєсівська консенсусна nrITS і mtSSU rDNA філогенія окремих представників родини Physciaceae у порівнянні з фенотипичними й екологічними ознаками (за матеріалами статті (Nadyeina et al., 2010))

наведеним раніше *Buellia*- та *Physcia*-групам (рис. 2.9) (Grube, Agar, 2001; Helms et al., 2003; Kaschik, 2006). Отримано досить низьке генетичне варіювання у *Buellia*-групі, тому було зосереджено увагу на представниках *Physcia*-групи. Комбінований аналіз показав, що всередині *Physcia*-групи розрізняється кілька більш-менш добре підтриманих одиниць (клад) з видами роду *Rinodina*. Ці групи видів *Rinodina* також включають представників інших родів — *Physcia*, *Phaeophyscia*, *Physconia*, *Phaeorrhiza* Н. Maughofer et Poelt та *Rinodinella* Н. Maughofer et Poelt. Крім останніх двох родів, інші характеризуються складнішою морфологічною організованістю, ніж накипні види

роду *Rinodina*, наприклад листуватою сланню з великою кількістю фенотипічних ознак, що таксономічно цінніші, ніж ті, що знайдені у накипних групах.

Монофілетична клада А з високим рівнем підтримки включає тільки 3 види — *Rinodina exigua* (Ach.) Gray, *R. confragosa* (Ach.) Kőr. i *R. capensis* Hampe. Всі ці види містять атранорин і мають аскоспори *Physcia*-типу. Клада В із середнім рівнем підтримки включає *Physcia aipolia* (Ehrh. ex Humb.) Fűrng. з *Rinodina alba* Metzler ex Arnold i *R. atrocinerea* (Hook.) Kőr. Останні два епілітні види є близькими і мають аскоспори *Pachysporaria*-типу. Інші види *Rinodina* класи В зростають на корі дерев, крім *R. interpolata* (Stirt.) Sheard, що трапляється на силікатних скелях, i *R. olivaceobrunnea* C.W. Dodge et G.E. Baker, що зростає на поверхні мохів. Більшість видів у межах класи В мають *Physcia*-тип аскоспор, за винятком *R. orculata* Poelt, M. Steiner i *R. archaea* (Ach.) Arnold, що мають *Physconia*-тип аскоспор. Окрема субклада у межах класи В з високим рівнем підтримки включає *R. orculata*, *R. interpolata*, *R. archaea* i *R. olivaceobrunnea*. Ці види суттєво різняться за екологією.

Монофілетична клада С з високим рівнем підтримки включає *Phaeophyscia ciliata* (Hoffm.) Moberg i *Rinodinella controversa* (A. Massal.) H. Mayrhofer et Poelt. У межах цієї класи можна розрізнити три субклади, перша з яких складається з кальцефільних епілітних видів — *Rinodinella controversa*, *Rinodina tunicata* H. Mayrhofer et Poelt, *R. immersa* (Kőr.) Arnold, *R. bischoffii* (Hepp) A. Massal., *R. zwackhiana* (Kremp.) Kőr., i несподівано до цієї групи входить також зростаюча на мохах *R. roscida* (Sommerf.) Arnold. Друга субклада включає види з *Teichophila*-типом аскоспор (*R. teichophila* (Nyl.) Arnold i *R. albana* (A. Massal.) A. Massal.). Третя субклада включає види, що трапляються на кальцієвмісних скелях з *Bicincta*-типом аскоспор — *R. luridata* (Kőr.) H. Mayrhofer i *R. lecanorina* (A. Massal.) A. Massal.

Ми виділяємо класу D з прагматичних причин, хоча вона не є монофілетичною. Клада включає види роду *Rinodina* з невизначеними (дискусійними) взаємозв'язками, а також *Physconia distorta* (With.) J. R. Laundon i *Phaeorrhiza sareptana* (Tomin) H. Mayrhofer et Poelt. Добре підтримана монофілетична субклада складається з *R. luridescens* (Anzi) Arnold разом з морфологічно подібними видами *Rinodina lindingeri* (Erichsen) Giralt et van den Boom i *R. parvula* H. Mayrhofer et Poelt. Усі види цієї класи мають різні типи ексципула і аскоспор, а також трапляються на різних субстратах. Однак взаємозв'язки видів цієї класи з іншими лініями у роді *Rinodina*, включаючи класу С, залишаються недостатньо ясними. Клада Е складається з 2 видів — *Rinodina oleae* Bagl. з *Dirinaria*-типом аскоспор i *R. pyrina* (Ach.) Arnold з *Physconia*-типом аскоспор. Монофілетична клада F включає види з *Milvina*-типом аскоспор — *Rinodina obnascens* (Nyl.) H. Olivier, *R. milvina* (Wahlenb.) Th. Fr., типовий вид роду *R. sophodes* (Ach.) A. Massal., а також пару близьких видів з *Physcia*-типом аскоспор, зростаючих на корі — *R. glauca* Ropin i *R. septentrionalis* Malme (рис. 2.9).

Проаналізовані види *Buellia*-групи належать до родів *Amandinea* M. Choisy, *Buellia*, *Diplotomma* Flot. i *Endohyalina* Marbach. Фенотипічно незвичайна *Endohyalina insularis*, яку раніше зараховували до роду *Rinodina*, є відмінною від цього роду, і, відповідно до наших даних, однозначно входить до *Buellia*-групи (рис. 2.9).

Нижче наведено таксономічні узагальнення для згаданих видів.

Endohyalina insularis (Arnold) Giralt, van den Boom et Elix *Mycological Progress* 9: 44 (2010). — *Buellia saxatilis* f. *insularis* Arnold, *Verh. zool.-bot. Ges. Wein* 46: 119 (1896). — *Rinodina insularis* (Arnold) Hafellner, *Beih. Nova Hedwigia* 62: 87 (1979).

Тип: Німеччина: South Tirol, Plan (Südtirol, Gröden, Augitporphyg oder plan gegen das Sellajoch), Aug. 1895, Arnold (М — голотип).

Згідно з філогенетичним аналізом, який ґрунтується на даних послідовностей nrITS- і mtSSU-ділянок, *Endohyalina insularis* не входить до монофілетичної гілки з іншими видами роду *Rinodina*, але приєднується до групи *Buellia* s. l. (рис. 2.9) (Kaschik, 2006, як '*Rinodina*' *insularis*). Морфологічно *Endohyalina insularis* має лецидеїнові апотеції, *Dirinaria*-тип аскоспор і *Bacidia*-тип асків, подібно до інших представників *Buellia* s. l. Це ліхенофільний лишайник, що зростає на лишайниках з групи *Lecanora rupicola* (L.) Zahlbr. (Rambold et al., 1994). Первинно вид було описано як *Buellia saxatilis* f. *insularis* (Arnold, 1896). Комбінація, що підкреслює належність таксона до роду *Rinodina*, була основана переважно на потовщенні клітинної стінки аскоспор у цього виду (Hafellner, 1979), до того ж було припущено, що ліхенофільні види роду *Rinodina* можуть втрачати водорості у ексципулі. На основі типу аска і структури ексципула, характеристик аскоспор і молекулярних даних ми приймаємо цей вид як *Endohyalina insularis*. Під *Endohyalina* описано Б. Марбахом (Marbach, 2000).

Вид широко поширений. У Європі знайдений на Британських островах, у Франції, Греції, Італії, Австрії, Румунії (наприклад: Hafellner, 1979; Mayrhofer, Poelt 1979; Mayrhofer, 1984a; Triebel et al., 1991; Calatayud et al., 1995; Giralt, 2001; Hitch, 2006), Макаронезії (наприклад: Hafellner, 1995) і Туреччині (Halicı et al., 2005). У Північній Америці вид відомий з Арізони та Британської Колумбії (Triebel et al., 1991; Sheard, 2004). Вид знайдено у Південній півкулі — у Австралії, Новій Зеландії і Чілі (Triebel et al., 1991; Mayrhofer, Lambauer, 2004; Kaschik, 2006; Hafellner, Mayrhofer, 2007).

Проаналізовано зразки: Греція (о-в Крит), 1942, Rechinger (М), зростає на слані лишайника *Tephromela atra*).

Rinodina lindingeri (Erichsen) Giralt et van den Boom, *Bryologist* 113: 101 (2010). — *Buellia lindingeri* Erichsen, *Hedwigia* 66: 281 (1926).

Тип: Іспанія: Macaronesia, Canary Islands, Tenerife, Mesa Gallardina near Laguna, on *Agava americana*, 750 m, 1917, L. Lindinger (НВ — голотип).

У нашому філогенетичному вивченні *R. lindingeri* належить до *Physcia*-групи і тісно пов'язаний з *R. luridescens* і *R. parvula* (рис. 2.10). Це підтверджує попередні дані філогенетичного аналізу, оснований на ITS-ділянці, де *Rinodina lindingeri* не було підтримано у групі *Buellia* s. l. (Grube, Arup, 2001; Molina et al., 2002; Wedin et al., 2002; Helms et al., 2003; Kaschik, 2006, усі знахідки як *Buellia lindingeri*).

Вид має лецидеїнові до псевдолеканоринових апотеції, *Physcia*-тип аскоспор і *Lecanora*-тип асків (Giralt, Matzer, 1994; Rambold et al., 1994; Giralt et al., 2010a) (рис. 2.10). Вид було описано як *Buellia lindingeri* (Erichsen, 1926) з матеріалом із Макаронезії, пізніші знахідки виду також з цього регіону (Giralt, Matzer, 1994; Giralt et al., 2010a).

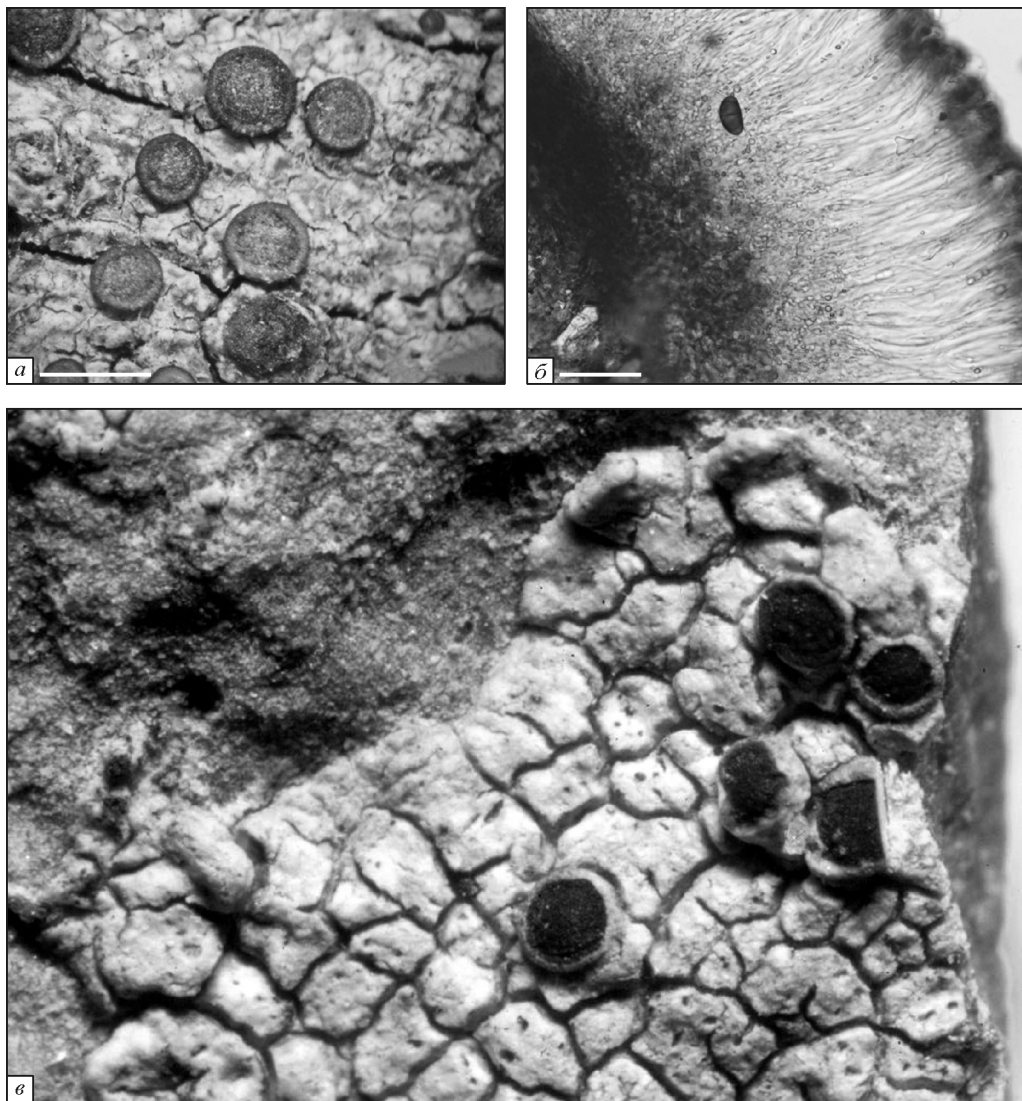


Рис. 2.10. Види роду *Rinodina* з «гібридними» ознаками:

a — трохи ареальована слань із сидячими лецидеїновими апотеціями з власним краєм, що виступає, у *Rinodina lindingeri* (лінійка 1 мм); за даними М. Гіралт і співавторів (Giralt et al., 2010); *б* — розтин через апотецій *Rinodina lindingeri*, де видно коричневу нижню частину гіпотеція з рясними краплями олії і гіменій з олійними парафізами, а також спору *Physcia*-типу (лінійка — 50 мм); наведено за даними М. Гіралт зі співавторами (Giralt et al., 2010); *в* — ареальована слань із сидячими леканоріновими апотеціями у *Rinodina parvula* (фото К.М. Шейдеггера)

Проаналізовано зразки: Іспанія, Канарські о-ви: Fuerteventura: Morro de la Cruz, с. 600 m, 2006, Zimmermann (hb. Zimmermann).

Rinodina parvula H. Mayrhofer et Poelt Bibl. Lich. 12: 138 (1979).

Тип: Македонія: Sar planina, Rudoka, Popova sapka W Tetovo, nge W der Bergstation der Bergbahn, ± 2000 m alt., 8 July 1977, Poelt (GZU — голотип).

У нашому філогенетичному аналізі *Rinodina parvula* розташовано всередині *Physcia*-групи, близько до *R. luridescens* (див. рис. 2.9), що підтверджує дані попередніх дерев, побудованих на основі ITS (Grube, Arup, 2001; Helms et al., 2003; Kaschik, 2006). Незважаючи на загальну подібність сланевих ознак, характеристик апотеція та субстрату *R. parvula* і *R. lecanorina* (рис. 2.10, клада С), ці два види чітко розрізняються типами аскоспор, *Buellia*- і *Bicineta*-типамі, відповідно. Їх поверхнева морфологічна подібність може бути причиною численних хибних визначень *R. parvula* як *R. lecanorina*. Зразок *R. lecanorina* з гербарію GZU (Mayrhofer 13120, GenBank AF540545, Helms et al., 2003) ми визначили як *R. parvula*. Допускаємо також, що зразок *R. lecanorina*, використаний М. Грубе та У. Арупом (Grube, Arup, 2001; M283, GenBank AF250810), належить до *R. parvula*, відповідно до позиції цього зразка на опублікованому в їх статті філогенетичному дереві, де він близький до *R. lindingeri* (як *Buellia lindingeri*). *Rinodina parvula* характеризується криптолеканориновими до леқаноринових апотеціями, *Beltraminea*-типом аскоспор і *Lecanora*-типом асків (Rambold et al., 1994). Вид було описано як *Rinodina parvula* (Mayrhofer, Poelt, 1979), відповідно до типу апотеція (рис. 2.10, в). Автори підкреслили, що відповідно до типу аскоспор цей вид може бути тісніше пов'язаний з видами роду *Buellia*. Зазначено, що цей вид заслуговує на окреме порівняльне вивчення з іншими видами роду *Buellia* (Mayrhofer, 1984a). К. Шейдеггер (Scheidegger, 1993) перевів цей таксон до *Buellia* і допустив гіпотетичні взаємозв'язки виду з *Buellia aethalea* (Ach.) Th. Fr. Однак взаємозв'язок з *Buellia* групою не підтриманий нашими філогенетичними даними, і, отже, ми залишаємо цей таксон як *Rinodina parvula*. Вид було описано з Македонії, але він також відомий з Австрії, Швейцарії (Mayrhofer, Poelt, 1979; Mayrhofer, 1984a; Hofmann et al., 1993; Hafellner et al., 2005) та Іспанії (Navarro-Rosinés, Hladun, 1990; Giralt, 2001).

Проаналізовано зразки: Австрія: Styria: Grazer Bergland, Jungfernsprung bei der Ruine Gösting, 1996, Mayrhofer 13120 (GZU). — Італія: Südtirol: Gröden, Unterkofel über St. Ulrich, 1899, Arnold (M). — Швейцарія: Tessin: Adula Alpen, Val Piora, NE-exponierte Abhänge des Föisc über dem Ritomsee, 1984, Mayrhofer 4418 (GZU). — Словаччина: Tatra Magna: pars Belanské Tatry, in monte Vujacic, 1955, Vězda [hb. Vězda, асоційований з *Rinodina bischoffii* і *R. castanomela* (Nyl.) Arnold].

Зазначимо, що коли стаття (Nadyeina et al., 2010) була вже прийнята до розгляду у журналі «The Lichenologist», стало відомо, що інші дослідники дійшли тих самих таксономічних висновків і зробили відповідні комбінації (Giralt et al., 2010a,b). Згадані дослідники оперували лише анатомо-морфологічними даними на дуже багато представленому матеріалі, але не застосовували методів молекулярної філогенії. Висновки вони зробили завдяки великому обсягу проаналізованого матеріалу, тоді як ми зробили ті самі узагальнення, лише проаналізувавши кілька зразків.

У нашому вивченні ми перевірили філогенетичне положення фенотипічно особливих видів *Buellia lindingeri*, *B. parvula* і *Rinodina insularis*, чие систематичне положення було дискусійним (Scheidegger, 1993; Helms et al., 2003; Kaschik, 2006; Giralt et al., 2010a,b). За даними аналізу, *Buellia lindingeri*

і *B. parvula* належать до роду *Rinodina*, хоча перший вид має лецидеїновий ексципул, а другий характеризується *Buellia*-типом аскоспор. Обидва види філогенетично близькі до *Rinodina luridescens* (див. рис. 2.9, клада D), який відрізняється типом ексципула і типом спор. Ця гілка (клада) становить особливий інтерес, оскільки показує вражаючу фенотипічну варіабельність серед накипних видів. Очевидно, морфологічна еволюція таксономічно важливих рис є динамічнішою серед клад *Physcia*-групи, яка може ускладнити узгоджене використання характеристик, які традиційно вживають для класифікації.

Аналогічно М. Гіралт з колегами перевели *Rinodina insularis* до роду *Endohyalina* (Giralt et al., 2010b). Цей вид розміщується серед видів *Buellia*-групи, незважаючи на потовщення клітинної стінки аскоспори, яка завжди попередньо була характеристикою представників роду *Rinodina*.

Проведений нами комплексний аналіз за генами nrITS і mtSSU rDNA підтвердив монофілію *Buellia*- і *Physcia*-груп, а також гетерогенність у роді *Rinodina* (Grube, Arup, 2001; Fig. 1; Helms et al., 2003; Kaschik, 2006). Ми намагалися оцінити кореляцію деяких анатомічних, морфологічних, хімічних і екологічних характеристик з добре підтриманими монофілетичними групами всередині роду *Rinodina*. Наш аналіз показав, що все ще немає особливих діагностичних критеріїв, що можуть бути використані для чіткого розрізнення груп у межах родів *Rinodina* чи *Buellia*. Тип аска узгоджується з розділенням на *Buellia*- і *Physcia*-групи, але тип ексципула є високоваріабельною ознакою у *Physcia*-групі, де деякі види *Rinodina* мають або лецидеїновий, або псевдолеканорининовий чи леканорининовий апотеції (рис. 2.9). Наявність пігментованості гіпотетія є постійною рисою в *Buellia*-групі, а також лише у філогенетично близьких видів *Rinodina lindingeri* і *R. luridescens* з *Physcia*-групи. Наявність атранорину корегує з єдиною кладою А, що об'єднує 3 види *Rinodina* з *Physcia*-типом аскоспор — *R. exigua*, *R. confragosa* і *R. capensis*. Атранорин було також виявлено у двох інших кладах (рис. 2.9). Потовщення стінки аскоспор значно варіює серед досліджених видів. *Physcia*-група може також включати види без потовщення клітинної стінки спор — *Rinodinella controversa*, *Rinodina parvula* і *Phaeorrhiza sareptana*, тоді як до *Buellia*-групи можуть входити види з потовщенням клітинної стінки спор — *Endohyalina insularis* (а також види, що традиційно відносили до видів роду *Hafellia* spp.).

Таким чином, потовщення клітинної стінки аскоспори саме по собі не придатне для розрізнення видів серед *Buellia* і *Physcia* груп. Тип аскоспор не корегує з жодною із субклад на філогенетичному дереві, але ця ознака була більш-менш постійною у менших філогенетичних групах. Розрізнення різних типів аскоспор є корисними тільки під час визначення видів. Субстратна приуроченість досліджуваних видів також є варіабельною серед кожної групи (рис. 2.9). Однак слід зазначити, що різноманітні клади показують як мінімум деяку субстратну приуроченість: клада А включає переважно види на корі дерев, клади В і F об'єднують передусім види на корі дерев і силікатних відслоненнях, клада С — види на карбонатних відслоненнях. Згідно з попередніми результатами нашого екологічного аналізу, інші екологічні уподобання можуть бути також корисними для розрізнення

чітких клад серед *Rinodina* і *Buellia*. Дійсно, деякі мікобіоти показують приуроченість до особливих штамів (рас, ліній) требуксіюїдних фотобіонтів, які, ймовірно, ліпше адаптовані до місцезростань, де трапляються певні види лишайників. Класичні морфологічні й анатомічні ознаки мають бути переоцінені і доповнені іншими параметрами, які врешті можуть підтвердити їх використання і для розрізнення родів у родині *Physciaceae*.

* * *

Методи молекулярної філогенії дають змогу візуалізувати деякі первинно приховані закономірності, і у переважній більшості це допомагає остаточно довести припущення, зроблені на основі морфологічних ознак (як для *Endohyliana* чи *Tetramelas*), іноді несподівані з морфологічної позиції — як у випадку зі з'ясуванням систематичного положення ендемічного роду *Coscinocladium*, виявленням реальних видів серед первинно допущених «криптичних» у групі видів *Physcia aipolia/caesia*, виявленням зв'язків між традиційними родинами *Physciaceae* і *Caliciaceae* та належністю самої родини *Physciaceae* s. l. до порядку *Teloschistales*.

MOLECULAR PHYLOGENY AND TAXONOMY IN THE FAMILY *PHYSCIACEAE*

The review shows influence of modern molecular methods application to traditional lichenology. Some examples, illustrating exclusively importance of molecular background in solving questionable issues of taxonomy, are given. The phenomenon of «cryptic species» in lichenology and particular in *Physciaceae* is briefly discussed. Namely, we discuss 1) traditional systematic in family *Physciaceae* and interaction between groups on the recently published molecular-phylogenetic trees; 2) molecular markers and reasonabilities of their applying for lichen systematic questions in different taxa level; 3) solved questions examples — clarifying taxonomic position of sterile genera *Coscinocladium*, interactions between species in «species pair» *Physcia aipolia* and *P. caesia*, supported genera as *Tetramelas* and *Endohyalina*; and, finally, taxonomic position and boundaries of the family *Physciaceae* itself, included newly recognized relations with *Caliciaceae*; 4) special attention are concentrated to one example of extraneous (or «hybrid») species of *Physciaceae* s.l. — following recent publication «Material to the taxonomy of the *Rinodina* with using combined data ITS and mtSSU rDNA» (Nadyeina et al., 2010).

Phylogenetic analysis confirmed the *Buellia* and *Physcia* groups. The analysis revealed a considerable variability of characters traditionally used for classification, especially in the delimitation of the genera *Buellia* and *Rinodina*. While ascus types agree well with the distinction of the *Buellia* and *Physcia* groups, none of the other traditional characters, including excipulum type and ascospore thickening, were consistent within subclades of the *Physcia* group. We suggest that both excipulum type and ascospore characters are rather dynamic in the evolution of *Rinodina* species and only appear consistent in morphologically more complex foliose and fruticose groups, which are characterized by thallus characters not present in the crustose groups. Two recent taxonomic changes are supported by molecular characters: *Endohyalina insularis* (syn. '*Rinodina*' *insularis*) and *Rinodina lindingeri* (syn. '*Buellia*' *lindingeri*). In addition *Rinodina parvula* (syn. '*Buellia*' *parvula*) is reinstated.

**ФІЛОГЕНЕТИЧНИЙ
АНАЛІЗ МІКРОСКОПІЧНИХ ГРИБІВ
РОДІВ *CLADOSPORIUM* ТА *EXORHIALA*
ЗА ЯДЕРНОЮ ДНК**

**3.1. ОСОБЛИВОСТІ ТАКСОНОМІЇ ТА МОЛЕКУЛЯРНОЇ
ФІЛОГЕНІЇ МІЦЕЛІАЛЬНИХ ГРИБІВ КОМПЛЕКСІВ
CLADOSPORIUM SPHAEROSPERMUM, *C. CLADOSPORIOIDES*
І ЧОРНИХ ДРІЖДЖЕПОДІБНИХ ГРИБІВ РОДУ *EXORHIALA***

Нині актуальність правильної видової ідентифікації мікроскопічних грибів не викликає жодного сумніву, особливо з урахуванням ретроспективи наукових поглядів щодо місця мітоспорових мікроміцетів у таксономічних системах. Відомо, що використання класичних морфологічних і фізіологічних ознак у цих грибів дуже часто є недостатнім для ідентифікації конкретних видів. Це зумовлено, з одного боку, невеликою кількістю (порівняно з еукаріотами) морфологічних ознак, які використовують з метою класифікації, з іншого — морфологічними паралелізмами, які спостерігаються в різних, часто філогенетично неспоріднених групах. Тому для таксономії грибів виняткове значення мають дослідження, які ґрунтуються на порівнянні ДНК (геномна або гамма-таксономія). Завдяки відповідним молекулярно-генетичним методам стало можливим, зокрема, проводити практичну якісну ідентифікацію конкретних видів, які цікавлять дослідників (Новое ..., 2003). Останнє є вкрай важливим, коли мова йде про види мікроскопічних грибів, важливих у використанні (біотехнологічні процеси тощо), у фундаментальних та експериментальних дослідженнях, а також мікроскопічних грибів, які є збудниками різноманітних патологічних станів людини.

Серед темнопігментованих мікроміцетів на особливу увагу дослідників заслуговують види роду *Cladosporium*, більшість з яких є звичайними сапротрофними, широко поширеними грибами, трапляються також фітопатогенні, ендofітні, фунгіфільні гриби, патогени людини і тварин (Crous et al., 2007). Представники роду можуть викликати алергічні захворювання, бути звичайними забруднювачами в клінічних лабораторіях. Види роду *Cladosporium* також постійно або часто наявні у пробах з повітря, ґрунту, харчових продуктів, різних фарб, текстилю та інших матеріалів. Види *C. sphaerospermum* і *C. cladosporioides* є визнаними домінантами в грибних комплексах, що руйнують мармурові пам'ятки культури, будівельні матеріали (Власов и др., 2004; Марфенина, Фомичева, 2007; Власов, 2008). Крім того, гриби роду *Cladosporium* часто є об'єктами різнопланових експериментальних досліджень, оскільки їм властиві морфологічні, фізіолого-біохімічні й генетичні ознаки, які зумовлюють їх адаптаційні реакції або стратегії за впливу різних екологічних чинників: зокрема, стійкість до потужної дії різних фі-

зичних і хімічних факторів (ультрафіолетового та іонізуючого випромінювань, ультразвукових коливань, високої концентрації важких металів, нестачі або повної відсутності джерел живлення, тощо) (Жданова, Василевская, 1988; Zhdanova et al., 2000; Levetin et al., 2001; Карпенко, 2003; Fomina et al., 2005; Павличенко, 2009; Кондратюк, 2010a).

Протягом останніх років рід *Cladosporium*, який охоплює понад 770 назв (Dugan et al., 2004), зазнав інтенсивної таксономічної ревізії як за морфологічними, так і молекулярними даними (Braun et al., 2003; Schubert, 2006, 2007; Bensch et al., 2010; Crous, Groenewald, 2011; Crous et al., 2011). Рід *Cladosporium* Link був описаний Лінком у 1916 р. Він включав 4 види, зокрема і *C. herbarum*, що є типовим видом роду. В 1950 р. Вон Аркс (von Arx) установив, що *Mycosphaerella tassiana* (De Not.) Johanson є телеоморфою цього виду. Однак на основі філогенетичного аналізу за малою субодиницею ядерної ДНК (SSU nDNA) більшість видів роду *Mycosphaerella*, в тому числі типовий вид роду *M. punctiformis* (Pers.) Starbäck, утворюють окрему гілку в складі родини *Mycosphaerellaceae*. При цьому *M. tassiana* займає ізольоване місце в іншій гілці (Braun et al., 2003). Тому для *M. tassiana* була запропонована нова класифікація, зокрема *Davidiella tassiana* (de Not.) Crous, U. Braun як типовий вид нового роду *Davidiella*.

Для таксономії комплексу видів *C. sphaerospermum* (зокрема для розмежування окремих видів) найважливішою ознакою визнано рамоконідії (Zalar et al., 2007). З огляду на певні складності в їх отриманні, для дослідження, за даними вказаних авторів, необхідно використовувати семидобові культури (колонії) *C. sphaerospermum* на синтетичному поживному середовищі. Характерною морфологічною ознакою цього виду є майже кулясті дрібні конідії. Переважна більшість видів, подібних до *C. sphaerospermum*, виявляють стійкість до засолення. На основі філогенетичного аналізу та прихованих (cryptic) морфологічних і фізіологічних ознак останнім часом описано 6 нових видів комплексу *C. sphaerospermum*, зокрема *C. halotolerans* і *C. psychrotolerans* (Zalar et al., 2007).

Питання систематики чорних дріжджеподібних грибів (ЧДГ) достатньо складне, хоча в останнє десятиліття досягнутий значний успіх в їх таксономії та філогенії завдяки використанню різноманітних методів, зокрема молекулярної біології (Hoog et al., 2000, 2011). Характерною особливістю ЧДГ є наявність одноклітинної стадії у вигляді дріжджеподібних клітин. Одними із причин важкості ідентифікації ЧДГ є слабка диференціація конідіальних структур і значна варіабельність форм та розмірів клітин. ЧДГ роду *Exophiala* належать до групи анаморфних (мітоспорових) і характеризуються анелідним типом конідієгенезу (в результаті чого утворюються слизисті головчасті утвори з конідій) та філогенетичною близькістю (!!!) до сумчастих грибів порядку *Chaetothyriales*. Якщо телеоморфи відомі, вони належать до роду *Capronia*. У межах порядку майже всі види роду *Exophiala* характеризуються властивістю утворювати клітини, що брунькуються, та диморфізмом, тобто здатністю формувати в різних умовах такі два різні морфологічні типи (форми), як «дріжджі» та «гіфи» (Hoog et al., 2011). Деякі види роду *Exophiala* утворюють фіалідові (верхівкові), ланцюжкові чи симподіальні синанаморфи, що відображають динамічні життєві цикли.

Екотипи *Exophiala* порядку Chaetothyriales морфологічно дуже характерні, тоді як положення представників роду всередині порядку є поліфілетичним, що зумовить у подальшому появу низки нових родових назв.

Представники роду *Exophiala* займають різноманітні екологічні ніші, поширені у природі — на деревині, що гниє, у ґрунті та воді (Саттон і др., 2001). Види цього роду наводять у складі різноманітних угруповань, які, зокрема, пошкоджують кам'янистий субстрат (мармур, будівельні матеріали) у міському середовищі (Власов і др., 2004), карбонатні породи (мармур та вапняк) історичних пам'яток в антропогенно змінених екосистемах (Власов, 2008), поверхні матеріалів конструкцій і техніки російського сегмента міжнародної орбітальної космічної станції (Алехова і др., 2009). Вид *E. moniliae* de Hoog визначено в пробах, відібраних у родовищах пісковика в Польщі (Власов і др., 2006б), *E. salmonis* J.W. Carmich., *E. jeanselmei* var. *jeanselmei* (Langeron) McGinnis et A.A. Padhyede — в пробах повітря та бетону з ознаками руйнації в районах розташування полярних станцій в Західній Антарктиці (Власов і др., 2006а).

До складу роду *Exophiala* входять численні види потенційних опортуністів чи патогенів, які викликають захворювання у імунокомпетентних людей. На сьогодні в Росії у відповідності до сучасних санітарних правил (СП..., 2008) *Exophiala* spp. віднесено до IV групи патогенності. Найнебезпечнішим патогенним представником роду *Exophiala*, збудником підшкіряного дисемінованого феогіфомікозу є *E. dermatitidis* (Kano) de Hoog, який здатен також виявляти нейротропну дію в організмі практично здорових осіб (Саттон, 2001; Sudhadhan et al., 2008). Представникам виду *E. spinifera* (H.S. Nielsen et Conant) McGinnis притаманні остеотропні властивості (Li et al., 2008), вони є збудниками підшкіряного феогіфомікозу (Саттон і др., 2001), *E. asiatica* D.M. Li, R.Y. Li, de Hoog et D.L. Wang спричиняє дисеміновані інфекції (Li et al., 2009). Здатність цих видів рости при 37—40 °С, за даними Badali та співавт. (2008), є головним фактором, що зумовлює вірулентність у представників порядку Chaetothyriales. Однак у літературі є різні відомості щодо здатності видів роду *Exophiala* рости за температури 40 °С. Так, Д. Саттон зі співавт. (2001) наводять дані щодо можливостей росту при 40 °С тільки для представників *E. dermatitidis* та низки штамів *E. moniliae* de Hoog. Останнім часом для багатьох ізолятів роду *Exophiala* часто констатують відсутність такої риси, як термотолерантність, однак незважаючи на це, вказані гриби пов'язані з багатьма хворобами, зокрема у представників тваринного світу. До найперших відомостей про захворювання риб, що були спричинені чорними грибами, слід віднести роботи Reichenback-Klinke (1956, цит. за: Hoog et al., 2011). Carmichael (1966, цит. за: Hoog et al., 2011) описав вид *E. salmonis*, що був збудником церебральних патологій. Епізоотії, спричинені представниками цього виду, призводили до загибелі 40 % особин у рибних господарствах у м. Калгарі (Calgary, Канада). Вода, в якій вирощувалась риба, надходила з підземних джерел з температурою 12—14 °С. З вісцеральною симптоматикою була пов'язана патологія, спричинена *E. salmonis* у Шотландії. В літературі є дані щодо вісцеральних інфекцій атлантичного лосося (*Salmo salar*) із канадських рибних ферм;

епізоотій, що тривали декілька років у Норвегії на фермах з розведення атлантичного лосося; загибелі 50 % лосося внаслідок виникнення інфекцій (вісцеральних інвазій), спричинених *E. psychrophila* O.A. Pedersen et Langvad після перенесення особин риб до морської води (Hoog et al., 2011).

Г. Хуг з колегами (Hoog et al., 2011) провели таксономічну ревізію представників роду *Exophiala*, виділених із холонокровних тварин, захворювання яких були спричинені чорними дріжджеподібними грибами: вказаними авторами проаналізовано збудників захворювань 18 видів риб (зубатки, акули, силача королівсько-георгіївського та ін.), лабораторних і морських жаб, галапагоської черепахи та інших представників цих тварин, зокрема безхребетних (краба мангрового з Бразилії, дощового черв'яка, двостулкових моллюсків). Факти виявлення інфекцій у риб, амфібій, а також у безхребетних, засвідчують, що крім термотолерантності представникам порядку Chaetothyriales притаманні інші невід'ємні риси, що зумовлюють їх вірулентність і, відповідно, спричинюють виникнення інфекцій (патологій).

З огляду на широку екологічну амплітуду міцеліальних грибів роду *Cladosporium* і чорних дріжджових грибів роду *Exophiala* й здатність представників деяких видів указаних родів грибів спричинювати патологічні стани людини та тварин, з'ясування їхньої видової приналежності є актуальним і потребує здійснення відповідних досліджень.

3.2. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Матеріалом для досліджень слугували чисті культури грибів (види роду *Cladosporium* й чорні дріжджеподібні гриби), які підтримуються в колекції мікроскопічних грибів навчально-наукового центру (ННЦ) «Інститут біології» Київського національного університету імені Тараса Шевченка (ФСКУ). Гриби роду *Cladosporium* ізолювані нами із різноманітних субстратів: синтетичного клею (клей-олівець) — 3 ізоляти (Т2 — ФСКУ314, Т5 — ФСКУ313, Т7 — ФСКУ318); акрилового та силіконового герметиків у ванній кімнаті та в душовій кабіні житлових приміщень у м. Києві — 2 ізоляти (відповідно Т3 — ФСКУ315 та Т8 — ФСКУ414); синтетичного середовища Болда (контамінант культури водоростей *Chlorococcum vacuolatum* Star 1955 (АСКУ 544) колекції мікроводоростей кафедри ботаніки ННЦ «Інститут біології») — 1 ізолят (Т6 — ФСКУ362); повітря житлового приміщення м. Вишгород Київської обл. і чорної плісняви на лишайнику на бетонній поверхні у Львівській обл. — 2 ізоляти (Т1 — ФСКУ321, Т4 — ФСКУ322). ЧДГ (Т9 — ФСКУ304) ізолювані нами з чорних нашарувань на поверхні полімерного шва всередині душової кабінки між стінками кабінки та ванної кімнати приватного будинку в м. Київ (Кондратюк, 2010б). Надалі (для зручності оперування з даними досліджень) ізоляти позначено Т1 — Т9. Для виділення та ідентифікації використовували поживні середовища: сушло-агар (СА), картопляно-глюкозний агар (КГА), агаризовані середовища Чапека—Докса Сабуро, СА із різним вмістом хлориду натрію (17 і 20 %),

синтетичне середовище SNA (Методы..., 1982; Samson et al., 2004; Zalar et al., 2007). Ідентифікацію ізольованих чистих культур за морфологічними ознаками здійснювали із використанням визначників грибів (Ellis, 1989; Domsgh et al., 1980; Hoog et al., 2000; Samson et al., 2004). Описи морфології колоній та конідієгенних структур уточнювали із залученням сучасних даних, висвітлених у статтях (Crous et al., 2007; Zalar et al., 2007; Dugan et al., 2008; Bensch et al., 2010; Hoog et al., 2011).

Ядерну ДНК ізолювали з грибного міцелію, отриманого із колоній грибів, що культивували на КГА з використанням відповідного UltraClean™ Microbial DNA isolation Kit (MoBio Laboratories, Inc., Solana Beach, CA, USA), згідно з протоколами виробника. Для секвенування ITS1/ITS2-ділянки застосовували праймери ITS та ITS4 (Fedorenko, 2009). Отримані послідовності вирівнювали, використовуючи відповідні програми (CLUSTAL та MAFFT), і вручну. Отримані нуклеотидні послідовності були порівняні з послідовностями, наявними в базі даних генобанку (NCBI GenBank) з використанням програми пошуку «МЕГАБЛАСТ». Під час проведення філогенетичного аналізу вид *Cladosporium fusiforme* Zalar, de Hoog et Gunde-Simerman використано як зовнішню групу для досліджених нами таксонів. Для порівняння перевагу надавали послідовностям, що були виділені зі зразків, ідентифікованих монографіями групи грибів роду *Cladosporium* та, відповідно, переданих до генобанку (табл. 3.1).

Т а б л и ц я 3.1. Перелік послідовностей, що були використані в ході філогенетичного аналізу

Вид	Номер послідовності в генобанку	Літературне джерело	Країна
<i>Amorphotheca resiniae</i>	EU040230	Crous et al., 2007	—
	AY251067	Braun et al., 2003	—
<i>Cladosporium cucumerinum</i>	GU248326	Guimaraes et al., 2011	Португалія
	DG780388	Zalar et al., 2007	Словенія
<i>C. fusiforme</i>	DG780389	Те саме	»
	DG780390	» »	Канада
	DG780363	» »	Намібія
	DG780364	» »	»
	DG780365	» »	Словенія
	DG780366	» »	Іспанія
	DG780367	» »	Домініканська Республіка
	DG780368	» »	Словенія
	DG780371	» »	Бразилія
	DG780372	» »	Туреччина
<i>Cladosporium lignicola</i>	DG780373	» »	Ізраїль
	new, T3	Наші дані	Україна
	AF393709	Managbanag et al.	США
	DG780377	Zalar et al., 2007	Італія
	DG780378	Zalar et al., 2007	Бразилія
	DG780379	Те саме	»
	DG780380	» »	Бельгія
	DG780381	» »	Антарктика
DG780382	» »	Німеччина	

3.2. Матеріали і методи досліджень

Продовження табл. 3.1

Вид	Номер послідовності в генобанку	Літературне джерело	Країна
<i>Cladosporium pseudocladosporioides</i>	HM148179	Bensch et al., 2010	Південна Африка
	HM148157	Те саме	Німеччина
	HM148159	» »	Франція
	HM148171	» »	Бразилія
	HM148173	» »	Австралія
	HM148189	» »	Уганда
	HM148191	» »	Словенія
	HM148157	» »	Німеччина
	HM148159	» »	Франція
	HM148175	» »	Південна Африка
	HM148177	» »	» »
	HM148183	» »	» »
	HM148185	» »	» »
	HM148187	» »	Нідерланди
	new T4	Наші дані	Україна
	new T1	» »	»
<i>Cladosporium psychrotolerans</i>	new T6	» »	»
	DG780384	Zalar et al., 2007	Домініканська Республіка
<i>Cladosporium sphaerospermum</i>	DG780386	Те саме	Словенія
	DG780387	» »	»
	DG780343	» »	Нідерланди
	DG780344	» »	Словенія
	DG780345	» »	»
	DG780346	» »	Ізраїль
	DG780347	» »	Словенія
	DG780348	» »	»
	DG780349	» »	»
	DG780350	» »	Росія
	DG780351	» »	Іспанія
	EU570254	Dugan et al., 2008	США
	EU570255	Те саме	Німеччина
	EU570256	» »	»
	EU570257	» »	Південна Африка
	EU570258	» »	» »
AY361990	Zalar et al., 2007	Нідерланди	
AY361992	Те саме	» »	
new T2	Наші дані	Україна	
new T5	» »	»	
new T7	» »	»	
new T8	» »	»	
<i>Cladosporium tenuissimum</i>	HM148221	Bensch et al., 2010	Балі
	HM148203	Те саме	Мозамбік
	HM148219	» »	Венесуела
	HM148217	» »	Лаос
	HM148215	» »	Таїланд
	HM148209	» »	Полінезія
	HM148207	» »	Південна Африка
HM148205	» »	Іран	

Вид	Номер послідовності в генобанку	Літературне джерело	Країна
<i>Cladosporium tenuissimum</i>	HM148199	Bensch et al., 2010	Кот-д'Івуар
	HM148197	Te same	США
<i>Cladosporium perangustum</i>	HM148137	» »	Полінезія
	HM148129	» »	ПАР
	HM148125	» »	Австралія
	HM148137	» »	Полінезія
<i>Engyodontium album</i>	JF779670	Schell et al., 2011	США
	HQ115665	Gorfer et al., 2011	Австрія
	DQ649066	Lucero et al.	США
	AM921716	Sanchez Marquez et al.	Іспанія
	AB106650	Yokoyama et al., 2004	Японія
	AM262419	Sanchez Marquez et al.	Іспанія
	DQ872370	Jasmin et al.	Індія
	BAU35290	Shih et al.	Тайвань
	BAU18961	Te same	»
	Z54110	Te same	»
<i>Exophiala alcalophila</i>	JF747044	Hoog et al., 2011	Данія
	JF747042	Te same	Японія
	JF747043	» »	Бразилія
	JF747041	» »	Японія
	T9 new	Наші дані	Україна
<i>Exophiala angulospora</i>	JF747052	Hoog et al., 2011	Данія
	JF747050	Te same	США
	JF747048	» »	Німеччина
	JF747047	» »	»
	JF747053	» »	»
	JF747051	» »	Нідерланди
	JF747049	» »	Росія
	JF747046	» »	Японія
	JF747075	» »	Німеччина
	JF747073	» »	»
<i>Exophiala castellanii</i>	JF747071	» »	»
	JF747069	» »	Данія
	JN625228	Woo et al.	Гонконг, Китай
	GQ426960	Lian, Hoog, 2010	Нідерланди
	GQ426959	Te same	»
<i>Exophiala jeanselmei</i>	GQ426975	» »	»
	JF747122	Hoog et al., 2011	США
	JF747120	Te same	»
	JF747118	» »	»
<i>Exophiala mesophila</i>	JF747116	» »	Нідерланди
	GQ426958	Lian, Hoog, 2010	»
	GQ426977	Te same	»
	GQ426971	» »	»
<i>Exophiala oligosperma</i>	JF766619	Zalar et al., 2011	Словенія
	JF766617	Te same	»
	JF766615	Zalar et al., 2011	»
	JF766613	Te same	»
<i>Exophiala phaeomuriformis</i>	JF766611	» »	»

Вид	Номер послідовності в генобанку	Літературне джерело	Країна
<i>Exophiala pisciphila</i>	JF747134	Hoog et al., 2011	Німеччина
	JF747132	Те саме	США
	JF747130	» »	Німеччина
<i>Exophiala salmonis</i>	JF747139	» »	Нідерланди
	JF747137	» »	Канада
	JF747138	» »	Нідерланди
	AF050274	Untereiner, Naveau, 1999	Бельгія
	DQ344031	Bohle et al.	Чилі
<i>Exophiala xenobiotica</i>	GU586858	Zhou, Zhang	Китай
	AY213652	Rakeman et al., 2005	США
	AM176667	Molnar, Prillinger	Австрія
	JN625227	Woo et al.	Гонконг, Китай
	GQ426962	Lian, Hoog, 2010	Нідерланди
	EU040232	Crous et al., 2007	—
	EU040233	Те саме	—
<i>Hyalodendriella betulae</i>	EU040234	» »	—
<i>Ochrocladosporium elatum</i>	EU040234	» »	—
<i>Ochrocladosporium frigidarii</i>	EU040237	» »	—
<i>Rachicladospodium luculiae</i>	EU040240	» »	—
<i>Rhizocladospodium argillaceum</i>	EU040243	» »	—
<i>Toxicocladospodium irritans</i>	EU040244	» »	—
<i>Verrucocladospodium dirinae</i>	EU040244	» »	—

Примітка. Тире — немає даних.

3.3. ІДЕНТИФІКАЦІЯ МІКРОСКОПІЧНИХ МІЦЕЛІАЛЬНИХ ГРИБІВ РОДУ *CLADOSPORIUM* ЗА ITS1/ITS2-ДІЛЯНКОЮ ЯДЕРНОЇ ДНК

За морфологічними ознаками частина використаних у дослідженнях ізолятів роду *Cladosporium* була попередньо віднесена нами до видів *C. sphaerospermum* (ізоляти T2, T6) і *C. cf. sphaerospermum* (T3, T5, T7, T8) (Domsch et al., 1980; Саттон и др., 2001; Samson et al., 2004). Всі вони формували щільні оксамитові колонії темно-оливкового кольору з оливково-чорним зворотним боком, кулькоподібні дрібні конідії (діаметром 2,5(3)—3,5(4) мкм). Вказані ізоляти різнилися за кольором гіфів і конідій (від світло- до темно-коричневих), за розмірами та кількістю септ рамоконідій. Ізоляти T1 і T4 попередньо ідентифіковано нами як *C. cf. cladosporioides*: вони формували пухкі темно-зеленувато-оливкові колонії з невисоким повітряним міцелієм, темно-оливковим зворотним боком, характеризувались наявністю дрібних лимонно-подібних конідій (3(5) × 1,5(2) мкм), довгими (завдовжки до 20—35 мкм) та септованими (0—3) рамоконідіями.

У результаті проведеного нами філогенетичного аналізу за послідовностями ділянок ITS1 й ITS2, а також ділянки 5,8 S (скорочено ITS1/ITS2-ділянки) ядерної ДНК досліджені види роду *Cladosporium* розділено так: *C. sphaerospermum* (ізоляти T2, T5, T7, T8), *C. halotolerans* (T3), *C. cf. psychro-*

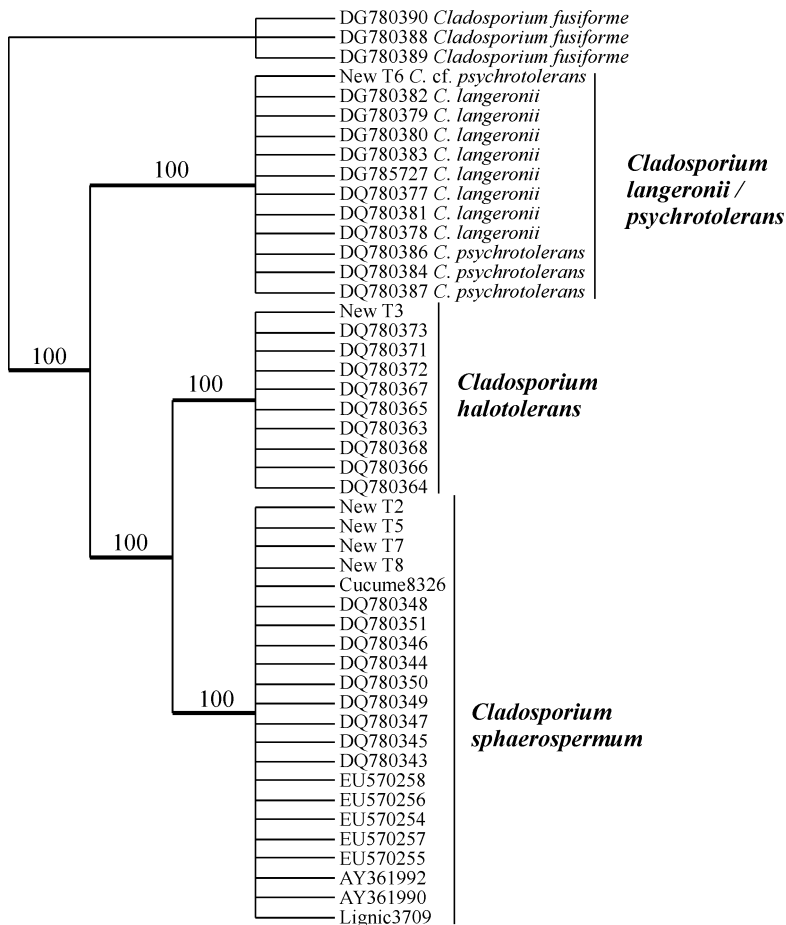


Рис. 3.2. Філогенетичне дерево представників комплексу *Cladosporium sphaerospermum* на основі послідовностей ITS1/ITS2-ділянки ядерної ДНК

tolerans (T6) (рис. 3.1, див. вклейку; рис. 3.2), *C. pseudocladosporioides* (T1, T4) (рис. 3.1, 3.3). Останні 3 види наведені для України вперше.

***Cladosporium sphaerospermum* (complex).**

***Cladosporium halotolerans* Zalar, de Hoog et Gunde-Cimerman.** Вид відомий з пересолених водойм субтропічних районів і приміщень (Zalar et al., 2007), а також із арктичного льоду, фітосфери рослин, відслонень гірських порід, одноразово зі шкіри дельфіна. Декілька штамів цього виду спорадично ізольовані з різних приміщень Європи, Бразилії та США і неодноразово із сольових ванн у Словенії. Декілька разів наведений як невизначений контамінант з рослин, внутрішніх органів хворих жаб і людського мозку. Наявність *C. halotolerans* на гіпсових відкладах (entrapped) на арктичному льоді, а також факт його неодноразового ізолювання із пересолених водойм і, можливо, наявність у шкірі дельфіна є підґрунтям для припущення, що цей вид надає перевагу (гіпер)осмотичним місцезнаходженням. Останнє підтверджується його здатністю рости при 20%-й концентрації NaCl у сере-

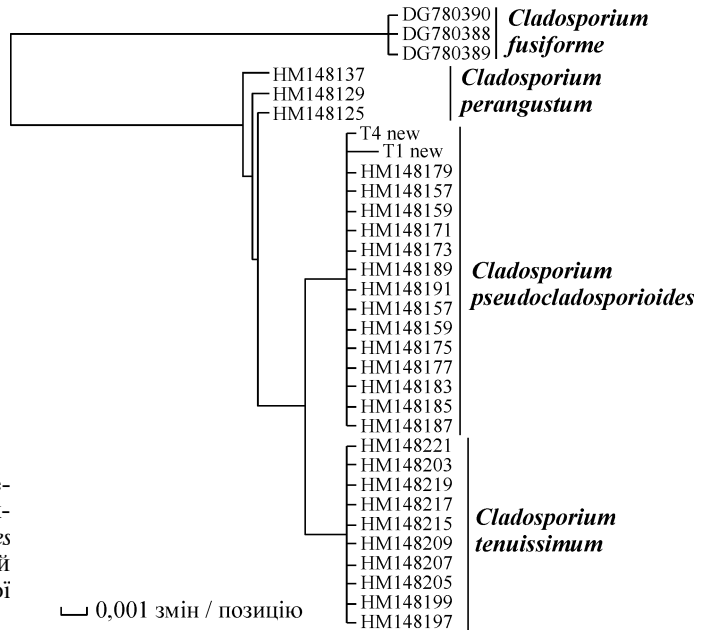


Рис. 3.3. Філогенетичне дерево представників комплексу *Cladosporium cladosporioides* на основі послідовностей ITS1/ITS2 ділянки ядерної ДНК

довищі: П. Залар з колегами (Zalar et al., 2007) наводять дані щодо максимальної стійкості гриба до концентрації солі серед видів цього комплексу. Так, лише 15 % досліджених штамів утворювали колонії на середовищі з 20%-ю концентрацією NaCl після 7 діб культивування, тоді як після 14 діб усі культури росли і спороносили.

Cladosporium halotolerans (ізолят Т3) ми отримали з проб, відібраних у ванній кімнаті житлового приміщення (м. Київ) із темних (майже чорних) плям-нашарувань на акриловому герметику (на стику ванни та стіни). Слід зазначити, що мешканці квартири, в якій було відібрано проби, не менше 2—3 разів на тиждень використовують ванни із застосуванням морської солі.

Cladosporium psychrotolerans Zalar, de Hoog et Gunde-Cimerman. Вид відомий з пересолених водойм Середземного басейну (Словенія). Із відмінних ознак виду є ріст за температури від 4 до 30 °C та максимальної концентрації NaCl 17 % (Zalar et al., 2007).

У наших дослідженнях *C. cf. psychrotolerans* (ізолят Т6) є контамінантом культури водоростей *Chlorococcum vacuolatum*, які підтримуються у колекції мікроводоростей в холодильнику за температури плюс 9—12 °C.

Результати проведеного нами філогенетичного аналізу підтверджують дані П. Залар з колегами (Zalar et al., 2007) про близькість *C. psychrotolerans* та *C. langeronii* за ділянками ITS1/ITS2 ядерної ДНК.

Cladosporium langeronii (Fonteca, Leão et Nogueira) Vuill. (= *Hormodendrum langeronii* Fonteca, Leão et Nogueira) характеризується найнижчою стійкістю до засолення серед усіх видів, подібних до *C. sphaerospermum*. Вид, спочатку описаний як патоген шкіри людини, наведено із таких субстратів: арктичний лід, деревина хвойних дерев і віконних рам Європи, ізольовані також штами з носових виділень людини і мікоризи коріння судинних рослин. Вид *C. langeronii* поширений на всіх континентах без будь-яких переваг до конкретних місцезнаходжень.

Щодо остаточного з'ясування видової приналежності ізоляту Т6 необхідне розмежування видів *C. psychrotolerans* та *C. langeronii*, а отже, проведення додаткових відповідних досліджень.

***Cladosporium sphaerospermum* Penzig.** Крім морфологічних діагностичних ознак виду беруть до уваги такі характерні особливості: відсутність росту при 4 та 37 °С (оптимальний ріст при 25 °С), здатність 89 % усіх досліджуваних штамів утворювати колонії після 7 діб і 96 % — після 14 діб культивування на середовищі з 20%-ю концентрацією NaCl (Zalar et al., 2007).

У наших дослідженнях *C. sphaerospermum* (Т2, Т5, Т7) ізолюваний із проб, відібраних із чорних наскрізних плям і розростань на синтетичному клеї (клей-олівець, який не був у використанні) двох торгових марок українського виробництва (кольорова ілюстрація зразка наведена у публікації (Кондратюк, 2008)). Вказані плями були сформовані монокультурою *C. sphaerospermum*. Крім того, *C. sphaerospermum* (Т8) ізолюваний також із проб, відібраних з чорних нашарувань на силіконовому герметику в душовій кабіні приватного житлового будинку (м. Київ).

Результати проведеного нами філогенетичного аналізу підтверджують також дані Ф. Дугана з колегами (Dugan, 2008) про те, що *C. lignicola* є синонімом *C. sphaerospermum*.

***Cladosporium cladosporioides* (complex).**

***C. cladosporium* (Fresen) G.A. de Vries** звичайний сапротрофний вид, космополіт. Часто трапляється як вторинний контамінант на некротичних частинах багатьох різних рослин-господарів, виділений з повітря, текстилю та інших субстратів. У кількох випадках *C. cladosporioides* наведено як такий, що пов'язаний з легeneвими і шкіряними інфекціями та з іншими проблемами здоров'я людини (Bensch et al., 2010).

Bensch з колегами (2010) наводять перелік проблем, пов'язаних із типіфікацією *C. cladosporioides* і різним трактуванням цього виду. Автори провели таксономічну ревізію цієї групи з використанням мультилокусного секвенування ДНК (у дослідженнях було задіяно 3 гени: ITS1/ITS2-ділянки, гени актину та 1-альфа ген фактора подовження зчитування), які доповнені результатами вивчення морфологічних і культуральних особливостей за методикою, описаною у статті (Schubert et al., 2007).

***Cladosporium pseudocladosporioides* Bensch, Crous et U. Braun.** Автори (Bensch et al., 2010) наводять цей вид з Європи (Франція, Німеччина, Італія, Нідерланди, Румунія, Росія, Словенія), Австралії, Південної (Бразилія, Чилі) та Північної (Канада, США) Америки, Азії (Південна Корея, Індонезія), Нової Зеландії, Африки (Уганда, ПАР), де його знаходили на рослинних матеріалах і плодкових тілах грибів, у ґрунті, повітрі, воді та харчових продуктах.

Для України вид описано вперше. У цілому отримані нами ізоляти чистих культур за морфологічними ознаками колоній, гіфів, рамоконідій та конідій відповідають опису виду *C. pseudocladosporioides*, наведеному в публікації (Bensch et al., 2010). Цей вид морфологічно дуже близький до *C. cladosporioides*. Види розрізняються за розмірами та структурою вторинних рамоконідій: у *C. cladosporioides* вони коротші і дещо вужчі (10—33 × 2,5—4 мкм), несептовані; у *C. pseudocladosporioides* (19—48 × 3—4 мкм, 0—2(—3) — септовані). Локуси та рубчики (hila) конідієгенних клітин у *C. cladosporioides* ширші (діаметр 0,5—2—(2,5) мкм), ніж у *C. pseudocladosporioides* (1,0—1,5 мкм). Характерною морфо-

логічною особливістю *C. pseudocladosporioides* є здатність формувати невеликі мотузкоподібні переплетення кількох гіф. Однак не завжди можна розмежувати ці два види лише за морфологічними ознаками. Досить часто штами, опис морфології яких дещо не вписувався в рамки *C. cladosporioides*, зазвичай включали до «*C. cladosporioides complex*».

Філогенетично види *C. pseudocladosporioides* і *C. cladosporioides* є близькими, однак достатньо відмінні. На думку Бенш з колегами (Bensch et al., 2010), *C. pseudocladosporioides*, очевидно, є комплексом видів, що включає декілька «прихованих» (cryptic) видів, оскільки було виявлено мінливість у досліджених ізолятів. Однак останнє питання залишається відкритим до накопичення достатньої кількості ізолятів (=даних).

3.4. ІДЕНТИФІКАЦІЯ ЧОРНИХ ДРІЖДЖЕПОДІБНИХ ГРИБІВ РОДУ *EXOPHIALA* ЗА ITS1/ITS2-ДІЛЯНКОЮ ЯДЕРНОЇ ДНК

За морфологічними ознаками чиста культура **чорних дріжджеподібних** грибів, ізольованих із чорних нашарувань на поверхні полімерного шва між стінкою душової kabіни та стіною ванної кімнати приватного будинку в м. Києві, була попередньо ідентифікована нами як *Exophiala* sp. На КГА гриби формували гладенькі колонії чорного кольору, діаметром до 2–2,5 см, слизистої консистенції. Гіфальні структури спостерігали на СА дріжджеподібні одноклітинні клітини варіювали за формою та розмірами. Переважали дрібні (4–6 мкм) майже сферичні клітини.

За результатами філогенетичного аналізу, за послідовностями ділянок ITS1 та ITS2, а також ділянки 5.8S ядерної ДНК ЧДГ відібраного нами зразка належать до виду *Exophiala alcalophila* Goto et Sugly (рис. 3.4).

Визначення отриманих нами ізолятів ЧДГ стало можливим завдяки даним Г. Хуга з колегами (Hoog et al., 2011) щодо аналізу результатів ITS-секвенування видів роду *Exophiala*, які були передані до генобанку в 2011 р. Публікація (Hoog et al., 2011) може слугувати першим найвагомим посібником у таксономічній обробці цієї групи, оскільки, як правильно зазначали Зенг та Г. Хуг (Zeng et Hoog, 2007), станом на 2007 р. дані щодо морфологічних і молекулярних ознак видів комплексу *Exophiala* були розпорошені у медичній, ветеринарній та екологічній літературі.

***Exophiala alcalophila* Goto et Sugly.**, in Goto et al., Trans. Mycol. Soc. Japan 22 : 430 (1981). (*Phaeococcomyces alcalophilus* Goto et Sugly., Trans. Mycol. Soc. Japan 22 : 430 (1981).)

За морфологічними ознаками наші зразки *Exophiala* sp. не відрізнялись від опису виду, наведеного Г. Хугом з колегами (Hoog et al., 2011) за типовими колекційними штамами двотижневого віку під час культивування на агаризованому суслі (мальтекстракт агарі — MEA) за температури 24 °С.

Колонії обмежені, здаються слизистими, гладенькі, м'які, темно-янтрано-чорні, випуклі, з добре вираженим краєм. Ініціальний ріст клітин, що брунькуються, пізніше (після 1 міс) стають слабкоопушені з пучками дрібних волосків і залишаються слизистими коло країв. Реверзум коричнево-чорний, іржаво-коричневий пігмент дифундує в агаризоване середовище та забарвлює його. Клітини, що брунькуються, численні, тонко- і товстоша-

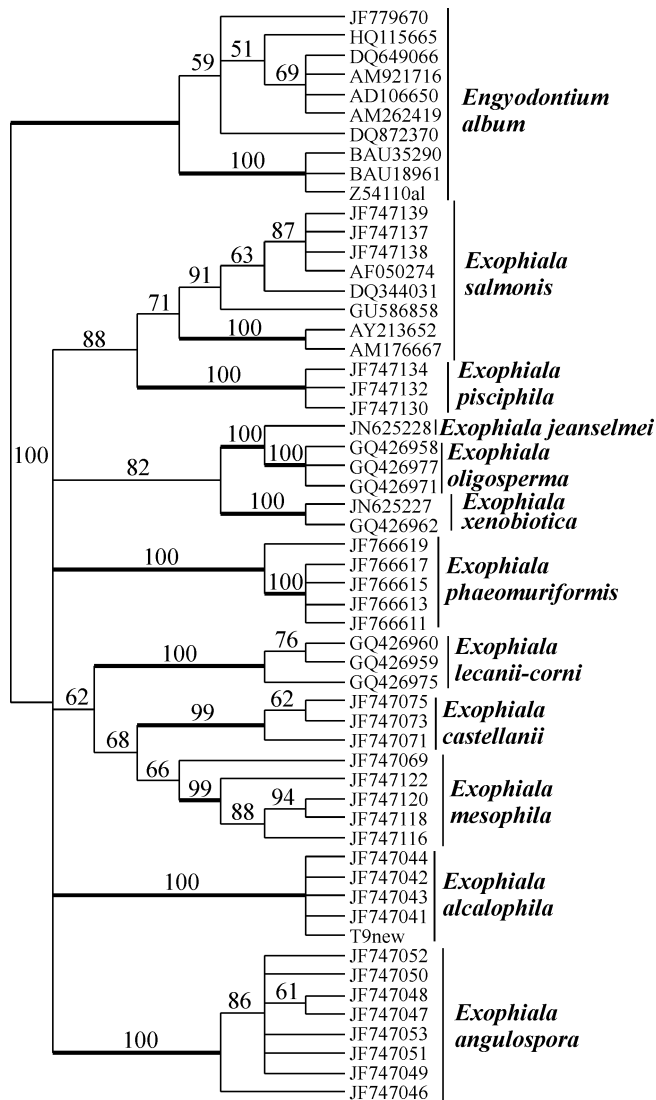


Рис. 3.4. Філогенетичне дерево представників роду *Exophiala* на основі послідовностей ITS1/ITS2-ділянки ядерної ДНК

рові, 1-клітинні, від субкулястих до широкоеліпсоїдних $4-8 \times 3-6$ мкм. Проростаючі клітини наявні, субкулясті, діаметром $7-9$ мкм.

Повітряні гіфи з гладенькою поверхнею, спочатку розгалужені, $1,5-3,0$ мкм заввишки.

Конідіогенні клітини утворюються на недиференційованих гіфах, термінальні чи інтеркалярні, з короткими анеляційними зонами, переважно без помітних (видимих) анеляцій; інколи конідії утворюються на верхівках у більш-менш симподіальному порядку.

Конідії безбарвні, темно- і гладенькостінні, 1-клітинні, сферичні, еліпсоїдні до злегка ниркоподібних, інколи видовжені при основі, $3-7 \times 2-5$ мкм, зібрані у слизисті головчасті утвори.

Амплітуда температур, °С: мінімум 4—9; оптимум 24—27, максимум 36—40.

Гриб *E. alcalophila* був відомий до останнього часу з Японії та Данії. Описаний/ізольований з двох морфотипів: гіфального та такого, який по-вністю складався з клітин, що брунькуються. Цим пояснюється те, що спочатку гриб був описаний під двома родовими назвами: *Exophiala* та *Phaeococcomyces*. Зазначений факт підкреслює також виражені диморфні особливості виду. За умов культивування під час досліджень (Hoog et al., 2011) спочатку (впродовж першого тижня) домінувала дріжджеподібна фаза, тоді як пізніше переважав гіфальний морфотип. Перевага будь-якого морфотипу є дуже нестабільною ознакою.

У літературі є відомості (Jamada et al., 1989) про те, що *E. alcalophila* характеризується наявністю коензиму Co-Q10.

Г. Хуг з колегами (2011) наводять результати опрацювання типової культури *E. alcalophila* (колекція CBS), отриманої з ґрунту на середовищі з мінімальним вмістом поживних речовин при рН 10,4, а також штамів із житлових приміщень, зокрема, з контейнера для мила/порошку пральної машини, з проб води у ванні. Штам CBS 122256 був ізольований із шкіри людини з симптомами помірного враження міцеліальними грибами в Данії, але без детальної інформації щодо клінічної картини захворювання.

Х. Ліан і Г. Хуг (Lian, Hoog, 2010) припускають можливий зв'язок між виникненням інфекції шкіри людини та наявністю схожих на чорні дріжджі грибів в умовах приміщень, зокрема ванних кімнат (тобто в умовах «водних систем» приміщень), в яких багато мильних розчинів і середовище збіднене на поживні речовини для грибів. Вказані автори ізолювали з ванних кімнат низку грибів, подібних до чорних дріжджів, які до останнього часу були відомі лише зі шкіри чи нігтів людини. *Exophiala alcalophila* належить до такої самої екологічної групи, хоча з нижчою вірулентністю.

* * *

Таким чином, у результаті філогенетичного аналізу за послідовностями ITS1/ITS2 ядерної ДНК досліджені ізоляти мікроскопічних грибів, які за морфологічними ознаками раніше ми ідентифікували як *Cladosporium sphaerospermum* та *C. cf. sphaerospermum*, віднесено до 3 видів: *C. sphaerospermum*, *C. halotolerans* і *C. cf. psychrotolerans*. Ізоляти грибів, які за морфологічними ознаками ми віднесли до *C. cf. cladosporioides*, за результатами філогенетичного аналізу належать до виду *C. pseudocladosporioides*. Види *C. halotolerans*, *C. psychrotolerans* і *C. pseudocladosporioides* наведені для України вперше. Результати філогенетичного аналізу підтверджують дані попередніх дослідників щодо близькості *C. psychrotolerans* і *C. langeronii* за ділянками ITS1/ITS2 ядерної ДНК (Zalar et al., 2007), а також стосовно того, що *C. lignicola* є синонімом *C. sphaerospermum* (Dugan et al., 2008). У подальшому доцільно провести комбінований філогенетичний аналіз досліджуваних нами ізолятів грибів за генами актину та 1-альфа гена фактора подовження зчитування, який є найнадійнішим для молекулярної ідентифікації видів роду *Cladosporium* (Crous, Groenewald, 2011).

За результатами філогенетичного аналізу ЧДГ *Exophiala* sp. віднесено нами до виду *Exophiala alkalophila*, який наведено для України вперше.

PHYLOGENETIC ANALYSIS OF MICROSCOPIC FUNGI OF THE GENERA *CLADOSPORIUM* AND *EXOPHIALA* AFTER NUCLEAR DNA

Cladosporium isolates of microscopic filamentous fungi morphologically similar to *C. sphaerospermum* and *C. cladosporioides* complexes as well as black yeast-like fungi of the genus *Exophiala* are phylogenetically analyzed on the basis of DNA sequences of the ribosomal RNA (the internal transcribed spacer regions ITS1 and ITS2, the 5.8S rDNA (ITS1/ITS2)).

Eight analyzed isolates of filamentous fungi found to represent the following species: three species of *C. sphaerospermum* complex (i.e. *Cladosporium halotolerans*, *C. psychrotolerans* and *C. sphaerospermum*), and one species of the *C. cladosporioides* complex (i. e. *C. pseudocladosporioides*). One isolate of black yeast-like fungus found to be species of the genus *Exophiala* (i.e. *E. alcaliphila*).

The following four species are for the first time recorded for Ukraine: *Cladosporium halotolerans*, isolated from black spots on indoor acryl pressurizer in bathroom; *C. psychrotolerans*, isolated from algal collection kept on synthetic media at low temperature (between +9 and +12 °C), latter both isolates are from Kyiv city; *C. pseudocladosporioides*, isolated from epilithic lichens growing on vertical concrete wall in shaded conditions of Lviv city, and *Exophiala alcaliphila*, isolated from black spots on indoor polymer material between bath cabin and bathroom wall in Kyiv city, are for the first time recorded for Ukraine.

Our results of the phylogenetic analysis of representatives of the genus *Cladosporium* confirm Zalar et al. (2007) data that *C. psychrotolerans* and *C. langeronii* are very close after ITS1/ITS2 portion of nuclear DNA, as well as data of Dugan with colleagues (Dugan et al., 2008) that *C. lignicola* is synonym of *C. sphaerospermum*.

Combined ITS1/ITS2, ACT (partial actin gene) and TEF (translation elongation factor 1-alpha gene) phylogenetic analysis of investigated isolates of microscopic filamentous fungi of the genus *Cladosporium* is very desirable as far such analysis is the most reliable for molecular identification of *Cladosporium* species (Schubert et al., 2007; Bensch et al., 2010; Crous, Groenewald, 2011).

МОЛЕКУЛЯРНА ФІЛОГЕНІЯ І СУЧАСНА ТАКСОНОМІЯ НАЗЕМНИХ ВОДОРОСТЕЙ

РОЗДІЛ 4

МОЛЕКУЛЯРНА ФІЛОГЕНІЯ, ТАКСОНОМІЯ І БІОЛОГІЯ НАЗЕМНИХ ВОДОРОСТЕЙ ПОРЯДКУ KLEBSORMIDIALES (KLEBSORMIDIOPHYCEAE, STREPTOPHYTA)

Порядок Klebsormidiales є центральним серед наземних стрептофітових водоростей і охоплює 4 роди — *Klebsormidium* P.S. Silva, Mattox et Blackwell, *Interfilum* Chodat et Topali emend. Mikhailuyk, Sluiman, A. Massalski, Mudimu, Demchenko, T. Friedl et S.Y. Kondr., *Hormidiella* M.O.P. Iyengar et Khantamma та *Entransia* E.O. Hughes, у цілому до складу яких входять 28 видів (Mikhailuyk et al., 2008; Rindi et al., 2008, 2011; Guiry, Guiry, 2012). Ці представники відіграють значну роль у наземних екосистемах, оскільки в більшості є широко поширеними наземними водоростями, що колонізують різноманітні субстрати — ґрунт, скелі, кору дерев, мертву деревину, стіни будівель, паркани, штучні субстрати тощо (Starmach, 1972; Мошкова, 1979; Ettl, Gärtner, 1995; Hindák, 1996; Lokhorst, 1996; Костіков та ін., 2001; Mikhailuyk et al., 2003; Mikhailuyk et al., 2008; Rindi et al., 2008, 2011). Деякі види здатні розмножуватися у масі та утворювати повстисті аерофітні макроскопічні розростання або відігравати одну з провідних ролей у формуванні нагрунтових кірок (Голлербах, Штина, 1969; Мошкова, 1979; Костіков, Рыбчинский, 1995; Lokhorst, 1996; Biological ..., 2001; Mikhailuyk et al., 2003; Rindi, Guiry, 2004; Büdel et al., 2009, 2010; Karsten et al., 2010 та ін.), таким чином створюючи асоціації, в які входять багато інших видів одноклітинних водоростей.

Деякі види клебсормідіальних водоростей визнані космополітними таксонами з широким географічним поширенням, здатні існувати в різноманітних умовах, включаючи екстремально холодне та жарке середовище (Hoffmann, 1989; Lokhorst, 1996; Biological ..., 2001; Rindi et al., 2011), проте частина видів мешкає у амфібіальних і водних біотопах, деякі — рідкісні представники (Chodat, Topali, 1922; Starmach, 1972; Мошкова, 1979; Hindák, 1996; Lokhorst, 1996; Cook, 2004; Novis, 2006). Клебсормідіальні водорості є одними з піонерів заростання безплідних субстратів (Голлербах, Штина, 1969; Бойко и др., 1984; Hoffmann, 1989; Lukešová, 2001), вони відомі як агенти біологічного вивітрювання кам'янистих порід, біодеструкції культурних пам'яток (John, 1988; Darienko, Hoffmann, 2003; Mikhailuyk et al., 2003; Uher et al., 2005; Rindi, Guiry, 2004; Mikhailuyk, 2008; Uher, 2008; Войцехович та ін., 2009; Macedo et al., 2009 та ін.) та індикатори навколишнього середовища (Rindi, Guiry, 2004).

Стрептофітові водорості (або Charophyceae s. l.) — одна з найцікавіших груп, оскільки вони є ймовірними предками вищих рослин (Graham et al.,

1991; Kranz et al., 1995; Van den Hoek et al., 1995; Bhattacharya, Medlin, 1998; Костіков та ін., 2001; Lewis, McCourt, 2004; Becker, Marin, 2009; Wodniok et al., 2011). Порядок Klebsormidiales, що являє собою одну з гілок при основі дерева Streptophyta, надзвичайно цікавий в еволюційному відношенні. Адже дослідження цих організмів, імовірно, дасть можливість пролити світло на еволюцію базальних ліній Streptophyta в цілому, а тому і краще зрозуміти перехід від водоростей до наземних рослин.

4.1. ІСТОРІЯ ВИВЧЕННЯ ПРЕДСТАВНИКІВ KLEBSORMIDIALES

Зелені нитчасті водорості, що належать до порядку Klebsormidiales, відомі ще з середини XIX ст. Так, у 1843 р. Ф.Т. Кютцінг описав рід *Hormidium* Kütz., який, проте, автор розумів у широкому сенсі, включаючи до нього нитчасті водорості різноманітних груп, зокрема, також види сучасних родів *Prasiola* С. Agardh та *Ulothrix* Kütz. (Kützing, 1843). У пізніших роботах автор додав значну кількість нових видів до цього роду, хоча рід продовжує існувати як збірний таксон (Kützing, 1845), а надалі в іншій публікації (Kützing, 1849) зведений у секцію роду *Ulothrix*, що об'єднує наземні види. Наприкінці XIX ст. деякі вчені під наземними представниками роду *Hormidium* розуміли виключно види прازیлових водоростей (Gay, 1888; Hansgirg, 1888, 1892), що характеризуються зірчастим хлоропластом з центральним піреноїдом. Утім у 1896 р. Г. Клебс описав цей рід як нитчасті водорості, що мають пристінний хлоропласт і розмножуються фрагментацією ниток і дводжугитиковими зооспорами. Таким чином, Г. Клебс запропонував нове розуміння роду *Hormidium*, яке широко використовували альгологи протягом XX ст. (Klebs, 1896).

У 1968 р. К.Р. Меттокс запропонував зберегти цю назву в розумінні Г. Клебса (*Hormidium* G.A. Klebs 1896) як таку, що відповідає сучасному розумінню обсягу цього роду (Mattox, 1968). У той же час Б. Фотт показав неправомірність використання зазначеного імені для водоростей, оскільки в 1840 р. під ним був описаний рід орхідей (Fott, 1960), що, згідно з принципом пріоритету, потребувало заміни та упорядкування відповідної номенклатури. Кілька запропонованих імен (*Chlorhormidium* Fott, *Hormococcus* Chodat, *Pseudulothrix* Pascher) було відкинуто як незаконні або непридатні (оскільки заміняли *Hormidium* sensu Kützing) і запропоновано нове — *Klebsormidium* P.S. Silva, Mattox et Blackwell, яке визнано найадекватнішими для узаконення *Hormidium* sensu G.A. Klebs (Silva et al., 1972).

Klebsormidium морфологічно найближчий до родів *Ulothrix* і *Stichococcus* Nägeli, тому в морфологічних системах завжди його розглядали серед зелених нитчастих водоростей, в межах порядку Ulothrichales (Chlorophyceae, Chlorophyta) (Starmach 1972; Мошкова, 1979; Hindák, 1996). Дослідження ультраструктури та молекулярної філогенії видів цього роду показали, попри значні морфологічні відмінності, близькість їх до харових водоростей (Floyd et al., 1972; Pickett-Heaps, 1972; Stewart, Mattox, 1975; Lokhorst, Starr, 1985; Kranz et al., 1995; Turmel et al., 2002 та ін.). Так, *Klebsormidium* став представником класу Charophyceae (Chlorophyta) у складі порядку Klebsormidiales (Mattox, Stewart, 1984; Bold, Wynne, 1985; Ettl, Gärtner, 1995; Kranz et al., 1995; Lokhorst,

1996; Костіков та ін., 2001) або окремого класу Klebsormidiophyceae в межах Chlorophyta (Van den Hoek et al., 1995) чи Charophyta (Lewis, McCourt, 2004) та лінії Streptophyta, що об'єднує харофіційні водорості та вищі рослини (Marin, Melkonian, 1999; Sluiman et al., 2008; Becker, Marin, 2009).

Поряд з *Klebsormidium* традиційно розміщували також деякі морфологічно та екологічно подібні нитчасті водорості — *Stichococcus*, *Koliella* Hindák, *Raphidonema* Lagerh. (Ettl, Gärtner, 1995; Van den Hoek et al., 1995; Костіков та ін., 2001²), що мають спільні з Klebsormidiales ультраструктурні ознаки (Pickett-Heaps, 1974, 1976; Lokhorst, Star, 1998). Проте подальші молекулярні дослідження цього не підтвердили, натомість показали, що згадані водорості слід розглядати в межах класу Trebouxiophyceae (Chlorophyta) (Handa et al., 2003; Lewis, McCourt, 2004; Neustupa et al., 2007; Sluiman et al., 2008).

Молекулярно-філогенетичними дослідженнями показано, що 2 роди інших нитчастих водоростей — *Hormidiella* та *Entransia*, також є представниками Klebsormidiales. Рід *Hormidiella* (Iyengar, Kanthamma, 1940, цит. за: Lokhorst et al., 2000) описаний в 1940 р. з ґрунтів Індії. Морфологічно подібний до улотриксових водоростей, традиційно його розглядали у порядку Ulothrichales (Chlorophyceae, Chlorophyta) (Starmach, 1972; Мошкова, 1979; Hindák, 1996). Пізніше, вслід за *Klebsormidium*, цей рід був перенесений до Klebsormidiales (Charophyceae) (Ettl, Gärtner, 1995), де його положення було підтверджено у зв'язку з детальним цитологічним і молекулярно-філогенетичним вивченням одного з його видів — *H. attenuata* Lokhorst (Lokhorst et al., 2000; Sluiman et al., 2008). Рід *Entransia* описаний у 1948 р. з водойми (Hughes, 1948). Завдяки хлоропласту оригінальної будови та розвитку ниток серед жабуринь, утворених зигнемовими водоростями, вказаний рід вважали представником Zygnemataceae (Conjugatophyceae, Chlorophyta) (Transeau, 1951, цит. за: Cook, 2004). Подальші молекулярно-філогенетичні, цитологічні та морфологічні дослідження типового виду цього роду — *E. fimbriata* E.O. Hughes, чітко визначили його місце за межами кон'югуючих водоростей, у спорідненості до *Klebsormidium* (McCourt et al., 2000; Karol et al., 2001; Turmel et al., 2002; Cook, 2004; Sluiman et al., 2008).

На цей час до порядку Klebsormidiales приєднано ще одну наземну водорість — рід *Interfilum*, який описано зі стоячої водойми в 1922 р. як хлорококову водорість (Chlorococcales, Chlorophyta) (Chodat, Topali, 1922). Тривалий час його розглядали як монотипний рід широко поширених наземних водоростей і відносили до порядків Ulothrichales (Starmach, 1972; Мошкова, 1979; Hindák, 1996) та Gloeotilales (Chlorophyceae) (Ettl, Gärtner, 1995). Дослідження морфології, ультраструктури та молекулярної філогенії цього роду дали змогу включити до його складу іншу широко поширену нитчасту наземну водорість (*Geminella terricola* J.V. Petersen (Petersen, 1932)), описати новий вид роду (*Interfilum massjukiae* Mikhailyuk, Sluiman, A. Massalski, Mudimu, Demchenko, T. Friedl et S.Y. Kondr.) та визначити його місце у порядку Klebsormidiales як найближчого таксона до роду *Klebsormidium* (Mikhailyuk et al., 2007, 2008).

Таким чином, до порядку Klebsormidiales на цей час належать 4 роди водоростей, кожен з яких характеризується багатою історією вивчення. Представників порядку у морфологічних системах розглядали у складі різних по-

² Припущено, що деякі види роду *Stichococcus* є спорідненими з *Klebsormidium*.

рядків і класів водоростей. Приводом до перенесення цих родів до стрептофітових водоростей слугували переважно дослідження ультраструктури джгутикових стадій, вегетативних клітин, ультратонких механізмів ділення клітин тощо (Stewart, Mattox, 1975; Lokhorst, Starr, 1985; Van den Hoek et al., 1995; Lokhorst, 1996; Lokhorst et al., 2000; Mikhailyuk et al., 2005 та ін.). Пізніше ці висновки, отримані на основі вивчення ультраструктури, були підтверджені даними молекулярної філогенетики (Kranz et al., 1995; Karol et al., 2001; Turmel et al., 2002; Mikhailyuk et al., 2008; Sluiman et al., 2008).

4.2. ПРОБЛЕМИ ТАКСОНОМІЇ KLEBSORMIDIALES

Однією з проблем таксономії групи є те, що її представники були описані в складі інших таксономічних груп. За морфологічними ознаками, які використовують у класичних системах, ці водорості дуже різні і не формують відокремленої групи. Хоча більшість видів Klebsormidiales — нитчасті водорості, включення роду *Interfilum* до цього порядку урізноманітнює його морфологію, оскільки частина видів має кокоїдний тип слані (з погляду класичної морфології), деякі види формують сарциноїдні пакети та утворюють так звану плеврококоїдну слань. Крім того, у оригінальному описі *Interfilum paradoxum* (Chodat, Topali, 1922) вказано, що його клітини мають двостулкові оболонки, через що цей представник певний час перебував у складі роду *Radiophilum* Schmidle (Мошкова, 1979). Нижче показано, що клітинна оболонка *Interfilum* суцільна і лише виглядає двостулковою через залишок материнської оболонки, що не відокремлюється від дочірньої. Нижче також наведені морфологічні та цитологічні ознаки, що об'єднують всіх представників Klebsormidiales і репрезентують їх як єдину природну групу.

Водночас такий «збірний» характер порядку вказує на те, що, ймовірно, донині частина його представників перебуває у складі інших груп водоростей, а можливо, й просто ще не відкрита. Зокрема, наземні місцезростання, в яких мешкають переважна більшість видів Klebsormidiales, вважають ще недостатньо вивченими в альгологічному відношенні, особливо у тропічних та екваторіальних регіонах (López-Bautista et al., 2008; Rindi et al., 2009 та посилаючись на них). Цей факт утруднює вивчення філогенії та родинних зв'язків у межах Klebsormidiales. Зокрема, якщо роди *Klebsormidium* та *Interfilum* дуже близько споріднені і навіть постає питання про те, чи не є вони представниками одного роду (Mikhailyuk et al., 2008; Rindi et al., 2011), то *Hormidiella* та *Entransia* — досить віддалені таксони як від вище зазначених, так і між собою (Sluiman et al., 2008). Це може бути пов'язане або з тим, що близько споріднені до них роди є «викопними», або їх ще не знайдено у природі. Як показано нижче, останнє припущення є цілком імовірним.

Нарешті, суттєва проблема в розробці таксономії представників порядку — відносна простота та однотипність їх морфології, що є стандартною проблемою багатьох таксонів нитчастих водоростей. Слід зазначити, що для деяких нитчастих водоростей, наприклад едогонієвих або зигнемових, надійні таксономічні ознаки на рівні видів забезпечували стадії, пов'язані зі статевим процесом, — морфологія зигот, особливості життєвих циклів тощо (Рундіна, 1988; Юнгер, Мошкова, 1993), тоді як у клебсормідіальних водоростей статевий процес виявлено лише у кількох представників і достовірно не підтверджено

(Lokhorst, 1996; Lokhorst et al., 2000). Натомість, ознаки, пов'язані з вегетативною сланню Klebsormidiales, у більшості відзначаються широкою мінливістю, що не сприяє чіткому розмежуванню окремих видів і побудові ґрунтовної морфологічної системи порядку (Lokhorst, 1996; Škaloud, 2006; Rindi et al., 2011).

4.3. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Матеріал нашого дослідження склали штами водоростей з громадських колекцій культур — SAG (Sammlung von Algenkulturen Göttingen University, Німеччина), CСAP (Culture Collection of Algae and Protozoa, Великобританія), АСКU (Algal Collection of Kyiv University, Україна), деяких приватних колекцій та наші власні ізоляти (табл. 4.1). Усього було вивчено 97 штамів водоростей родів *Interfilum*, *Klebsormidium*, *Stichococcus*, *Gloeotila* Kütz., *Geminella* Turpin, *Olothrix*, *Pseudopleurococcus* J. Snow em. Vischer, *Hormidiella*. Крім морфологічного опрацювання отримано 89 повних послідовностей ділянки ITS рДНК та 20 часткових і повних послідовностей гена 18S рДНК.

Культури водоростей вирощували переважно на агаризованому та іноді рідкому поживному середовищі Болда з потрібною кількістю азоту та вітамінами (3N ВВВМ + vitamines) (Starr, Zeikus, 1987), за стандартних лабораторних умов (температура +18 °С, світловий режим — світло : темрява — 14 : 10, інтенсивність освітлення (білі флуоресцентні лампи) — близько 25 мкмоль фотонів · м⁻² · с⁻¹). Мікроскопічні дослідження проведені переважно на базі університету м. Геттінген, Німеччина (відділ експериментальної фікології та колекції культур водоростей — EP SAG), на світловому мікроскопі Olympus ВХ60 (Токіо, Японія) з інтерференційною оптикою (Nomarski DIC optics). Культури водоростей досліджені в молодому (2—3 тижні), середньому (1—1,5 міс) та старому стані (3—4 міс). Мікрофотографії виготовлені на вказаному мікроскопі з приєднаною камерою ColorView III camera (Soft Imaging System GmbH, Мюнстер, Німеччина) та опрацьовані за програмою Cell[^]D (Soft Imaging System GmbH). Слиз водоростей фарбували метиленовим синім.

Форму та розташування мітохондрій у клітинах досліджували (з люб'язного дозволу проф. У. Карстена) на базі університету м. Росток, Німеччина (відділ прикладної екології (Applied Ecology) і центр мікроскопії (Cell Imagine Centre)), за допомогою прижиттєвого фарбування клітин Mitotrekker Green. Фарбовані клітини досліджували на мікроскопі Olympus ІХ70 (Токіо, Японія) з люмінесцентною лампою та лазерному сканувальному конфокальному мікроскопі Leica TCS SP2 AOBС.

Дослідження ультраструктури клітин проведено на базі університету гуманітарних і природничих наук, Кельце, Польща (кафедра ботаніки), з використанням трансмісійного електронного мікроскопа Tesla BS 500. Для TEM водорості з молодих агарових культур фіксували протягом 1 год у 3%-му розчині глютаральдегіду в 0,1 М фосфатному буфері при рН 7,1 і кімнатній температурі. В подальшому слідували протоколу, детально описаному в попередніх роботах (Massalski et al., 1995).

Таблиця 4.1. Коротка характеристика досліджених штамів водоростей

Номер штаму в колекції		Походження штаму	Назва таксона, примітка
громадській	особистій		
SAG 2102	LUK314	Чеська Республіка, вугільні відвали, ґрунт Карадазький ПЗ, Україна, пірокластичні відслонення	<i>Interfilum</i> sp. <i>I. massjukiae</i> ; тип (Mikhailyuk et al., 2008)
SAG 338-1		Лондон (околиці), Велика Британія, ґрунт букового лісу	<i>I. paradoxum</i> , епітип (Mikhailyuk et al., 2008)
SAG 4.85		Тироль, Бриксен, Італія, ґрунт	<i>I. paradoxum</i>
SAG 2100		Високі Ардени, Бельгія, ґрунт дубового лісу	<i>I. terricola</i> , епітип (Mikhailyuk et al., 2008)
SAG2101		РЛП «Гранітно-степове Побужжя», Україна, гранітні відслонення	<i>Interfilum</i> sp.
	LUK304	Словаччина, вугільні відвали, з повітря	<i>I. terricola</i>
	LUK305	Антарктида, район, вільний від льодового покриву, ґрунт	<i>I. terricola</i>
	LUK306	Чеська Республіка, ґрунт	<i>I. terricola</i>
	LUK308	Швеція, район із заморозками, ґрунт	<i>I. terricola</i>
	TR 17 ²	ПЗ «Хомутівський степ», Україна, гранітні статуї	<i>Interfilum</i> sp.
SAG 36.88		Текоа, Нова Зеландія, ґрунт	<i>Interfilum</i> sp.
	LUK313	Словаччина, піщані ґрунти	<i>Interfilum</i> sp.
SAG 2147	LUK317	Чеська Республіка, піщані ґрунти	<i>Interfilum</i> sp.
		Чеське Стредогорі, вершина Борек Хілл, Чеська Республіка, ґрунт	<i>Interfilum</i> sp.
	Biof 4 ¹	Масандрівський палац, Крим, Україна, кам'янистий субстрат	<i>Klebsormidium</i> cf. <i>flaccidum</i>
	Lira 7 ³	Росія, з дощової води	<i>K. cf. flaccidum</i>
ACKU 800	TR 26 ¹	Богуславський р-н Київської обл., Україна, гранітні відслонення	<i>K. cf. flaccidum</i>
	TR 44 ¹	Там само	<i>K. cf. flaccidum</i>
SAG 7.91		Колишній СРСР, прісна водойма (?)	<i>K. cf. flaccidum</i>
ACKU 450	TR 34 ¹	м. Житомир, Україна, гранітні відслонення	<i>Klebsormidium</i> sp.
ACKU 801	TR 42 ¹	Богуславський р-н Київської обл., Україна, гранітні відслонення	<i>Klebsormidium</i> sp.
	Vacota ¹	НПП «Подільські Товтри», Україна, відслонення вапняку	<i>Klebsormidium</i> sp.
ACKU 451	TR 22 ¹	м. Житомир, Україна, гранітні відслонення	<i>Klebsormidium</i> sp.
ACKU 379	TR 24 ¹	РЛП «Гранітно-степове Побужжя», Україна, гранітні відслонення	<i>Klebsormidium</i> sp.
	TR 35 ¹	м. Житомир, Україна, гранітні відслонення	<i>Klebsormidium</i> sp.
SAG 2307	KL 1	Німеччина, глинистий ґрунт поля під буряком	<i>K. flaccidum</i>
SAG 335-5		Невідоме, прісна водойма (?)	<i>K. flaccidum</i>
SAG 335-7		Смеленд, Швеція, прісна водойма (?)	<i>K. flaccidum</i>
SAG 12.91		Заповідник Сойовіце, Чеська Республіка, водойма(?)	<i>K. flaccidum</i>
SAG 5.96	KL 44	Поппель (околиці), Бельгія, берег струмка	<i>K. bilatum</i>
SAG 7.96	KL 24	Стеверден (околиці), Нідерланди, кора дуба	<i>K. elegans</i> , тип (Lokhorst, 1996)
	TR 13 ¹	РЛП «Гранітно-степове Побужжя», Україна, гранітні відслонення	<i>K. cf. bilatum</i>

4.3. Матеріали і методи дослідження

Продовження табл. 4.1

Номер штаму в колекції		Походження штаму	Назва таксона, примітка
громадській	особистій		
SAG 2155	KL 2	Кол ду Буссенг, Восгес, Франція, вологий піщаний ґрунт лісової дороги	<i>K. dissectum</i> , неотип (Lokhorst, 1996), не відповідає діагнозу
SAG 335-1a		Барлоу, Медісон, США, у прісній воді	<i>K. nitens</i>
SAG 335-1b		Там само	<i>K. nitens</i>
SAG335-2a		» »	<i>K. nitens</i>
SAG335-2b		» »	<i>K. nitens</i>
SAG 13.91		Текоа, Нова Зеландія, ґрунт околиці Пуно, Перу, оз. Тітікака	<i>K. nitens</i>
SAG 37.91		ПЗ Рочерпан, Південна Африка, ґрунтова кірка	<i>K. flaccidum</i>
	Biota-14621.10.54	ПЗ Рочерпан, Південна Африка, ґрунтова кірка	<i>Klebsormidium</i> sp.
	TR 2 ¹	Карадзький ПЗ, Україна, епіфіт на лишайниках	<i>Klebsormidium</i> sp.
ACKU 447	TR 38	Хмельницька обл., Україна, ґрунт у соновому лісі	<i>Klebsormidium</i> sp.
ACKU 799	TR 41 ¹	Богуславський р-н Київської обл., Україна, гранітні відслонення	<i>Klebsormidium</i> sp.
	TR 31 ²	Австралія, ґрунт	<i>Klebsormidium</i> sp.
SAG 2116		Невідоме	<i>Klebsormidium</i> sp.
SAG121.80		Нойгаус (околиці), Німеччина, кора бука	<i>K. flaccidum</i>
SAG 38.91		Вітзенхаузен, Німеччина	<i>K. flaccidum</i>
SAG 52.91		острів Морс, Данія, плантація	<i>K. nitens</i>
SAG 2065		Роскілд, Данія, плантація ялинок	<i>Klebsormidium</i> sp.
SAG 2107		Зінгст, Німеччина	<i>Klebsormidium</i> sp.
SAG 2109		Там само	<i>Klebsormidium</i> sp.
	TR 18 ²	Австралія, ґрунт	<i>Klebsormidium</i> sp.
SAG 2108		Зінгст, Німеччина	<i>Klebsormidium</i> sp.
SAG 2112		Геттінген, Німеччина, черепиця з даху	<i>Klebsormidium</i> sp.
SAG106.80		Франція, прісна водойма(?)	<i>K. flaccidum</i>
	Biota-15051.6	Неудам, Південна Африка, ґрунтова кірка	<i>Klebsormidium</i> sp.
	TR 11 ¹	НПП «Подільські Товтри», Україна, відслонення вапняку	<i>Klebsormidium</i> sp.
	Namibia 5 ⁴	Намібія, стіни будівель	<i>Klebsormidium</i> sp.
SAG 9.96	KL22	Рійсенхоут, Нідерланди, шпунтова стінка, зона заплеску, озеро з лужним рН води	<i>K. fluitans</i> , неотип (Lokhorst, 1996)
		Корнвол, Велика Британія, р. Ганнел	<i>K. flaccidum</i>
		Там само	<i>K. subtile</i>
SAG 33.91		Колишня Чехословаччина, водойма(?)	<i>K. flaccidum</i>
CCAP335/17		Корнвол, Велика Британія, р. Хайле	<i>K. subtile</i>
SAG 335-4		Корнвол, Велика Британія, р. Ганнел	<i>K. nitens</i>
CCAP335/18		Корнвол, Велика Британія, р. Ганнел	<i>K. nitens</i>
SAG 31.91		Там само	<i>K. scopulinum</i>
CCAP335/15		» »	<i>K. scopulinum</i>
CCAP335/16		Корнвол, Велика Британія, р. Хайле	<i>K. fluitans</i>
CCAP335/13		Корнвол, Велика Британія, р. Ганнел	<i>K. fluitans</i>
CCAP335/12		Там само	<i>K. nitens</i>
SAG 32.91		Корнвол, Велика Британія, р. Хайле	<i>K. fluitans</i>
CCAP335/14		Порт Барроу, Аляска, США, зі снігу	<i>K. fluitans</i>
SAG 384-1		Франтішкови Лазні, Чеська Республіка	<i>K. subtilissimum</i>
SAG 6.92			<i>K. nitens</i>

Номер штаму в колекції		Походження штаму	Назва таксона, примітка
громадській	особистій		
SAG 37.86	Crimea ¹	Карадазький ПЗ, Україна, пірокластичні відслонення	<i>K. cf. crenulatum</i>
SAG 8.96	KL63	Південний Тироль, Бріксен, Італія, ґрунт	<i>K. crenulatum</i> , попередньо був визначений як <i>Ulothrix tenuissima</i>
	Biota-14613.5e	Валкенсваард, Нідерланди, ґрунт біля рівня води р. Доммел	<i>K. mucosum</i>
	Biota-14614.7	Південна Африка, Кебес, ґрунтові кірки	<i>Klebsormidium</i> sp.
	Biota-14615.5a	Південна Африка, Грут Дерм, Намакваленд, ґрунтові кірки	<i>Klebsormidium</i> sp.
	Biota-14614.18.24	Південна Африка, Керегеп Влакте, Намакваленд, ґрунтові кірки	<i>Klebsormidium</i> sp.
	Biota-14614.18.18	Південна Африка, Грут Дерм, Намакваленд, ґрунтові кірки	<i>Klebsormidium</i> sp.
	LUK318	Чеська Республіка, вугільні відвали, ґрунт	<i>Klebsormidium</i> sp.
	Biota-14621.10.47	ПЗ Рочерпан, Південна Африка, ґрунтові кірки	<i>Klebsormidium</i> sp.
	Biota-14621.6	Там само	<i>Klebsormidium</i> sp.
	Biota-14621.10.44	» »	<i>Klebsormidium</i> sp.
	Kleb_pseud_mu ¹	Богуславський р-н Київської обл., Україна, гранітні відслонення	cf. <i>Gloeotila</i>
SAG 36.98	Kleb_pseud_Or ⁴	Німеччина, Геттінген, штучний кам'янистий субстрат	cf. <i>Gloeotila</i>
CCAP 329.1		Коста-Рика, кофейна плантація, ґрунт	<i>Pseudopleurococcus speciosus</i>
		Бразилія, ксероморфний ліс, ґрунт	<i>Hormidiella attenuata</i> , тип (Lokhorst et al., 2000)
	TR 4 ¹	Богуславський р-н Київської обл., Україна, гранітні відслонення	<i>Klebsormidium</i> sp.
SAG 8.91	LUK 70	Гілетте, Вайомінг, США, рекультивовані шахтні відвали	<i>Klebsormidium</i> sp.
SAG 20.91		Високі Татри, Словаччина, планктон оз. Стрбске Плесо	<i>Geminella interrupta</i>
SAG 9.97		С. Естрела, Португалія, водойма	<i>G. terricola</i> , не відповідає діагнозу
SAG 9.91		Там само	<i>G. interrupta</i>
SAG 20.84		Требон, Чеська Республіка, ставок Грачовісте, літораль	<i>G. interrupta</i>
SAG 379-3a		Велика Британія, оз. Віндермер	<i>Geminella</i> sp.
		Невідоме	<i>Stichococcus mirabilis</i> , не відповідає діагнозу

Примітка: Особисті колекції: KL — Г.М. Локхорста; LUK — А. Лукешової (Чехія); індекс «1» — Т. Михайлюк (Україна); індекс «2» — Т. Дарієнко (Україна); індекс «3» — Л. Гайсіної (Росія); індекс «4» — О. Мудіму (Німеччина); Biota — проекту «BIOTA Southern Africa» (Büdel et al., 2010). Скорочення: ПЗ — природний заповідник; РЛП — регіональний ландшафтний парк.

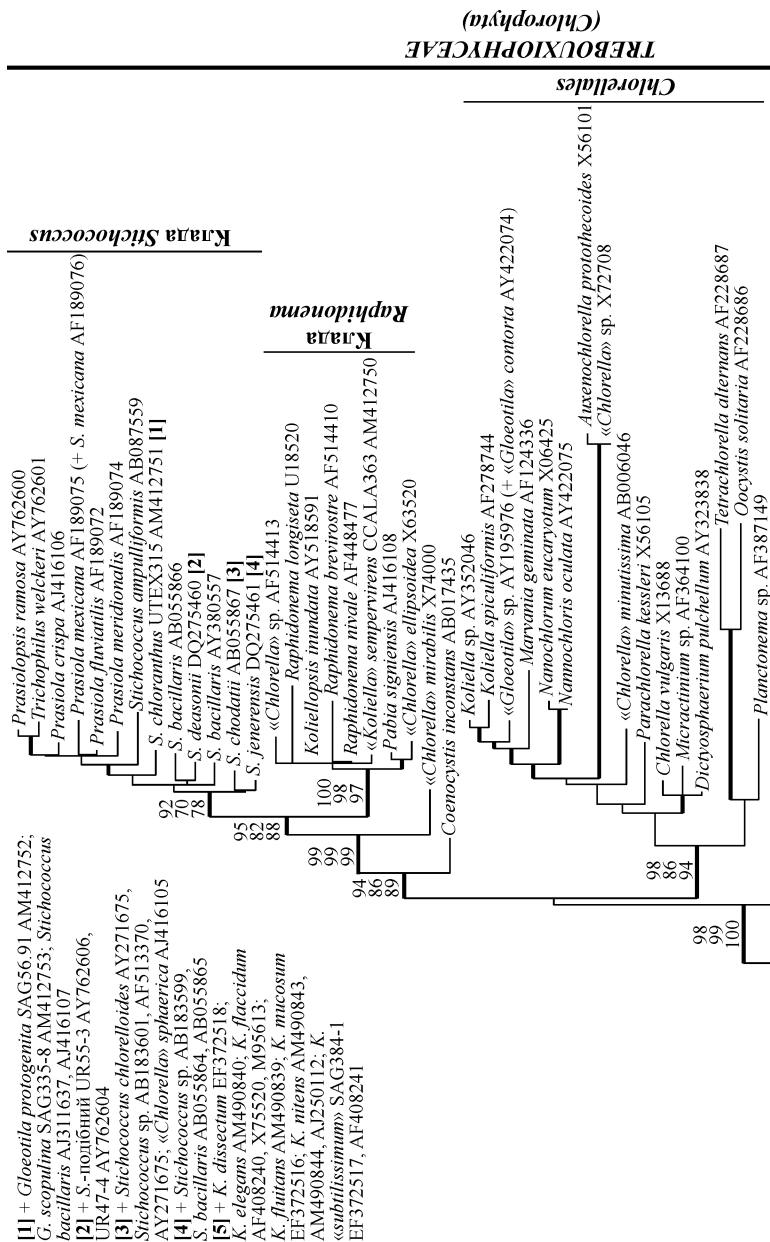
Молекулярно-філогенетичні дослідження проведені на базі університету м. Геттінген, Німеччина (відділ експериментальної фікології та колекції культур водоростей — EP SAG). Для ампліфікації 18S рДНК використані праймери NS1 та 18L, для ITS-1-5.8S-ITS-2 регіону — AL1500af і LR1850. Секвенування виконано з праймерами для 18S рДНК — 895R, 1122F, 370R, 34F та 1263R, для ITS-1-5.8S-ITS-2 регіону — 1800F, 5.8SbF, 5.8SbR і ITS4m. Процедури ізоляції ДНК, ампліфікування, секвенування, елайнмент та філогенетичний аналіз подібні до описаних процедур у попередніх розділах, а також детально розглянуті у наших публікаціях (Mikhailyuk et al., 2008; Rindi et al., 2011).

4.4. МІСЦЕ KLEBSORMIDIALES У СИСТЕМІ ВОДРОСТЕЙ

Сучасні молекулярно-філогенетичні дані чітко підтверджують розташування порядку Klebsormidiales серед стрептофітових водоростей, тобто в близькій спорідненості з порядками Zygnematales, Charales, Coleochaetales, Chaetospaeridiales, Chlorokybales, Mesostigmatophyceae та вищими рослинами (рис. 4.1). Види родів *Stichococcus*, *Koliella*, *Raphidonema*, *Gloeotila*, що мають спільні з Klebsormidiales ультраструктурні ознаки, пов'язані переважно з діленням вегетативних клітин (відкритий мітоз, персистентне телофазне веретено, цитокінез через утворення кільцевої борозни та формування поперечної клітинної перегородки, позбавленої пор) (Pickett-Heaps, 1974; 1976; Lokhorst, Star, 1998; Van den Hoek et al., 1995), увійшли до різних клад класу Trebouxiophyceae (Chlorophyta).

Особливо цікавою виявилася ситуація зі *Stichococcus chloranthus* Rath, що має голий піреноїд, не характерний для представників роду (Pickett-Heaps, 1974). Певний час цей вид вважали реальним кандидатом для включення до Klebsormidiales (Костіков та ін., 2001). Як показав філогенетичний аналіз, цей представник потрапив до Trebouxiophyceae та приєднався до інших видів цього роду (рис. 4.1). Подальше молекулярно-філогенетичне вивчення деяких тонконитчастих *Stichococcus*-подібних представників роду *Klebsormidium* (*K. marinum* (Deason) P.S. Silva, Mattox et Blackwell) та морфологічно близьких до них штамів показало їх чітку приналежність до роду *Stichococcus* (Neustupa et al., 2007), незважаючи на наявність піреноїдів *Klebsormidium*-подібної будови.

Нами також проаналізовані водорості, що поєднували морфологічні ознаки *Stichococcus* і *Klebsormidium*. Два штами, виділені з гранітних відслонень по берегах р. Рось (Україна) та антропогенних субстратів м. Геттінген (Німеччина) (табл. 4.1), мали клітини близько 3 мкм завтовшки, але при цьому утворювали досить довгі нитки, здатні до дезінтеграції, та містили чіткий піреноїд, облямований крохмальною обгорткою, за своєю будовою близькою до *Klebsormidium* (рис. 4.2, 1, див. вклейку). Попередньо ці водорості були ідентифіковані як cf. *Klebsormidium pseudostichococcus* (Heering) H. Ettl et G. Gärtner. Проте за нуклеотидною послідовністю гена, що кодує 18S рДНК, вказані ізоляти виявилися близько спорідненими з видами *Stichococcus* та *Gloeotila* (Trebouxiophyceae) (99 % подібності (99 % покриття), зі *S. bacillaris* Nägeli та *G. cf. protogenita* Kütz., згідно з пошуками за програ-



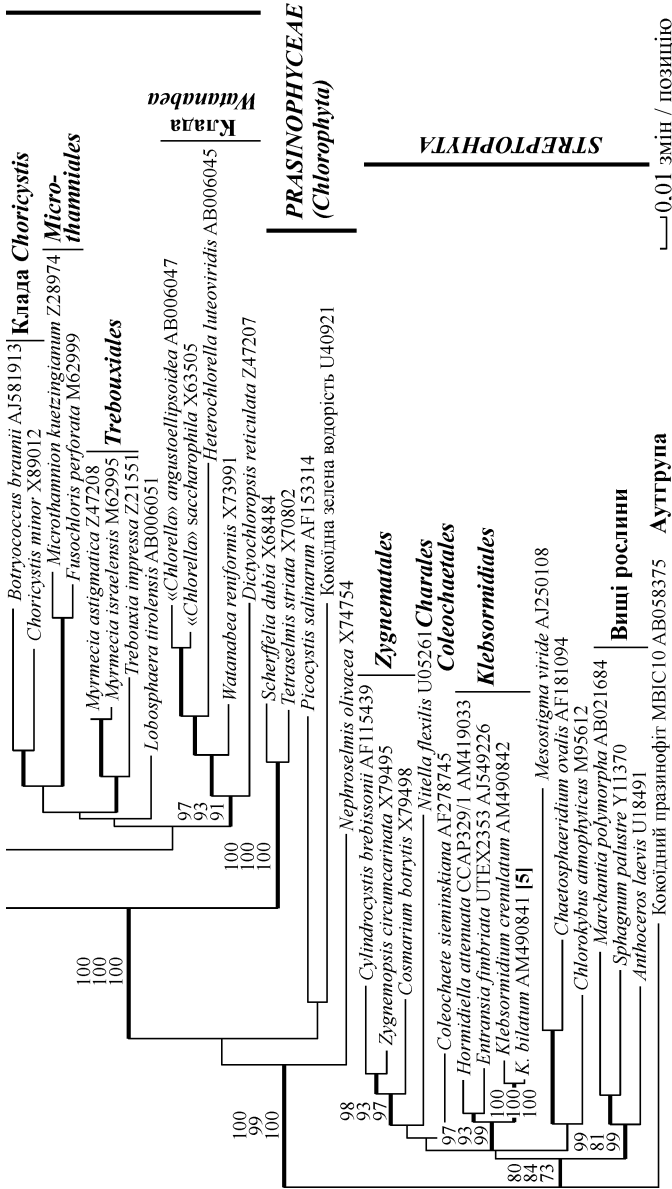


Рис. 4.1. Розширений філогенетичний аналіз за ядерним геном, що кодує 18S рДНК (аналіз максимальної правдоподібності (Maximum-likelihood)) представників різних класів зелених і стрептофітових водоростей (Sluiman et al., 2008).

Товсті лінії вказують на підтримку 70 % і більше; значення підтримки вузлових точок дерева — максимальна правдоподібність, посередні — неважена максимальна економія (maximum parsimony), знизу — зважена максимальна економія. Номери нуклеотидних послідовностей у генобанку (accession numbers) наведені після назви таксона та номера штаму. Деякі з послідовностей (позначені [1], [2], [3], [4], [5]) майже подібні до таксонів, поряд з якими вказані, і тому не включені до філогенетичного аналізу (назви цих таксонів, штамів і номери послідовностей у генобанку показано у верхньому лівому куті)

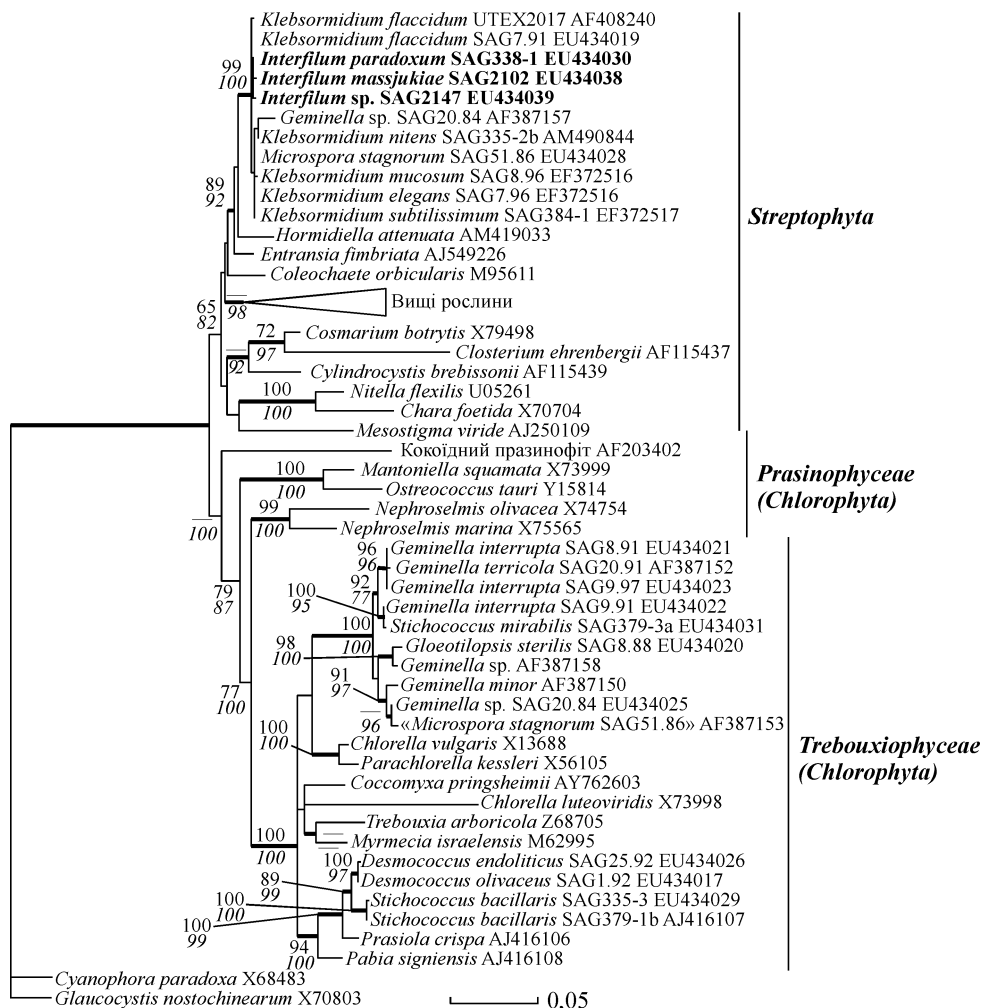


Рис. 4.3. Філогенетичний аналіз за ядерним геном, що кодує 18S рДНК (аналіз максимальної правдоподібності (Maximum-likelihood)) видів *Interfilum* (назви наведено жирними літерами) та інших представників стрептофітових і зелених водоростей, деяких вищих рослин (Mikhailyuk et al., 2008).

Товсті лінії — внутрішні гілки, що підтримані байєсівським аналізом (Bayesian analysis) з імовірністю $>0,95$. Цифри над і під гілками — значення підтримки ($>70\%$) за дистанції «найближчого сусіда» (neighbor-joining distance) та аналізу максимальної економії (maximum parsimony). Нумери послідовностей у генобанку (accession numbers) наведено після назви таксона та номера штаму

мою BLAST). Таким чином, очевидно, нитчасті водорості з діаметром клітин менше 4 мкм не є представниками Klebsormidiales, незважаючи на близькі морфологічні ознаки.

Включення роду *Interfilum* до Klebsormidiales показало його надзвичайно близьку спорідненість з *Klebsormidium* та парафілетичність останнього. Як видно з рис. 4.3, філогенія за геном, що кодує 18S рДНК, не має достатньої роздільної здатності для розмежування різних видів *Interfilum* і *Klebsor-*

midium. При цьому види родів *Hormidiella* та *Entransia* досить віддалені як між собою, так і від попередніх двох родів. Цікавою знахідкою є наше попереднє дослідження одного зі штамів колекції SAG, виділеного з ґрунтів Коста-Ріка (Центральна Америка). За послідовністю гена, що кодує 18S рДНК (частковий секвенс), штам виявився близько спорідненим з *Hormidiella attenuata* Lokhorst, проте не ідентичний цьому виду (96 % подібності (99 % покриття), згідно з пошуком за програмою BLAST). Ця водорість має будову протопласта, подібну до такої інших представників Klebsormidiales (характерна морфологія піреноїда, хлоропласта, позиція ядра), проте характеризується загальною морфологічною будовою ниток, досить віддаленою від роду *Hormidiella*: нитки легко розпадаються до поодиноких клітин і мають ознаки галуження і утворення плеврококоїдної слані (рис. 4.2, 2, 3, див. вклейку). Цей штам очевидно є новим таксоном водоростей, який за детального дослідження поповнить порядок Klebsormidiales і скоротить генетичну відстань між *Entransia*, *Hormidiella* та *Interfilum/Klebsormidium*-групами.

Дуже цікавими є еволюційні питання стосовно Klebsormidiales: наскільки його представники родинно пов'язані з вищими рослинами і яка група серед стрептофітових водоростей є їх безпосередньою предковою формою. Питання дуже непрості, і дискусії на цю тему точаться вже не перший десяток років. Певний час вважали, що рід *Coleochaete* Grèb. через близькі цитологічні ознаки (зокрема утворення фрагмопласта під час ділення клітин) є найімовірнішим предком мохоподібних (Graham et al., 1991), філогенетичні дані також підтвердили це припущення (Kranz et al., 1995). Інші ж дані показали, що *Coleochaete* і *Klebsormidium* генетично рівновіддалені від вищих рослин (Lokhorst, 1996). Є роботи, які вказують на найбільшу генетичну близькість Charales, тобто справжніх харофітів, до вищих рослин (Bhattacharya, Medlin, 1998; Karol et al., 2001; Lewis, McCourt, 2004; Becker, Marin, 2009). А нещодавно з'явилася думка, що Zygnematales, як і Coleochaetales, можна розглядати як імовірних предків вищих рослин (Wodniok et al., 2011). Тож ясності з цього питання немає, але біологія стрептофітових водоростей в будь-якому разі є цікавим і важливим етапом у розумінні еволюції вищих рослин та виходу їх на суходіл.

4.5. KLEBSORMIDIALES — ВІДОКРЕМЛЕНА ГРУПА ВОДРОСТЕЙ ЗІ СПІЛЬНИМИ МОРФОЛОГІЧНИМИ, УЛЬТРАТОНКИМИ ТА БІОХІМІЧНИМИ ОЗНАКАМИ

Спільними ознаками, що поєднують усіх представників Klebsormidiales, насамперед є ознаки, характерні також для інших стрептофітових водоростей. Це унікальна будова джгутикових клітин, які представлені зооспорами. Вони голі, асиметричні, позбавлені стигм, мають 2 субапікальні джгутики, формуються по одній у клітині та відрізняються унікальним асиметричним цитоскелетом з базальними тілами, що зв'язані з багатошаровою структурою (MLS) (Mattox, Stewart, 1984; Van den Hoek et al., 1995; Lokhorst et al., 2000). До спільних цитологічних ознак цих представників слід віднести також подібний процес цитокінезу: відкритий мітоз, персистентне телофазне вере-

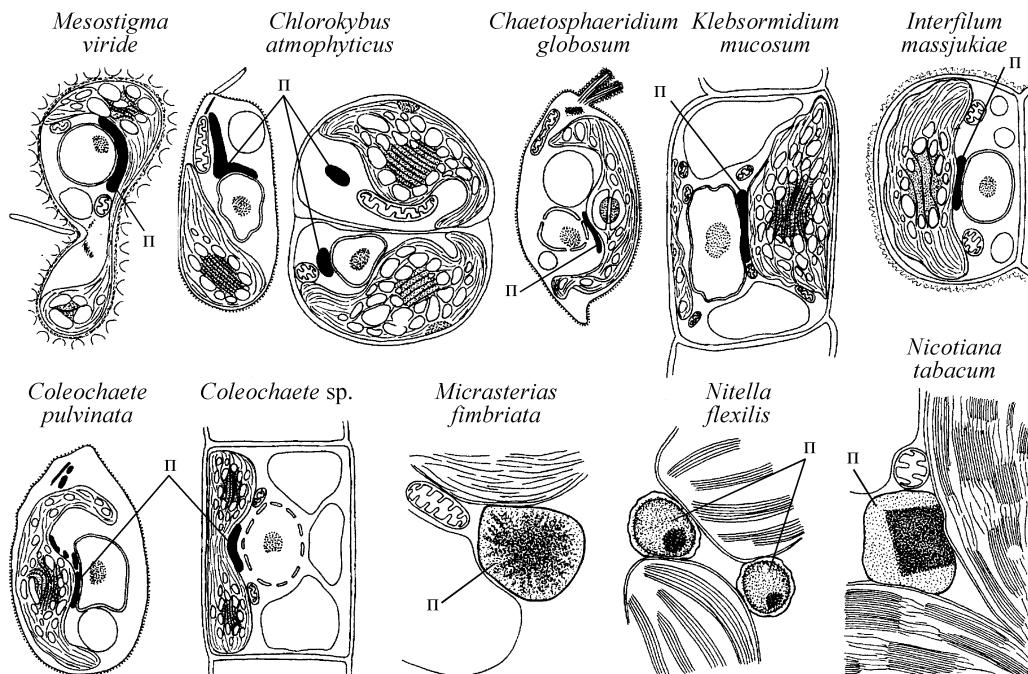


Рис. 4.4. Ультраструктура клітин різноманітних представників стрептофітових водоростей та вищих рослин.

Рисунки виконані на основі TEM мікрофотографій та інтерпретаційних діаграм із наших спостережень (вегетативна клітина *Interfilum* sp.) і різних публікацій: вегетативна клітина *Mesostigma viride* Lauterborn (Melkonian, 1989, figs 2–4, 9, 14), зооспора та вегетативна клітина *Chlorokybus atrophyticus* Geitler (Rogers et al., 1980, figs 7, 8, 13), зооспора *Chaetosphaeridium globosum* (Nordst.) Kleb. (Van den Hoek et al., 1995, fig 19, 15), вегетативна клітина *Klebsormidium mucosum* (Lokhorst, Starr, 1985, fig. 1), зооспора *Coleochaete pulvinata* A. Braun (Sluiman, 1985, figs 4, 5), вегетативна клітина *Coleochaete* sp. (Van den Hoek et al., 1995, fig. 19.23, II), частина вегетативної клітини *Micrasterias fimbriata* Ralfs (Tourte, 1972, fig. 4), частина вегетативної клітини *Nitella flexilis* (L.) C. Agardh (Silverberg, Sawa, 1973, fig. 11); частина клітини мезофіла листка *Nicotiana tabacum* L. (Альбертс и др., 1994, с. 36); п — пероксисома

тено, утворення кільцевої борозни та формування поперечної клітинної перегородки, позбавленої пор (Pickett-Heaps, 1974, 1976; Van den Hoek et al., 1995; Lokhorst, Star, 1998), хоча ці ознаки, як уже зазначалося вище, не є унікальними і властиві також іншим класам зелених водоростей, зокрема нитчастим представникам Trebouxiophyceae (Sluiman et al., 2008). Суттєвою відмінною *Klebsormidiales* на ультратонкому рівні від більш просунутих стрептофітових (*Zygnematales*, *Charales*, *Coleochaetales*) є ділення клітин без участі фрагмопласта та формування поперечних клітинних перегородок без пор (Van den Hoek et al., 1995).

Типовою ультратонкою ознакою *Klebsormidiales*, інших стрептофітових, а також представників вищих рослин є великого розміру пероксисоми (мікротіла), що розташовані поблизу ядра, мітохондрій та хлоропластів і формують хлоропластно-мітохондріально-ядерно-пероксисомний структурний комплекс (рис. 4.2, 4–7, див. вклейку; 4.4; 4.9, 5; 4.11) (Костіков та ін., 2001; Массальський, 2002а; Massalski, Kostikov, 2005). Подібні комплекси виявлені у вегетативних клітинах *Klebsormidium* (Stewart et al., 1972; Silver-

berg, 1975; Lokhorst, Starr, 1985; Morison, Sheath, 1985; Honda, Hashimoto, 2007), *Interfilum* (Mikhailyuk et al., 2008), *Hormidiella* (Lokhorst et al., 2000), *Mesostigma* Lauterborn (Melkonian, 1989), *Chlorokybus* Geitler (Rogers et al., 1980), *Coleochaete* (Stewart et al., 1972; Sluiman, 1985, Van den Hoek et al., 1995), *Nitella* C. Agardh (Silverberg, Sawa, 1973), *Micrasterias* C. Agardh (Tourte, 1972) і фотосинтезуючих клітинах вищих рослин (Raven et al., 2005; Proctor et al., 2007). Вважають, що таке розташування пероксисом у клітинах є еволюційно прогресивною ознакою і забезпечує швидкі процеси обміну між органелами комплексу в процесі фотодихання (Raven et al., 2005). Цікаво зазначити, що навіть склад ферментів пероксисом стрептофітових водоростей та вищих рослин досить подібний (містять гліколатдегідрогеназу та гліколатоксидазу), тоді як склад ферментів інших зелених водоростей відрізняється від складу ферментів вищих рослин (містять лише гліколатдегідрогеназу) (Gross, 1993). Вказані біохімічні ознаки є також підтвердженням генетичної близькості стрептофітових водоростей та вищих рослин.

Питання щодо кількості та конкретного розташування мітохондрій у клітинах Klebsormidiales остаточно не з'ясовано. Так, значна кількість опублікованих мікрофотографій показує розташування мітохондріальних профілів на поодиноких зрізах, що утруднює інтерпретацію їх об'ємного розміщення. Спроба створення об'ємної моделі вегетативної клітини *Klebsormidium* (Массальський, 2002а,б) на основі опублікованих ТЕМ-мікрофотографій вказує на наявність двох і більше мітохондрій, які розміщуються уздовж внутрішньої поверхні хлоропласта і прилягають до нього. Наші попередні дослідження мітохондрій *Klebsormidium* та *Interfilum* за допомогою прижиттєвого фарбування клітин та дослідження матеріалу під лазерним конфокальним і люмінесцентним мікроскопами вказують на дійсне розташування мітохондрій у безпосередній близькості до хлоропласта. При цьому у клітинах *Interfilum* мітохондрії щільно огортають край хлоропласта, повторюючи його лопаті (рис. 4.2, 5, див. вклейку). У більш видовжених клітинах *Klebsormidium* мітохондрії облямовують ядро і подовжуються далі, щільно прилягаючи до країв хлоропласта (див. рис. 4.2, 4, 6, 7). Цікаво, що виготовлена нами на основі ТЕМ-мікрофотографій реконструкція вегетативної клітини *Interfilum* sp. (див. рис. 4.9, 5) практично повторює ту саму картину розташування мітохондрій. Отже, можна з упевненістю стверджувати, що мітохондрії дійсно є частиною окремого структурного комплексу, що включає також хлоропласт, ядро та пероксисому. Кількість мітохондрій у клітинах цих водоростей визначити складно. Швидше за все є кілька червоподібних мітохондрій, що розміщуються впорядковано — навколо ядра та вздовж лопатей хлоропласта.

Морфологічна будова протопласта представників Klebsormidiales досить подібна, особливо у родів *Klebsormidium* та *Interfilum*. Вони мають пластинчастий пристінний хлоропласт, що, як правило, займає від половини клітини до 70—80 % її об'єму, має гладенький або лопатевий край, в якому лежить поодинокий піреноїд. Тіло піреноїда облямовано одним-кількома (до багатьох) рядами дрібних крохмальних гранул, розташованих паралельно повздовжній осі клітини. Така структура крохмальної обгортки піреноїда забезпечується тим, що його тіло пронизане кількома (до багатьох)

поодинокими, паралельно розташованими тилакоїдами (які іноді утворюють петлі). Подібна структура піреноїда характерна також для *Entransia*, хоча у останньої кілька піреноїдів містяться у хлоропласті, що має глибоко розсічений, з видовженими лопатями, край (Cook, 2004). Цікаво, що крохмальна обгортка *Hormidiella attenuata* має подібну будову, проте забезпечену проходженням паралельних тилакоїдів лише на рівні самої обгортки, де вони завертаються і далі у тіло піреноїда не проходять (Lokhorst et al., 2000).

Подібна структура крохмальної обгортки піреноїда характерна також для інших стрептофітових водоростей — *Chlorokybus* (Rogers et al., 1980), *Coleochaete* (Sluiman, 1985), деяких кон'югуючих водоростей (див. рис. 4.4) та навіть антоцеротових мохів (Cook, 2004). Положення ядра у представників Klebsormidiales також подібне, посередині клітини, напроти піреноїда. У видовжених клітинах ядро лежить у цитоплазматичному містку, розміщеному між двома термінальними вакуолями (більшість видів *Klebsormidium*) або межує з однією великою вакуолею (*Entransia*). Якщо клітини короткі (більшість видів *Interfilum*, *Hormidiella*, деякі *Klebsormidium*), то великі вакуолі не утворюються.

4.6. МОРФОЛОГІЯ KLEBSORMIDIALES: ЄДНІСТЬ ПРОЦЕСІВ ДІЛЕННЯ КЛІТИН І ФОРМУВАННЯ СЛАНІ У РІЗНИХ ПРЕДСТАВНИКІВ

Попри всі перелічені подібні риси будови протопласта клітин Klebsormidiales на ультратонкому та морфологічному рівнях, загальна морфологія цих представників досить різноманітна, що і слугувало причиною для віднесення їх до різних таксономічних груп. Особливо різниться загальна морфологія двох близьких родів — *Interfilum* (кокоїдна слань, двостулкові клітинні оболонки (Chodat, Topali, 1922), утворення сарциноїдних пакетів (Mikhailyuk et al., 2008)) та *Klebsormidium* (типова нитчаста слань, що у деяких видів здатна до дезінтеграції, суцільна клітинна оболонка (Starmach, 1972; Мошкова, 1979; Hindák, 1996; Lokhorst, 1996)). Наші детальні спостереження кількох штамів *Interfilum* дійсно підтвердили неоднорідність оболонки цих водоростей та деякі ознаки, подібні до двостулковості (рис. 4.6, 5, 7, 8; 4.10, 7, 8, див. вклейку; 4.9, 1, 4). Проте за такої будови клітинна оболонка не є справді двостулковою, а лише виглядає як така. Цей вигляд пов'язаний з особливістю ділення клітин водоростей, наведений ще у першому описі *I. paradoxum* Chodat et Topali (Chodat, Topali, 1922). Під час ділення клітини протопласт її розколюється на два дочірні, кожен з яких формує власну клітинну оболонку всередині старої материнської оболонки (рис. 4.5, 1б). Під час росту молодих клітин материнська оболонка розривається, розширюється чи ослизнюється. Такий тип поділу клітин, коли материнська оболонка не бере участі в утворенні оболонок дочірніх клітин, а перетворюється на оболонку спорангія, характерний для споруляції (Sluimann et al., 1989; Масюк, 1993, 1997; Масюк, Демченко, 2001; Massjuk, Demchenko, 2001; Yamamoto et al., 2007), через що *Interfilum* спочатку і був віднесений до хлорококових водоростей.

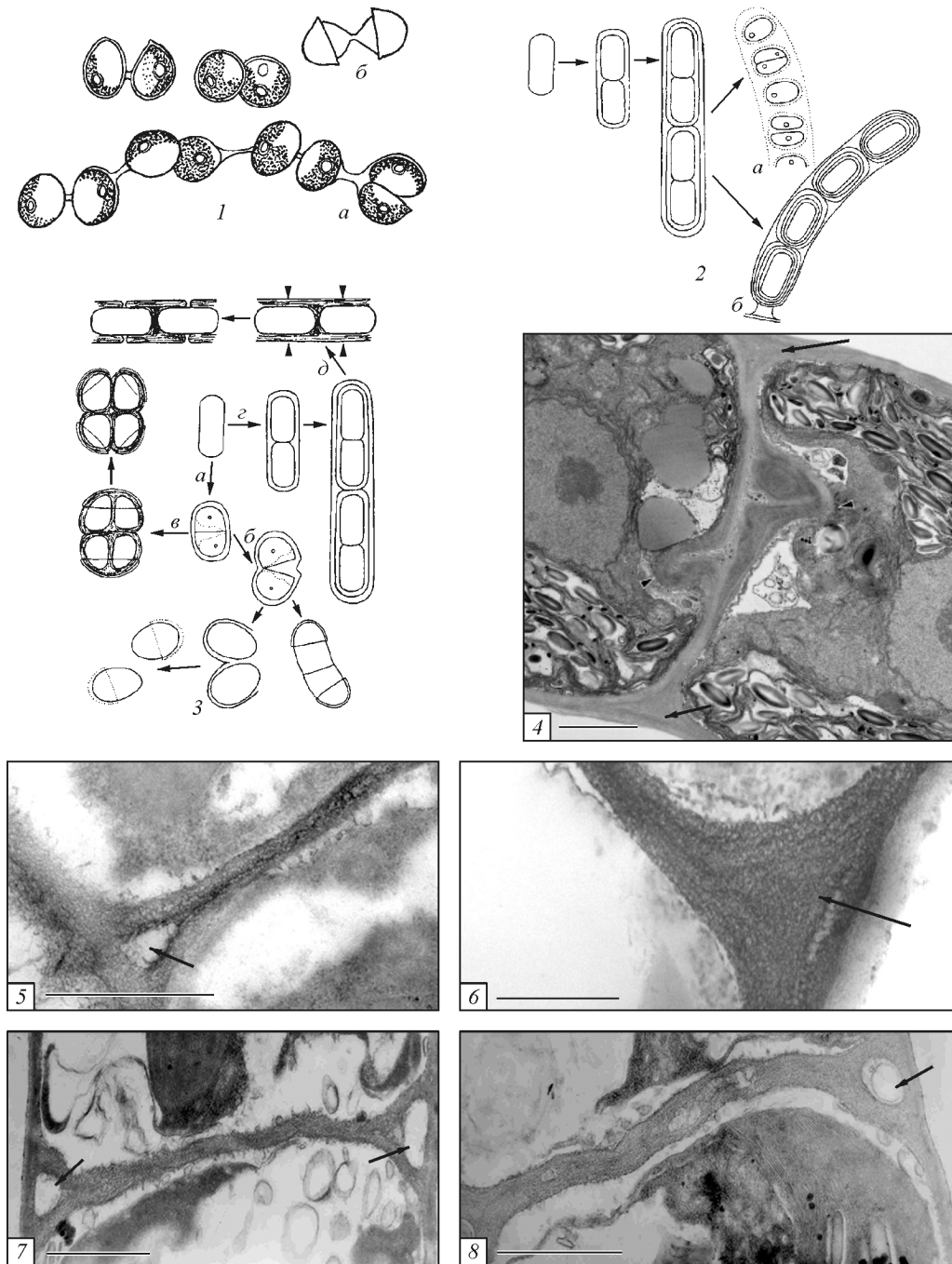


Рис. 4.5. Морфологія клітинного поділу у Klebsormidiales:

1 — ділення клітин у *I. paradoxum* (Chodat, Torali, 1922): а — загальний вигляд клітин і ниток, б — схема поділу клітини; 2 — схема поділу клітин у зелених нитчастих водоростей з псевдонитками: *Geminella* (а) і *Cyliandrocapsa* (б) (Масюк, 1993); 3 — схема поділу клітини у Klebsormidiales, що пропонується нами (Mikhailyuk et al., 2008): а-в — поділ клітин у *Interfilum* (б — утворення поодиноких клітин, в — утворення клітинних пакетів і кубічних агрегатів клітин), г, д — поділ клітин у *Klebsormidium* (д — утворення Н-фрагментів оболонки, головки стрілок вказують місця розриву материнської оболонки); 4—8 — ТЕМ-мікрофотографії поперечних перегородок у нитках *Entransia* (4) (Cook, 2004) і *Klebsormidium* (5—8), що підтверджують такий поділ (5 — 31TR, 6 — 34TR, 7, 8 — SAG 5.96). Стрілки вказують на трикутні проміжки між оболонками клітин. Лінійка — 2 мкм

Дослідження процесу ділення клітин водоростей різної морфологічної структури, однак, показало, що подібна схема поділу характерна не лише для водоростей з кокоїдним типом слані, а й для деяких нитчастих (Ettl, 1988a, b; Масюк, 1993). Ключові відміни полягають у такому: материнська оболонка не скидається (як під час споруляції), певним чином трансформується і продовжує слугувати опорою для дочірніх клітин; протопласт ділиться не в різних площинах (як у кокоїдних водоростей), переважно, в одній, утворюючи ланцюжок клітин; результатом поділу є не репродуктивні клітини (спори чи гамети), а молоді вегетативні клітини (Масюк, 1993).

За цією схемою утворюються нитки у зелених водоростей родів *Geminella*, *Cylindrocapsa* Reinsch, *Binuclearia* Wittr. та ін. (рис. 4.5, 2). Нитка такої будови суттєво відрізняється від нитки, утвореної в результаті класичного вегетативного ділення (процес ділення протопласта лише за рахунок утворення поперечної перегородки, материнська оболонка при цьому розтягується та є частиною оболонок дочірніх клітин (Sluimann et al., 1989; Масюк, 1993)), зветься «гаплоневою» (Масюк, 1993) і по суті є не нитчастою сланню багатоклітинної водорості, а ниткоподібною колонією одноклітинних організмів (Sluimann et al., 1989). «Поведінка» материнської оболонки за такого поділу може бути різною, від цього і залежить загальний вигляд слані. Так, у *Geminella* материнські оболонки ослизнюються, формуючи слизисту піхву, в якій лежать дочірні клітини, а у *Cylindrocapsa* зберігаються, розширюються, їх наступні генерації формують систему товстих шаруватих оболонок навколо клітин та чіткі Н-подібні фрагменти оболонок (рис. 4.5, 2).

Interfilum має описаний вище тип клітинного ділення, результатом якого є формування ниткоподібною слані. Материнська оболонка розривається, але часто не відділяється від дочірньої клітини, формуючи на ній шапину, через що і складається враження двостулкової оболонки. «Поведінка» материнської оболонки в межах роду *Interfilum* може бути різною. Так, у *I. paradoxum* вона розривається, частково ослизнюється та відділяється від дочірніх клітин, формуючи так звані ниточки між клітинами, що розходяться, утворюючи ланцюжок (звідси назва роду: «inter» з лат. — «між», «filum» — «нитка»). У *I. terricola* (B. Petersen) Mikhailiuk, Sluiman, A. Massalski, Mudimu, Demchenko, T. Friedl et S.Y. Kondr. (= *Geminella terricola*) материнська оболонка ослизнюється, утворюючи слизисту піхву навколо клітин, що формують короткі нитки чи діади. Клітини *Interfilum*, крім того, здатні ділитися в кількох площинах, у деяких видів (*I. massjukiae*) ця ознака генетично закріплена. Якщо такий поділ супроводжується частковим зберіганням материнських оболонок навколо клітин, то утворюються сарциноїдні пакети, кубічні агрегати клітин, а також розгалужена плеврококоїдна слань (рис. 4.5, 3а, в).

Що ж пов'язує *Interfilum*, клітини якого формують несправжню нитку, з *Klebsormidium*, у якого вони діляться класичним вегетативним діленням? Наші спостереження за значною кількістю штамів *Klebsormidium*, а також дані літератури вказують на деякі ознаки, що дає змогу стверджувати наявність клітинного ділення за типом *Interfilum* у межах роду *Klebsormidium*. Так, наші електронно-мікроскопічні фотографії деяких штамів чітко показують

наявність трикутних проміжків між оболонками вегетативних клітин (рис. 4.5, 5—8, стрілка). Це наводить на думку про те, що кожна клітина має власну оболонку, але облямовує її додатково якась спільна оболонка, що можливо походить від багатьох генерацій материнських оболонок, подібно, наприклад, до *Cylindrocapsa*. У товстоницчастих видів *Klebsormidium* (наприклад, *K. crenulatum* (Kütz.) Lokhorst) такі трикутні проміжки помітні навіть на світлооптичному рівні (рис. 4.12, 2, див. вклейку). Доказом також слугують Н-подібні фрагменти оболонки, що часто спостерігаються у культурах *Klebsormidium* (Lokhorst, 1996 та посилання в ній). Їх наявність якраз свідчить про дисконтинуальність оболонки цих водоростей, що неможливо за вегетативного ділення, за якого утворюється суцільна оболонка всієї нитки.

Таким чином, на наш погляд, нитка *Klebsormidium* являє собою утворення типу гаплонеми, тобто ланцюжок клітин, облямований багатьма генераціями щільно стиснутих материнських оболонок. До речі, на електронно-мікроскопічному рівні оболонка деяких видів *Klebsormidium* виглядає дуже шаруватою (Lokhorst, 1996, figs 251—253), що може свідчити на користь цього припущення. Цікаво зазначити, що подібна шаруватість оболонки також нами виявлена у *I. massjukiae*, у якого материнська оболонка не ослизнюється, а зберігається, утримуючи пакети клітин (див. рис. 4.11, 3). У зв'язку з цим ми пропонуємо схему формування нитки у *Klebsormidium*, зображену на рис. 4.5, 3 г, д. Згідно з цією схемою, формування Н-фрагментів оболонки також виглядає цілком закономірним: дві суміжні клітини ростуть, тиснучи на поперечну стінку між ними, що дуже її ущільнює (на електронних фотографіях поперечних клітинних перегородок *K. mucosum* (J.V. Petersen) Lokhorst видно дуже ущільнений шаруватий тяж (Lokhorst, 1996, figs 251—253)), натомість розтягують повздовжні стінки, що приводить до їх потоншення і розриву. Так утворюється Н-подібний фрагмент оболонки і відбувається типова дезінтеграція ниток *Klebsormidium* до коротких ниточок чи поодиноких клітин, які мають власні оболонки, тому продовжують своє існування.

Отже, шапінкоподібний залишок материнської оболонки *Interfilum* є гомологічним Н-подібному фрагменту оболонки *Klebsormidium*. Останній являє собою два шапінкоподібні залишки материнської оболонки сусідніх клітин, зв'язані між собою за переважного поділу клітин *Klebsormidium* в одній площині та формування ланцюжка клітин. Іноді Н-подібні фрагменти оболонок можна спостерігати в культурах *Interfilum* (рис. 4.6, 10, див. вклейку), тоді як деякі штами *Klebsormidium* з легкою дезінтеграцією клітин формують шапінкоподібні фрагменти (рис. 4.2, 11, див. вклейку).

На користь наведеної вище схеми поділу клітин у межах *Klebsormidium/Interfilum* свідчить також нещодавне дослідження японських учених стосовно механізмів клітинного поділу у водоростей, нитки яких легко дезінтегрують до коротких фрагментів — *Nannochloris* Naumann і *Marvania* Hindák (Yamamoto et al., 2007). За допомогою електронно-мікроскопічних і цитохімічних методів показано, що в основі поділу клітин цих водоростей лежить тип, близький до споруляції, тобто побудова власної оболонки кожним дочірнім протопластом. При цьому під час поділу клітин у *Nannochloris* материнська оболонка ослизнюється, а за брунькування у *Marvania* частко-

во розривається та зберігається, створюючи багаточисельні оболонки навколо клітин. Зроблено висновок, що саме такий механізм поділу сприяє легкому відділенню клітин від нитки та утворенню одноклітинного стану. Висловлено припущення, що таким самим способом відбувається поділ у інших водоростей з легко дезінтегруючими нитками, наприклад у *Stichococcus* (Yamamoto et al., 2007).

Водночас можливо відшукати і контраргументи стосовно зазначеного припущення. Так, у класичній літературі вказується на факт формування Н-фрагментів оболонок у *Klebsormidium* та описаного вище способу поділу клітин. Проте ці факти пояснюються існуванням іншого типу розмноження у *Klebsormidium* — апланоспороутворення (Мошкова, 1979; Morison, Sheath, 1985; Lokhorst, 1996). При цьому наголошено і на існуванні класичного вегетативного ділення клітин у цих водоростей. Так, зокрема, зауважується, що Н-фрагменти оболонок часто трапляються у видів *Klebsormidium* з товстими грубими оболонками (*K. mucosum*, *K. crenulatum*, *K. bilatum* Lokhorst), тоді як у видів з тонкими ніжними оболонками їх немає (*K. flaccidum* (Kütz.) Silva, Mattox et Blackwell, *K. nitens* (Menegh.) Lokhorst). Це нібито свідчить на користь того, що різні види *Klebsormidium* переважно розмножуються одним з цих способів — апланоспороутворенням чи вегетативним діленням (Lokhorst, 1996). На наш погляд, подібну диференціацію в межах *Klebsormidium* можна пояснити інакше: у частини видів материнська оболонка переважно зберігається навколо дочірніх клітин, формуючи товсту шарувату спільну оболонку, наслідком розриву якої є Н-подібні фрагменти. У інших видів материнські оболонки здебільшого ослизнюються, тому, як результат, спільна оболонка тонка, ослизнена і помітних Н-фрагментів не формує. Доказом цього є наявність слизу навколо легко дезінтегруючих ниток штамів *Klebsormidium*, близьких до *K. nitens* і *K. flaccidum*, що спостерігалось нами (рис. 4.2, 8—10, див. вклейку) та відомо з літератури (Lokhorst, 1996). Цікаво, що зміна умов існування може змінювати і цю ситуацію. Так, у *K. flaccidum* відсутні Н-фрагменти оболонок, якщо водорість росте на рідкому поживному середовищі (Lokhorst, 1996). Проте вони утворюються, якщо культура зростає на агаризованому середовищі (рис. 4.13, 11, 13, див. вклейку). Згадане середовище імітує жорсткіші наземні умови, оболонки водоростей при цьому потовщуються, що і сприяє утворенню Н-фрагментів.

Загалом, на наш погляд, доказом того, що нитка *Klebsormidium* імовірніше є колонією одноклітинних водоростей, ніж багатоклітинним організмом, слугує не лише факт її легкої дезінтеграції, а й відсутність пор у поперечних перегородках (Lokhorst, Starr, 1985; Van den Hoek et al., 1995), тобто відсутність зв'язку між окремими клітинами. Разом з тим, хоча наші спостереження виявили лише такі тенденції ділення клітин і формування нитки, не можна повністю заперечувати і ймовірність наявності вегетативного ділення у межах роду *Klebsormidium*.

Іншими, спільними у *Klebsormidium* та *Interfilum* ознаками, пов'язаними з клітинними оболонками, є наявність слизу волокнистої структури. Ця ознака характерна для більшості видів *Interfilum* і деяких видів *Klebsormidium* (рис. 4.2, 8—10; 4.6, 7, 8; 4.10, 7, 8, див. вклейку; 4.11, 5, 6). Спільною ознакою є також здатність клітин до ділення у кількох площинах і до утво-

рення пакетів клітин та гілок. Ця ознака розвинена у *Interfilum* (див. рис. 4.6, 9; 4.9, 2, 3; 4.10, 1—4, 10—12), а для *Klebsormidium* хоча і є нетиповою, проте і в літературі (Lokhorst, 1996), і за нашими спостереженнями (рис. 4.15, 5—7, 9, див. вклейку), проявляється у деяких представників. Цікаво зазначити, що в літературі цей феномен у межах *Klebsormidium* також пов'язували з проростанням апланоспор, що залишилися у апланоспорангії, у нову нитку (Lokhorst, 1996).

Перелічені ознаки, зумовлені структурою оболонки та діленням клітин, можуть спостерігатися також у *Entransia* та *Hormidiella*. Так, ці представники здатні до дезінтеграції ниток і формування Н-фрагментів оболонок (Cook, 2004; наші спостереження (рис. 4.2, 14, див. вклейку)). На електронно-мікроскопічних фотографіях *E. fimbriata* Е.О. Hughes чітко видно трикутні проміжки між оболонками вегетативних клітин: це свідчить на користь того, що навколо протопласта кожної дочірньої клітини формується власна оболонка (Cook, 2004; figs 6, b, c; 7, g, h; див. рис. 4.5, 4). Поперечні перегородки в нитках *Entransia* та *Hormidiella* також позбавлені пор, отже, на наш погляд, всі представники порядку Klebsormidiales мають подібну схему поділу клітин, яка у кожного окремого роду розрізняється деталями, що і спричиняє різний морфологічний вигляд цих представників.

4.7. РІД *HORMIDIELLA*: МОРФОЛОГІЧНІ ТА ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ, РІЗНОМАНІТТЯ

Hormidiella (рис. 4.2, 12—14, див. вклейку) — типowo ґрунтова водорість, що мешкає виключно в тропічних регіонах. Характеризується простими однорядними нитками, що прикріплюються до субстрату за допомогою добре вираженої стопи. Верхівкова клітина подібна до інших клітин слані або відрізняється від них. Морфологічна будова вегетативних клітин у цілому подібна до такої *Klebsormidium*, хоча є деякі особливості: клітини, як правило, глибоко перетягнуті біля поперечних перегородок, у дорослих нитках — короткі, джкоподібні, хлоропласт пояскоподібний, виповнює весь клітинний об'єм, великі вакуолі в клітинах відсутні. Розмноження відбувається фрагментацією ниток, апланоспорами та дорзивентральними зооспорами із субапикальними джгутіками. Останні формуються в клітинах (крім базальної та у деяких видів — верхівкової) по одній, позбавлені стигм, виходять через отвір у зооспорангії; після зупинки зооспори формують підошву з боку розташування джгутиків (Мошкова, 1979; Ettl, Gärtner, 1995; Hindák, 1996; Lokhorst et al., 2000). У одного з видів — *H. bharatiansis* Subrahmanyam, виявлений статевий процес типу гетерогамії (Subrahmanyam, 1976).

Ультратонкі ознаки роду вивчені на прикладі *H. attenuata*. Вони в цілому узгоджуються з такими для інших стрептофітових водоростей: наявні великі пероксисоми, що межують з мітохондріями³ та ядром; джгутиковий

³ У статті Г.М. Локхорста та співавт. (Lokhorst et al., 2000) як у тексті, так і в підписах до рисунків (figs 20, 21, 23) указано на контакт пероксисоми з диктіосомами, хоча, на наш погляд, останні структури слід було визначити як мітохондрії, про що свідчать чіткі пластинчасті кристи, які виповнюють ці структури (figs 13, 15).

апарат характерної ультратонкої будови — базальні тіла зв'язані багатощаровою структурою (MLS); два джгутикові корінці, один з них містить велику кількість мікротрубочок, тобто цитоскелет асиметричної будови, ділення клітин відбувається кільцевою борозною (Lokhorst et al., 2000). Крохмальна обгортка піреноїда складається з кількох крохмальних гранул, розмішених в один шар, компактно, при цьому її ультратонка будова відрізняється від такої більшості стрептофітових водоростей — поодинокі тилакоїди, пронизуючи обгортку піреноїда, завертаються, тому його матрикс залишається гомогенним.

Вважають, що Н-фрагменти оболонки відсутні у представників цього роду (Мошкова, 1979; Hindák, 1996; Lokhorst et al., 2000), проте наші спостереження над автентичним штамом *H. attenuata* показали, що іноді Н-фрагменти трапляються (рис. 4.2, 14, див. вклейку). Очевидно походження цих утворів і характер ділення клітин цих представників такий самий, як у *Klebsormidium* та *Interfilum* (див. розд. 4.6), на користь цього свідчить твердження про те, що клітини *H. attenuata* згруповані по 2—4 (Lokhorst et al., 2000). У цитованій публікації з описом цього виду вказано, що його вирощували на рідкому живильному середовищі, а наші спостереження проведені на твердому середовищі. Це спричинило потовщення та огрубіння клітинних оболонок водорості, що сприяло утворенню Н-фрагментів оболонки.

Всього даний рід налічує 3 види — *H. parvula* М.О.Р. Iyengar et Khan-tamma (тип роду), *H. bharatiansis* і *H. attenuata*, які відрізняються шириною нитки, кількістю піреноїдів, будовою кінцевих клітин. *H. bharatiansis* — найсвоєрідніший як за будовою, так і за наявністю статевого процесу, тому існує думка, що цей вид не є представником ні роду *Hormidiella*, ні порядку *Klebsormidiales* (Lokhorst et al., 2000). Особливо своєрідна ознака виду — наявність нерівних джгутиків у зооспор і гамет, що ймовірно свідчить про приналежність цього представника до іншої групи водоростей (Subrahmanyan, 1976). Молекулярно-філогенетичні та детальні цитологічні дослідження проведені лише з *H. attenuata*, вони чітко підтвердили її положення в межах *Klebsormidiales*. Автентичних штамів двох інших видів, у тому числі типового, не існує, що унеможливило остаточний висновок про об'єм цього роду на сьогодні.

Детальні дослідження штаму SAG 36.98, виділеного з ґрунтів Коста-Рика (див. розд. 4.4), очевидно додасть нового представника, близького до цього роду. Цікаво зазначити, що всі вище згадані види роду *Hormidiella* і новий таксон є мешканцями тропічних регіонів, отже ймовірно географічне поширення цих представників пов'язане з теплим кліматом. До речі, морфологічні ознаки вегетативних клітин *Hormidiella* (клітини короткі, не наче стиснуті, нитки перетягнуті біля поперечних перегородок) є ознаками ксерофітності (див. розд. 4.11, 4.12).

4.8. ПІД *ENTRANSIA*: МОРФОЛОГІЧНІ ТА ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ, РІЗНОМАНІТТЯ

Entransia (рис. 4.6, 1—4, див. вклейку) — рідкісна прісноводна водорість, поки відома лише з Північної та Центральної Америки. Характеризується простими однорядними нитками, циліндричними клітинами, кожна з яких має пристінний хлоропласт. Раніше її вважали представником *Zygnematales* через хлоропласт своєрідної будови (глибоко розсічений на довгі пальцеподібні лопаті) та зростання серед жабуриць інших прісноводних нитчастих водоростей. У хлоропластах *Entransia* міститься завжди кілька піреноїдів, крохмальна обгортка яких складається з багатьох гранул, що є типовим для всіх *Klebsormidiales* (Cook, 2004). Ядро *Entransia* міститься під хлоропластом, на цитоплазматичних тяжках, посередині великої вакуолі. Розмноження відбувається фрагментацією ниток, апланоспорами та зооспорами. Зооспори подібної до *Klebsormidium* будови формуються по одній у клітині, виходять через пору в оболонці спорангія. Зооспори проростають у молоді нитки, які прикріплюються до субстрату за допомогою липкої субстанції, за своїми обрисами чіткішої, ніж подібна структура у *Klebsormidium*, верхівкова клітина молодої нитки, як правило, має шип (Cook, 2004).

Ультратонкі ознаки роду, в цілому, подібні до таких інших *Klebsormidiales*. Зокрема ультратонка будова піреноїда цих водоростей подібна до будови піреноїда *Klebsormidium*, відоме також часте формування Н-подібних фрагментів оболонок у *Entransia* (Cook, 2004). Цікавою особливістю є формування серед нитки клітин, значно коротших, ніж типові. Ці клітини швидко відмирають, перетворюючись на свого роду некриси. По цих мертвих клітинах відбувається фрагментація нитки, що вважається пристосуванням водоростей до швидкого розмноження (Cook, 2004). Цікавим спостереженням також слід вважати утворення великих отворів у поперечних клітинних стінках деяких клітин. Ці отвори сполучають дві сусідні клітини між собою, як помічено, через них можуть мігрувати ядра із однієї клітини в іншу (Cook, 2004). Це унікальне явище потребує спеціальних досліджень, особливо процесу ділення клітин у *Entransia*. Водночас характер будови оболонки цієї водорості та наявність Н-фрагментів оболонок вказує на те, що, ймовірно, ділення клітин *Entransia* відбувається за тим самим механізмом, що у *Interfilum* та *Klebsormidium*.

Рід представлений всього 2 видами — *E. fimbriata* (тип роду) та *E. dichloroplastes* Prescott (Guiry, Guiry, 2012). Обидва види — рідкісні водорості. *E. fimbriata* була знайдена кілька разів після її опису; отримання культур цього виду дало змогу вивчити детально її морфологічні та ультратонкі ознаки (Cook, 2004). Разом з тим інший вид — *E. dichloroplastes* — не був знайдений після опису (Prescott, 1966), його приналежність до згаданого роду потребує підтвердження. Молекулярно-філогенетичні дослідження, проведені з культурою *E. fimbriata*, показали самостійність роду та його приналежність до *Klebsormidiales* (Karol et al., 2001; Turmel et al., 2002). *Entransia* можна вважати найсвоєріднішим представником *Klebsormidiales* як за морфологічною, так і екологічною характеристикою.

4.9. ФІЛОГЕНІЯ ДВОХ БЛИЗЬКИХ РОДІВ — *INTERFILUM* І *KLEBSORMIDIUM*: ПРОБЛЕМИ РОЗДІЛЕННЯ, МОРФОЛОГІЧНІ ОЗНАКИ, ЩО МАЮТЬ ФІЛОГЕНЕТИЧНЕ ЗНАЧЕННЯ, ЕВОЛЮЦІЙНІ ТЕНДЕНЦІЇ В МЕЖАХ ГРУПИ

Філогенетичний аналіз нуклеотидної послідовності ділянки ITS рДНК (рис. 4.7), аналіз за геном *rbcL* (не наведений), а також об'єднаний аналіз за обома цими частинами ДНК (рис. 4.8) показали результати, що добре узгоджуються між собою та виявляють близьку топологію (Rindi et al., 2011). Основною різницею між ними є досить висока роздільна здатність у межах роду *Interfilum* під час аналізу за ITS і значно нижча за *rbcL*, тоді як у межах роду *Klebsormidium* ситуація протилежна — висока роздільна здатність за *rbcL* і значно нижча — за ITS, що особливо проявляється в межах кладі E (рис. 4.7, 4.8). Об'єднане молекулярне дерево за ITS рДНК та *rbcL* показало переважно топологію в межах кладі E, характерну для дерева за *rbcL*, і при цьому зберегло основну топологію за ITS, що стосується кладі A (*Interfilum*) (рис. 4.7, 4.8).

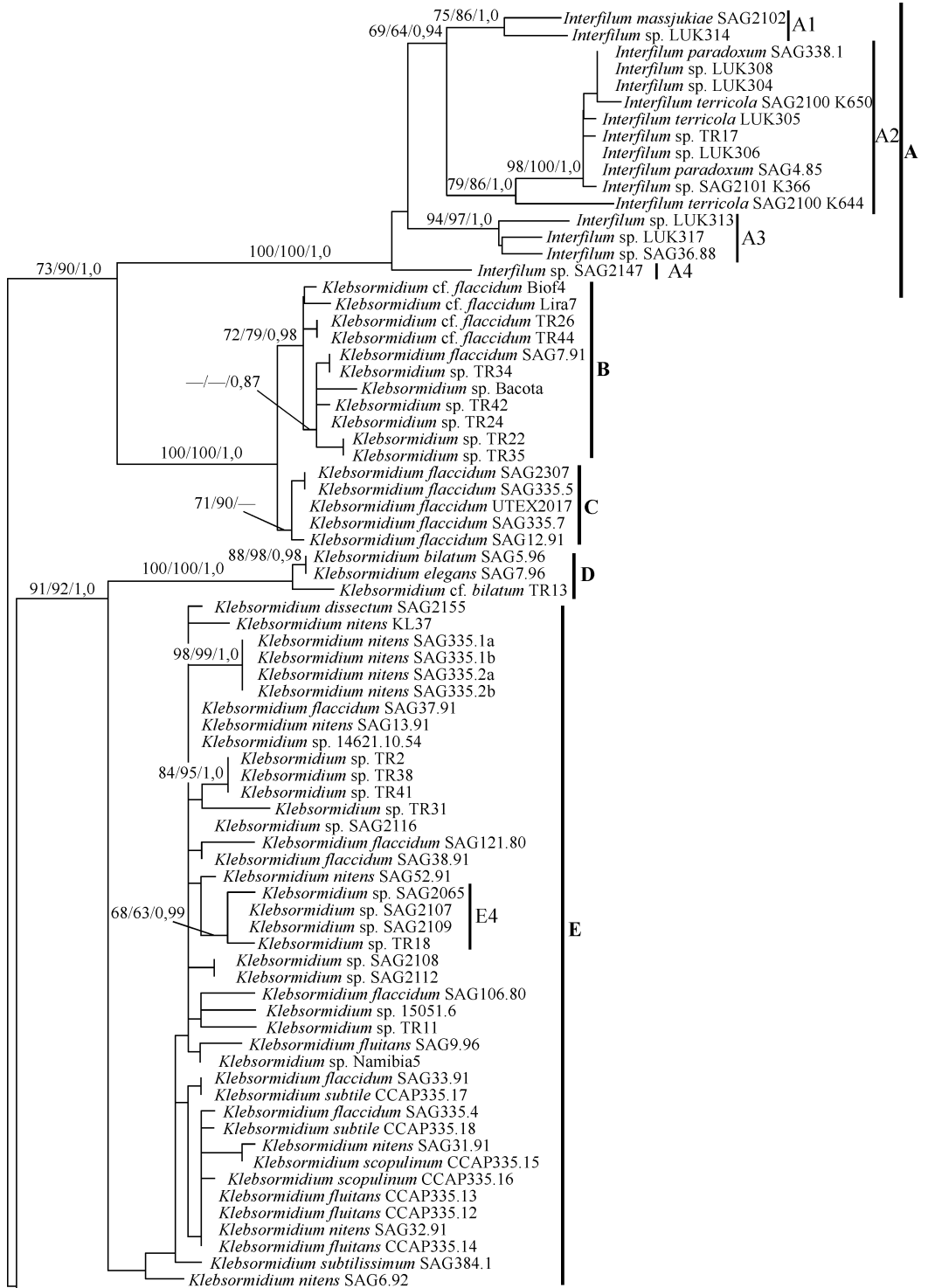
Як видно з наведених молекулярних дерев, включення *Interfilum* показало, що рід *Klebsormidium* є парафілетичним (Mikhailyuk et al., 2008; Rindi et al., 2011). Тому закономірно постає питання про необхідність номенклатурних змін стосовно цих 2 родів. Інакше кажучи, враховуючи те, що *Interfilum* — це окремий рід, імовірно слід розділяти *Klebsormidium* на кілька родів і описувати кожен виділену кладу як окремий рід. Однак з огляду на морфолого-генетичну близькість усіх досліджених штамів, можливо, слід об'єднати *Interfilum* і *Klebsormidium* в один рід (Rindi et al., 2011)⁴.

Існує також третя думка стосовно викладеного. Якщо взяти до уваги, що одна з груп парафілетичного таксона є предковою формою, яка дала початок другому таксону (що і спричиняє цю парафілію), і реально існує у природі окремо, у такому разі парафілетичний таксон слід вважати цілком природним (Zander, 2008, 2010; Hörandl, Stuessy, 2010). Отже, слід припустити, що група видів, споріднена з *Klebsormidium flaccidum* (клади B і C), очевидно, і є предковою щодо *Interfilum* (рис. 4.7, 4.8). При цьому *Interfilum* слід вважати більш спеціалізованим до наземних умов родом, у межах якого закріплюється здатність до формування сарциноїдної та плеврококоїдної слані. Такий тип слані поширений серед багатьох неспоріднених груп наземних водоростей і пов'язаний із пристосуванням їх до посушливих умов наземного середовища (Nienow, 1996).

Цікаво, що *Interfilum*-подібна морфологія (поодинокі клітини та пари клітин еліпсоїдної або яйцеподібної форми, з хлоропластом, розсіченим на 5—8 лопатей) трапляється у кількох незалежних групах *Klebsormidium*: як у ймовірно предковій до *Interfilum* кладі B (рис. 4.13, 8, див. вклейку), так само незалежно виникає у кладі E — підклада E4 (рис. 4.15, 1, 2, 4, див. вклейку). Слід зазначити, що ці групи об'єднують види, схильні до дезінтеграції слані.

⁴ Цікаво, що в разі об'єднання цих 2 родів буде збережено назву «*Interfilum*» як ранішу (Chodat, Topali, 1922; Silva et al., 1972).

4.9. Філогенія двох близьких родів — *Interfilum* і *Klebsormidium* ...



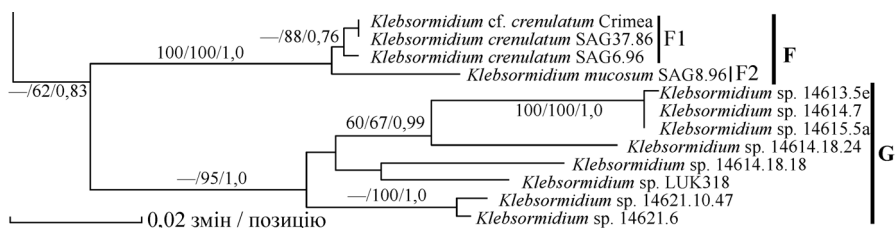


Рис. 4.7. Філогенетичний аналіз за ділянкою ITS 1, 2 рДНК (аналіз максимальної правдоподібності (Maximum-likelihood)) штамів *Interfilum* і *Klebsormidium* (Rindi et al., 2011). Цифри біля гілок — значення підтримки (>60 %, або 0,8) за дистанції «найближчого сусіда» (neighbor-joining distance), аналізу максимальної економії (maximum parsimony) та байєсівської ймовірності (Bayesian Posterior Probabilities). А—G — окремі кластери

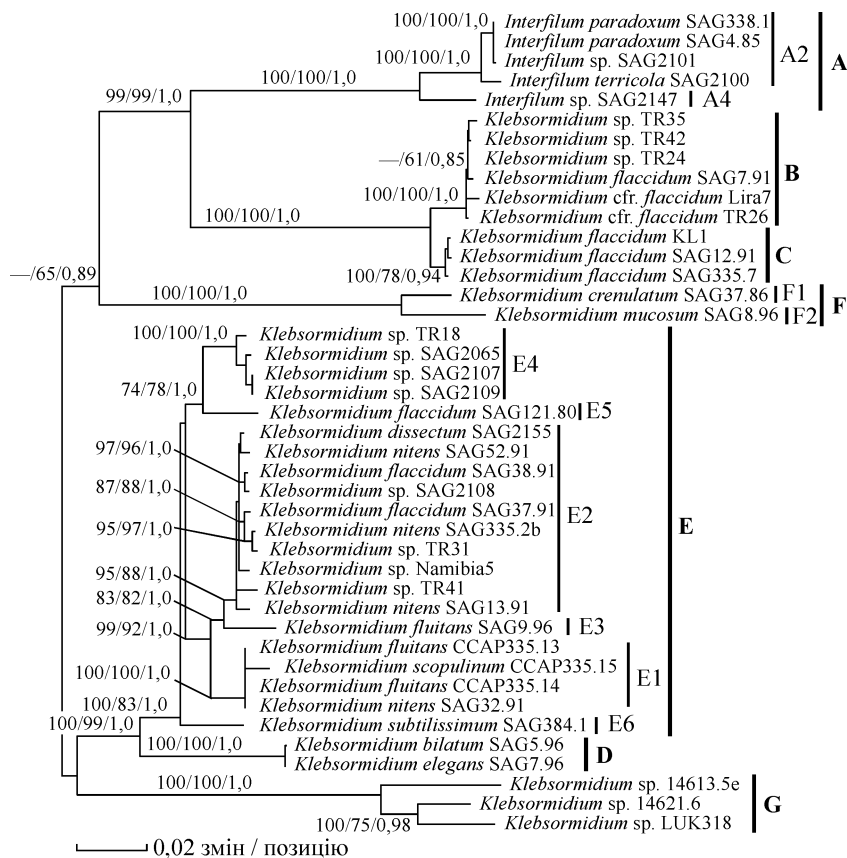


Рис. 4.8. Філогенетичний аналіз (аналіз максимальної правдоподібності (Maximum-likelihood)) штамів *Interfilum* та *Klebsormidium* за ділянками ITS 1, 2 рДНК і геном *rbcL* (Rindi et al., 2011).

Умовні позначення див. на рис. 4.7

Крім того, такий стан у першому випадку є нетиповим і трапляється зрідка за сильного старіння культури, у другому випадку — цілком закономірний і характерний для дорослих культур водоростей. Проте у молодому віці згадані представники *Klebsormidium* мають морфологію, типову для цього роду (рис. 4.15, 3, див. вклейку).

Питання про те, які морфологічні ознаки вказаних родів уважати за ті, що мають філогенетичне значення, є непростим. Традиційно використовують такі морфологічні ознаки: ширину та довжину нитки, форму клітини, текстуру клітинної оболонки, наявність/відсутність слизової обгортки, наявність/відсутність дворядних фрагментів нитки та несправжнього гілкування, тенденцію до фрагментації нитки, формування Н-фрагментів оболонки, будову хлоропласта та піреноїда (Starmach, 1972; Мошкова, 1979; Ettl, Gärtner, 1995; Hindák, 1996; Lokhorst, 1996; Novis, 2006). Деякі автори додали більше морфологічних ознак, переважно тих, які спостерігаються під час росту водоростей у культурі: формування поверхневого водовідштовхувального шару ниток на рідкому середовищі, тип розмноження, що переважає (зооспори чи апланоспори), форма пори в спорангійній стінці, через яку звільняються зооспори, тип проростання зооспор та ін. Утім цими самими авторами доведено високу пластичність більшості з перелічених ознак і неможливість використання у таксономії (Lokhorst, 1996; Škaloud, 2006; Rindi et al., 2008).

Застосування молекулярно-філогенетичних методів до вивчення *Klebsormidium* та *Interfilum* дало змогу встановити, що філогенетичне значення має лише кілька ознак, переважно пов'язаних зі здатністю до утворення сарциноїдної слані, будовою хлоропласта та еколого-географічними особливостями видів. Детально ця інформація наведена у табл. 4.2. Водночас філогенетичне значення деяких із запропонованих ознак можна піддати критиці. Так, зокрема, лопатевий край хлоропласта характерний для представників кількох клад, залежно від віку культури та умов культивування — В, D, E3, E4. Ознаки, пов'язані з географічним поширенням та екологією видів, недостатньо досліджені на цей час, і ситуація з ними може змінитися у разі вивчення більшої кількості зразків із ще не досліджених регіонів й біотопів.

У цілому, основною проблемою розділення таксонів у межах 2 родів є надзвичайно високий ступінь морфологічного паралелізму. В межах кожної молекулярної кладі відбувається незалежне видоутворення, за якого повторюються близькі морфотипи водоростей. При цьому є клад, що мають однотипну морфологію, зокрема F, G, D, тоді як у кладах В, С, Е наявні кілька морфологічно подібних ліній (рис. 4.13—4.15, див. вклейку). Особливо проблемною єклада Е, в якій генетична відстань між окремими підкладами низька, проте наявне певне морфологічне різноманіття. Очевидно, еволюційні процеси в межах цієї клад досить активні на цей час і, можливо, нині ми спостерігаємо етапи видоутворення (Rindi et al., 2011). Генетична ж відстань між окремими підкладами низька також унаслідок того, що в межах *Klebsormidium* та *Interfilum* достовірно не виявлений статевий процес, який значно збільшує генетичне різноманіття популяції через рекомбінацію генів.

Таблиця 4.2. Морфологічні ознаки *Klebsormidium* та *Interfilum*, асоційовані з молекулярно-філогенетичними кладами та підкладами (Rindi et al., 2011)

Ознака	Молекулярна клада/підклада	Вид водорості
Клітини поодинокі або формують малоклітинні ниточки, з тенденцією до утворення більш-менш складних клітинних комплексів	A	Усі види роду <i>Interfilum</i>
Поштрихована слизиста обгортка, шапінко- або ниткоподібні залишки материнських клітинних оболонок	A	<i>Interfilum</i> spp. (з деякими виключеннями)
Пакеподібні клітинні агрегати та дворядні розгалужені нитки, які іноді дезінтегрують	A1	<i>Interfilum massjukiae</i>
Міцні, пакеподібні клітинні агрегати, що, як правило, не дезінтегрують	A4	<i>Interfilum</i> sp.
Нитки товсті (від 10 до 20—23 мкм), з товстою бородавчатою клітинною оболонкою	F	<i>Klebsormidium crenulatum</i> , <i>Klebsormidium mucosum</i>
Хлоропласт розсічений на 5—8 (іноді більше) чітких лопатей	A	Усі види роду <i>Interfilum</i>
Хлоропласт з кренульованим або неправильно розсіченим краєм	B	<i>Klebsormidium</i> sp.
Хлоропласт із серединною розсічкою, розділений на чотири або кілька лопатей	D	<i>Klebsormidium bilatum</i> , <i>Klebsormidium elegans</i>
Хлоропласт напівкільцеподібний (<i>Ulothrix</i> -подібний), вистилає більшу частину клітинної периферії	F	<i>Klebsormidium crenulatum</i> , <i>Klebsormidium mucosum</i>
Хлоропласт чотирилопатекий	G	<i>Klebsormidium</i> sp.
Піренейд маленький, облямований кількома крохмальними гранулами	G	<i>Klebsormidium</i> sp.
Поширені переважно у прісноводних місцезростаннях, включно з тими, що мають кислу реакцію води	E1	<i>Klebsormidium acidophilum</i>
Поширені переважно в біологічних кірках жарких пустельних регіонів	G	<i>Klebsormidium</i> sp.
Поширені переважно в місцезростаннях Східної Європи	B	<i>Klebsormidium</i> sp.
Поширені переважно в місцезростаннях Західної Європи	C	<i>Klebsormidium flaccidum</i>

Уже після написання цього розділу автори отримали додаткову інформацію стосовно філогенії в межах групи *Klebsormidium/Interfilum*. Тестування наявної філогенетичної інформації з використанням молекулярних сигнатур (баркоду — найконсервативнішої ділянки ITS2 рДНК) за методикою, запропонованою у кількох роботах (Coleman, 2009; Moniz, Kaczmarzka, 2009; Vock et al., 2011), показало, що варіабельною є ділянка ITS1, яка і спричиняє наведений вище розподіл за кладами (див. рис. 4.7, 4.8), тоді як мінливість консервативної ділянки ITS2 є на диво низькою (Т. Pröschold, персон. повідомл.). Згідно із застосованою методикою баркодування, отримана топологія філогенетичних дерев (рис. 4.7, 4.8) відображає швидше за все відмінності на популяційному рівні, ніж на видовому. Що ж стосується видового рівня, то, відповідно до отриманих попередніх даних, *Interfilum* та *Klebsormidium* напевно є представниками одного роду, а кількість видів у цій групі значно нижча, ніж вважали раніше і ніж указують наведені молекулярні дерева (рис. 4.7, 4.8), особливо серед представників з по-

ширенням у межах Європи (Т. Pröschold, персон. повідомл.). Цікаво, що генетично різноманітнішими виявилися представники з ґрунтових кірок Південної Африки (клада G, рис. 4.7, 4.8). Це може свідчити на користь того, що зазначені водорості, можливо, походять із зон з жарким кліматом, де їх видове різноманіття вище за таке помірних зон, куди ці водорості потрапили не так давно. Тому можна припустити, що низьке генетичне та вище морфологічне різноманіття представників із помірних зон пояснюється активними еволюційними процесами в межах групи внаслідок освоєння нових територій. Цікаво, що цей висновок певною мірою узгоджується з деякими попередніми відомостями стосовно поширення видів *Klebsormidium* у різних містах Європи (Rindi, Guiry, 2004), які вказують на те, що ці водорості тяжіють до зростання у теплих і сухих регіонах. На користь цього свідчать і екофізіологічні дослідження штамів *Klebsormidium* з Альпійських високогір'їв, які показали, що вони починають нарощувати біомасу лише від температури +5 °C (U. Karsten, персон. повідомл.).

Однак нещодавно в літературі з'явилася протилежна думка стосовно поняття виду в межах *Klebsormidium*. Так, за даними детального дослідження штамів цього роду з молекулярної класифікації E (рис. 4.7, 4.8) (застосовано об'єднаний ITS/*rbcL*-аналіз), в її межах існує велика кількість (не менше 10) прихованих видів, що мають подібну морфологію, проте чітко (за думкою авторів) відрізняються генетично (Škaloud, Rindi, 2011). Порівняння даних молекулярної філогенії з морфологією та екологією досліджених штамів показало філогенетичну значущість кількох ознак, за якими можливо відрізнити приховані види: наявність водовідштовхувального шару ниток на поверхні рідкого середовища, будова апертури зооспорангія та екологічна причетність (зростання наземно, у природних умовах (ґрунтах чи на кам'янистих відслоненнях) чи на штучно створених поверхнях (перезавано цементі) або у прісних водоймах).

Таким чином, єдності думок стосовно поняття виду та еволюції в межах групи *Klebsormidium/Interfilum* на цей час немає. Хоча в цілому філогенетична картина їх проявляється чітко і особливих суперечностей не викликає, інтерпретація цієї інформації досить різна, тому існують думки як про високе генетичне та видове різноманіття в межах групи (Škaloud, Rindi, 2011), так і про загальну генетичну однотипність і, як наслідок, досить низьке видове різноманіття, особливо серед представників із помірних зон (Т. Pröschold, персон. повідомл.; Rindi et al., 2011 (частково)).

4.10. ПІД *INTERFILUM*: МОРФОЛОГІЧНІ ТА ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ, РІЗНОМАНІТТЯ, ФІЛОГЕНЕТИЧНІ ЗВ'ЯЗКИ

Interfilum — чітко окреслена монофілетична група, близько споріднена з *Klebsormidium*, особливо з морфолого-генетичною групою «Flaccidum» (рис. 4.7, 4.8, клада A). Представники роду мають також значну кількість спільних морфологічних і цитологічних ознак (див. розд. 4.5, 4.6), проте характеризуються і певними унікальними особливостями.

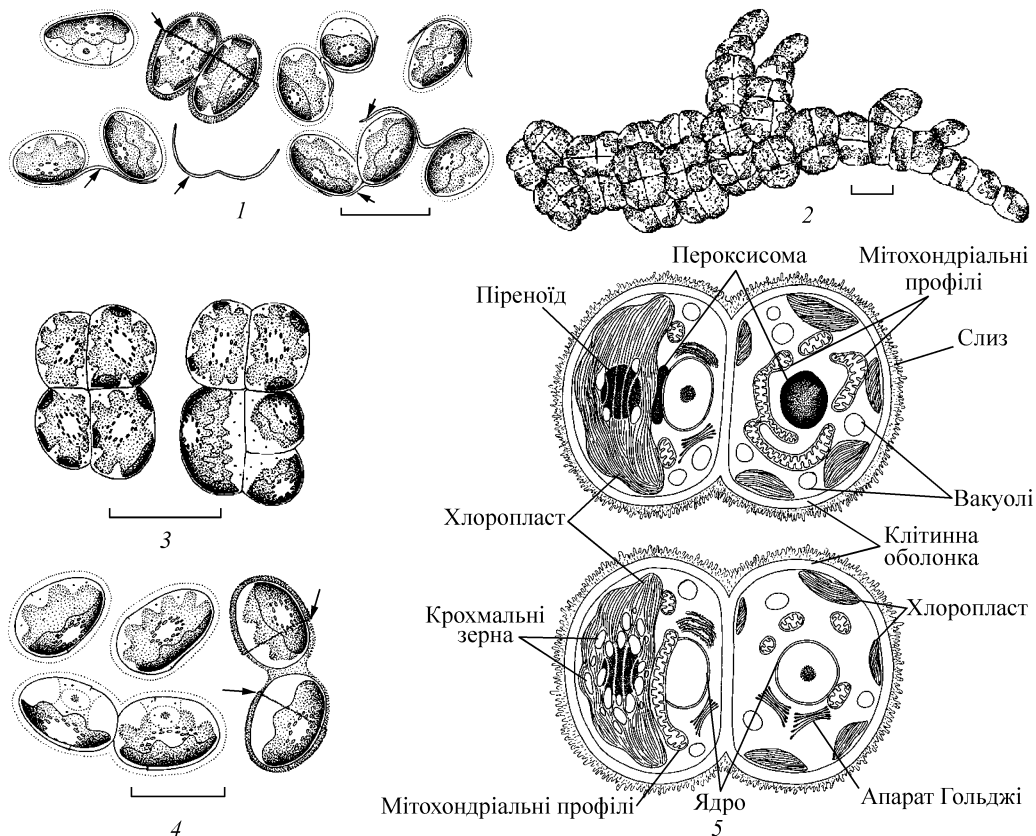


Рис. 4.9. Особливості будови видів роду *Interfilum*:

1 — *I. paradoxum*, штам SAG 338. 1; 2, 3 — *I. massjukiae*, штам SAG 2102; 4 — *I. terricola*, штам SAG 2100; 5 — реконструкція TEM-мікрофотографії *Interfilum* sp., штам SAG 2102. Показані ниточко- та шапінкоподібні (стрілки) залишки материнських оболонок. Лінійка — 10 мкм

Основною характерною ознакою *Interfilum* є те, що він ніколи не формує ниток у класичному розумінні, для нього типовими є поодинокі клітини, діади, пакети, у деяких видів — багатоклітинні кубічні агрегати та розгалужена плеврококоїдна слань (рис. 4.6, 5–9; 4.10, див. вклейку; рис. 4.9). Короткі ниточки, що складаються з кількох клітин, трапляються лише як виняток, іноді також можна спостерігати ланцюжки клітин, з'єднані спільним слизом або залишками клітинних оболонок («ниточками») (рис. 4.6, 5; 4.9, 1). У зв'язку з цим, як правило, клітини *Interfilum* не циліндричні, а еліпсоїдні, яйцеподібні, сферичні та напівсферичні. На відміну від більшості видів *Klebsormidium*, представники *Interfilum* мають розвинені слизові обгортки з характерного для стрептофітових водоростей волокнистого слизу (рис. 4.6, 7, 8; 4.10, 7, 8; 4.11, 5). Як правило, ці види формують поодинокі клітини та діади, іноді пакети клітин, що легко дезінтегрують при ослизненні клітинних оболонок. Проте частина видів роду слизу не має, їх клітинні оболонки товсті, шаруваті (рис. 4.11, 3). Для таких видів характерно

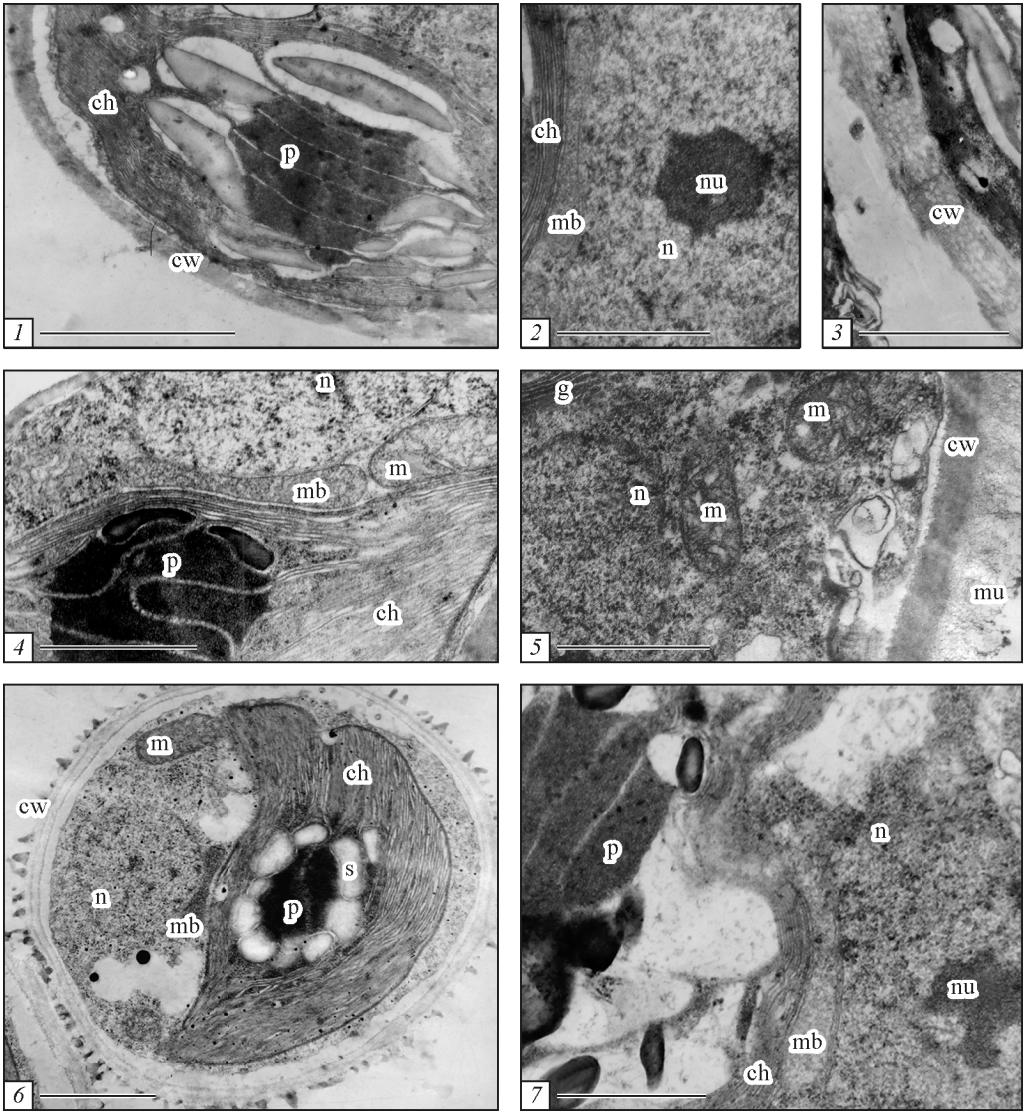


Рис. 4.11. Особливості ультраструктури представників *Interfilum*:

1–3 – *I. massjukiae* (SAG 2102); 4, 5 – *Interfilum* sp. (SAG 2101); 6 – *I. paradoxum* (SAG 338-1); 7 – *I. terricola* (SAG 2100). Скорочення: ch – хлоропласт; cw – клітинна оболонка; p – піреноїд; s – крохмальні зерна; n – ядро; nu – ядерце; mb – пероксисома; g – комплекс Гольджі; mu – слиз. Лінійка – 1 мкм (2–5, 7), 2 мкм (1, 6)

утворення міцних пакетів, агрегатів клітин і плеврококоїдної слані (див. рис. 4.9, 2, 3; 4.10, 1–4, 10–12). Залишки материнських оболонок у *Interfilum* представлені шапінко- або кільцеподібними структурами, Н-подібні залишки формуються дуже рідко (див. рис. 4.6, 7, 8, 10; 4.9, 1, 4; 4.10, 7, 8).

Відомі також характерні ознаки *Interfilum* стосовно будови протопласта. Так, усі види роду мають пластинчастий хлоропласт, що займає половину

клітинного об'єму і прилягає до одного із боків клітини. Хлоропласт розсічений на кілька (5—8) великих лопатей або має дрібнолопатовий край, у старих клітинах, проте, край хлоропласта може згладжуватися (рис. 4.6, 6, 9; 4.9, 1, 3, 4; 4.10, 3, 5, 6, див. вклейку). Піреноїд *Interfilum* характерної для порядку Klebsormidiales будови, досить компактний, облямований 1—2 рядами дрібних крохмальних гранул (рис. 4.6, 5, 6, 9; 4.9, 1, 3, 4; 4.10, 3, 5, 6). На твердому живильному середовищі представники роду утворюють гомогенні гладенькі колонії (у одноклітинних видів) або кластерподібні (у видів, що формують пакети та агрегати клітин).

Розмножується *Interfilum* лише діленням вегетативних клітин на дві за схемою, дуже подібною до схеми споруляції (Chodat, Topali, 1922; Fritsch, John, 1942) (див. рис. 4.5, 3). Зооспори у цього представника не виявлені. Дослідження ультраструктури вегетативних клітин *Interfilum* показало типову для Klebsormidiales будову — великі пероксисоми, що межують з хлоропластом, ядром і мітохондріями; піреноїд перетинається кількома паралельними тилакоїдами (іноді формують петлі) та облямований дрібними крохмальними гранулами; клітинна оболонка позбавлена пор (див. рис. 4.4; 4.11).

Філогенетичний аналіз за нуклеотидною послідовністю ділянок ITS 1, 2 рДНК показав досить значну роздільну здатність у межах роду *Interfilum*. Як видно з рис. 4.7, всередині клади А чітко розрізняються основні підклади А1—А4. Підклада А2 включає види, що характеризуються одноклітинним станом і формують чіткі слизисті обгортки; вона містить епітипові штами 2 відомих видів *Interfilum* — *I. paradoxum* (тип роду) та *I. terricola*. Ці два представники досить подібні, розрізняються тим, що клітинна оболонка *I. terricola* інтенсивно ослизнюється, внаслідок чого ця водорість здатна формувати слизисті піхви навколо клітин і чіткі слизисті шапинки, що походять від материнської клітинної оболонки (див. рис. 4.6, 7, 8; 4.9, 4). Клітинні оболонки *I. paradoxum* не здатні до такого інтенсивного ослизнення, вони частково розриваються, але не завжди повністю відшаровуються від клітини, формуючи характерні «ниточки» між окремими клітинами водорості (рис. 4.6, 5; 4.9, 1). *I. terricola*, що був описаний як *Geminella terricola* (Petersen, 1932), ми перенесли до роду *Interfilum* через генетичну та морфолого-цитологічну подібність до представників цього роду (Mikhailyuk et al., 2008). Два види характеризуються досить близькими морфологічними ознаками, вони близькі також генетично, тому цілком імовірно, що є різновидами одного виду. Кілька інших штамів *Interfilum*, що також входять до вказаної підклади, певно, є різновидами вищеозначених видів. Зауважимо, що штам SAG 2101, виділений нами з гранітних відслонень півдня України (Миколаївська обл.), здатен тимчасово формувати пакети клітин у культурі (рис. 4.6, 9), які, проте, через ослизнення клітинної оболонки цієї водорості, легко дезінтегрують до одноклітинного стану. Інакше кажучи, здатність до ділення клітин у кількох площинах характерна і для одноклітинних видів, що було помічено раніше (Chodat, Topali, 1922). Слід також зазначити, що через істотну інтергеномну варіабельність різні клони епітипового штаму *I. terricola* — SAG 2100 (K650 та K644), виявилися генетично досить розрізненими (див. рис. 4.7) (Mikhailyuk et al., 2008).

Підклада А3 також об'єднує представників з одноклітинною морфологією та значним ослизненням клітинних оболонок. На відміну від попередніх видів *Interfilum* клітини цих представників значно довші — 10–12(17) мкм (у штамів попередньої класифікації — 6–9(11) мкм). Через видовжені клітини залишки материнської клітинної оболонки у цих водоростей часто мають вигляд кільця, а не шапинки, кількість лопатей хлоропласта збільшується до формування кренульованого краю (рис. 4.10, 5, 6, див. вклейку). Вказаний представник імовірно є новим видом чи різновидом відомих видів *Interfilum*.

Підклади А1 та А4 включають штами водоростей, оболонки яких інтенсивно не ослизнюються, вони досить міцні, шаруваті; клітини цих представників діляться в кількох площинах, формуючи пакети та кубічні агрегати. Класифікація А1 містить епітиповий штам описаного нами виду — *I. masjukiae*, який утворює пакети та розгалужену плеврококоїдну слань, що іноді дезінтегрує до окремих клітин (див. рис. 4.9, 2, 3; 4.10, 1–4). Штам SAG 2147 є окремою лінією всередині *Interfilum*, він являє собою ще невідомий вид чи різновид, характерними ознаками якого є формування дуже міцних пакетів та агрегатів клітин, без жодних ознак дезінтеграції навіть після загибелі протопласта водорості (рис. 4.10, 10–12, див. вклейку).

У літературі є також відомості про кілька різновидів *I. paradoxum*, клітини яких діляться у кількох площинах і, поєднуючись ниткоподібними структурами, формують сітчасті утворення (Fritsch, John, 1942; Eherenhaus, Vigna, 2008). Щодо *I. paradoxum* var. *reticulatum* F.E. Fritsch et R.P. John, виділеного із ґрунтів Великої Британії, особливих сумнівів у його таксономічній приналежності не виникає завдяки детальним дослідженням і вичерпним ілюстраціям. Враховуючи здатність видів *Interfilum* ділитися у кількох площинах, утворення подібних об'ємних сітчастих структур цілком імовірно, хоча ми їх і не спостерігали. Разом з тим інше повідомлення про новий різновид *Interfilum* (*I. paradoxum* var. *regulare* Eherenhaus et Vigna) з планктону озера в Аргентині досить сумнівне, особливо якщо враховувати біотоп, в якому ця водорість була виявлена, та наведені авторами ілюстрації (Eherenhaus, Vigna, 2008, fig. 2).

Види роду *Interfilum* — широко поширені наземні водорості, виявлені з ґрунтів, кам'янистих відслонень, кори дерев тощо (Ettl, Gärtner, 1995; Михайлюк, 1999; Костіков та ін., 2001; Darienko, Hoffmann, 2003; Mikhailuyk et al., 2003 та ін.), можлива їх знахідка також із амфібіальних біотопів (Chodat, Topali, 1922). Вони нещодавно виявлені і як фотобіонти лишайників роду *Micarea* Fr. (Voytsekhovich et al., 2011), що є досить унікальним явищем, оскільки стрептофітові водорості серед фотобіонтів представлені поодинокими знахідками (Войцехович и др., 2011а, б). Уже із наведеного матеріалу видно, що генетичне та морфологічне різноманіття *Interfilum* є вищим, ніж зазначається в літературі. Подальше дослідження цього роду, особливо наземних місцезростань тропічних регіонів, імовірно, ще збільшить його.

4.11. РІД *KLEBSORMIDIUM*: МОРФОЛОГІЧНІ, ГЕНЕТИЧНІ, ЕКОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ, РІЗНОМАНІТТЯ

Klebsormidium — парафілетичний таксон, проте досить чітко окреслений з морфологічного погляду. Об'єднує нитчасті водорості (нитки неполярні), хоча частина представників здатна до легкої дезінтеграції ниток і переходу в одноклітинний стан, однак у молодому віці всі культури видів роду формують нитки (рис. 4.12—4.15, див. вклейку). Водночас, як показано вище (див. розд. 4.6), нитки *Klebsormidium*, на наш погляд, не є справжніми, а швидше за все являють собою колонію одноклітинних організмів, скріплених залишками материнських клітинних оболонок. Як результат формування нитчастої слані клітини *Klebsormidium* мають, як правило, циліндричну форму (рис. 4.12—4.15, див. вклейку), хоча і в цьому випадку є винятки (рис. 4.13, 8; 4.15, 1, 4). Для *Klebsormidium* характерно ділення клітин в одній площині, але випадки утворення дворядних ниток і псевдогілкування відомі з літератури (Lokhorst, 1996) і були знайдені також нами (рис. 4.15, 5—7, 9). Представники цього роду не формують потужних слизових обгортки, хоча легке ослизнення оболонок спостерігалось у певних, переважно, тонконитчастих та легко дезінтегруючих видів (Lokhorst, 1996), виявлене і серед досліджених нами штамів (рис. 4.2, 8—10, див. вклейку). Залишки материнських клітинних оболонок у *Klebsormidium* представлені Н-фрагментами (рис. 4.12, 3, 6, 10, 11; 4.13, 4, 9, 11, 13; 4.14, 3, 8), втім у представників з *Interfilum*-подібною морфологією можна спостерігати і шапкоподібні структури (рис. 4.2, 11).

Хлоропласт у межах роду *Klebsormidium*, зазвичай, однотипний — пристінний, прилягає до одного з боків клітини, містить один піреноїд. Однак у різних групах така будова доповнюється деякими особливостями: різний ступінь розвиненості (заповнює від 30 (рис. 4.13, 12) до 80 % (рис. 4.12, 1, 2) периферії клітини), розсіченості (від гладенького краю (рис. 4.13, 11—13) до дрібнокренульованого (рис. 4.13, 6, 7) і лопатевого (рис. 4.12, 7, 8; 4.13, 1—5)). Так само варіює і тип піреноїда — від округлого компактного, облямованого одним шаром дрібних крохмальних гранул (рис. 4.14, 5, 6; 10—12) або кількома зернами (рис. 4.12, 5—7) до великого, еліпсоїдного, оточеного багатьма паралельними рядами гранул (рис. 4.12, 1, 2; 4.13, 3, 12; 4.14, 7, 9).

На твердому живильному середовищі представники зазначеного роду утворюють різноманітні колонії — переважно хвилясті та горбкуваті (у видів з більш-менш міцними нитками), гладенькі (у легкодезінтегруючих видів), кластерподібні (у видів, що мають дуже покручені нитки або характеризуються частим утворенням дворядних ниток та псевдогілкуванням). На рідкому живильному середовищі спостерігається подібна картина — конгломерати міцних ниток у рідині, пластівчасті конгломерати або гомогенний порошокподібний наліт. У останньому випадку часто формується також водовідштовхувальний шар ниток на поверхні середовища (Lokhorst, 1996).

Розмножується *Klebsormidium* діленням вегетативних клітин на дві, на наш погляд, за схемою, подібною до ділення *Interfilum* (Mikhailyuk et al.,

2008; див. розд. 4.6), проте в літературі панує класична думка про справжнє вегетативне ділення у цього роду (Масюк, 1993; Van den Hoek, 1995; Lokhorst, 1996; Костіков та ін., 2006). Наявне також безстатеве розмноження зооспорами (відоме не для всіх видів, для певних представників важко викликати в культурі), що мають характерну будову для Klebsormidiales (голі, дорзивентральні, з двома субапікальними джгутіками, без стигм), та іноді апланоспорами, що проростають у межах спорангія, утворюючи псевдогілку (Lokhorst, 1996).

Статевий процес у цього роду спостерігався один раз на прикладі *K. flaccidum* (Wille, 1912; цит. за: Lokhorst, 1996). Проте зазначене повідомлення є певною мірою сумнівним і потребує підтвердження, оскільки автор спостерігав симетричні гамети зі стигмою — абсолютно не подібні за будовою до джгутикових клітин Klebsormidiales. На думку Г.М. Локхорста, досліджено не *Klebsormidium*, а один з видів *Ulothrix* (Lokhorst, 1996). Повідомлення про наявність акінет у *Klebsormidium* (Morison, Sheath, 1985) також є сумнівним. Хоча у старих культурах спостерігаються клітини з товстостінними оболонками, виповненими продуктами асиміляції, але морфологічно та цитологічно вони не відрізняються від вегетативних клітин, тому їх не можна вважати акінетами у класичному розумінні (Lokhorst, 1996). Ультраструктура вегетативних і репродуктивних клітин *Klebsormidium* типова для даного порядку та описана нами вище (див. розд. 4.5) (Stewart, Mattox, 1975; Lokhorst, Starr, 1985; Van den Hoek et al., 1995).

Філогенетичні аналізи за нуклеотидною послідовністю ділянки ITS рДНК та об'єднаний аналіз ITS — *rbcL* (див. рис. 4.7, 4.8) показали 5 чітко відокремлених молекулярних клад у межах роду *Klebsormidium* (В-С, D, E, F та G). Нижче наведено морфологічний опис представників цих груп, екологічні особливості та відповідність їх відомим на цей час видам указанного роду.

Морфолого-генетична група «Crenulatum/Mucosum» (клада F) (рис. 4.12, 1—6, див. вклейку) об'єднує лише 4 досліджені штами і характеризується найчіткішими морфологічними ознаками серед усіх груп *Klebsormidium*: довгими, міцними (як правило, без тенденції до дезінтеграції), товстими нитками (найтовщими серед видів роду, понад 15—20 мкм) і товстими горбкуватими, шаруватими оболонками. Вегетативні клітини цих видів в молодому віці циліндричні (індекс форми⁵ 1—1,5), але під час старіння культури набувають характерної для цієї групи форми — короткоциліндричні до вузьких (індекс форми 0,5—1), сильно перетягнуті біля поперечних клітинних перегородок, нитки при цьому можуть набувати чоткоподібної форми, часто переплітаються, формуючи коси. Хлоропласт видів групи потужний, займає 70—80 % периферії клітини, майже кільцеподібний, *Ulothrix*-подібний, з делікатно розсіченим (кренульованим) краєм, особливо в молодих культурах⁶. Піреноїд дуже великий, облямований багатьма рядами дрібних

⁵ Індекс форми — відношення довжини клітини до її ширини.

⁶ Саме через подібність хлоропласта до такого видів *Ulothrix K. mucosum* певний час перебував у складі цього роду (як *U. verrucosa* Lokhorst (Ettl, Gärtner, 1995)); пізніше, на основі вивчення його ультраструктури, було доведено, що це *Klebsormidium* (Lokhorst, Starr, 1985).

крохмальних гранул. Слиз у цих представників відсутній або іноді трапляється місцево, біля кінців ниток, формуються дуже чіткі шаруваті Н-фрагменти оболонки. На рідкому живильному середовищі водорості формують міцні конгломерати довгих ниток, на твердому — чіткі дрібнохвилясті, горбкуваті колонії.

Два відомі види *Klebsormidium* належать до зазначеної групи — *K. crenulatum* і *K. mucosum*, які відрізняються переважно різною товщиною ниток (18—20 мкм у першого і понад 20 мкм у другого виду). Філогенетичні аналізи за обома ділянками ДНК (ITS та *rbcL*) показали певну відстань між штамми, ідентифікованими як ці види (рис. 4.7, 4.8), проте як генетично, так і морфологічно вказані таксони дуже близькі (рис. 4.12, 1—6). Штами водоростей, використані у нашому дослідженні (SAG 6.96 і SAG 8.96) були виділені Г. Локхорстом, і їх морфологія відповідає описам цих видів та їх сучасному розумінню (Starmach, 1972; Мошкова, 1979; Ettl, Gärtner, 1995; Hindák, 1996; Lokhorst, 1996). На жаль, штам SAG 6.96 було втрачено (Т. Friedl, персон. повідомл.), але інший колекційний штам — SAG 37.86 (раніше ідентифікований як *Ulothrix tenuissima* Kütz.) морфологічно та генетично цілком відповідає *K. crenulatum* (рис. 4.12, 1—4). У майбутньому можливе збільшення видового різноманіття групи за рахунок інших видів даного роду, що морфологічно відповідають цим представникам — *Klebsormidium flaccidum* f. *aquatica* (Heering) Nizam. et Gerloff, *Klebsormidium lamellosum* Y.X. Wei et Hu, *Klebsormidium montanum* (Skuja) Shin Watan. (Starmach, 1972; Мошкова, 1979; Watanabe, 1983; Ettl, Gärtner, 1995; Hindák, 1996; Wei, 1984; Hu, Wei, 2006), але штамми вказаних видів поки що відсутні в колекціях.

Безумовно, види цієї групи є ксерофітною лінією в межах роду *Klebsormidium*. Це помітно навіть із зовнішнього вигляду представників — товсті шаруваті клітинні оболонки і скручування ниток у коси, тобто формування конгломератів клітин. Не лише ці ознаки, а також проведені екофізіологічні експерименти із штамом *K. crenulatum*, виділеним із альпійських нагрунтових кірок, показали його високу фотофізіологічну пластичність і толерантність до висушування (Karsten et al., 2010). Дослідження змін ультраструктури цього штаму під час висушування показало, що такі особливості досягаються через еластичність поперечних клітинних стінок і збереження неушкодженими основних клітинних органел у повністю висушених клітинах, що сприяє швидкому відновленню у вологих умовах (Holzinger et al., 2011). Взагалі вважають, що види групи «Crenulatum/Mucosum» у межах *Klebsormidium* мають життєву стратегію конкурентів (віолентів) (Karsten, Holzinger, 2012). З цим можна цілком погодитися, враховуючи домінування представників групи на кам'янистих відслоненнях (Войцехович и др., 2009; Mikhailiuk et al., 2003; Mikhailiuk, 2008) і в ґрунтових кірках різних природних зон України (Костіков та ін., 2001).

Морфолого-генетична група «Desertus» (клада G) (рис. 4.12, 6, 7) також має досить чіткі морфологічні ознаки, які певною мірою нагадують представників попередньої групи. Група «Desertus» — найцікавіша серед *Klebsormidium*, оскільки являє собою нову лінію цього роду і включає ще не описані таксони (Rindi et al., 2011). Вказані водорості характеризуються такими ознаками: нитки довгі, проте схильні до дезінтеграції або фрагментовані до

коротких ниточок, тонкі чи середньої товщини (4)5,5—8 мкм, дуже викривлені і покручені та сильно перетягнуті біля поперечних перегородок, через що здаються чоткоподібними, клітинні оболонки середньої товщини.

Клітини цих водоростей у молодому віці, як правило, короткоциліндричні до вузьких (індекс форми — 0,5—1,3(1,7)), клітини виглядають ненавчестиснутими з боку поперечних перегородок (рис. 4.12, 13, 15). Утім у старих культурах вони витягнуті, циліндричні до еліпсоїдних (індекс форми 1,2—2(2,9)) (рис. 4.12, 9). Така зміна форми клітин є нетиповою для *Klebsormidium*, оскільки, як правило, у процесі старіння клітини або не змінюють своєї форми, або стають коротшими, у цьому ж випадку — навпаки, вони подовжуються. На наш погляд, така тенденція пов'язана з переважанням певних фізіологічних процесів у клітинах різного віку. Видовжені клітини в молодих культурах *Klebsormidium* переважної більшості груп засвідчують активні ростові процеси в цей період та їх певне пригасання у дорослих і старих культурах. У представників даної групи, очевидно, надзвичайно активні процеси ділення клітин у молодому віці, тому вони дуже короткі, тоді як в старих культурах ці процеси уповільнюються, через що клітини мають час для росту розтягуванням, набуваючи циліндричної форми.

На наш погляд, така тенденція зміни форми клітин протягом онтогенезу є пристосуванням цієї групи *Klebsormidium* до аридних умов існування — у ґрунтових кірках пустель і напівпустель з вологими та посушливими періодами, що чергуються. Так, з настанням вологого періоду клітини водоростей надзвичайно активно діляться, нарощуючи максимальну кількість біомаси за короткий період. За поступового зменшення вологості цей інтенсивний поділ уповільнюється і клітини «мають час» на ріст у довжину. З настанням посушливих умов, очевидно, клітинний поділ припиняється, клітини лише поступово подовжуються.

На користь цього припущення може слугувати також своєрідна форма хлоропластів водоростей. Зазвичай вони коритоподібні, з гладеньким краєм, заповнюють 50—70 % периферії клітини, але досить часто в молодих культурах чітко розділені на 4 лопаті (про що вже повідомлялося як про характерну ознаку представників групи, див. табл. 4.2). Поява чотирилопатевого хлоропласта у *Klebsormidium* вказує на підготовку клітини до поділу (Lokhorst, Starr, 1985), тому наявність хлоропластів такої будови у молодих культурах може свідчити про активність процесів ділення клітин. Оскільки для представників цієї групи подібні процеси надзвичайно характерні в молодому віці, чотирилопатева будова хлоропласта можна також вважати однією з типових ознак зазначених водоростей. Піреноїд видів групи «Desertus» маленький, компактний, облямований лише кількома крохмальними гранулами. Слиз у цих представників відсутній, Н-фрагменти оболонок чіткі у певних штамів або неявні в інших. На рідкому живильному середовищі водорості формують пластівчасті скупчення ниток, на твердому — дуже незвичайні для *Klebsormidium*, кластерподібні або вузлуваті колонії, які набувають такої форми через значну викривленість ниток. Колонії легкокодезінтегруючих видів, як правило, гомогенні.

Представники вказаної групи, на наш погляд, є досі не відомими видами *Klebsormidium*. Як видно з рис. 4.7, у межах клади G, імовірно, можна

розрізнити кілька видів. Особливо чітку групу формують штами 14613.5e, 14614.7 і 14615.5a, які характеризуються легкою дезінтеграцією ниток і формуванням коротких їх фрагментів. Досить відмінним є штам LUK 318, який дезінтегрує до окремих клітин і має найменші в групі розміри — 5,3—5,5 мкм завтовшки. Інші кілька штамів мають доволі довгі, сильно покручені нитки і є також кількома окремими видами, характерні ознаки яких потрібно ще відшукати.

Група надзвичайно цікава за екологічною характеристикою, оскільки переважна більшість штамів, що її репрезентують, виділені із ґрунтових кірок пустель Південної Африки (Büdel et al., 2009; 2010). Цікаво, що із зазначених кірок, зазвичай, було виділено понад 10 штамів роду *Klebsormidium* і лише 2 з них (14621.10.54 і 15051.6) увійшли до кладу E, більшість же потрапила до кладу G. Проте один із штамів кладу — LUK 318, був виділений із ґрунтів вугільних відвалів Чехії. Ми також знаходили *Klebsormidium*, морфологічно подібний до цієї групи, з гранітних відслонень по берегах р. Рось (Богуславський р-н Київської обл.). Наявні також знахідки морфологічно подібних *Klebsormidium* із ґрунтів США (штам LUK 70, див. табл. 4.1).

Отже, ці водорості безперечно характерні для аридних регіонів, проте іноді трапляються і в помірній зоні. На наш погляд, ця лінія також є ксерофітною, про що свідчить і місцезростання, з якого виділені водорості, і їх морфологія. Короткі, неначе стиснуті клітини та дуже перетягнуті нитки біля поперечних перегородок, чоткоподібний їх характер нагадують представників групи «*Srenulatum/Mucosum*», але у значно зменшеному розмірі, без товстих клітинних оболонок. Їстотна викривленість ниток цих видів і схильність до формування конгломератів ниток також є пристосуванням до несприятливих посушливих умов (Karsten, Holzinger, 2012). На філогенетичному дереві, побудованому за послідовностями ділянки ITS рДНК, групи «*Srenulatum/Mucosum*» та «*Desertus*» також є сестринськими, хоча і без належної підтримки (див. рис. 4.7). Проте філогенетичний аналіз за послідовністю *rbcL* і комбінований аналіз ITS/*rbcL* цього не підтвердили, натомість показали значну віддаленість кладу G від інших груп (див. рис. 4.8) та ймовірність того, що вона репрезентує інший рід *Klebsormidiales* (F. Rindi, персон. повідомл.).

Морфолого-генетична група «*Bilatam/Elegans*» (клада D) (рис. 4.13, 1—5, див. вклейку) представлена лише 3 штамами у нашому дослідженні. Дані водорості репрезентують досить чітко окреслену групу з подібною морфологією: нитки міцні, довгі, досить товсті (завтовшки до 9—10 мкм), дещо перетягнуті біля поперечних перегородок, іноді чоткоподібні й сплетені в коси; оболонки міцні, клітини в молодому віці циліндричні до здутих, бочкоподібних (індекс форми — 1,5—1,7(2,6)), у старих культурах — коротші, короткоциліндричні та короткобочкоподібні (індекс форми — 1—1,5(1,7)); слиз відсутній або іноді спостерігається місцево, біля кінців ниток, H-фрагменти трапляються часто, чітко виражені. Хлоропласт цих представників середньої величини займає 60—70 % периферії клітини, як правило, розсічений на кілька великих лопатей — від 4 до 7—10; піреноїд дуже великий, облямований кількома рядами дрібних крохмальних гранул. На рід-

кому живильному середовищі водорості формують міцні конгломерати довгих ниток, на твердому — чіткі, дрібнохвилясті, горбкуваті колонії.

До цієї групи належать 2 відомі види *Klebsormidium* — *K. bilatum* і *K. elegans* Lokhorst, які розрізняються переважно за будовою хлоропласта, а саме ступенем його розсічення. Так, хлоропласт *K. bilatum* розсічений на 4 великі лопаті (рис. 4.13, 3—5, див. вклейку), *K. elegans* — на кілька, 7—10, лопатей (рис. 4.13, 1, 2). Проте морфологія хлоропласта може варіювати у цих видів і лопаті спостерігаються не завжди. Філогенетичні аналізи за обома дослідженими ділянками ДНК також показали значну подібність 2 штамів, що репрезентують ці види (SAG 5.96 і SAG 7.96) (рис. 4.8). Слід зазначити, що SAG 7.96 є автентичним штамом *K. elegans*, а SAG 5.96 — ізольований автором цього виду (*K. bilatum*) з дуже близького місцезростання, що і типове (автентичний штам, на жаль, не зберігся) (Lokhorst, 1996). Інший ізолят, TR 13, виділений нами з гранітних відслонень півдня України (див. табл. 4.1) в цілому має подібну до цих штамів морфологію, характеризується 4-лопатевою хлоропластом. Згідно з даними філогенетичного аналізу за ITS рДНК, цей штам відрізняється від інших без суттєвої підтримки, в межах варіабельності одного виду (див. рис. 4.7). Таким чином, імовірно, ця клада представлена лише одним видом.

За екологічною характеристикою представники групи «*Bilatum/Elegans*» мешкають у ґрунті та наземних біотопах, особливо поширені в Західній Європі, звідкіля і описані (Lokhorst, 1996). Виявлений нами представник даної групи (штам TR 13) є першою знахідкою цих водоростей в Україні. Відповідно до наших спостережень за штамом TR 13, досліджувані водорості здатні розвиватися в масі і утворювати повстисті наліти в наземних місцезростаннях. Однак лише за загальним виглядом представників групи «*Bilatum/Elegans*» відрізнити непросто, оскільки вони досить подібні до деяких видів з інших груп, «*Flaccidum*» та «*Nitens*».

Морфолого-генетична група «*Flaccidum*» (клади B і C) (рис. 4.13, 6—13, див. вклейку). Представники групи чітко окреслені з генетичної позиції, проте мають морфологію, досить подібну до морфології видів інших груп. Група об'єднує штами із середньою товщиною ниток 6—8(12) мкм. Нитки довгі, у деяких штамів міцні, у певних легко дезінтегрують до одноклітинного стану; в старих культурах в усіх штамів дезінтегрують до коротких ниточок. Нитки не перетягнуті або перетяжки незначні, клітини, як правило, циліндричні, іноді дещо здуті, більш-менш однакові протягом життєвого циклу (індекс форми 1—1,7(2,5)). Слиз відсутній або формує тонкий шар навколо ниток легкодезінтегруючих видів. Н-фрагменти оболонки чіткі у одних штамів і нечіткі або відсутні в інших. Хлоропласт вкриває 50—70 % клітинної периферії, з гладеньким, ірегулярно-лопатевою або дрібно- і багаторозсіченим краєм. Піреноїд в усіх штамів великий, облямований багатьма рядами крохмальних гранул. На агаризованому середовищі ці представники формують хвилясті колонії, у легкодезінтегруючих штамів — колонії з гомогенним краєм; у рідкому середовищі — гомогенний або пластичний наліт.

Найбільш морфологічно подібною групою до описаної є досить проблематична група серед *Klebsormidium* — «*Nitens*». Табл. 4.3 ілюструє загальні

Таблиця 4.3. Порівняння морфологічних ознак *Klebsormidium* груп «Flaccidum» та «Nitens»

Ознака	Ознаки в межах морфолого-генетичних груп	
	«Flaccidum»	«Nitens»
Форма ниток	Міцні, довгі, не перетягнуті (або незначно) біля поперечних перегородок, легко дезінтегруючі у деяких штамів	Як правило, легко дезінтегруючі (особливо в старих культурах), але довгі і міцні у деяких штамів (частіше тільки в молодих культурах), переважно перетягнуті біля поперечних перегородок
Ширина ниток	Середня (6—8 мкм), іноді до 12 мкм	Як правило, тонкі до середніх (4,5—5,5(7,8)) мкм, але досить товсті у деяких штамів (до 8,8—10 мкм)
Форма молодих клітин	Циліндричні, нездуті	Циліндричні і витягнуто-циліндричні, нездуті
Форма старих клітин	Циліндричні, іноді дещо здуті	Переважно короткоциліндричні та ізодіаметричні, іноді циліндричні, еліпсоїдні, як правило, здуті
Н-подібні фрагменти оболонки	Чітко виражені або нечіткі, іноді відсутні	Відсутні або нечіткі, іноді яскраво виражені
Слизиста обгортка	Відсутня або утворює тонкий шар навколо деяких клітин	Наявна як тонкий шар уздовж нитки, іноді навколо лише деяких клітин або повністю відсутня
Піреноїд	Великий, облямований багатьма шарами дрібних крохмальних гранул	Маленький, компактний, облямований одним-двома шарами дрібних крохмальних гранул, іноді середній, з кількома шарами
Розростання на агаризованому середовищі	Чіткі хвилясті або хвилясті з гомогенними краями	Гладенькі колонії, хвилясті з гомогенними краями, іноді чітко хвилясті
Розростання на рідкому середовищі	Гомогенні, з пластівцями	Гомогенні, з пластівцями і поверхневим шаром на середовищі, рідко — у вигляді міцних придонних тувів
Екологічні особливості	Наземні, але деякі штамів — прісноводні	Наземні, характерні для вологих місцевостей, та прісноводні

характерні ознаки обох цих груп. Як видно з табл. 4.3, групи мають доволі різні, іноді навіть протилежні морфологічні ознаки, але, як правило, з деякими виключеннями. Так, представники групи «Flaccidum» — наземні водорості, мають довші, товщі і міцніші нитки, без явних перетяжок біля поперечних перегородок, з циліндричними клітинами, вираженими Н-фрагментами оболонки, відсутнім слизом і великим піреноїдом. Види з групи «Nitens» — прісноводні та наземні водорості, схильні до розвитку у вологих умовах. Вони мають тонші, коротші, слабші нитки, часто схильні до дезінтеграції, як правило, з перетяжками біля поперечних клітинних перегородок, їх клітини циліндричні у молодому віці, але у багатьох штамів стають ізодіаметричними або короткими в дорослих і старих культурах, Н-фрагменти оболонки частіше відсутні або мають шапінкоподібний вигляд, клітини частини штамів, що легко дезінтегрують, облямовані тонким шаром слизу; ці водорості переважно мають дуже компактний, чітко окреслений піреноїд, облямований одним-кількома рядами дрібних крохмальних гранул.

Отже, представники зазначених груп досить чітко розрізняються в цілому, але при цьому наявні виключення із загальних правил, тому, як ре-

зультат, часто досить важко ідентифікувати конкретний штам, особливо якщо він репрезентує нечіткі або перехідні морфологічні ознаки. Єдиний спосіб отримання додаткової інформації — ретельне спостереження культури у різному віці або, звичайно, проведення молекулярного аналізу.

У межах групи «Flaccidum» чітко розрізняють дві підгрупи, представлені двома окремими кладами (В та С) у філогенетичних аналізах за нуклеотидними послідовностями ITS рДНК та *rbcL* (див. рис. 4.8). Цікаво, що ці підгрупи виділяються переважно за географічним принципом — клада В містить штами, виділені із наземних місцезростань Східної Європи (Україна, Росія), клада С — Західної Європи (Німеччина, Швеція, Чехія)⁷. Виявлені певні незначні морфологічні відмінності цих груп. Так, західноєвропейські штами (клада С) характеризуються здебільшого, гладеньким краєм хлоропласта та досить довгими нитками (ширина 6—7,6(8) мкм, індекс форми 1,0—1,4(2,4)), Н-фрагменти їх оболонки часто перебувають не на кінцях нитки, а в її середині, між двома сусідніми клітинами. Характерною ознакою східноєвропейських штамів (клада В) є досить багаторозсічений хлоропласт. У межах цієї підгрупи виділяють ще 2 невеликі групи, які досить чітко (правда, без належної підтримки) показані на ITS-дереві (див. рис. 4.7). Одна з них (штами Biof 4, Lira 7, TR 26, TR 44) включає легкокодезінтегруючі штами (ширина нитки 6,6—8 мкм, індекс форми 1—1,5(1,8)), інша (решта штамів клади В) містить представників з міцними нитками (ширина 6,8—8,6(12) мкм, індекс форми 1—1,4(2,2)), які дезінтегрують лише у старих культурах, з вираженими Н-фрагментами оболонки та багаторозсіченим хлоропластом.

Цікавим питанням є місце розташування на філогенетичних деревах типового виду роду *Klebsormidium* — *K. flaccidum*. З рис. 4.7 і 4.8 помітно, що штами, попередньо ідентифіковані як цей вид, можна знайти в кількох місцях груп «Flaccidum» та «Nitens». З приводу визначення дійсного його положення є кілька думок. Як показала практика, порівняння матеріалу з типовим діагнозом цього виду мало що проясняє, оскільки він дуже короткий, нечіткий і неповний (Kützing, 1849), що часто характерно для альгологічних робіт середини XIX ст. Так само марними є спроби порівняння з типовим матеріалом даного виду («Strassburg Febr 1846» leg. A. Braun (L sheet 939.67-905), Lokhorst, 1996), який складається всього з кількох ниток водорості, оформлених як гербарний зразок. Такий матеріал неможливо використати ні для молекулярного аналізу, ні для морфологічного дослідження, що ґрунтується на вивченні живого матеріалу (Rindi et al., 2011). Є пропозиція відібрати матеріал з типового місцезростання (з якого він був описаний в 1849 р. — вулиці м. Страсбург (Франція)). Втім цього місцезростання може вже не існувати або воно трансформоване і неможливо отримати гарантію, що виявлений представник буде саме тим видом, який описував у свій час Ф.Т. Кютцінг.

Тому нам здається адекватнішим інший шлях: на основі робіт попередників, а саме Г.М. Локхорста (Lokhorst, 1996), який зробив повне і сучасне

⁷ Проте дослідження низки штамів *Klebsormidium* з альпійських ґрунтових кірок (Австрія) показало наявність штамів, генетично та морфологічно подібних до представників клади В (Mikhailuyk et al., 2012). Отже, ця географічна диференціація також не є чіткою.

таксономічне опрацювання європейських видів роду *Klebsormidium*, слід прийняти саме його розуміння багатьох видів указанного роду, зокрема і типового виду *K. flaccidum*. Оскільки зберігся один із штамів *K. flaccidum*, виділений Г.М. Локхорстом, KL1 (SAG 2307), його можна використати як епітиповий матеріал цього виду. Місце штаму — у кладі С, яка і репрезентує, на наш погляд, типовий *K. flaccidum*.

Якщо вважати, що поширення *K. flaccidum* обмежується територією Західної Європи, то в межах України він має бути відсутній. Однак флористичні дані засвідчують інше: вони репрезентують *K. flaccidum* як найтипівішого представника української наземної альгофлори (Мошкова, 1979; Разнообразие ..., 2000; Костіков та ін., 2001). Можливо, види цього роду не є настільки космополітичними, як вважали раніше, і, попри морфологічну подібність, імовірно, різні, географічно та екологічно віддалені групи являють собою різні таксони. Крім того, досліджені нами штами виділені переважно з кам'янистих відслонень (див. табл. 4.1), тому певно «справжній» *K. flaccidum* на території України трапляється у ґрунті. Для з'ясування цього питання необхідні додаткові дослідження українських штамів *Klebsormidium*.

Східноєвропейські штами з легкодезінтегруючими нитками (Biof 4, Lira 7, TR 26, TR 44) мають морфологічну характеристику, близьку до характеристики *K. dissectum* (Gay) Lokhorst⁸ (Starmach, 1972; Мошкова, 1979; Ettl, Gärtner, 1995; Lokhorst, 1996; Hindák, 1996) (рис. 4.13, 10, див. вклейку). Можливо, саме цього, також широко поширеного представника ототожнювали раніше з *K. flaccidum*. Так, серед перелічених вище штамів, що належать до цієї підгрупи, Biof 4 і Lira 7 мають досить міцні нитки, що розпадаються лише в старих культурах. Решта штамів групи В (SAG 7.91, Vacota, TR 34, TR 42, TR 24, TR 22, TR 35) з багаторозсіченим краєм хлоропласта та досить міцними нитками, імовірно, є новим видом чи різновидом (рис. 4.13, 6—9), оскільки генетична відстань між цими підгрупами в межах клади В, попри морфологічні відмінності, досить незначна (див. рис. 4.7, 4.8).

З огляду на незначну генетичну відстань між обомакладами (В і С) групи «Flaccidum» і досвід попереднього баркодування (див. розд. 4.9), імовірно, дві виділені групи є популяціями одного виду, розділеними територіально — у межах Західної та Східної Європи (Т. Pröschold, персон. повідомл.).

За екологічною характеристикою, представники групи «Flaccidum» мешкають переважно в наземних біотопах, хоча наявна інформація і щодо кількох штамів, ізольованих із місцезростань поблизу водойм (див. табл. 4.1). Ми вважаємо цю групу помірно вологолюбною, пристосованою до більш-менш вологих наземних місцезростань. За нашими спостереженнями, зазначені водорості здатні формувати щільні розростання на затінених гранітних відслоненнях різних зон України, будучи видами-домінантами (Mikhailyuk et al., 2003; Mikhailyuk, 2008). Лише за морфологічними ознаками представників групи «Flaccidum» не завжди вдається ідентифікувати безпомилково. Так, деякі східноєвропейські штами з багато розсіченим хлоропластом легко сплутати з видами групи «Bilatum/Elegans» (подібна

⁸ З *K. dissectum*, однак, можна ототожнити також кілька штамів, представлених у групі «Nitens» (клада Е).

наша помилка була допущена у статті, присвяченій водоростям каньйону р. Тетерів (Mikhailyuk, 2008)) або «Nitens». Цікаве також еволюційне значення групи «Flaccidum», оскільки саме вона очевидно є предковою відносно до роду *Interfilum*. Слід зазначити, що деякі східноєвропейські штами з розсіченим хлоропластом у старій культурі переходять у майже одноклітинний стан, при цьому дуже нагадують види *Interfilum* (рис. 4.13, 8, див. вклейку); щоправда, представників, що імітують *Interfilum*, можна знайти і серед групи «Nitens» (рис. 4.15, 1, 2, 4, див. вклейку).

Морфолого-генетична група «Nitens» (клада E) (рис. 4.14, 4.15 1–4, див. вклейку). Ця група є найскладнішою для розуміння в межах роду *Klebsormidium*, хоча і репрезентована в наших аналізах найбільшою кількістю штамів (див. рис. 4.7, 4.8). Про загальні морфологічні ознаки групи було указано в попередньому розділі, додамо лише, що вони досить варіабельні в межах групи, а також певна кількість її представників є винятком із загальних правил. Загалом у межах групи «Nitens» можна виділити 5 морфотипів водоростей, що досить чітко різняться морфологічно: «acidophilum», «nitens-typical», «pseudoflaccidum», «pseudointerfilum/dissectum», «fluitans». Проведені молекулярно-філогенетичні аналізи лише частково узгоджуються з морфологічними даними. Так, аналіз за нуклеотидною послідовністю ділянки ITS рДНК показав дуже низьку роздільну здатність у межах клади E (див. рис. 4.7), фактично виділивши лише одну підкладу E4. Об'єднаний аналіз ITS-*rbcL* засвідчив наявність 6 окремих підклад (E1–E6) (див. рис. 4.8), деякі з яких узгоджуються з певними морфотипами, характерними для цієї групи *Klebsormidium*. Слід зазначити, що ITS-дерево фактично має ті самі підклади в межах клади E, але генетична відстань за цією ділянкою ДНК настільки низька між штамми групи «Nitens», що вказані підклади надзвичайно нечіткі і не мають високої підтримки.

Морфотип «acidophilum» (див. рис. 4.14, 1–4) об'єднує виключно прісноводних представників, які характеризуються тонкими або середньої товщини нитками і видовжено-циліндричними клітинами (ширина ниток 5,0–6,4(6,8) мкм, індекс форми 1,5–2,2(3)). У більшості штамів нитки досить міцні, формують чіткі Н-фрагменти оболонки, у інших — легко фрагментуються протягом усього життєвого циклу або у старих культурах. Цей морфотип переважно пов'язаний з підкладою E1 (див. рис. 4.8). Більшість досліджених штамів цього морфотипу — з річок Великої Британії, але до підклади E1 (аналіз за послідовністю *rbcL* (не наведений)) включено також кілька штамів, виділених з річок Австралії (Rindi et al., 2011). Частина цих штамів, що мають легкодезінтегруючі нитки, ототожені з *K. dissectum*, інші описані як новий вид — *K. acidophilum* Novis (типовий штам — DQ028578), який мешкає у річках з кислою реакцією води (Novis, 2006).

Морфотип «pseudointerfilum/dissectum» (рис. 4.15, 1–4) є дуже цікавим, оскільки ці водорості імітують представників роду *Interfilum*: їх нитки фрагментуються до одноклітинного стану, клітини при цьому часто мають еліпсоїдну форму і хлоропласт, розсічений на кілька лопатей (ширина 5,5–6,6 мкм; індекс форми 1,1–1,7(2,8)). Навіть залишки материнських оболонок у цих штамів часто мають вигляд *Interfilum*-подібних шапинок, клітини

деяких штамів оточені тонким шаром слизу, але не таким потужним, як у видів *Interfilum* (рис. 4.15, 3). При цьому протягом життєвого циклу, як правило, в молодих культурах, ці штами формують чіткі нитки, характерні для *Klebsormidium* і абсолютно не типові для *Interfilum*. На жаль, дані стосовно екології чи географії цих штамів досить обмежені (див. табл. 4.1). Морфотип «pseudointerfilum/dissectum» частково підтримується обома наведеними філогенетичними аналізами, формуючи підкласу E4, проте частина штамів, що належить до нього, або виходить за межі підкласу (на ITS-дереві), або входять до підкласу E2 (на ITS-*rbcl*-дереві) (див. рис. 4.7, 4.8).

Цікаво, що штам, генетично дуже близький до одного зі штамів описаної групи (SAG 2065), виділено з ґрунтових кірок Альп (Австрія). Екофізіологічні дослідження штаму показали, попри його існування в досить жорстких гірських умовах, надзвичайну його чутливість і відсутність витривалості до висушування (Karsten, Holzinger, 2012), що можливо пов'язано з певною мікроеконішею, яку цей представник займає в ґрунтових кірках. Зазначений штам попередньо було ідентифіковано як *K. dissectum*. У принципі, морфологічні особливості морфотипу «pseudointerfilum/dissectum» цілком відповідають основним ознакам *K. dissectum*, а розмірні характеристики узгоджуються з широким розумінням указанного виду (Ettl, Gärtner, 1995; Hindák, 1996). При цьому вужча трактовка *K. dissectum* (Starmach, 1972; Мошкова, 1979; Lokhorst, 1996) передбачає легкодезінтегруючі види роду з шириною нитки від 7 мкм. Тому якщо слідувати такому розумінню цього виду, то його швидше можна ототожнити зі східноєвропейськими легкодезінтегруючими штамми групи «Flacidum» (див. вище). До речі, саме така трактовка *K. dissectum* узгоджується з тим, що це найближчий таксон до *K. flacidum* (Мошкова, 1979; Lokhorst, 1996).

Морфотип «nitens-typical» (рис. 4.14, 5, 6, див. вклейку) характеризує найтонших представників роду *Klebsormidium*. Їхні нитки фрагментуються до коротких ниточок і окремих клітин, починаючи з молодих культур (ширина нитки 4,8—5,4(5,6) мкм, індекс форми 1,0—1,8(2)), часто вони оточені тонким шаром слизу, при цьому Н-фрагменти оболонки не утворюються або утворюються зрідка, як виняток. Хлоропласти цих штамів дуже ніжно і характерно кренульовані по краю. На жаль, незважаючи на таку чітку морфологічну характеристику, штами цього морфотипу не формують окремих підклад, а входячи до підкласу E2, змішуються з іншими штамми, переважно морфотипів «pseudointerfilum/dissectum» та «pseudoflacidum» (див. рис. 4.7, 4.8), хоча морфологічно вони, без жодного сумніву, належать до виду *K. nitens*, особливо в розумінні Г.М. Локхорста (Lokhorst, 1996). Штами морфотипу мешкають у прісноводних і наземних місцезростаннях.

Один із штамів морфотипу «nitens-typical» (SAG 2155) оголошено неотипом *K. dissectum* (Lokhorst, 1996; Rindi et al., 2011). Хоча цей представник звичайно характеризується основною ознакою *K. dissectum* — легкодезінтегруючими нитками, він не відповідає діагнозу цього виду в розумінні самого автора неотипу (Lokhorst, 1996), оскільки має значно тонші нитки (завширшки (4,5)4,8—5,1(5,5) мкм). Попри значну морфологічну варіабельність і пластичність цієї групи *Klebsormidium*, ми не вважаємо, що можливі настільки значні зміни культури водорості, і відносимо цю розбіж-

ність до ймовірної помилки під час пересівання культури або етикетування. Разом з тим, згідно із широким трактуванням *K. dissectum* (Ettl, Gärtner, 1995; Hindák, 1996), яке передбачає ширину нитки від 4,5 мкм, зазначений штам може бути ідентифікований як цей вид.

Морфотип «pseudoflaccidum» (рис. 4.14, 10—12) об'єднує штами з довгими нитками середньої товщини (5,3—7,6(8) мкм), які схильні до дезінтеграції у старих культурах. У молодому віці вони, як правило, мають видовжені циліндричні клітини, чим нагадують *K. flaccidum*, з віком клітини вкорочуються і стають короткоциліндричними, ізодіаметричними (індекс форми 0,7—1,5(2)) та істотно перетягнутими біля поперечних клітинних перегородок. Хлоропласт здебільшого з гладеньким краєм, містить дуже чіткий, компактний, округлий піреноїд, облямований одним рядом крохмальних гранул. Представники цього морфотипу переважно локалізуються в межах клади E2, змішуючись зі штамами морфотипу «nitens-typical», деякі входять до підклади E1, здебільшого представлені морфотипом «acidophilum», або формують окремі підклади — E5 та E6. Цікаво, що іноді такий морфотип можуть мати штами інших морфотипів групи «Nitens» («acidophilum», «nitens-typical», «fluitans») на певних стадіях свого розвитку, хоча інші зберігають його протягом усього життєвого циклу. За екологічною характеристикою вони також досить різноманітні — від прісноводних до наземних водоростей.

Морфотип «fluitans» (рис. 4.14, 7, 9) представлений лише одним штамом на молекулярних деревах, який формує підкладу E3 (рис. 4.8). Цей штам є неотипом *K. fluitans* (SAG 9.96, Lokhorst, 1996; Rindi et al., 2011). Водорість має досить товсті міцні нитки (ширина 7,1—8,5(10,2) мкм, індекс форми 1,2—1,4), які рідко дезінтегрують, через що в культурі на рідкому живильному середовищі вона формує міцні конгломерати ниток (придонні туфи). Цю ознаку вважають таксономічно вагомим (Lokhorst, 1996) і характерною для товстонитчастих видів *Klebsormidium* груп «Crenulatum/Mucosum» і «Bilatum/Elegans». Саме на представників останньої групи, а також на певні штами групи «Flaccidum» і схожі ці водорості. Як не парадоксально, але найменше спільного вони мають зі штамами групи «Nitens», до якої належать. Ї річ не лише у наявності товстих міцних ниток у цих представників, а й у будові хлоропласта і піреноїда — хлоропласт часто дрібно чи грубо розсічений, піреноїд великий, облямований багатьма рядами дрібних крохмальних гранул, — це ознаки, типові для груп «Bilatum/Elegans» і «Flaccidum». Проте на певних стадіях розвитку ми спостерігали окремі нитки даних представників з ознаками морфотипу «pseudoflaccidum».

Дослідження ґрунтових кірок Альп (Австрія) показало, що представники, генетично і морфологічно близькі до *K. fluitans*, переважають в них (Mikhailyuk et al., 2012), тож ця група очевидно містить види, що домінують у наземних екосистемах, які характеризуються вологими умовами (неотиповий штам *K. fluitans* виділений з амфібіального екоотопу (Lokhorst, 1996), див. табл. 4.1).

Загалом, на наш погляд, морфолого-генетична група «Nitens» еволюційно молода, тому, ймовірно, процеси видоутворення є активними у наш час. На сьогодні неможливо чітко розмежувати окремі види водоростей, оскільки помітні лише тенденції формування і відособлення деяких підгруп

у межах групи «Nitens». У такому разі надзвичайно важко прийняти певне таксономічне рішення. Ситуація ускладнюється також певною кількістю штамів у межах цієї групи, що «імітують» морфологію представників інших груп. Часто на морфологічному рівні визначити положення згаданих штамів буває дуже складно або взагалі неможливо.

Разом з тим існує думка, що зазначена група *Klebsormidium* містить 14 прихованих видів, які чітко розмежовуються генетично (застосовано об'єднаний аналіз послідовностей ITS-*rbcL*) (Škaloud, Rindi, 2011). Топологія молекулярних дерев в указаних роботах цілком повторює топологію, наведену нами (див. рис. 4.8), проте виявляє чітку, на думку авторів, диференціацію в межах підклад: E1 містить 2 окремі генетичні групи, що репрезентують приховані види; E2 — 6 груп; E4 — 2 групи, та виявляє одну додаткову групу, не представлену на дереві, побудованому нами. При цьому підклади E3, E5 та E6 містять лише по одній групі та відповідно по одному виду. Згадані автори не обговорюють статус виявлених груп як окремих популяцій одного виду чи внутрішньовидових таксонів, а розглядають їх як окремі види. Як зазначено вище (див. розд. 4.9), автори вказують на неможливість розмежування вказаних прихованих видів на морфологічному рівні, проте вважають, що ці групи чітко корелюють з екологічними характеристиками досліджених штамів. Так, окремо виділяють прісноводні групи, групи, що мешкають наземно на природних (у ґрунті чи аерофітно) і на штучних (переважно на бетоні) субстратах. Автори вважають, що така морфологічна ознака, як ширина нитки, що широко використовується в таксономії *Klebsormidium*, не має філогенетичного значення і швидше за все залежить від екологічних умов. Зокрема, види, що мешкають у нейтральному чи лужному середовищі, мають ширші нитки, ніж види, що зростають у кислому середовищі.

Цей цікавий висновок звичайно потребує подальшого підтвердження, але слід зауважити, що він певною мірою корелює з даними Ф.М. Новіса щодо вивчення *Klebsormidium* з прісних водойм з різною реакцією води (Novis, 2006).

Автори розглянутого повідомлення, крім того, ототожнюють морфолого-генетичну групу «Nitens» з *K. flaccidum* (Škaloud, Rindi, 2011), що можливо лише у разі прийняття широкого розуміння цього виду (Starmach, 1972; Мошкова, 1979; Ettl, Gärtner, 1995; Hindák, 1996). Якщо ж притримуватися поглядів Г.М. Локхорста (Lokhorst, 1996), то *K. flaccidum* слід асоціювати з підкладою «Flaccidum», до якої входить один із штамів, досліджений цим автором та ідентифікований як зазначений вид (SAG 2307, див. табл. 4.1).

На наш погляд, група «Nitens», у цілому, є найвологолюбнішою серед *Klebsormidium*, оскільки деякі її представники — це прісноводні водорості, інша частина — штами з вологих наземних місцезростань, хоча й тут є певні винятки, про які йтиметься нижче. Серед представників групи є такі, що здатні формувати потужні розростання і бути домінантами (штами, споріднені з *K. fluitans*), хоча більшість — супутні види, які ми спостерігали під час вивчення ґрунтових водоростей Канівського заповідника (Черкаська обл.), гранітних відслонень різних регіонів України, ґрунтів НПП «Гуцульщина» (Івано-Франківська обл.) тощо (Демченко и др., 1998; Mikhailiuk et al., 2003; Mikhailiuk, 2008; Михайлюк, Дарієнко, 2011).

4.12. МОРФОЛОГІЧНІ ВИДИ *KLEBSORMIDIUM*, ЩО НЕ ВКЛЮЧЕНІ ДО ОПРАЦЮВАННЯ. «АНОМАЛЬНІ» ФОРМИ *KLEBSORMIDIUM*

Звичайно наше опрацювання не охоплює всі можливі морфологічні види *Klebsormidium*, тому подальші дослідження з включенням більшої кількості зразків із нових біотопів і географічних регіонів, імовірно, дасть відповіді на нині закриті питання. Так, крім розглянутих вище видів є ціла низка різновидів *K. flaccidum* та інших видів, які вважають визнаними таксонами (Guiry, Guiry, 2012), але інформація щодо них дуже обмежена, а штами відсутні у світових колекціях. Наприклад, деякі прісноводні представники, можливо, слід вважати видами роду *Ulothrix* (*K. flaccidum* f. *aquatica*, *K. rivulare* (Kütz.) M.O. Morison et Sheath, *K. subtile* (Kütz.) Tracanna ex Tell, *K. subtilissimum* (Rabenh.) P.S. Silva, Mattox et Blackwell) або *Gloeotila* (*K. scopulinum* (Hazen) H. Ettl et G. Gärtner, *K. tribonematoideum* (Skuja) Hindák), а очевидно, й ототожнити з певними прісноводними і вологолюбними представниками дуже різномірної групи «Nitens». Інші недостатньо описані види, можливо, є синонімами відомих видів *Klebsormidium* (*K. flaccidum* f. *tumidum* (Heering) H. Ettl et G. Gärtner — імовірний синонім *K. dissectum*; *K. flaccidum* var. *lubricum* (Chodat) H. Ettl та *K. sterile* (Deason et H.C. Bold) P.S. Silva, Mattox et Blackwell — близькі до *K. nitens*; *K. klebsii* (G.M. Sm.) P.S. Silva, Mattox et Blackwell, *K. flaccidum* var. *crassum* (Chodat) H. Ettl et G. Gärtner — до *K. flaccidum*; *K. lamellosum* і *K. montanum* — до *K. mucosum* чи *K. crenulatum*). Тонконитчасті види даного роду (*K. pseudostichococcus*), напевно, є представниками родів *Stichococcus* або *Gloeotila*, зокрема для *K. marinum* це уже доведено (Neustupa et al., 2007).

Надзвичайно цікавими, на наш погляд, є форми *Klebsormidium*, названі нами аномальними (рис. 4.15, 5—9, див. вклейку). До них ми відносимо кілька досліджених штамів, морфологія яких є дуже яскравою і деякою мірою подібною, проте генетично ці представники споріднені з абсолютно іншими з морфологічної точки зору штамми. Тому вони є свого роду винятками на філогенетичних деревах. Прикладами таких штамів є TR 24 (входить до групи «Flaccidum», клада В), TR 18 (група «Nitens», підклада E4, переважно морфотип «pseudointerfilum/dissectum») та Biota-14621.10.54 (група «Nitens», підклада E2, що містить морфотипи «nitens-typical» та «pseudoflaccidum») (див. рис. 4.7, 4.8). Спільні морфологічні ознаки цих штамів (досить широкі, довгі, перетягнуті біля поперечних перегородок, викривлені нитки; міцні клітинні оболонки; короткі, неначе затиснуті, здуті клітини; частий поділ клітин у кількох площинах з утворенням дворядних ниток, пакетів і псевдогілок) (див. рис. 4.15, 5—9), явно є ознаками ксерофітності та пристосованості до посушливих умов. Подібні морфологічні ознаки можна спостерігати у представників ксерофітних груп *Klebsormidium* — «Crenulatum/Mucosum» та «Desertus» (рис. 4.12), проте ці штами, згідно з молекулярно-філогенетичними даними, до них не належать, а входять до більш вологолюбних груп. Цікаво, що означені штами з аномальною морфологією були ізольовані з дійсно аридних місцезростань — ґрунтових кірок з пустель Африки, Австралії та з повітря степової зони України (див. табл. 4.1).

Інакше кажучи, вони несуть морфологічні риси, що відповідають умовам їх місцезростань, але при цьому генетично споріднені зовсім з іншими за екологією та морфологією групами.

Яскравим прикладом може бути порівняння морфології штаму TR 18 з Австралії з генетично близько спорідненими штамми підклади E4 (рис. 4.15, 1—5, див. вклейку). Можна припустити, що така морфологія у цих штамів не закріплена на генетичному рівні, а є лише певною мірою неспадковою мінливістю. Однак ці штами виділені з їх місцезростань понад 5 років тому, і протягом цього часу їх культивували на стандартних середовищах разом з іншими штамми. Постає питання: як вони зберегли морфологію, яка є відображенням пристосованості до їх природних місцезростань, якщо інформація про це не міститься у генах? Ця група водоростей, незважаючи на довгий період її вивчення, все ще містить дуже багато загадок.

4.13. ЕВОЛЮЦІЯ І ГЕОГРАФІЧНЕ ПОШИРЕННЯ ПРЕДСТАВНИКІВ ПОРЯДКУ. ЕКОЛОГО-ФІЗІОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ГРУПИ ЯК КЛЮЧ ДО ТАКСОНОМІЇ KLEBSORMIDIALES

Представники порядку Klebsormidiales — еволюційно прогресуюча група, переважно спрямована на експансію наземних місцезростань. Якщо представники родів *Hormidiella* та *Entransia* характеризуються обмеженим географічним поширенням, частина їх приурочена лише до тропічних регіонів, то *Klebsormidium* та *Interfilum* — широко поширені роди, знахідки яких можливі, очевидно, на всій земній кулі, від пустель і тропічних регіонів до Арктики та Антарктики (Rindi et al., 2011). Особливо цікавими є значна експансія та домінуюча роль цих представників у наземних місцезростаннях, де вони вдало конкурують із зеленими хлорофіцієвими й требуксієфіцієвими водоростями.

Що дає такі переваги цим представникам, адже у їх фізіології відомі дійсно «слабкі місця», зокрема, можливість росту лише у вузькому діапазоні солоності середовища, можливість активного росту лише починаючи від +5 °C для багатьох штамів, відсутність у клітинах таких важливих для існування у наземних умовах стрес-метаболітів, як поліоли, та ін. (Karsten, Rindi, 2010; Karsten et al., 2010). Можливо, ключем до розуміння такої успішності Klebsormidiales та Streptophyta в цілому є особливості їх ультраструктури, а саме наявність комплексу органел, що включає мітохондрії, хлоропласт, пероксиому та ядро. У розд. 4.5 показано фізіологічні переваги клітин, які мають подібний комплекс органел. Адже саме цей комплекс частково зберігся та розвинувся у вищих наземних рослин (Raven et al., 2005; Proctor et al., 2007).

Питання еволюції та географічного поширення даних водоростей все ще перебувають у стані розробки, хоча певні цікаві аспекти можна вже прокоментувати. За результатами попередніх досліджень родів *Klebsormidium* та *Interfilum* щодо баркодування та виявлення молекулярних сигнатур їх таксонів, імовірно, еволюційно старшою є група представників *Klebsormidium* із тропічних регіонів, тоді як помірні широти вони активно освоюють у

цей час (Т. Pröschold, персон. повідомл.; див. розд. 4.9). Тож можливо припустити, що різноманіття даного порядку у тропічних регіонах напевно значно вище, ніж нині відомо. На користь цього вказують знахідки найближчих до *Klebsormidium* та *Interfilum* таксонів — роду *Hormidiella* (див. розд. 4.7), саме з тропічних регіонів, а також у цілому «теплолюбна» спрямованість цієї групи, про що свідчать флористико-екологічні та еколого-фізіологічні дані (Rindi, Guiry, 2004; Karsten et al., 2010).

Усталене уявлення про рід *Klebsormidium* як космополітний таксон, очевидно, за детального його вивчення буде змінено. Вже на сьогодні видно певну географічну причетність у межах групи (виділення окремої лінії африканських таксонів, диференціація групи «Flaccidum» на підгрупи зі східним та західними ареалами тощо). Чудовою ілюстрацією суттєвої географічної диференціації *Klebsormidium* є дослідження видового складу біологічних ґрунтових кірок, в яких цей таксон є одним із важливих компонентів. Так, відомо, що склад водоростей ґрунтових кірок, незалежно від клімату регіону, більш-менш сталий, оскільки складений таксонами, адаптованими до екстремальних наземних умов (West, 1990; Sant'Anna, Pavia Azevedo, 1991; Rosentreter, Belnap, 2001). Проте дослідження ґрунтових кірок високогір'їв Альп (Австрія) показали переважання представників вологолюбної групи «Nitens» серед *Klebsormidium* (Mikhailyuk et al., 2012), тоді як одним із домінантів ґрунтових кірок піщаних кіс та островів Дніпра (Україна) виявлено ксерофітний *K. mucosum* (Бойко и др., 1984; Костиков, Рыбчинский, 1995), а ґрунтові кірки пустель Південної Африки складають майже виключно таксони з окремої ксерофітної лінії — групи «Desertus» (Rindi et al., 2011). Подальші дослідження *Klebsormidiales* із залученням матеріалів із різних регіонів земної кулі та різних біотопів, на наш погляд, дадуть змогу виявити значну географічну та екологічну диференціацію в межах цієї групи.

Активні екофізіологічні дослідження представників роду *Klebsormidium*, розпочаті нині, дають все більше цікавої інформації стосовно цих водоростей. Зокрема, нещодавно в їх клітинах віднайдено амінокислоту, що забезпечує захист проти дії ультрафіолетових променів (абсорбує їх) (Micosporine-like Amino Acid — МАА). Такого роду речовина відома для деяких груп наземних зелених водоростей, ціанобактерій та лишайників, а також червоних морських макрофітів, що живуть на мілководдях (Karsten et al., 2005). Проте у *Klebsormidium* виявлено її унікальний різновид (U. Karsten, персон. повідомл.). Згадані вище попередні екофізіологічні дослідження ряду штамів *Klebsormidium* показали цікаві результати, що узгоджуються з екологічними особливостями даних водоростей, зокрема значну фізіологічну пластичність і толерантність до висушування у ксерофітного *K. crenulatum* (Karsten et al., 2010; Holzinger et al., 2011) і високу чутливість до нестачі вологи у штамів вологолюбної лінії «Nitens» (Karsten, Rindi, 2010; Karsten, Holzinger, 2012).

З огляду на значну морфологічну пластичність клебсормідіальних водоростей та високий рівень морфологічного паралелізму між представниками різних ліній, імовірно, саме за даними екофізіології цих представників можна пояснити їх успішність у природі та встановити необхідні ознаки, що можуть бути використані в таксономії групи водоростей, яка певною мірою є предковою відносно вищих наземних рослин.

MOLECULAR PHYLOGENY, TAXONOMY AND BIOLOGY OF TERRESTRIAL ALGAE OF ORDER KLEBSORMIDIALES (KLEBSORMIDIOPHYCEAE, STREPTOPHYTA)

The order Klebsormidiales (Streptophyta) contains the genera *Klebsormidium*, *Interfilum*, *Hormidiella* and *Entransia*, which mostly represent widely distributed terrestrial and freshwater algae. The history of investigation of these taxa reaches XIX century, when the genus *Hormidium* (= *Klebsormidium*) was described; the taxonomic position of other genera was determined during XX and XXI centuries. These algae were originally placed to different orders of the Chlorophyta — Ulothrichales, Gloeotilales, Zygnematales, Chlorococcales. Ultrastructural data, later confirmed by molecular-phylogenetic investigations, shown their place to be among the streptophycean algae.

The taxonomy of Klebsormidiales is problematic because of probability that some taxa are still regarded in other groups of green algae or not found in nature as well as high morphological plasticity and morphological uniformity. The 18-S rDNA phylogeny demonstrates the group to be monophyletic and related to Coleochaetales, Charales and other streptophycean algae and higher plants. But morphologically similar genera such as *Stichococcus*, *Koliella*, *Raphidonema* and *Gloeotila* are phylogenetically distant from Klebsormidiales and belong to the Trebouxiophyceae. *Klebsormidium* and *Interfilum* are closely related within the order, but *Hormidiella* and *Entransia* are distant from each other and from previous genera.

All representatives of Klebsormidiales have many common ultrastructural characters (structure of flagellated cells, process of cytokinesis, presence of complex of cell organelles including peroxisomes) and morphological features (chloroplast and pyrenoid structure, position of nucleus, mucilage structure etc.). We think that the scheme of cell division and thallus formation by way similar to sporulation are common characters among all representatives of the order. Some differences in details of cell division in various taxa of Klebsormidiales cause formation of morphologically different types of thallus: filaments, unicells, chains of cells connected by «threads», sarcinoid packets, and pleurococoid thallus. The evidence of such type of cell division is presence of H-, cap- or ring-like fragments of the cell wall as well as cell wall ultrastructure.

Hormidiella and *Entransia* represent taxa with small species diversity; the geographical range of the first one is limited to tropical areas, the second one is a rare freshwater alga known from North America. *Klebsormidium* and *Interfilum* are closely related paraphyletic taxa which include a greater diversity of terrestrial and freshwater algae. Species concept, number of taxa within the Klebsormidiales and phylogenetically significant morphological characters are debatable questions for the moment. On the one hand there is the possibility of integration of *Klebsormidium* and *Interfilum* and reducing the existing species into a few number of

taxa. On the other hand, existence of high cryptic species diversity within *Klebsormidium* has been suggested.

Characteristic peculiarities of *Interfilum* are the following: the presence of a clear mucilage envelope in most taxa, cap-, ring- or thread-like remnants of the mother cell wall and formation of a unicellular or sarcinoid thallus. The species of *Interfilum* are terrestrial algae. Besides three known species which clearly differ according to ITS rDNA phylogeny (*I. paradoxum*, *I. terricola* and recently described *I. massjukiae*), *Interfilum* probably includes several undescribed taxa — with elongated unicells and strong cubical cell aggregations.

Klebsormidium, characterized by formation of filaments, divides into five clear clades according ITS/*rbcL* phylogeny which corresponds to morpho-genetic groups assigned by us. Xerophytic lineages of *Klebsormidium* are represented by groups «Crenulatum / Mucosum» and «Desertus». The first one unites taxa with the thickest filaments; two known species (*K. crenulatum* and *K. mucosum*) are close according morphological and genetic data. The group «Desertus» is a new lineage among *Klebsormidium*, which mostly unites strains from arid regions. They are characterized by strongly curved filaments, short cells, four-lobed chloroplasts, compact pyrenoids and unique change of cell shape during ontogenesis. Group «Bilatium / Elegans» represents two genetically and morphologically close species (*K. bilatum* and *K. elegans*) with rather thick, strong filaments and variously dissected chloroplasts.

Groups «Flaccidum» and «Nitens» are rather morphologically similar. The first one represents mostly terrestrial species typical for temperate regions with filaments of average width and different level of disintegration. It is possible to distinguish two subgroups within the «Flaccidum» group which include strains from East and West Europe. Perhaps the Western-European lineage includes the type species of the genus — *K. flaccidum*. However, according to an alternative opinion the type of the genus is necessary to deduce from morphologically close group «Nitens». The position of other widely distributed species — *K. dissectum* within the genus is debatable as well. Group «Nitens» is evolutionarily young, therefore the processes of species formation is still active in it. Phylogenetic trees, especially ITS rDNA phylogeny, show low resolution within this clade. The algae of the «Nitens» group represent a humid lineage, the following five main morphotypes are separated among them: «acidophilum» (freshwater algae), «pseudo-interfilum/dissectum» (unicells, average width of filaments), «nitens-typical» (thin, unicells), «pseudoflaccidum» (*K. flaccidum*-like, but with isodiametric cells), «fluitans» (long, strong, rather thick filaments).

Klebsormidiales is obviously an evolutionarily young group. General cosmopolitanism of the group, widely established in the literature, will be probably contradicted after detailed investigation of geographical distribution of the algae. Because of considerable morphological plasticity and a high level of morphological parallelism of Klebsormidiales taxa, new ecophysiological data may help explain their success in nature and provide necessary characters which may be used in taxonomy of this group of algae which may represent the ancestors of higher plants.

РОЗДІЛ 5

МОЛЕКУЛЯРНА ФІЛОГЕНІЯ І МОРФОЛОГІЧНІ ОСОБЛИВОСТІ НАЙПОШИРЕНІШИХ ФОТОБІОНТІВ ЛИШАЙНИКІВ – ВОДОРОСТЕЙ РОДІВ *TREBOUXIA* PUYM. ТА *ASTEROCHLORIS* TSCHEM.-WOESS

Одними з найпопулярніших і, можливо, найцікавіших прикладів симбіотичної асоціації є лишайники, які складаються з грибного (мікобіонта) та водоростевого (фотобіонта) компонентів. Згідно із визначенням, лишайник є сталою, саморегульованою асоціацією гриба (екзохобітанта) та однієї або кількох водоростей, або ціанопрокаріот (ендохобітантів) (Kirk et al., 2008). Саме завдяки тісній взаємодії цих двох складових лишайникам вдалося освоїти різноманітні місцезростання, які частіше за все характеризуються екстремальними умовами, несприятливими для інших організмів. На цей час група лишайників налічує близько 17 500—20 000 видів, поширених по всій земній кулі від пустель до тропічних лісів (Kirk et al., 2008). Основою лишайника є грибний компонент, тоді як фотобіонт, як правило, утворює шар водоростевих клітин у слані лишайника. Проте свої унікальні властивості (синтез лишайникових кислот і спроможність існувати в екстремальних умовах) лишайникова асоціація набуває лише тільки внаслідок симбіозу з водорістю. Так, наявність фотосинтезуючого компонента перетворює грибний гетеротрофний організм в автотрофну асоціацію, для існування якої потрібні лише вода, повітря, солі мінералів і субстрат для прикріплення. Ймовірно, саме цей факт дав змогу лишайникам освоїти такі несприятливі місцезростання, як голі скелі або піски пустель, і перетворитися на групу, яка процвітає та характеризується високим видовим різноманіттям.

Хоча різноманіття лишайників можна вважати відносно дослідженим, водорості, які входять до їх складу, залишаються недостатньо вивченими. Наприклад, за узагальненими даними (Войцехович и др., 2011б), до видового рівня фотобіонт установлений лише у 3 % усіх відомих лишайників. Такий низький відсоток насамперед пов'язаний зі складністю ізоляції фотобіонтів у культуру та необхідністю морфологічних досліджень культурального матеріалу для точного визначення фотобіонтів, а також обов'язкового порівняння їх з автентичними штамми й підтвердження результатів ідентифікації молекулярно-філогенетичними методами. У свою чергу, широке застосування молекулярно-філогенетичних методів сприяє помітному прогресу у дослідженнях фотобіонтів лишайників і приводить до накопичення значної кількості нових даних, які потребують узагальнення та аналізу. За декілька останніх років визначилася загальна тенденція у вивченні коєво-

люційних взаємовідносин грибів, що утворюють лишайник, та їх фотобіонтів за допомогою молекулярно-філогенетичних методів. Уже добре вивчені родини лишайників Physciaceae (Bhattacharya et al., 1996; Friedl et al., 2000; Dahlkild et al., 2001; Helms et al., 2001), Cladoniaceae (Piercey-Normore, DePriest, 2001; Yahr et al., 2004), Teloschistaceae (Beck, 2002; Honegger et al., 2004; Nyati, 2006), Graphidaceae (Nakano, 1988), Verrucariaceae (Thüs et al., 2011), а також окремі роди — *Letharia* (Th. Fr.) Zahlbr. (Kroken, Taylor, 2000), *Lecanora* Ach. (Blaha et al., 2006), *Umbilicaria* Hoffm. (Romeike et al., 2002). Проте ці дані все ще залишаються уривчастими і, на жаль, не дають змоги відтворити реальну картину відповідності фотобіонта певному таксономічному рангу мікобіонта.

За узагальненими даними (Войцехович и др., 2011a), відомо 148 видів лишайникових фотобіонтів із 50 родів, що належать до 5 відділів: Cyanophyta (=Cyanoprokaryota) — 35 видів (23,6 % від загального різноманіття фотобіонтів), Chlorophyta — 109 (73,6 %), Streptophyta — 1 (0,7 %), Xanthophyta — 2 (1,4 %), Phaeophyta — 1 (0,7 %). Фотобіонти відділу Cyanophyta здебільшого належать до порядків Chroococcales, Nostocales та Stigonematales, Chlorophyta — до класів Trebouxiophyceae та Ulvophyceae.

Найчастіше у складі лишайників трапляються представники родів: *Trebouxia* Puym. (у 252 видах лишайників), *Asterochloris* Tscherm.-Woess (98), *Myrmecia* Printz (22), *Dictyochloropsis* Geitler em. Tscherm.-Woess, *Diplosphaera* Bial., *Stichococcus* Nägeli (по 17), *Pseudococcomyxa* Korschikov (9), *Coccomyxa* Schmidle, *Elliptochloris* Tscherm.-Woess, *Gloeocystis* Nägeli (по 5), більшість яких, згідно з аналізом 18S рДНК філогенії, є представниками класу Trebouxiophyceae (Beck, 2002; Darienko et al., 2010) (рис. 5.1, див. вклейку).

Як видно, найпоширенішими фотобіонтами лишайників є види родів *Trebouxia* та *Asterochloris*, більшість з яких відома виключно як фотобіонти, тобто у вільноіснуючому стані досі не знайдені, хоча у складі лишайника трапляються майже повсюдно. Отже, фактично більшість їх видів є облігатними фотобіонтами. Однак представники цих родів мають багато більше спільного, ніж облігатність та широке поширення у складі лишайників. Так, ще кілька років тому рід *Asterochloris* був представлений лише 1 видом — *A. phycobiontica* (Tscherm.-Woess) Tscherm.-Woess, тоді як рід *Trebouxia*, який містив 29 видів, потребував термінової ревізії. Складність визначення, трудомісткість ізоляції в культуру та відносна повільність росту в культурі значно гальмували розробку таксономії цих родів, проте увага дослідників завжди була привернута до вивчення їх видів.

5.1. ІСТОРІЯ ТАКСОНОМІЧНИХ ДОСЛІДЖЕНЬ РОДІВ

Таксономічні дослідження представників роду *Trebouxia* беруть свій початок ще з кінця XIX ст., отже, з часів перших згадок про фотобіонти. Першим видом, зареєстрованим як фотобіонт, був *Cystococcus humicola*⁹ Näg., описаний раніше з вологого ґрунту як вільноіснуюча водорість (Nägeli, 1849).

⁹ *Cystococcus humicola* є базіонімом виду *Chlorococcum infusionum* (Schrank) Meneghini.

Оскільки культуральні методи досліджень і таксономія тих часів ще не були достатньо розробленими, назву «*Cystococcus humicola*» використовували у досить широкому розумінні, позначаючи ним багато видів і родів кокоїдних зооспоровітвірних зелених водоростей, у тому числі лишайникові фотобіонти. Описи та ілюстрації кокоїдних зелених водоростей-фотобіонтів, так званих *Cystococcus humicola*, були наведені О. Фамінциним та І. Баранецьким (Famintzin, Baranetzki, 1867), а також С. Швенденером (Schwendener, 1869). У 1924 р. А. Пімалі (Puymaly, 1924) запропонувала використовувати назву «*Trebouxia arboricola*» замість «*Cystococcus humicola*» для всіх водоростей, що ізольовані зі слані лишайника *Xanthoria parietina*. Для нового роду *Trebouxia* був адаптований діагноз, наведений раніше О. Требуksom (Treboux, 1912), типом роду є *T. arboricola* Пуум.

У сучасному розумінні рід *Trebouxia* представлений кокоїдними зеленими водоростями, які внаслідок нерозходження автоспор здатні утворювати тетради, октади та значно більші клітинні комплекси. Форма клітин водоростей сферична, до яйцеподібної або еліпсоїдної. Клітинна стінка тонка, зрідка з однією бічною потовщенням. Хлоропласт вегетативної клітини центральний, часто має розвинені лопаті або неглибоко розсічений по краю, з одним чи декількома піреноїдами. Крохмаль найчастіше відкладається у вигляді крохмальних зерен у стромі хлоропласта, піреноїд, як правило, голий або, зрідка, з крохмальною обгорткою. Вегетативні клітини одноядерні, ядро розташоване латерально у вирізці хлоропласта, ядерце позиціоноване дещо ексцентрично. Відоме нестатеве розмноження утворенням автоспор чи зооспор (зооспори з двома джгутиками однакової довжини, голі) (Ettl, Gärtner, 1995). У декількох випадках спостерігалось статеве розмноження формуванням ізогамет, які після копуляції утворювали зиготу (Ahmadjian, 1960), проте такі дані є уривчастими і потребують подальших спеціальних досліджень.

Численні морфологічні та молекулярно-філогенетичні дослідження показали, що рід *Trebouxia* не є гомогенним (Ahmadjian, 1960; Archibald, 1975; Hildreth, Ahmadjian, 1981; Tschermak-Woess, 1989; Friedl, Zeltner, 1994). Уперше розділення роду на *Trebouxia* Пуум. та *Pseudotrebouxia* Р.А. Archibald було запропоновано П. Арчібальд (Archibald, 1975) на основі наявності різних типів нерухомих репродуктивних клітин у обох представників. Зокрема, для *Pseudotrebouxia* є характерним розмноження не лише апланоспорами, а й автоспорами, в результаті чого формуються багатоклітинні комплекси, тоді як у представників роду *Trebouxia* автоспори не продукуються і клітинні комплекси відсутні. Незважаючи на те що інші автори (Gärtner, 1985; Tschermak-Woess, 1989) також помітили відмінності у формуванні нерухомих репродуктивних клітин у межах роду, концепцію П. Арчібальд було відкинуто. Г. Гертнер (Gärtner, 1985) пояснював такі відмінності життєвих циклів гальмуванням формування зооспор на різних стадіях їх розвитку.

На протилежність йому, Е. Чермак-Весс стверджувала, що існує тільки один тип нерухомих репродуктивних клітин у *Trebouxia* — апланоспори, тоді як автоспори є філогенетично призупиненою (вимушеною) формою розвитку спор. На цій підставі дослідниця розділила рід *Trebouxia* на два підроди —

Trebouxia та *Eleutherococcus* (Warén) Tscherm.-Woess. *Eleutherococcus*, у розумінні Е. Чермак-Весс, об'єднує всі види *Trebouxia*, що не утворюють автоспор. Т. Фрідл (Friedl, 1993) також зазначив відміни у формуванні репродуктивних клітин у межах роду *Trebouxia* і виділив два клітинні цикли — А та Б, отримавши у кінцевому підсумку дві групи видів, що за складом виявилися досить подібними до підродів, виділених Е. Чермак-Весс. Проте розділення на основі цих ознак не було схвалено Т. Фрідлом, оскільки значна варіабельність їхніх морфологічних ознак під впливом різних культуральних умов спостерігалася навіть на рівні одного й того самого штаму.

Пізніше за даними досліджень нуклеотидних послідовностей ITS1- та ITS2-ділянок ДНК американські дослідниці М. Пірсі-Нормор і П. Де Пріст (Piersey-Normore, De Priest, 2001) установили, що всі таксони, які потрапили у підрід *Eleutherococcus*, за винятком *T. gelatinosa* та *T. anticipata* Ahm. ex Arch., є близько спорідненими. У філогенетичний аналіз також був включений фотобіонт лишайника *Anzia carneonivea*, описаний як новий рід зелених водоростей *Asterochloris* (Tschermak-Woess, 1980), з єдиним на той час представником — *Asterochloris phycobiontica*. Порівняння результатів послідовностей ITS1 і ITS2 показало, що цей вид є досить близьким до видів підроду *Eleutherococcus*, виділеного Е. Чермак-Весс (Piersey-Normore, De Priest, 2001).

Грунтуючись на фенотипічних ознаках, Е. Чермак-Весс і сама передбачала спорідненість *Asterochloris phycobiontica* з видами підроду *Eleutherococcus* (Tschermak-Woess, 1989). Відповідно до цього, пізніше *Asterochloris phycobiontica* перенесений нею до підроду *Eleutherococcus* як *Trebouxia phycobiontica*. Згодом було запропоновано відновлення роду *Asterochloris* через виявлену незаконність назви *Eleutherococcus*, яка з кінця XIX ст. належала квітковим рослинам родини Araliaceae — *Eleutherococcus* Maxim. На цьому таксономічна ревізія цих родів була тимчасово призупинена. І лише кілька років тому результати морфологічних і молекулярно-філогенетичних досліджень ITS рДНК та I актину дали змогу нарешті перенести шість видів *Trebouxia* до роду *Asterochloris* (Skaloud, Peksa, 2010) (рис. 5.2). Таким чином, на цей час рід *Trebouxia* складається з 22, а рід *Asterochloris* — з 7 видів.

Найближчими таксонами до роду *Trebouxia*, за молекулярною філогенією малої субодиниці рДНК та морфологічними даними, на сьогодні вважають *Asterochloris* та *Myrmecia* (Friedl, 1989b; Darienko et al., 2010), вегетативні клітини яких показано на рис. 5.3, 1.

У цілому систематика *Trebouxia* та *Asterochloris* потребує подальшої розробки. Висока мінливість багатьох морфологічних ознак у культурі й відсутність спеціальної літератури для визначення їх до виду призводять до значних помилок і неточностей під час ідентифікації цих представників. Найточнішим методом їх визначення є застосування молекулярно-філогенетичних методів і порівняння отриманих молекулярних даних з тими, що наявні у генобанку (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank). Значну допомогу під час ідентифікації можуть скласти також типові (автентичні) штами цих представників, які можна використати для порівняння з оригінальним матеріалом. Тому, враховуючи літературні дані (Friedl, 1989a; Skaloud, 2008; Skalo-

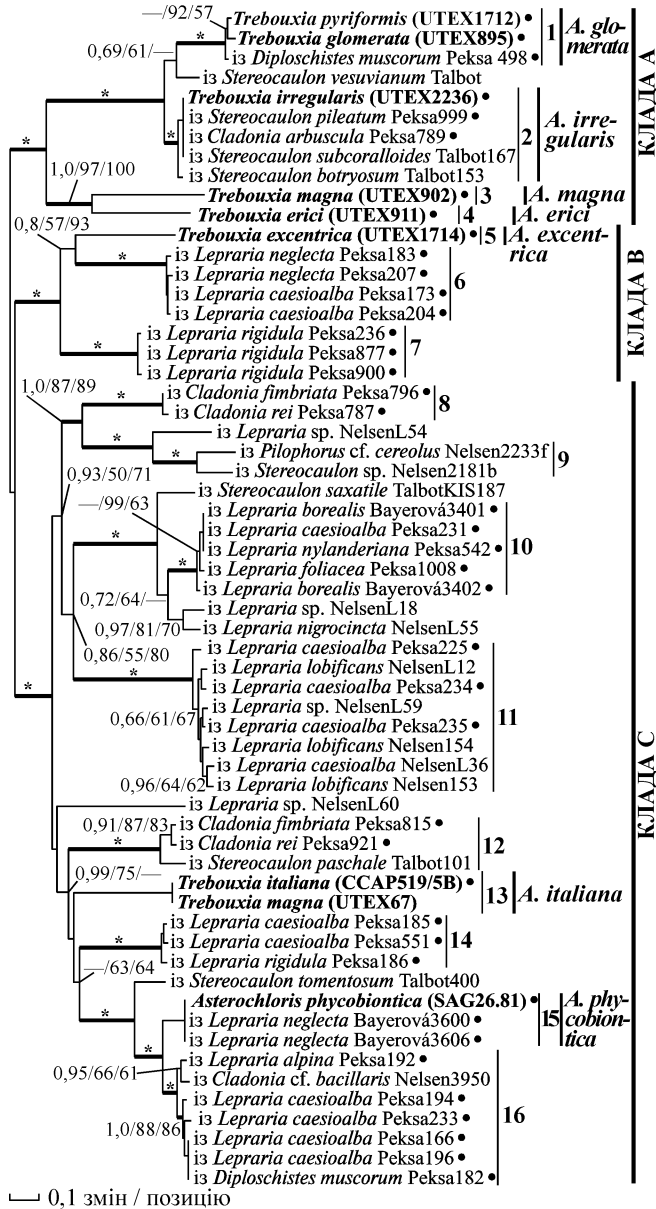


Рис. 5.2. Філогенетичний аналіз нуклеотидної послідовності ITS-ділянок ДНК та актину I штамів роду *Asterochloris* (за Škaloud, Peksa, 2010)

ud, Peksa, 2010 та ін.), а також ґрунтуючись на результатах власних спостережень, нижче наводимо складені нами описи основних морфолого-культуральних ознак, особливостей життєвих циклів та екології *Trebouxia* та *Asterochloris*. Описи виконані на основі досліджень автентичних штамів цих представників, а також власноруч виділених культур. У результаті аналізу

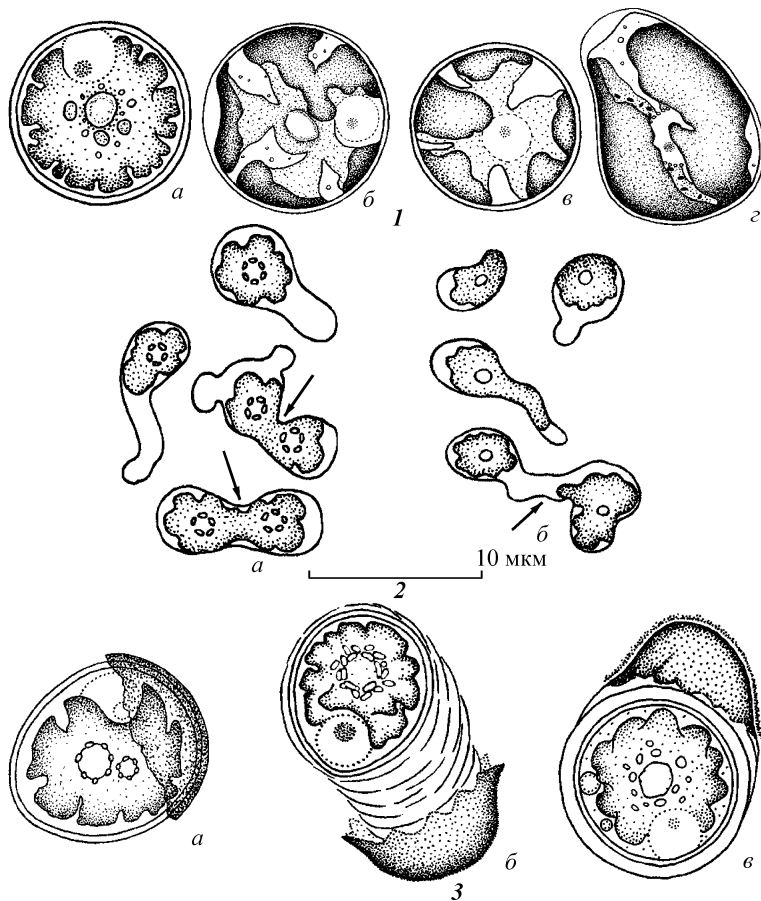


Рис. 5.3. Морфологія клітин *Trebouxia* в порівнянні з морфологією клітин найближчих родів:

1 — деякі представники *Trebouxia* та *Asterochloris* і найближчого до них таксона: а — *Myrmecia*, *T. arboricola*; б — *Asterochloris phycobiontica*; в — *A. erici*; з — *Myrmecia biatorellae*; 2 — голі безджгутикові клітини деяких видів: а — *Trebouxia*, *Trebouxia galapagensis*; б — *T. anticipata*; місця можливого злиття протопластів позначено стрілками; 3 — потовщення клітинної стінки та «ковпачки» у *Trebouxia gelatinosa* (а, б) та *T. impressa* (в). Вік культури близько 2 міс, фарбування метиленовим синім

даних описів виділені групи близьких видів (морфолого-генетичні групи), що отримані на основі інтегрального підходу, тобто з урахуванням молекулярних, морфологічно-культуральних ознак та екологічних особливостей.

5.2. МАТЕРІАЛИ І МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

У цілому опрацьовано 31 автентичний штам родів *Asterochloris* (8 штамів) та *Trebouxia* (23) з колекцій культур: SAG (Німеччина, м. Геттінген), ССАР (Шотландія, м. Обан), UTEX (США, Техас, м. Остін) на всіх стадіях їх життєвого циклу (табл. 5.1).

Культуральні методи досліджень. Водорості досліджено в умовах культури. Культури водоростей вирощували на агаризованому середовищі Болда з потрійним вмістом азоту 3NBVM (Deason, Bold, 1960) за інтенсивності освітлення $10\text{--}30 \text{ мкМ} \cdot \text{м}^{-2} \cdot \text{с}^{-1}$ PPFD (щільність фотосинтетичного фотонного потоку), з 12-годинним чергуванням світлової і темної фаз, $t 14 \pm 2 \text{ }^\circ\text{C}$.

Методи дослідження пігментного складу водоростей-фотобіонтів. Об'єктом дослідження були 13 штамів водоростей-фотобіонтів, з колекцій культур, зазначених вище, а також ізольовані власноруч штамми. Колекційні штамми є автентичними (табл. 5.2).

У зв'язку з повільним ростом більшості представників родів *Trebouxia* (Вацко et al., 1998) в культурі використовували сиру біомасу замість сухої.

Таблиця 5.1. Перелік автентичних штамів родів *Asterochloris* і *Trebouxia*, що були використані в роботі

Вид	Номер штаму у світових колекціях
Рід <i>Asterochloris</i>	
<i>A. phycobiontica</i> Tscherm.-Woess	SAG 2681
<i>A. irregularis</i> (Hildreth et Ahmadjian) Skaloud et Peksa	UTEX 2236
<i>A. excentrica</i> (P.A. Archibald) Skaloud et Peksa	UTEX 1714
<i>A. erici</i> (Ahmadjian) Skaloud et Peksa	UTEX 911
<i>A. glomerata</i> (Warén) Skaloud et Peksa	UTEX 894
<i>A. pyriformis</i> P.A. Archibald	UTEX 1712
<i>A. italiana</i> (P.A. Archibald) Skaloud et Peksa	CCAP 219/5
<i>A. magna</i> (P.A. Archibald) Skaloud et Peksa	UTEX 902
Рід <i>Trebouxia</i>	
<i>T. aggregata</i> (P.A. Archibald) G. Gärtner	UTEX 180
<i>T. anticipata</i> Ahmadjian ex P.A. Archibald	UTEX 903
<i>T. arboricola</i> Puym.	SAG 219/1a
<i>T. asymmetrica</i> Friedl et G. Gärtner	SAG 48.88
<i>T. australis</i> A. Beck	SAG 2205
<i>T. brindabellae</i> A. Beck	SAG 2206
<i>T. corticola</i> (P.A. Archibald) G. Gärtner	UTEX 909
<i>T. crenulata</i> P.A. Archibald	CCAP 219-2
<i>T. decolorans</i> Ahmadjian	CCAP 219-5a
<i>T. flava</i> P.A. Archibald	UTEX 181
<i>T. galapagensis</i> (Hildreth et Ahmadjian) G. Gärtner	UTEX 2230
<i>T. gelatinosa</i> Ahmadjian ex P.A. Archibald	UTEX 905
<i>T. gigantea</i> (Hildreth et Ahmadjian) G. Gärtner	UTEX 2231
<i>T. higginsiae</i> (Hildreth et Ahmadjian) G. Gärtner	UTEX 2232
<i>T. impressa</i> Ahmadjian	UTEX 892
<i>T. incrustata</i> Ahmadjian ex G. Gärtner	UTEX 784
<i>T. jamesii</i> (Hildreth et Ahmadjian) G. Gärtner	UTEX 2233
<i>T. jamesii</i> subsp. <i>angustilobata</i> A. Beck	SAG 2204
<i>T. potteri</i> Ahmadjian ex G. Gärtner	UTEX 900
<i>T. showmanii</i> (Hildreth et Ahmadjian) G. Gärtner	UTEX 2234
<i>T. simplex</i> Tscherm.-Woess	SAG 101.80
<i>T. suecica</i> A. Beck	SAG 2207
<i>T. usneae</i> (Hildreth et Ahmadjian) G. Gärtner	UTEX 2235

Т а б л и ц я 5.2. Штами водоростей-фотобіонтів, використані для дослідження пігментного складу, та лишайники, з яких вони були ізольовані

Водорість	Колекційний номер штаму	Лишайник
<i>Trebouxia</i>		
<i>T. usneae</i>	UTEX 2235	<i>Usnea filipendula</i> Stirt.
<i>T. galapagensis</i>	UTEX 2230	<i>Ramalina</i> sp.
<i>T. potteri</i>	UTEX 900	<i>Lecanora rubina</i> (Vill.) Ach.
<i>T. asymmetrica</i>	SAG 48.88	<i>Diploschistes diacapsis</i> (Ach.) Lumbsch
<i>T. gigantea</i>	UTEX 2231	<i>Caloplaca cerina</i> (Ehrhrens. ex Hedwig) Th. Fr.
<i>T. decolorans</i>	CCAP 219\5a	<i>Xanthoria parietina</i> (L.) Beltr.
<i>T. jamesii</i>	UTEX 2233	<i>Schaereria fuscocinerea</i> (Nyl.) Clauzade et Cl. Roux
<i>T. simplex</i>	SAG 101.80	<i>Chaenotheca chrysocephala</i> (Turner ex Ach.) Th. Fr.
<i>T. australis</i>	SAG 22.05	<i>Tremolecia atrata</i> (Ach.) Hertel
<i>Asterochloris</i>		
<i>A. excentrica</i>	UTEX 17.14	<i>Stereocaulon dactylophyllum</i> Flörke
<i>A. magna</i>	UTEX 902	<i>Pilophorus acicularis</i> (Ach.) Th. Fr.
<i>Myrmecia</i>		
<i>M. biatorellae</i>	Ориг. штам	<i>Catapyrenium</i> sp.

Для визначення пігментного складу водоростей-фотобіонтів проведено спектрофотометричний аналіз деяких видів роду *Trebouxia* та *Asterochloris*. Для порівняння був включений також представник роду *Myrmecia* (найближчого родича трібуксієвих фотобіонтів).

Для аналізу пігментного складу використовували культури одного віку, вирощені за стандартних умов, що дало змогу порівнювати результати. Для ізоляції пігментів використовували культури водоростей 6-місячного віку. З культур було відібрано близько 0,2 г зеленої клітинної біомаси, яку потім розтирали у пробірці Епендорфа з додаванням 0,005 г карбонату кальція (CaCO_3) та 1 мл 90%-го ацетону. Екстрагували пігменти в умовах низької температури та мінімального освітлення (Brown, Hooker, 1997). Отриману суспензію перемішували та осаджували центрифугуванням при 10 000 об/хв., протягом 5 хв за температури +4 °С. Аналіз пігментного складу здійснювали за допомогою спектрофотометра SPECORD UV VIS (Carl Zeiss, Jena). Наявні у рослинних екстрактах каротиноїди маскують хлорофіли та поглинають світло при 440 нм, але не поглинають при 648 нм і більше (Починок, 1976). Тому для визначення суми хлорофілів застосовували останню довжину хвилі, за якої інтенсивність забарвлення розчину пропорційна концентрації хлорофілів навіть за наявності каротиноїдів. У кветі з оптичною довжиною шляху 1 см вимірювали оптичну щільність розчинів при $\lambda = 665$ нм для хлорофілу *a*, 649 нм — для хлорофілу *b*, 440 нм — для ксантофілів і 454 нм — для β -каротину.

За допомогою отриманих величин оптичної щільності обчислювали концентрації пігментів за відомими формулами (Романюк та ін., 2005). Виходячи з отриманих концентрацій пігментів розраховували їх вміст у дослі-

джуваних зразках за формулою

$$X = \frac{0,1C \cdot A}{n},$$

де X — вміст пігменту в досліджуваному зразку (мг/100 г речовини); C — концентрація пігменту (мкг/мл); A — об'єм екстракту пігментів (мл); n — наважка досліджуваної сирової біомаси (г); 0,1 — коефіцієнт переліку концентрації пігменту (мг/мл на 100 г сирової маси).

Відносну кількість пігментів визначали за формулою

$$X \% = \frac{a}{b} 100 \%,$$

де $X \%$ — вміст певного пігменту відносно загального вмісту всіх ізольованих пігментів; a — вміст пігменту, мг/100 г сирової біомаси; b — сумарний вміст усіх виділених пігментів, мг/100 г сирової маси.

Похибка приладу SPECORD UV VIS становить $\pm 0,5 \%$, відтворюваність $\pm 0,2 \%$.

5.3. МОРФОЛОГО-ГЕНЕТИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДУ *TREBOUXIA*

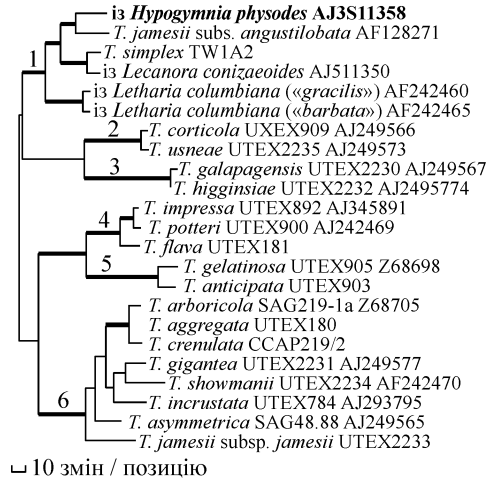
За результатами останніх філогенетичних досліджень ділянок ITS і частково LSU ядерної рибосомальної ДНК (Beck, 2002; Helms, 2003; Doering, Piercey-Normore, 2009), представники роду *Trebouxia* розділилися між чотирма основними кладами, кожна з яких складається з кількох видів (рис. 5.4). Отже, можна стверджувати, що в межах *Trebouxia* існує не менше 4 генетично відокремлених груп видів.

Метою нашого дослідження був аналіз морфологічних ознак автентичних штамів роду *Trebouxia* та їх порівняння з описами, наведеними в літературі, а також встановлення кореляції між морфолого-культуральними ознаками, екологічною причетністю досліджених штамів та молекулярно-філогенетичними даними.

Як показують наші дослідження, різні види *Trebouxia* переважно розрізняються за розмірними характеристиками, формою клітин, деталями будови хлоропластів, структурою піреноїда, наявністю/відсутністю клітинних комплексів та ін. Основною ознакою, скорельованою з розподілом видів між групами, слід вважати ультраструктуру піреноїдів, описану Т. Фрідлом (Friedl, 1989a). Нижче наведено описи морфолого-культуральних ознак штамів, їх життєвих циклів, деякі біохімічні особливості та екологічну характеристику досліджуваних видів, а також описи виділених морфолого-генетичних груп.

Життєвий цикл. За даними Г. Еттла та Г. Гертнера (Ettl, Gärtner, 1995), для видів роду *Trebouxia* характерними способами розмноження є лише зоо-, аплано- та автоспорогенез, вегетативний поділ клітин відсутній. Згідно з Т. Фрідлом (Friedl, 1993), у представників цього роду виявлені два різні типи життєвих циклів — А і Б. У життєвому циклі А внаслідок першого поділу клітини після зупинки зооспори утворюється автоспорангій з де-

Рис. 5.4. Філогенія роду *Trebouxia* за результатами аналізу нуклеотидної послідовності ITS рДНК автентичних штамів і фотобіонтів деяких епіфітних лишайників. Жирним виділено лінії, що мають підтримку понад 70 % у дистанційному аналізі та аналізах максимальної парсимонії і максимальної ймовірності (за Hauck et al., 2007)



кількома (4—32) автоспорами, що з часом не розходяться, а залишаються об'єднаними дуже розширеною материнською (автоспорангіальною) оболонкою, формуючи клітинний комплекс — тетраду чи октаду. Після цього клітини утворюють зоо- або апланоспорангії (останнє відбувається зрідка) та автоспорангії з великою кількістю автоспор, які в результаті подальшого нерозходження залишаються зібраними в тетради, октади або складніші комплекси.

У життєвому циклі Б зооспори спочатку перетворюються на цілком сформовані окремі вегетативні клітини, що лежать поодинокі, які потім трансформуються у зоо- чи апланоспорангії. Автоспорангії не утворюються, тому клітинні комплекси, що виникають унаслідок нерозходження автоспор, відсутні. Життєвий цикл Б характерний для роду *Asterochloris*, однак у деяких видів роду *Trebouxia* він теж трапляється (Archibald, 1975; Friedl, 1993). Нами життєвий цикл Б був зареєстрований у *Trebouxia anticipata*, *T. flava*, *T. gelatinosa*, які належать до групи «Impressa», та *T. usnea* з групи «Corticola». В усіх інших видів роду *Trebouxia* спостерігали лише життєвий цикл А. Таким чином, було виявлено кореляцію життєвого циклу з розподілом видів на морфолого-генетичні групи, яка мала певні виключення.

Статеве розмноження. Згідно з деякими роботами, для *Trebouxia* відоме статеве розмноження, хоча трапляється в культурі зрідка (Brunnthalер, 1915; Warén, 1920; Smith, 1950; Ahmadjian, 1960; Bourrelly, 1966; Komárek et Fott, 1983). Так, опис статевого процесу фотобіонтів лишайників *Anaptychia ciliaris*, *Physconia distorta* (як *Physcia pulverulenta*) та *Xanthoria parietina*, що належали до роду *Trebouxia*, вперше був наведений близько 100 років тому (Warén, 1920). Значно пізніше В. Ахмаджян (Ahmadjian, 1960) спостерігав статевий процес *Trebouxia impressa*, під час якого зареєстрував злиття гамет, які за морфологічними ознаками не відрізнялися від звичайних зооспор цієї водорості. За його даними, зигота, що утворилася у результаті ізогамного статевого розмноження, мала більш-менш сферичну форму і несла два хлоропласти. Одразу після злиття гамет джугутики зникали і зигота розвивалась у звичайну вегетативну клітину (Ahmadjian, 1960).

З використанням молекулярних методів С. Крокен і О. Тейлор (Kroken, Taylor, 2000) виявили принаймні 1 вид *Trebouxia* (що належить до групи видів «Simplex»), виділений з лишайника *Letharia*, який мав рекомбіно-

вану структуру популяції, що також вказує на наявність статевого розмноження у цього представника.

Під час дослідження автентичних штамів роду *Trebouxia* поряд з рухливими репродуктивними клітинами, які не можна із упевненістю назвати зооспорами або гаметами, в культурах *T. anticipata*, *T. arboricola*, *T. flava*, *T. galapagensis*, *T. potteri*, *T. showmannii*, *T. usneae* нами була відмічена наявність великої кількості голих безджгутикових клітин (див. рис. 5.3, 2). За розмірами та формою ці голі безджгутикові клітини дуже нагадували зооспори, хоча й відрізнялися від останніх відсутністю джгутиків. На нашу думку, ці клітини можуть бути гаметами, що скинули джгутики безпосередньо перед копуляцією. Ми також спостерігали злиття протопластів таких безджгутикових клітин у видів *Trebouxia anticipata* і *T. galapagensis* (див. рис. 5.3, 2). У разі *T. anticipata* воно відбувалося на 3-й тиждень після пересіву культури на живильне середовище, у *T. galapagensis* — на 6-й тиждень. Зареєструвати, на якому етапі такі клітини скидають джгутики, а також прослідкувати утворення зиготи у результаті злиття цих клітин, на жаль, не вдалося. Таким чином, припускаємо, що ми зареєстрували одну із стадій статевого розмноження 2 видів роду *Trebouxia* шляхом ізогамії. Проте навіть з нашими доповненнями явища статевого процесу представників цього роду залишаються уривчастими та потребують подальшого спеціального дослідження.

Розмір вегетативних клітин. Різні представники роду *Trebouxia* досить суттєво відрізняються за розмірами (довжина вегетативних або діаметр сферичних клітин), але їх вегетативні клітини завжди залишаються в межах від 3 до 35 мкм.

Результати вимірів середнього та максимального розмірів вегетативних клітин (порівняно з даними попередніх дослідників) наведені у табл. 5.3. Наприклад, найменший вид роду — *T. higginsiae*, зрідка досягає 10 мкм у діаметрі, тоді як найбільші представники роду — *Trebouxia asymmetrica*, *T. gigantea* та *T. showmannii*, часто у діаметрі перевищують 30 мкм. Ми виявили деяку незначну мінливість розмірів у порівнянні з даними інших дослідників (табл. 5.3), що пояснюється вимірюванням клітин на різних стадіях життєвого циклу, від молодих вегетативних клітин до дорослих. В одному випадку це були розміри клітини, яка нещодавно вийшла із спорангії, в іншому — середні розміри дорослої вегетативної клітини. Таким чином, ґрунтуючись на результатах вимірювань (табл. 5.3), можна виділити три умовні групи у роді *Trebouxia*: з маленькими розмірами клітин (5—16 мкм), середніми (16—25 мкм) і великими (25—35 мкм). Отже, розміри вегетативних клітин є важливою морфологічною ознакою, яка поряд з іншими відіграє важливу роль у розподілі видів цього роду на морфолого-генетичні групи.

Структура піреноїдів. Як показано попередніми дослідженнями (Fisher, Lang, 1971; Friedl, 1989a), найсталішою морфологічною ознакою видів роду *Trebouxia* є структура піреноїда, яка залишається незмінною навіть у процесі ліхенізації, в результаті якого відбуваються значні морфологічні зміни клітини водорості. Така сталість морфологічної структури піреноїда пов'язана з високою стабільністю ультраструктури клітини, а саме з незмінністю кількості тилакоїдів і особливостей їх залягання в тілі піреноїда. У вегетатив-

Т а б л и ц я 5.3. Розмірні характеристики вегетативних клітин досліджених штамів роду *Trebouxia* s. str. порівняно з основними характеристиками за літературними даними



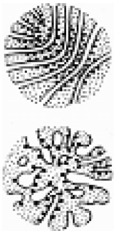


Вид	Номер типового штаму	Середній і максимальний діаметри вегетативних клітин, мкм		
		Archibald (1975)	Ettl, Gärtner (1995)	Оригінальні дослідження
<i>T. aggregata</i>	UTEX 180	8–16 (24)	9–14	9–16 (20)
<i>T. anticipata</i>	UTEX 903	5–18 (18)	9–15 (18)	10–16 (20)
<i>T. arboricola</i>	SAG 219/ 1a	6–13 (13)	13–15	11–16 (18)
<i>T. asymmetrica</i>	SAG 48.88	—	14–19	13–18 (25–30)
<i>T. australis</i>	SAG 2205	—	—	7–23 (25)
<i>T. brindabellae</i>	SAG 2206	—	—	7–22 (25)
<i>T. corticola</i>	UTEX 909	5–8 (18)	8–10 (14)	8–11 (13)
<i>T. crenulata</i>	CCAP 219-2	5–18 (24)	10–16 (20)	11–18 (22)
<i>T. decolorans</i>	CCAP 219-5a*	6–13 (20)	10–13 (17)	13–20 (22)
<i>T. flava</i>	UTEX 181	7–10 (15)	10–14 (18)	10–15 (18)
<i>T. galapagensis</i>	UTEX 2230	—	7–10 (14)	7–10 (14–15)
<i>T. gelatinosa</i>	UTEX 905	5–16 (16)	10–15	14–18 (24)
<i>T. gigantea</i>	UTEX 2231	—	14–22 (27)	16–22 (24–28)
<i>T. higginsiae</i>	UTEX 2232	—	7–9 (11)	6–10 (11–12)
<i>T. impressa</i>	UTEX 892	8–10 (20)	10–13 (18)	10–13 (17)
<i>T. incrustata</i>	UTEX 784	3–10 (22)	10–15	10–16 (20)
<i>T. jamesii</i>	UTEX 2233	—	10–15 (20)	11–22 (24)
<i>T. jamesii</i> subsp. <i>angustilobata</i>	SAG 2204	—	—	7–16 (22)
<i>T. potteri</i>	UTEX 900	7–15 (24)	14–18 (22)	13–18 (22)
<i>T. showmanii</i>	UTEX 2234	—	11–16 (22)	11–16 (20–28)
<i>T. simplex</i>	SAG 101.80	—	14–16 (23)	10–16 (20)
<i>T. suecica</i>	SAG 2207	—	—	7–13 (15)
<i>T. usneae</i>	UTEX 2235	—	10–13 (16)	13–15 (17)

Примітка. В оригінальному дослідженні використано штам ССАР 219-5а замість аналогічних штамів UTEX 781, UTEX 901 та ССАР 219/4, які наведено у попередніх дослідженнях (Archibald, 1975; Ettl, Gärtner, 1995).

них клітинах усіх видів роду *Trebouxia*, за винятком *T. gelatinosa* і *T. anticipata*, що мають великі поодинокі піреноїди, можна спостерігати декілька піреноїдів водночас (Friedl, 1989a). При цьому, як правило, виділяються один основний великий піреноїд і кілька малих — сателітних. Піреноїди більшості видів роду *Trebouxia* містять електронно-щільні ділянки, що мають назву піреноглобул і завжди асоційовані з тилакоїдами (Lichtenthaler, 1968, цит. за: Ahmadjian, 1993; Jacobs, Ahmadjian, 1969). Проте піреноглобули не є унікальними для роду *Trebouxia* і були виявлені також у інших водоростей (Ahmadjian, Jacobs, 1970; Ikeda, Takeda, 1995; Hori, 1973).

Згідно з Т. Фрідлом (Friedl, 1989a), у представників *Trebouxia* виявлено п'ять основних типів структур піреноїдів (табл. 5.4). *T. arboricola*, *T. aggregata*, *T. crenulata* і *T. decolorans* мають своєрідну структуру піреноїдів, для якої характерні довгі завиті інвагінації тилакоїдів, що пронизують матрикс. Такий тип структури був названий «arboricola» (Friedl, 1989a). Під світловим мікроскопом піреноїди цього типу мають вигляд невиразно лабіринтоподібно структурованих. У клітинах, що культивуються, крохмаль безладно роз-

Таблиця 5.4. Морфолого-генетичні групи видів роду *Trebouxia* та їх основні морфологічні ознаки

Характеристика виду	«Arboricola»		«Impressa»	«Simplex»	«Corticola»
	arboricola	gigantea			
Розмір клітин, мкм	11–18 (24)	15–22 (30–35)	10–16 (24)	7–15 (22–25)	7–11 (18)
Клітинні комплекси	Здебільшого одноклітинні	Тетради та октади	Одноклітинні або в тетрадах	Здебільшого одноклітинні	Одноклітинні
Форма клітин	Сферична	Яйцеподібна, рідше сферична	Яйцеподібна чи сферична	Сферична	Сферична
Тип піреноїда	arboricola	gigantea	impressa	simplex	corticola
Загальний вигляд					
	<i>T. arboricola</i> , <i>T. aggregata</i> , <i>T. crenulata</i> , <i>T. decolorans</i>	<i>T. asymmetrica</i> , <i>T. gigantea</i> , <i>T. incurstata</i> , <i>T. showmanii</i> , <i>T. jamesii</i>	<i>T. gelatinosa</i> , <i>T. antipipata</i> , <i>T. impressa</i> , <i>T. flava</i> , <i>T. potteri</i>	<i>T. simplex</i> , <i>T. australis</i> , <i>T. brindabellae</i> , <i>T. suecica</i> , <i>T. jamesii</i> ssp. <i>angustilobata</i>	<i>T. higginsiae</i> , <i>T. corticola</i> , <i>T. galapagensis</i> , <i>T. usneae</i>

ташованій у стромі хлоропласта на певній відстані від піреноїда, тоді як у ліхенізованих клітинах крохмаль може формувати обгортку піреноїда.

T. gigantea, *T. asymmetrica*, *T. incrustata* і *T. showmanii* мають так званий *gigantea*-тип структури (Friedl, 1989a), за якого мембрани тилакоїдів формують коротенькі розгалужені трубочки. Під світловим мікроскопом у цьому випадку спостерігається великий голий піреноїд з виразною лабіринтоподібною структурою матриксу. На певній відстані від піреноїда безладно розташовані численні зерна крохмалю.

Для *T. flava*, *T. impressa* і *T. potteri* характерним є *impressa*-тип структури піреноїдів, з прямими, нерозгалуженими інвагінаціями тилакоїдів, довжина яких залежить від кута зрізу для виготовлення препаратів (Friedl, 1989a). Під світловим мікроскопом піреноїди виглядають смугастими, при цьому смуги розташовані у вигляді променів і, як правило, облямовані крихітними зернами крохмалю.

T. simplex і види, близькі до неї, мають структуру піреноїда типу *impressa*, проте зі своїми особливостями, через що її можна віднести до окремого підтипу — *simplex*. Такий підтип матриксу виглядає на зрізі як нерівномірні перфорації. Під світловим мікроскопом піреноїди з цією структурою мають вигляд продірявленої або з неясним рисунком поверхні. В умовах культури зерна крохмалю у цих видів або облямовують поодинокий піреноїд декількома дрібними зернами у вигляді кільця, або численні зерна безладно розсіяні у стромі хлоропласта поряд із декількома піреноїдами.

Тип структури, за якого матрикс перетинають тоненькі нерозгалужені паралельні тилакоїди, називають *gelatinosa*. Трапляється цей тип структури лише у 2 видів — *T. gelatinosa* та *T. anticipata*. Під світловим мікроскопом структура піреноїда невиразна, однак завжди чітко помітно декілька маленьких крохмальних зерен, що облямовують піреноїд у вигляді кільця.

Для піреноїдів усіх наведених типів характерні піреноглобули. Єдиний тип структури, за якого відсутні піреноглобули, характерний для видів *T. corticola*, *T. galapagensis*, *T. higginsiae* та *T. usneae*. Піреноїди з такою структурою належать до типу *corticola* (Friedl, 1989a). Матрикс піреноїда в цьому випадку перетинають кілька тилакоїдів, що розміщуються як паралельно, так і з вигинами та петлями. На світлооптичному рівні матрикс піреноїдів безструктурний, але облямований виразною крохмальною обгорткою, що складається з 3, 4 або 5 великих крохмальних гранул, прилеглих до піреноїда.

Отже, особливості ультратонкої структури піреноїда характерні для певних груп видів роду *Trebouxia* і корелюють з молекулярно-філогенетичними даними, на основі яких виділено 4 генетично відокремлені групи видів.

Хлоропласт. У цілому для представників роду *Trebouxia* типовим є центральний хлоропласт з різним ступенем розсічення. Лише *Trebouxia usneae* та деякі види підгрупи *gigantea* мають хлоропласт, дещо зміщений до периферії клітини, який можна вважати субцентральним. Т. Фрідл (Friedl, 1989б) виділив 7 типів хлоропласта у представників роду *Trebouxia*, що були названі за видом водорості, для якої він є найхарактернішим: *gigantea*, *arboricola*, *crenulata*, *impressa*, *jamesii*, *gelatinosa* та *usneae*. Проте нами виявлено, що деталі будови хлоропластів можуть не лише відрізнятися у різних

видів, але також часто змінюватися у одного й того штаму протягом життєвого циклу і під впливом зовнішніх факторів, таких як склад живильного середовища, ступінь освітлення, температура тощо. Саме тому неминуче трапляються різноманітні перехідні стадії між основними варіантами будови хлоропластів. Ми виділили 5 основних їх типів, характерних для певних груп видів роду *Trebouxia* (табл. 5.5).

1. **Тоненько розсічений, дрібнолопатевий або дрібнозубчастий по краю** хлоропласт властивий видам *T. arboricola*, *T. aggregata*, *T. crenulata* і *T. decolorans*, які є представниками підгрупи *arboricola*. З поверхні такий хлоропласт сприймається як велика кількість рівномірно розташованих маленьких полігональних часточок, що формують плямистий рисунок.

2. **Глибоко розсічений з прямими широкими лопатями** хлоропласт трапляється переважно у видів *T. asymmetrica*, *T. gigantea*, *T. incrustata* і *T. showmanii*, які належать до підгрупи *gigantea*. З поверхні хлоропласт, як правило, має вигляд кількох великих полігональних частин.

3. **Масивний, неглибоко розсічений зі складками** хлоропласт є типовим для *T. anticipata*, *T. gelatinosa*, *T. flava*, *T. impressa* та *T. potteri* — видів групи «*Impressa*». З поверхні має вигляд кількох язико- чи реброподібних складок.

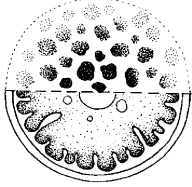
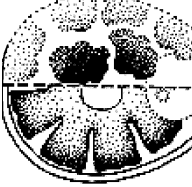




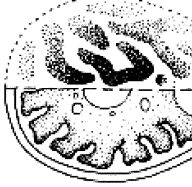


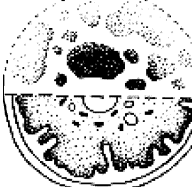
4. **Неглибоко розсічений хлоропласт з рівномірними притупленими по краю лопатями** ми спостерігали лише у видів *T. corticola*, *T. galapagensis*, *T. higginsiae* і *T. usneae*, які належать до групи «*Corticola*». З поверхні має вигляд кількох заокруглено-полігональних частин.

5. **Глибоко розсічений хлоропласт з простими заокругленими по краю лопатями** характерний для представників групи «*Simplex*». Для видів *T. simplex* і *T. suecica* він є специфічним, тоді як у вида *T. jamesii* subsp. *angustilobata* такий хлоропласт ми спостерігали лише на певних стадіях життєвого циклу. З поверхні він має вигляд, подібний до вигляду попереднього типу.

Втім як протягом життєвого циклу, так і внаслідок дії зовнішніх факторів вигляд наведених типів хлоропластів може змінюватися. Наприклад, для хлоропластів 1—3-го типів (табл. 5.5) характерне глибше та нерівномірніше розсікання, в результаті чого рисунок з поверхні клітини може ставати нерівномірно-плямистим або лабіринтоподібним, наприклад, як у *T. jamesii* і *T. crenulata*. Для 2-го, 4-го, частково 3-го типів характерне розростання в довжину лопатей з подальшим їх загортанням (утворенням «кучерявого» хлоропласта), через що рисунок поверхні стає смугасто-ребристим. Під час розвитку хлоропласта 5-го типу лопаті можуть ставати нерівномірно-розсіченими, тому поверхня клітини набуває нерівномірно-плямистого рисунку.

У процесі спостереження водоростей в культурі часто буває непросто віднести конкретний варіант хлоропласта до якогось типу. В ідеалі кожен тип хлоропласта відповідає певній морфолого-генетичній групі *Trebouxia*, проте подібні до певного типу варіації будови можуть траплятися і серед представників інших груп. Так, будова хлоропласта, близька до 1-го типу, може також спостерігатися у *T. incrustata*, *T. showmanii*, *T. corticola*, *T. higginsiae* і *T. galapagensis* на певних стадіях життєвого циклу. Хлоропласт *T. jamesii* subsp. *angustilobata*, *T. jamesii* і *T. simplex* стає тоненько розсіченим, близьким до 1-го типу під впливом низьких температур, як це показано Е. Чер-

Т а б л и ц я 5.5. Схематичне зображення морфологічних ознак типів (1—5) хлоропластів представників роду *Trebouxia*

Типи	Група				
	«Arborea»		«Impressa»	«Corticola»	«Simplex»
	1	2	3	4	5
Основні					
Модифіковані					

Примітка. Зліва — вигляд в оптичному перерізі, справа — вигляд з поверхні.

мак-Весс (Tschermak-Woess, 1989) для *Trebouxia simplex*. Хлоропласт, близький до 2-го типу, іноді спостерігається у *T. potteri*. Складчастий хлоропласт 3-го типу також спостерігається у *T. usneae* і *T. incrustata*. Хлоропласт, близький до 5-го типу, зрідка трапляється у *T. aggregata* і *T. impressa*.

Таким чином, лише використання стандартних умов культивування (Friedl, Büdel, 2008) і спостереження культури на різних стадіях життєвого циклу дають змогу визначити тип хлоропласта *Trebouxia*, який, незважаючи на однаковий принцип будови в усіх видів, відзначається високим ступенем мінливості деталей будови.

Стигма у зооспор. Однією з важливих ознак для визначення видів роду *Trebouxia* є наявність або відсутність стигми у зооспор. У межах роду *Trebouxia* стигми, як правило, досить бліді та мають незначні розміри. Вони займають переднє або передньо-середнє положення у джгутиковій клітині, позбавленої оболонки.

Так, під час наших досліджень декілька разів спостерігали обидва стани зооспор (зі стигмою та без стигми) у одного і того самого штаму водночас. Наприклад, зооспори 4-тижневої культури *Trebouxia potteri*, так само як і зооспори 3-тижневої та 6-місячної культури *T. galapagensis*, не мали стигми. Зооспори 2-, 3- і 4-тижневої культури *T. showmanii* були як зі стигмою, так і без неї. Такі спостереження дещо суперечать попереднім даним, що були опубліковані Г. Гертнером (Gärtner, 1985), і, згідно з якими, види *T. galapagensis*, *T. potteri* та *T. showmanii* описані як ті, що мають маленьку стигму. Всупереч іншим даним Г. Гертнера (Gärtner, 1985), відповідно до яких у *T. gelatinosa* зооспори не мають стигми, ми мали змогу неодноразово спостерігати виразні стигми у зооспор у 3-тижневій культурі. Наші спостереження дещо збігаються з даними Т. Іди та співавторів. (Ihda et al., 1993), які також спостерігали тьмяну стигму у видів *T. potteri*, *T. gelatinosa* і *T. showmanii*. Зазначені розбіжності можуть мати таке пояснення. Можливо, йде мова про спостереження різних джгутикових стадій цих водоростей — зооспор чи гамет, деталі будови яких, як правило, різняться. До одного з пояснень розбіжності даних стосовно наявності/відсутності стигми у зооспор слід віднести також можливі похибки чи неточності у спостереженнях, що цілком виправдано, враховуючи дрібні розміри клітин і самих стигм у багатьох видів.

Таким чином, будь-якої кореляції між згаданою ознакою та розподілом видів на групи ми не виявили. Отже, в межах однієї групи можуть траплятися види, зооспори яких мають стигму, і види, у яких зооспори не мають стигми. Ми вважаємо, що через мінливість і недостатню розробленість цієї ознаки її не можна використовувати для розмежування видів усередині морфолого-генетичних груп.

Положення ядра у зооспор. Морфолого-культуральні дослідження автентичних штамів роду *Trebouxia* та порівняння отриманих даних з літературними (Archibald, 1975; Gärtner, 1985; Melkonian, Peveling, 1988; Tschermak-Woess, 1989) показали, що більшість представників роду мають зооспори з передньо- (*T. anticipata*, *T. potteri*) чи задньо-середнім (*T. asymmetrica*, *T. galapagensis*, *T. gelatinosa*, *T. higginsiae*, *T. impressa*, *T. jamesii*, *T. showmanii*, *T. usneae*) ядром. Строго середнім положенням ядра в зооспорах характеризува-

лися види *T. simplex* і *T. incrustata*. Чітке переднє положення ядра, що трапляється зрідка, характерне для *T. corticola* та *T. flava*. Чітке заднє положення виявлено у видів *T. aggregata*, *T. arboricola*, *T. crenulata*, *T. decolorans*, *T. gigantea*, що належать до одної морфолого-генетичної групи «Arboricola».

Отже, положення ядра у зооспор добре корелює з розподілом видів на морфолого-генетичні групи та підгрупи. Представники більшості груп мають середнє положення ядра у зооспор, тоді як види підгрупи *arboricola* — чітке заднє.

Типи колоній. Під час розвитку на твердому живильному середовищі представники роду *Trebouxia* формують лише 3 основні типи колоній: гроноподібні (або кластероподібні); розсипчасті (крихкі); розпластані (ті, що розтікаються) (рис. 5.5, див. вклейку). Зазначимо, що різні види роду схильні до формування певного типу колоній. Гроноподібні, або кластероподібні, колонії (рис. 5.5, а) властиві видам підгрупи *gigantea* та частково групи «Impressa»: *T. gigantea*, *T. asymmetrica*, *T. incrustata*, *T. showmanii*, *T. potteri*, *T. impressa*. Ці види розмножуються переважно автоспорами. При цьому материнська (спорангіальна) клітинна стінка залишається повністю чи частково інтактною, утримуючи автоспори вкупі по 4—8—16 клітин, що визначає гроноподібну структуру колоній. Колонії такого типу переважно мають темно-зелений чи смарагдовий колір.

Розсипчасті колонії (рис. 5.5, б) формуються у видів підгрупи *arboricola*: *T. arboricola*, *T. aggregata*, *T. crenulata*, *T. decolorans* і, як виняток, у *T. corticola* і *T. jamesii*. Ці види розмножуються також переважно автоспорами. Проте материнська клітинна стінка має здатність до розчинення або розриву, тому автоспори залишаються разом лише зрідка. Внаслідок цього утворені клітинні комплекси — тетради і октади, є дуже нестійкими у цих видів і легко руйнуються, що зумовлює таку форму колоній. Колонії переважно мають оливково-зелений або жовто-зелений відтінок, зрідка — яскраво-зелений.

Розпластані колонії (рис. 5.5, в) ми спостерігали у видів груп «Corticola», «Simplex» та «Impressa»: *T. galapagensis*, *T. higginsiae*, *T. usneae*, *T. simplex*, *T. suecica*, *T. jamesii* subsp. *angustilobata*, *T. gelatinosa*, *T. anticipata* та *T. flava*, зрідка у *T. jamesii*. Така структура колоній є характерною для всіх представників *Trebouxia*, що розмножуються переважно зоо- та апланоспорами. Внаслідок цього ці види звичайно формують клітини, що лежать відокремлено. Такі колонії найчастіше забарвлені у блідо-зелений колір або мають жовтуватий відтінок.

Пігментний склад. Каротиноїди. Відомі різні механізми забезпечення життєздатності та фотостабільності клітин водоростей. Значною мірою цьому сприяють каротиноїди — пігменти, що розташовані в мембранах хлоропластів та у периферичній цитоплазмі. Каротиноїди (каротини і ксантофіли) є невід'ємним елементом рослинної клітини, важливим у функціональному відношенні. Так, поглинаючи світлові хвилі в синьо-зеленій ділянці спектра та передаючи поглинену енергію хлорофілу, ксантофіли виконують світлозбиральну функцію, тоді як каротини регулюють його енергонасичення, запобігаючи фотодеструкції хлорофілу (Ширшикова, Ладыгин, 1993).

Існують лише візуальні дані щодо наявності каротиноїдів у клітинах представників роду *Trebouxia*, отримані в результаті морфолого-культуральних досліджень (Tschermak-Woess, 1988, 1989; Войцехович, Кашеваров, 2010). Описуючи новий вид *Trebouxia simplex*, Е. Чермак-Весс (Tschermak-Woess, 1989) відзначила наявність вторинних каротиноїдів, які, на її думку, розчинені в олії й трапляються у вигляді гранул у периферичній цитоплазмі, внаслідок чого культура набуває жовто-зеленого забарвлення.

З використанням методу спектрофотометрії ми встановили, що серед пігментів штамів роду *Trebouxia* за вмістом переважає хлорофіл *a* (3,9—29,4 мг/100 г сирової маси). Вміст хлорофілу *b* значно нижчий — до 4,3 мг/100 г сирової маси. Показники вмісту каротиноїдів у цілому доволі сильно варіювали: для β-каротину вони становили від 0,1 до 7,2, для ксантофілів — від 0,6 до 15,8 мг/100 г сирової маси. З'ясовано, що представники кожної морфолого-генетичної групи *Trebouxia* мають певні особливості пігментного складу (рис. 5.6, див. вклейку).

Види групи «Corticola» (*T. usneae*, *T. galapagensis*) та «Impressa» (*T. potteri*) характеризувалися досить низьким загальним вмістом пігментів, мг/100 г сирової маси: β-каротин — 0,1—0,8; ксантофіли — 0,6—2,5; види групи «Arboricola» (*Trebouxia asymmetrica*, *T. gigantea*, *T. jamesii*, *T. decolorans*) — доволі високим загальним вмістом пігментів: ксантофіли — 2,1—5,5; β-каротин — 1,5—2,1.

Представники групи «Simplex» *T. simplex* і *T. australis* мали найвищий загальний вміст пігментів. Проте найвищі показники належали хлорофілу *a* (17,2—29,4 мг/100 г сирової маси), тоді як вміст хлорофілу *b* був найнижчим серед усіх досліджених видів — 0,5—0,8 мг/100 г сирової маси, високий вміст мали β-каротин (3,5—7,2 мг/100 г сирової маси) і ксантофіли (9,3—15,8 мг/100 г сирової маси).

Дослідження штамів роду *Trebouxia* з використанням світлової мікроскопії показали наявність рудих включень у цитоплазмі деяких видів у вигляді гранул, а також велику кількість жовтої олії в старих клітинах. Колір цих включень може свідчити про наявність у клітинах каротиноїдів. Так, істотний вміст каротиноїдів візуально зареєстровано у цитоплазмі клітин видів *T. simplex* і *T. decolorans*. Незначний вміст каротиноїдів зафіксовано в усіх видів *Trebouxia*, крім представників групи «Corticola», що в цілому підтверджує дані спектрофотометричного дослідження.

Отже, частина видів роду *Trebouxia* (представники груп «Corticola» та «Impressa») мала низький вміст каротиноїдних пігментів, і така тенденція, на нашу думку, може бути пов'язана з еколого-географічною характеристикою цих видів.

Імовірно, в процесі тривалої сумісної еволюції з грибом, що утворює лишайник, вміст β-каротину і ксантофілів у більшості видів роду *Trebouxia* міг зменшитися, оскільки фотозахисну функцію в лишайнику виконує сплетіння гіф мікобіонта, які формують коровий шар слані лишайника і захищають хлорофіл фотобіонта від фотодеструкції. Часткова втрата каротиноїдів призводить до вразливості клітин *Trebouxia*, що, можливо, є причиною рідкісного трапляння водорості поза межами лишайника, тобто у вільноіснуючому стані. Так, за деякими авторами (Гудвін, Мерсер, 1986;

Siefemann-Harms, 1987), будь-яка мутація, що знижує вміст каротиноїдів, є летальною. За відсутності каротиноїдів фотодеструкція відбувається за незначного освітлення, що супроводжується вицвітанням хлорофілу (Рахимбердиева и др., 1990, цит. за: Біохімія..., 2007).

Проте виявлено, що деякі представники роду *Trebouxia* з групи «Simplex» та частково «Arboricola» відзначалися підвищеним вмістом каротиноїдів. Відомо, що *Trebouxia simplex* (група «Simplex») є дуже чутливою до температури і для нормального розвитку потребує не вище +10 °С, тоді як до інтенсивності освітлення вона проявляє певну індіферентність (Tschermak-Woess, 1988). Цікаво зазначити, що види лишайників з фотобіонтами групи «Simplex» поширені переважно у високогір'ях Альп (*Bellemeria* spp., *Lecidea* spp. (Beck, 2002)), Скандинавії та Гренландії (*Flavocetraria nivalis* (Oranowicz, Grube, 2003)). Їх місцезростання характеризуються високою інсоляцією та низькими температурами. Таким чином, можна припустити, що високий вміст каротиноїдів у представників групи «Simplex» є результатом пристосування до певних умов існування.

Значний вміст каротиноїдів характерний і для деяких представників групи «Arboricola». Ці водорості широко представлені не тільки як фотобіонти лишайників, а й трапляються у вільноіснуючому стані, що є нетиповим для роду *Trebouxia* (Mukhtar et al., 1994; Bhattacharya et al., 1996; Михайлюк, 1999; Костіков та ін., 2001). Такі особливості їх екології можуть бути пов'язані з достатньо високим вмістом каротиноїдів порівняно з більшістю інших видів роду.

Отже, в межах роду *Trebouxia* співвідношення вмісту пігментів варіює і залежить від приналежності певних представників до тієї чи іншої морфолого-генетичної групи. Окреслено групи з низьким («Corticola» та «Impressa») та високим («Arboricola» та «Simplex») вмістом каротиноїдів, що, ймовірно, пов'язано з еколого-фізіологічними особливостями їх представників, зокрема зі ступенем їх облігатності або факультативності як фотобіонтів, географічним поширенням тощо. Виявлені особливості вмісту пігментного складу *Trebouxia* підтверджують існування морфолого-генетичних груп усередині роду і можуть бути використані у таксономії його представників.

Екологія. Незважаючи на чималу кількість знахідок вільноіснуючих *Trebouxia* серед ґрунтових та аерофітних водоростей (Nakano, 1971; Tschermak-Woess, 1978; Vubrick et al., 1984; Костіков та ін., 2001; Mikhailiuk et al., 2003; Дарієнко та ін., 2004), ми цілком підтримуємо В. Ахмаджяна (Ahmadjian, 1987), який стверджував, що *Trebouxia* є облігатним фотобіонтом і у вільноіснуючому стані здатний перебувати лише нетривалий проміжок часу. Всі відомі знахідки вільноіснуючих представників цього роду були зроблені неподалік від слані лишайників, що не виключає контамінацію зразка мікроскопічною часточкою слані або діаспорою (соредією чи ізидією). У подальшому в культурі міко- та фотобіонт «розходяться», що приводить до реестрації останнього як вільноіснуючого представника. Беручи до уваги те, що види роду *Trebouxia* переважно є облігатними фотобіонтами, їх екологія та географічне поширення суттєво залежать від певних особливостей мікобіонта, що пов'язано з тривалою коеволуцією грибного та водоростевого компонентів.

Trebouxia, яка характеризується дуже повільним ростом, у природі, очевидно, легко витісняється іншими вільноіснуючими водоростями, відносно яких вона не є конкурентоспроможною. Подібне витіснення видів *Trebouxia* різноманітними видами аерофітних водоростей неодноразово спостерігалось нами під час дослідження накопичувальних культур фотобіонтів. Разом з тим значні відмінності екологічних особливостей *Trebouxia* від інших водоростей-фотобіонтів накладають певний відбиток на екологію і життєві стратегії лишайників, що використовують її як фотобіонт (Войцехович та ін., 2011а, б). Так, цікаво зазначити, що у тропічних регіонах лишайників, асоційованих з *Trebouxia*, значно менше, ніж у зонах з помірним кліматом, що добре корелює з оптимальними температурними умовами (плюс 10—15 °С) для культивування видів роду *Trebouxia*. Аналіз літературних даних (Войцехович и др., 2011а, б) і власні спостереження дали змогу виявити, що *Trebouxia* є найбільш різноманітною саме серед лишайників кам'янистих субстратів, значно менше — серед лишайників, що зростають на корі дерев, та найменше — серед ґрунтових лишайників.

На основі літературних даних (Friedl, Gärtner, 1988; Ahmadjan, 1993; Ihda et al., 1993; Beck, 1999; Kroken, Taylor, 2000; Beck et al., 2002; Opanowicz, Grube, 2003; Guzow-Krzeminska, 2006; Nyati et al., 2006 та ін.) ми провели еколого-географічний аналіз трапляння певних видів трібуксіодних фотобіонтів. Результати аналізу показали чітку кореляцію морфолого-генетичних груп роду *Trebouxia* з географічним поширенням їх представників. Виявлено, що більшість представників груп «*Arboricola*» та «*Impressa*» є справжніми убіквістами, тобто трапляються на всіх континентах земної кулі. Винятком є види *T. aggregata*, *T. asymmetrica*, *T. crenulata*, *T. jamesii*, які відомі лише з території Європи (Friedl, 1989б; Beck et al., 2002; Nyati et al., 2006 та ін.). На нашу думку, це пояснюється недостатністю даних щодо знахідок указаних видів, а також загальною недостатністю вивченості фотобіонтів лишайників, адже, за літературними даними (Войцехович и др., 2011б), фотобіонти визначені лише для 3 % усіх існуючих лишайників.

Цікаву тенденцію еколого-географічного поширення виявлено у представників групи «*Corticola*». Усі види цієї групи можна віднести до рідкісних видів, а деякі з них — до ендемічних. Так, *T. galapagensis* досі відома лише з Галапагоських островів (Ettl, Gärtner, 1995), *T. higginsiae* — з Галапагоських островів (Hildreth, Ahmadjian, 1981) та Японії (Ohmura et al., 2006), *T. corticola* — із США (Archibald, 1975) та Японії (Ohmura et al., 2006), *T. usneae* — із США (Hildreth, Ahmadjian, 1981).

Види групи «*Simplex*» входять до складу лишайників, поширених переважно у холодних регіонах земної кулі (Альпи, Антарктичний півострів та ін.). Винятком є лише *T. australis* і *T. brindabellae*, описані з Австралії (Beck, 2002).

Таким чином, можна говорити про кореляцію еколого-географічних особливостей та розподілу видів на морфолого-генетичні групи. Виявлено, що групи «*Arboricola*» та «*Impressa*» складаються з широко поширених видів — убіквістів, група «*Corticola*» представлена рідкісними та ендемічними, а група «*Simplex*» — холодолюбними видами.

Селективність мікобіонта. За даними деяких дослідників, існує певна селективність мікобіонта в лишайникових асоціаціях, або, іншими словами,

гриби, що утворюють лишайник, спеціалізуються на певних видах або родах водоростей, незважаючи на доступність маси інших водоростей у навколишньому середовищі (Beck et al., 1998; Beck et al., 2002; Blaha et al., 2006; Guzow-Krzeminska, 2006; Nyati et al., 2006; Yahr et al., 2006). Мікобіонт, як правило, проявляє селективність відносно фотобіонта, тому певну кореляцію між міко- та фотобіонтом можна виявити вже на рівні класів, порядків і родин лишайників. Рівні селективності мікобіонта різних груп лишайників можуть бути різними. Так, у роботі А. Бека та співавт. (Beck et al., 2002) представлено п'ять рівнів селективності мікобіонта. Найчастіше селективність мікобіонта проявляється у виборі не якогось певного виду фотобіонта, а групи видів, що мають подібні морфологічні ознаки та є дуже близькими на молекулярно-філогенетичному рівні, тобто належать до певної групи видів.

За аналізом літературних джерел ми виявили кореляцію певних родів і видів лишайників з морфолого-генетичними групами *Trebouxia*. Так, з видами підгрупи *arboricola* стали асоціацію формують представники роду *Xanthoria* (Nyati et al., 2006), з видами підгрупи *gigantea* — лишайники *Lecanora* (Guzow-Krzeminska, 2006) та *Diploschistes* (Ahmadjan, 1993; Friedl, Gärtner, 1988), *Neofuscelia* (Friedl et al., 2000; Beck, 2002), *Parmelia* (Hildreth, Ahmadjan, 1981), *Toninia* (Beck et al., 2002) та ін. Представники групи «Impressa» найчастіше формують асоціації з *Physcia* (Beck, 1999; Beck et al., 1998; Dahlkild et al., 2001), *Pertusaria* (Hildreth, Ahmadjan, 1981) та *Usnea* (Friedl et al., 2000). Види, що входять до групи «Corticola», формують асоціацію з *Buellia* (Ettl, Gärtner, 1995; Friedl et al., 2000), *Parmotrema* (Ohmura et al., 2006) і *Ramalina* (Hildreth, Ahmadjan, 1981). Види групи «Simplex» можна знайти у лишайниках родів *Umbilicaria* (Beck, 2002; Romeike et al., 2002), *Tremolecia* (Beck, Коор, 2001), *Acarospora* (Beck, 1999).

Отже, селективність мікобіонта, що проявляється у виборі не якогось певного виду водорості, а групи видів з подібними морфологічними і молекулярно-філогенетичними ознаками, підтверджує поділ видів *Trebouxia* на морфолого-генетичні групи й певною мірою засвідчує, що він є досить природнім і закономірним.

Морфолого-генетичні групи видів у межах роду *Trebouxia*. Виділені на основі молекулярних даних 4 групи видів *Trebouxia* (див. табл. 5.4) можна вважати самостійними всередині роду, що відрізняються морфологічними ознаками (будовою хлоропласта та піреноїда), особливостями життєвих циклів, біохімічними особливостями тощо. Через це селективність мікобіонта відносно певних груп видів роду *Trebouxia* є цілком закономірною. Нижче наведено опис кожної морфолого-генетичної групи.

Група «Arboricola» включає види *Trebouxia aggregata*, *T. arboricola*, *T. asymmetrica*, *T. crenulata*, *T. decolorans*, *T. gigantea*, *T. jamesii*, *T. incrustata*, *T. showmanii*, які, за молекулярними даними, формують єдину кладу (Friedl, Büdel, 2008). Проте, на нашу думку, ця група не є гомогенною, а являє собою дві окремі підгрупи, кожна з яких має свої морфологічні та еколого-фізіологічні відмінності, що свідчить про ймовірну майбутню дивергенцію цієї групи на дві. Так, відомо, що у видів, у життєвому циклі яких статеве розмноження не відбувається або відбувається зрідка, морфологічні відмінності з'являються швидше за генетичні (Hill, 2009).

Підгрупа arboricola включає види роду *Trebouxia* з поодинокими клітинами або клітинами, зібраними у тетради чи октади, що легко руйнуються. Вегетативні клітини сферичні, діаметром до 22—24 мкм. Представники підгрупи мають хлоропласт 1-го типу, ступінь розсічення якого може варіювати від дрібнолопатевого до зубчастого та нерівномірно лопатевого. Для видів підгрупи характерний піреноїд типу *arboricola* — позбавлений крохмальної обгортки, невиразно лабіринтоподібно структурований. Кількість піреноїдів варіює від одного до кількох, як правило, у представників групи наявний один великий центральний піреноїд та декілька маленьких сателітних. Клітинна стінка тонка, без локальних потовщень. На агаризованому середовищі представники групи формують крихкі колонії, що легко розсіпаються на окремі клітини. Колір культури звичайно яскраво-зелений, з віком набуває оливкового відтінку внаслідок накопичення значної кількості вторинних каротиноїдів та олії. У *T. decolorans* зареєстрований підвищений вміст ксантофілів та β-каротину порівняно з іншими видами роду, тому припускаємо подібну загальну тенденцію для всієї підгрупи.

До підгрупи *arboricola* ми відносимо види *Trebouxia aggregata*, *T. arboricola*, *T. crenulata* та *T. decolorans*, які розрізняються за розмірами, ступенем розсічення хлоропласта, а також наявністю/відсутністю стигми у зооспор. З видами цієї підгрупи симбіотичну асоціацію формують гриби переважно з роду *Xanthoria*. Представники групи часто трапляються у вільноіснуючому стані.

Підгрупа gigantea має найбільші клітини з усіх видів роду *Trebouxia*, розмір яких іноді сягає 30—35 мкм завдовжки або у діаметрі. Яйцеподібні, еліпсоїдні, рідше сферичні клітини формують тетради та октади асиметричної форми. Клітинна стінка часто з локальним потовщенням у тому місці, що збігається з центром тетради. Як правило, хлоропласт глибоко розсічений та має великі прямі, широкі лопаті, належить до 2-го типу. У *T. asymmetrica* лопаті хлоропласта здебільшого дещо загорнуті, утворюють «кучерявий» хлоропласт; у культурі *T. showmanii* трапляються іноді лопаті з розсічками другого порядку і зубчастим краєм. Усі представники підгрупи здатні до утворення вторинних автоспорангіїв, тобто наступна автоспоруляція проходить тоді, коли материнська клітина ще міститься у спорангії і прикріплена до сестринських клітин залишками оболонки. Тому колонії цих видів звичайно достатньо щільні, гронаподібні, темно-зеленого кольору.

Вміст каротиноїдів відносно низький — ксантофілів близько 20—25 % загального вмісту пігментів, каротину — близько 13 %. Зооспори із середнім або середньо-заднім ядром.

До підгрупи належать види *Trebouxia asymmetrica*, *T. gigantea*, *T. jamesii*, *T. incrustata*, *T. showmanii*, що відрізняються за деталями будови хлоропласта, розмірами, а також наявністю/відсутністю стигми у зооспор. Представники групи найчастіше входять до складу лишайників родів *Diploschistes* (Friedl, Gärtner, 1988), *Neofuscelia* (Friedl et al., 2000; Beck, 2002), *Parmelia* (Hildreth, Ahmadjian, 1981), *Toninia* (Beck et al., 2002) та ін. У вільноіснуючому стані трапляються дуже рідко, відомо лише декілька місцезростань представників цієї підгрупи на території України, проте, навіть ці знахідки, на наш погляд, є дуже сумнівними.

Група «Impressa» складається з двох підгруп — *gelatinosa* та *impressa*, які є досить близькими, незважаючи на деякі морфологічні відмінності, зокрема, у структурі піреноїдів, що належать до типів *gelatinosa* та *impressa* (див. табл. 5.4). Результати молекулярно-філогенетичних досліджень (Hauck et al., 2007) підтверджують такий поділ на підгрупи. Види групи мають спільні ознаки: близький розмір вегетативних клітин (довжина або діаметр коливається від 10 до 16 (24) мкм), їх форма — від сферичної до яйцеподібної. Для більшості видів групи типовим є масивний, неглибоко розсічений із складками хлоропласт, який з поверхні має вигляд кількох язико- чи реброподібних складок, і належить до 3-го типу. Більшість представників мають рівномірне або локальне (однобічне) потовщення клітинної стінки, яке особливо помітне у старій культурі. Своєрідною рисою деяких видів цієї групи є наявність «ковпачків», які утворюються ослизненими залишками материнської клітинної стінки (див. рис. 5.3, 3). Особливо яскраво ця ознака проявляється у 3—4-тижневих культурах видів *T. gelatinosa* або *T. impressa* за фарбування клітин метиленовим синім. У культурах *T. anticipata* такі «ковпачки» виражені набагато слабше.

Два представники групи (*T. potteri*, *T. impressa*) здатні формувати вторинні автоспорангії, що вказує на їх близькість до підгрупи *gigantea*. Водночас види *T. flava*, *T. anticipata* і *T. gelatinosa* мають життєвий цикл В (Friedl, 1989a), властивий видам роду *Asterochloris*. Таке поєднання ознак родів *Asterochloris* і *Trebouxia* робить цю групу досить гетерогенною і перспективною для подальших таксономічних досліджень. На агаризованому середовищі колонії *T. impressa* і *T. potteri* утворюють щільні гроноподібні скупчення темно-зеленого або оливкового кольору, тоді як усі інші представники групи формують розпластані колонії, що можуть розтікатися у разі торкання їх препарувальною голкою. Вміст каротиноїдів низький. Зооспори з середньо-переднім або середньо-заднім ядром.

Група складається з видів *T. anticipata*, *T. gelatinosa*, *T. impressa*, *T. flava*, *T. potteri*, які розрізняються особливостями життєвих циклів, здатністю формувати вторинні автоспорангії, наявністю/відсутністю «ковпачків», типом структури піреноїда, деталями будови хлоропласта, розмірами, а також наявністю/відсутністю стигми у зооспор. Представники групи найчастіше утворюють асоціації з грибами родів *Physcia* (Beck et al., 1998; Beck, 1999; Dahlkild et al., 2001), *Pertusaria* (Hildreth, Ahmadjian, 1981) і *Usnea* (Friedl et al., 2000).

Група «Corticola» представлена найдрібнішими одноклітинними видами роду. Середній розмір вегетативних клітин у діаметрі зазвичай не перевищує 14—16 мкм, лише зрідка розмір *T. corticola* і *T. usneae* може сягати 17—18 мкм. Усі представники групи мають центральний, неглибоко розсічений хлоропласт з рівномірними, притупленими по краю лопатями, що належить до 4-го типу. Піреноїд типу *corticola* має крохмальну обгортку, яка утворена декількома масивними крохмальними гранулами. Особливої уваги заслуговує *Trebouxia usneae*, який відрізняється від решти видів цієї групи тим, що має життєвий цикл В, характерний для видів роду *Asterochloris* (в його культурі ми спостерігали лише автоспорангії з 2 автоспор). Іноді клітини цього виду мають яйцеподібну форму, яка не є характерною для гру-

пи у цілому. Всі інші види групи мають життєвий цикл А та чітку сферичну форму клітин. Вміст каротиноїдів у представників цієї групи найнижчий серед усіх *Trebouxia*. Водорості групи на агаризованому середовищі утворюють розпластані або розпливчасті колонії, винятком є *T. corticola*, яка часто формує розсипчасті колонії. Зооспори більшості видів групи мають середньо-заднє ядро, крім *T. corticola*, для зооспор якої характерне чітке переднє ядро. У межах групи водорості різняться за особливостями життєвих циклів, розмірами і формою клітин, а також наявністю/відсутністю стигми у зооспор.

До складу групи входять види *T. corticola*, *T. galapagensis*, *T. higginsiae*, *T. usneae*, які формують асоціацію з грибами родів *Buellia* (Ettl, Gärtner, 1995; Friedl et al., 2000), *Parmotrema* (Ohmura et al., 2006) і *Ramalina* (Hildreth, Ahmadjian, 1981). У складі лишайників та у вільноіснуючому стані трапляються дуже рідко, відомо лише декілька місцезростань у світі. Ймовірно, деякі з представників цієї групи можна віднести до рідкісних або навіть ендемічних видів. Так, *T. galapagensis* відома лише з Галапагоських островів, *T. higginsiae* — з Галапагоських островів і Японії, *T. corticola* — з Японії та США, *T. usneae* — лише зі США.

На нашу думку, види *T. galapagensis* і *T. higginsiae* є настільки близькими за морфологією, що було б доцільно розглядати їх як один вид, проте поки що це питання залишається відкритим через непідтвердженість з боку молекулярної філогенії і потребує подальших детальних досліджень.

Група «Simplex» містить одноклітинні види *Trebouxia*. Клітини сферичні, їх діаметр варіює від 7 до 20 (25) мкм. Винятком є *Trebouxia suecica*, діаметр клітин якої не перевищує 15 мкм. Клітинна стінка тонка, без локального потовщення, під час старіння, як правило, потовщується рівномірно. Усі види групи мають центральний, глибоко розсічений хлоропласт, який належить до 5-го типу, з простими, заокругленими по краю лопатями, що характерно переважно для *T. simplex* і *T. suecica*. Хлоропласт *T. jamesii* subsp. *angustilobata* і *T. australis* має зубчасті по краю лопаті. Піреноїди належать до типу simplex, їх кількість не є постійною і може змінюватися від одного до декількох.

Як правило, ми спостерігали один великий центральний піреноїд, облямований декількома маленькими сателітами. Зооспори, що утворюються лише за низьких температур (близько +10 °C), не мають помітної стигми. На агаризованому середовищі колонії розтікаються або мають розпластаний вигляд. Колір колоній блідо-зелений або навіть жовтуватий, що пов'язано з високим вмістом каротину та ксантофілів. Зооспори мають середнє ядро. У межах групи види відрізняються за розмірами, ступенем розсічення хлоропласта, а також наявністю/відсутністю стигми у зооспор.

Представники групи найчастіше формують асоціації з грибами родів *Umblicaria* (Beck, 2002; Romeike et al., 2002), *Tremolecia* (Beck, Коор, 2001), *Acarospora* (Beck, 1999).

У межах групи, очевидно, нині активно відбувається процес видоутворення. Так, виявлено декілька нових таксонів (*T. «hypogymniae»*, *T. «letharii»*, *T. «vulpinae»*), які потенційно є новими видами (Kroken, Taylor, 2000; Doering, Piercey-Normore, 2009). За декілька останніх років було описано

З нові види і 1 підвид з цієї групи — *T. australis*, *T. brindabellae*, *T. suecica* і *T. jamesii* subsp. *angustilobata* (Beck, 1999). Деякі дослідники стверджують, що вид *T. jamesii* є дуже варіабельним і має багато морфологічних форм (Kroken, Taylor, 2000). Проте, на нашу думку, таке твердження є помилковим, що пов'язано з використанням у молекулярних дослідженнях замість автентичного штаму *T. jamesii* — UTEX 2233, інших штамів — Z68699, Z68700, AF128270, AF128271, AJ249571 тощо, які помилково віднесені до виду *T. jamesii* й, насправді, є видами, близькими до *T. simplex*. Це пояснює, чому «*T. jamesii*» часто наявна у молекулярній кладі «Simplex». При цьому автентичний штам *T. jamesii* (UTEX 2233) є генетично близьким до групи видів «Arborecola» (Hauck et al., 2007).

Таким чином, встановлені та описані морфолого-генетичні групи *Trebouxia* можна вважати природними, які об'єднують філогенетично близькі види цього роду. Питання з розмежуванням окремих видів усередині цих груп лишається відкритим. Деякі види, зокрема *T. gigantea*, *T. asymmetrica* (підгрупа *gigantea*) або *T. gelatinosa*, *T. impressa* (група «Impressa»), *T. simplex* (група «Simplex»), чітко окреслені не лише на генетичному, а й на еколого-морфологічному рівні. На противагу цьому деякі види, зокрема *T. decolorans*, *T. arborecola* (підгрупа *arborecola*), а також *T. galapagensis* і *T. higginsiae* (група «Corticola»), мають нечітку морфологічну характеристику або відрізняються від близьких видів лише за однією, часто нечіткою або мінливою ознакою (наприклад наявністю/відсутністю стигми у зооспор, що може варіювати) тощо.

5.4. МОРФОЛОГО-ГЕНЕТИЧНІ ОСОБЛИВОСТІ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДУ *ASTEROCHLORIS*

Як уже зазначалось, уперше відміни між представниками роду *Trebouxia* та *Asterochloris* були встановлені Е. Чермак-Весс (Tschermak-Woess, 1989). Вона вказала на відміни у життєвому циклі й морфології хлоропласта у представників роду *Asterochloris* порівняно з видами *Trebouxia* і запропонувала використовувати родову назву «*Asterochloris*» для видів, що не утворюють автоспори і мають поодинокі вегетативні клітини. Пізніше з використанням молекулярно-філогенетичних досліджень (Friedl, Zeltner, 1994; Friedl, 1995; Friedl, Rokitta, 1997) було показано, що *A. magna* (syn. *Trebouxia magna* P.A. Archibald) є більш спорідненим видом до *Myrmecia biatorellae* Tscherm.-Woess et Plessl, ніж до видів *Trebouxia*. Проте лише результати морфологічних і молекулярно-філогенетичних досліджень ITS рДНК та I актину дали змогу, нарешті, перенести 6 видів *Trebouxia* до роду *Asterochloris* (Škaloud, Peksa, 2010). Автентичні штами видів роду *Asterochloris* досліджені нами з метою порівняння оригінальних даних з літературними, узагальнення існуючих відомостей та пошуку кореляції між культуральними, морфологічними, екологічними, біохімічними і молекулярними даними.

Життєвий цикл. Для представників роду *Asterochloris* характерний життєвий цикл типу В, описаний Т. Фрідлом (Friedl, 1993). Вегетативні клітини поодинокі, тетради і комплекси не утворюються. Перед початком поді-

лу клітини хлоропласт сплющується і займає пристінне положення. Автоспори утворюються зрідка, у невеликій кількості (від 2 до 8) і лише у деяких видів. На відміну від них зоо- та апланоспори утворюються у великій кількості (від 64 до 128). Під час їх утворення клітинна стінка спорангія набуває однобічного потовщення. Вихід зоо- та апланоспор із спорангія відбувається у слизовій капсулі, яка дуже швидко розчиняється. Кожна апланоспора облямована власною тоненькою клітинною стінкою і має чітку сферичну форму. За даними чеського дослідника П. Шкалюда (Škaloud, 2008), після звільнення зооспори якийсь час залишаються з'єднаними між собою за допомогою так званих задніх подовжень, але невдовзі роз'єднуються. Автор також зазначає (Škaloud, 2008), що двічі спостерігав статеве розмноження *A. woessiae* (штам CAUP H1009), яке відбувається ізогамією за допомогою дводжгутикових гамет, що за морфологією не відрізняються від зооспор. Після злиття гамет утворюється чотириджгутикова планозигота (рис. 5.6, *u*, див. вклейку). На жаль, автор не наводить даних щодо тривалості рухливості планозиготи та її подальшого розвитку.

Під час дослідження автентичних штамів роду *Asterochloris* поряд з рухливими репродуктивними клітинами в культурах *A. erici*, *A. glomerata*, *A. irregularis*, *A. italiana* *A. pyriformis* ми відмітили наявність великої кількості голих безджгутикових клітин. За розмірами і формою ці клітини дуже нагадували зооспори, від яких відрізнялися лише відсутністю джгутиків. На нашу думку, ці клітини можуть бути гаметами, що скинули джгутики. Ми також спостерігали злиття протопластів таких безджгутикових клітин у *A. glomerata*. Зареєстроване нами явище поки не має пояснення і потребує подальшого детального дослідження.

Розміри вегетативних клітин. Як видно з табл. 5.6, розміри вегетативних клітин представників роду *Asterochloris* в діаметрі або завдовжки можуть коливатися в межах від 10 до 25 (26) мкм. За нашими спостереженнями, найменші з клітин мають *Asterochloris italiana* та *A. irregularis* — не більше 16 мкм, середні розміри у діаметрі або завдовжки змінюються від 10 до 13 мкм. Найбільші клітини має *A. magna*, розміри якого сягають у діаметрі або завдовжки 25 мкм. Проте, за даними П. Арчібальд (Archibald, 1975), максимальна довжина *A. magna* дорівнювала 35 мкм. Такі розходження даних можуть бути пов'язані з різними умовами культивування та з урахуванням розмірів дуже старих клітин або клітин-спорангіїв, тоді як у наших дослідженнях вимірювали лише дорослі вегетативні клітини. За іншими даними (Ettl, Gärtner, 1995), найбільшим представником є *A. phycobiontica*, діаметр якого змінюється від 3 до 26 мкм. Ймовірно, автор проводив вимірювання починаючи з апланоспор, які щойно покинули материнську оболонку (саме їх діаметр становить близько 3 мкм), і закінчуючи спорангіями, діаметр яких часто сягає 30 мкм. На нашу думку, слід розмежовувати розміри клітин на різних стадіях життєвого циклу і для надання розмірних характеристик використовувати показники дорослих вегетативних клітин. Тому ми наводимо розміри лише дорослих вегетативних клітин.

Структура піреноїдів. За результатами досліджень ультраструктури, видам роду *Asterochloris* властиві три основні типи піреноїдів: а) *erici*, б) *magna*, в) *irregularis* (Friedl, 1989a), схематичні зображення яких наведені у табл. 5.7.

Т а б л и ц я 5.6. Розмірні характеристики вегетативних клітин досліджених штамів роду *Asterochloris* порівняно з основними характеристиками, за літературними даними

Вид	Автентичний штам	Середній і максимальний розміри вегетативних клітин, мкм		
		Archibald (1975)	Ettl, Gärtner (1995)	Оригінальні дані
<i>A. phycobiontica</i>	SAG 2681	Немає даних	∅ 3—26	∅ 13—16 (22)
<i>A. irregularis</i>	UTEX 2236	» »	10 × 13 (16)	10 × 13 (16)
<i>A. excentrica</i>	UTEX 1714	8 × 13 (21) / ∅ 7—21	∅ 11—14 (20)	∅ 12—16 (20)
<i>A. erici</i>	UTEX 911	∅ 5—15 (21)	∅ 8—10 (14)	∅ 12—16 (20)
<i>A. glomerata</i>	UTEX 894	13 × 18 (18)	∅ 7—15 (20)	15 × 18
<i>A. italiana</i>	CCAP 219/5	∅ 8—15 (20)	∅ 9—14 (16)	∅ 10—13 (16)
<i>A. magna</i>	UTEX 902	8 × 16 (35)	8—20 × 6—18	15 × 18 (25)
<i>Trebouxia pyriformis</i> (syn. <i>A. glomerata</i> sensu Škaloud et Peksa)	UTEX 1712	13 × 18 (18 × 25)	15—20 × 13—17	16 × 18 (22)

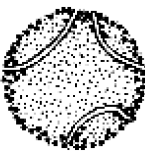



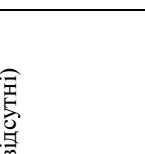
Тип *irregularis*, характерний для більшості видів роду, має нерозгалужені інвагінації тилакоїдів, асоційовані з піреноглобулами. Однак деякі автори вказують на певні відмінності у структурі, які пов'язані з розміщенням піреноглобул відносно тилакоїдів (Galun et al., 1970; Friedl, 1989a). Як показано у табл. 5.7, перший підтип структури *irregularis* I, що характеризується периферичним розміщенням піреноглобул відносно матриксу піреноїда, виявлений у *A. glomerata*. Підтип *irregularis* II, з розташуванням піреноглобул безпосередньо уздовж тилакоїдів, характерний для *T. italiana* (Friedl, 1989a).

У *A. erici* та *A. magna* немає чітко сформованого піреноїда, тобто матрикс піреноїда не відрізняється від матриксу хлоропласта. Більш того, на тих ділянках, де знаходяться піреноглобули, тилакоїди не мають чіткої структури. Ці ознаки виділяють *A. erici* та *A. magna* серед інших видів роду. Тип структури *erici*, що належить лише одному виду — *A. erici*, відрізняється численними, великими, але нечітко помітними піреноглобулами, які асоційовані з поодинокими тилакоїдами. За типу структури *magna*, який виявлений лише у *A. magna*, матрикс розташований поміж звичайними тилакоїдами хлоропласта, піреноглобули сконцентровані у центрі матриксу, а зерна крохмалю — на периферії. Ультраструктура піреноїдів *A. phycobiontica* поки не досліджена.

З використанням світлового мікроскопа ми дослідили піреноїди усіх штамів вищевказаних видів роду *Asterochloris* на всіх життєвих стадіях. Вегетативні клітини усіх представників мають один голий піреноїд без помітної на світлооптичному рівні структури. На певних стадіях життєвого циклу піреноїд стає зовсім непомітним на світлооптичному рівні.

Хлоропласт. У цілому для представників роду *Asterochloris* характерний зірчастий, глибоко розсічений хлоропласт, дещо зміщений від центру клітини до її периферії. Проте упродовж життєвого циклу клітини морфологічна будова хлоропласта значно змінюється. Так, молоді клітини мають, як

Таблиця 5.7. Морфолого-генетичні групи видів роду *Asterochloris* та їх найвищіві ознаки

Характеристика	«Irregularis»			«Rhucobiontica»	«Excentrica»
	irregularis	magna	erici		
Розміри клітин, мкм	16 × 18 (20)	18 × 20 (25)	Ø 13—16 (20)	Ø 13—16 (22)	Ø 13—16 (22)
Форма клітин	Яйце-, грушоподібна	Яйце-, грушоподібна	Сферична, рідко інша	Сферична	Сферична
Положення ядра у зооспор	Середнє	Середнє	Переднє або середнє	Переднє	Заднє
Тип піреноїда	irregularis I	magna	erici	irregularis II	irregularis* (візуальні дані відсутні)
Загальний вигляд					
	<i>A. irregularis</i> , <i>A. glomerata</i>	<i>A. magna</i>	<i>A. erici</i>	<i>A. italiana</i> , <i>A. rhucobiontica</i>	<i>A. excentrica</i>

* Т. Фрідл (Friedl, 1989а) згадує, що структура піреноїда *A. excentrica* належить до типу «irregularis», проте зображення та опис не наводять.

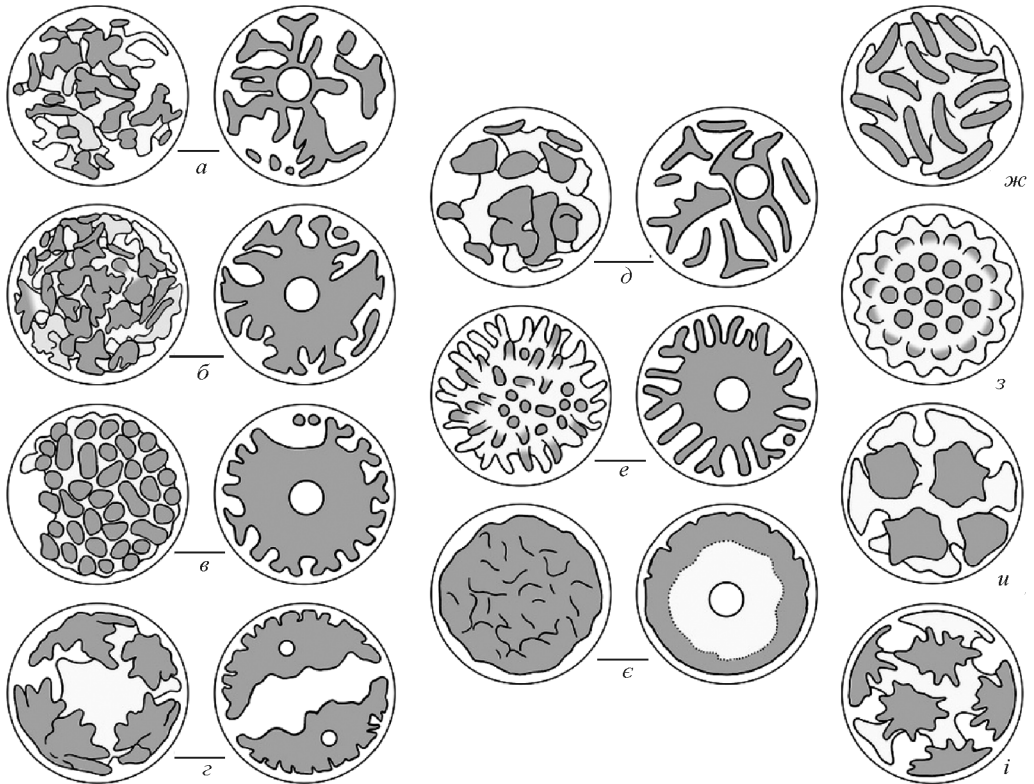


Рис. 5.7. Схематичне зображення хлоропластів представників роду *Asterochloris*, за (Škaloud, 2008).

Типи хлоропластів: *а* — глибоко розсічений, *б* — неглибоко розсічений, *в* — зубчастий, *г* — з пристінними лопатями, *д* — з плоскими, рівними лопатями, *е* — шипастий (іжакоподібний), *є* — сферичний (пристінний); *лопати:* *ж* — видовжені, *з* — прості, *и* — рівні, плоскі, *і* — пальцеподібні

правило, відносно центральний, розсічений хлоропласт. З віком він все більше зміщується до клітинної стінки, глибоко та нерівномірно розсікається і стає субцентральним¹⁰. Старі клітини мають пристінний, рясно розсічений хлоропласт. Чеські дослідники П. Шкалюд і О. Пекса (Škaloud, Peksa, 2008) виділяють у межах роду *Asterochloris* 7 різних типів хлоропластів та 4 основні типи хлоропластних лопатей (рис. 5.7).

Стигма. Морфологічні дослідження зооспор автентичних штамів роду *Asterochloris* показали деякі розбіжності з літературними даними. Так, за нашими спостереженнями, у рухливих клітин видів *A. irregularis* і *A. magna* стигма відсутня, тоді як за даними Г. Гертнера (Gärtner, 1985) зооспори *A. magna* мають апікальну стигму. Крім того, за нашими даними, рухливі клітини видів *A. glomerata*, *A. erici*, *A. excentrica* мають виразні стигми, в той час як за даними Г. Гертнера (Gärtner, 1985) у *A. excentrica* стигми в зооспорах відсутні. Такі відмінності у даних мають кілька пояснень.

¹⁰ За класифікацією хлоропластів, наведеною у публікації В.М. Андрєєвої (Андрєєва, 1998).

По-перше, для представників роду *Asterochloris* доведена наявність статевого розмноження (Škaloud, 2008). Статеві клітини (гамети) за морфологією можуть відрізнятися від зооспор, проте так само мають два джгутики і позбавлені клітинної стінки. Отже, якщо процес копуляції не спостерігали, джгутикові стадії *Asterochloris* не можна з упевненістю віднести до зооспор чи гамет. Через це розбіжність даних різних авторів цілком можливо пояснити спостереженням різних типів рухливих клітин.

По-друге, джгутикові клітини видів *Asterochloris* рідко сягають завдовжки 8 мкм, а найчастіше не перевищують 5 мкм. За таких незначних розмірів вони часто мають зовсім маленьку і ледве помітну білу стигму, часто непомітну на світлооптичному рівні. Крім того, за даними М. Мелконіана і Е. Певелінг (Melkonian, Peveling, 1988), наявність чи відсутність стигми може залежати від складу середовища, на якому вирощували культури.

У *Asterochloris phycobiontica* і *Trebouxia pyriformis* (syn. *A. glomerata* sensu Škaloud et Peksa) нам не вдалося отримати рухливі стадії, проте за літературними даними зооспори першого позбавлені стигми, другого — мають її (Ettl, Gärtner, 1995).

Положення ядра у зооспор. Під час морфолого-культуральних досліджень автентичних штамів роду *Asterochloris* і порівняння отриманих даних з літературними (Archibald, 1975; Gärtner, 1985; Melkonian, Peveling, 1988; Tschermak-Woess, 1989b) ми встановили певну кореляцію між положенням ядра у зооспор і приналежністю досліджених штамів до тієї чи іншої філогенетичної класи. Так, більшість представників роду, які за молекулярними даними (Škaloud, Peksa, 2010) належать до класи А, мають зооспори із середнім (*A. irregularis*, *A. glomerata*, *A. magna*) або передньо-середнім (*A. erici*) ядром. Переднє положення ядра характерне для представників класи С — *A. italiana* та *A. phycobiontica*, заднє його положення — для класи В — *A. excentrica*.

Типи колоній. На агаризованому живильному середовищі всі представники роду формують однотипні, об'ємні, зморшкувато-пухирчасті колонії, що у різних видів різняться лише за відтінками зеленого кольору.

Пігментний склад. Каротиноїди. За даними Е. Чермак-Весс (Tschermak-Woess, 1980), перший з астерохлорисів (*Asterochloris phycobiontica*) описано як вид, у якого в клітинах накопичуються вторинні каротиноїди, розчинені у краплинах олії. Під час вивчення фотосинтетичних особливостей *Trebouxia pyriformis* (syn. *A. glomerata* sensu Škaloud et Peksa) у клітинах виявлена наявність β-каротину, який відіграє значну роль у захисті хлоропласта від фотодеструкції (Sigfridsson, Oquist, 1980). Проте спеціальні дослідження каротиноїдів водоростей-фотобіонтів були проведені значно пізніше і лише з одним видом — *Asterochloris excentrica*, для якого встановлено наявність β-каротину та ксантофілів у клітинах: віолаксантину, антраксантину, зеаксантину, лютеїну і неоксантину (Kranner et al., 2005). Крім того, встановлені відмінності у концентрації хлорофілів, ксантофілів і каротинів *A. excentrica* в ліхенізованому і вільноіснуючому станах. Зокрема, у ліхенізованих водоростей спостерігали підвищену концентрацію хлорофілів *a* і *b* та незначний вміст ксантофілів і β-каротину, тоді як у ізольованих в культуру водоростей-фотобіонтів визначено низький вміст хлорофілів і β-каротину, а також дуже високі концентрації ксантофілів (Kranner et al., 2005).

Під час дослідження автентичних штамів методом світлової мікроскопії зафіксовані численні руді гранули у цитоплазмі, а також велика кількість жовтої олії у старих клітинах. З метою детальнішого вивчення пігментного складу представників роду *Asterochloris* ми провели спектрофотометричний аналіз штамів *A. magna* та *A. excentrica*. Результати аналізу (рис. 5.10) показали наявність хлорофілів *a* і *b*, β -каротину, а також дуже високі концентрації ксантофілів лютеїнового ряду (Войцехович, Кашеваров, 2010).

Так, у *A. excentrica* вміст хлорофілу *a* становив найбільший відсоток від загальної кількості пігментів, а саме 46,9 % (9,2 мг/100 г сирої маси), вміст ксантофілів — 28,1 % (5,5 мг/100 г сирої маси), β -каротину — 21,9 % (4,3 мг/100 г сирої маси), хлорофілу *b* — 3,1 % (0,6 мг/100 г сирої маси).

Asterochloris magna відзначався також високим вмістом хлорофілу *a* — 51,7 % (22,3 мг/100 г сирої маси) і ксантофілів — 30,8 % (13,3 мг/100 г сирої маси), вміст β -каротину дорівнював 15,3 % (6,6 мг/100 г сирої маси), найнижчий вміст мав хлорофіл *b* — 2,1 % (0,9 мг/100 г сирої маси).

Порівняно з показниками вмісту пігментів більшості досліджених штамів роду *Trebouxia* штами *Asterochloris* містять приблизно вдвічі більше β -каротину та значно менше хлорофілу *b*, тоді як показники хлорофілу *a* та ксантофілів майже не різняться. Водночас показники вмісту пігментів у іншого, найближчого до *Asterochloris* роду — *Myrmecia*, вмісту хлорофілу *a* (45,1 %), β -каротину (13,2 %) і ксантофілів (27,7 %) дуже близькі до показників *Asterochloris*. Вміст хлорофілу *b* (10,8 %) у *Myrmecia biatorellae* значно вищий, ніж у *Asterochloris*, але все ж не такий високий, як у більшості представників *Trebouxia*.

Таким чином, вміст основних груп пігментів у представників 3 родів (*Trebouxia*, *Asterochloris* та *Myrmecia*) різний, що може бути пов'язане з екологією цих представників. Зокрема, у більшості облигатних фотобіонтів роду *Trebouxia* спостерігається низький вміст β -каротину, що свідчить про низьку ймовірність трапляння їх у вільноіснуючому стані. При цьому у фотобіонтів родів *Asterochloris* і *Myrmecia* вміст β -каротину значно вищий, що вказує на їх пристосованість до вільноіснуючого стану, умов помірної інсоляції.

Екологія. Екологічні особливості видів роду *Asterochloris* вивчені ще недостатньо. Утім наші спостереження, підтверджені літературними даними, показали, що представники роду входять до складу лишайників, які переважно зростають безпосередньо на ґрунті або на субстратах, що контактують з ґрунтом (основи старих пнів, каміння, що лежить на ґрунті або вкриті його тонким шаром, кора дерев при основі стовбура та ін.). На сьогодні є дані лише про поодинокі знахідки *Asterochloris* у вільноіснуючому стані (Михайлюк, 1999; Войцехович — не опубліковані дані; Михайлюк, Дарієнко, 2011), спеціальні дослідження з цього приводу не проводили. Проте, очевидно, слід припустити, що *Asterochloris* не є облигатним фотобіонтом і в майбутньому цілком можливі його знахідки серед вільноіснуючих аерофітних водоростей.

На користь цього припущення вказують окремі цитологічні дані, згідно з якими у *Asterochloris* клітинна стінка складається з п'яти шарів, у облигатного фотобіонта *Trebouxia* — з чотирьох (König, Peveling, 1984), а у найближчого до них роду — вільноіснуючої водорості *Myrmecia* — з трьох

окремих шарів і додаткового трипластинчастого зовнішнього шару (Honegger, 1988). Отже, з цих 3 родів *Asterochloris* займає середнє місце між вільноіснуючою дуже поширеною аерофітною водорістю, яка зрідка трапляється в ролі фотобіонта — *Myrmecia*, та облігатним фотобіонтом *Trebouxia*, що має найспрошенішу будову оболонки (таке спрощення, ймовірно, є результатом тривалої сумісної еволюції з грибом). Як розглянуто вище, дані щодо вмісту основних груп пігментів у *Asterochloris*, *Myrmecia* та *Trebouxia* також свідчать про пристосованість видів *Asterochloris* і *Myrmecia* до вільноіснуючого стану, в умовах помірної інсоляції.

Види роду *Asterochloris* (як і більшість інших наземних водоростей, що зростають вільно) за швидкістю росту в культурі значно випереджають представників *Trebouxia*, які зростають дуже повільно. До того ж генетична близькість *Asterochloris* до факультативного фотобіонта *Myrmecia* (Beck, 2002; Friedl, Büdel, 2008) може вказувати на ймовірно подібну екологію представників цих родів.

Таким чином, екологічні особливості представників роду *Asterochloris* є дуже цікавими, хоча поки недостатньо вивчені.

Селективність мікобіонта. *Asterochloris* найчастіше входить до складу лишайників родин Cladoniaceae, Stereocaulaceae і Porpidiaceae (Rambold et al., 1998; Miadlikowska et al., 2006; Nelsen, Gargas, 2007), а також спостерігається з деякими таксонами з інших родин, а саме: з видами роду *Anzina* (Tschermak-Woess, 1980; Piercey-Normore, De Priest, 2001) і як тимчасовий фотобіонт — з *Diploschistes* (Friedl, 1987). Дуже строгою є селективність представників родини Cladoniaceae, переважна більшість яких здатні до ліхенізації виключно з видами роду *Asterochloris*. Так, усі види лишайнику *Cladonia*, вивчені американськими дослідниками (Piercey-Normore, De Priest, 2001), мали як фотобіонт види *Asterochloris*. У 10 видів *Cladonia* з Японії були зареєстровані лише види фотобіонтів, філогенетично близькі до *Asterochloris magna* (Nakano, Iguchi, 1994).

Отже, досі не виявлено жодного із представників Cladoniaceae, що був би здатний до утворення життєздатних ліхенізованих асоціацій з видами роду *Trebouxia*. У процесі спроб штучної ліхенізації *Cladonia cristatella* з видами роду *Asterochloris* у лабораторних умовах утворювалися лусочки слані, тоді як на видах роду *Trebouxia* гриб паразитував, що з часом призводило до загибелі водорості, та просто вбивав водорість (Ahmadjian, Jacobs, 1981). В. Ахмаджян та співавт. (Ahmadjian et al., 1978; Ahmadjian, Jacobs, 1981) показали, що зовнішній шар клітинної стінки астерохлорисів виділяє певну субстанцію (АВР — протеїн, що зв'язується з водорістю), за допомогою якої симбіонти розпізнають один одного. Цей факт є поясненням високої селективності мікобіонта до видів *Asterochloris*.

Таким чином, доцільність переведення групи видів з роду *Trebouxia* s. l. до *Asterochloris* і природність розділення цих двох родів підтверджено не лише молекулярно-філогенетичними і морфологічними даними, а й екологічними характеристиками цих представників.

Морфолого-генетичні групи видів у межах роду *Asterochloris*. На основі проаналізованих нами морфологічних ознак, ультратонкої структури піреноїдів (Friedl, 1989a) і клітинної стінки (König, Peveling, 1984), а також мо-

лекулярно-філогенетичного аналізу (Škaloud, Peksa, 2010) пропонуємо виділити 3 морфолого-генетичні групи видів роду *Asterochloris* (табл. 5.7).

Група «Irregularis» складається з 3 підгруп, *irregularis*, *magna* та *erici*, які є досить близькими і за молекулярними даними (Škaloud, Peksa, 2010) належать до однієї філогенетичної клади, незважаючи на деякі морфологічні відмінності. Види цих підгруп мають такі спільні морфологічні ознаки, як середнє або передньо-середнє положення ядра в зооспорах і переважно яйце- чи грушоподібна форма клітин у більшості представників.

Довжина вегетативних клітин у видів цієї групи у середньому не перевищує 18 (20) мкм, хоча в культурі *A. magna* трапляються клітини, що завдовжки іноді сягають 25 мкм. Протягом життєвого циклу форма хлоропласта змінюється від субцентрального, глибоко розсіченого до пристінного, з довгими, нерівномірно розсіченими лопатями. Пристінного положення хлоропласт набуває, як правило, перед клітинним поділом, проте у життєвих циклах *A. magna* та *A. erici* пристінний хлоропласт переважає. Так, *Asterochloris magna*, що має пристінний розсічений хлоропласт, дуже подібний до представників роду *Myrmecia*.

Піреноїд завжди один, голий, в клітинах з пристінним хлоропластом часто непомітний, належить до одного з трьох типів: *irregularis*, *magna* або *erici*. Піреноїд видів *A. magna* та *A. erici* непомітний на світлооптичному рівні і може бути досліджений лише методом електронної мікроскопії. Клітинна стінка тонка, часто з локальним потовщенням.

За дослідження культур на світловому мікроскопі виявлено наявність рудих гранул у цитоплазмі та жовті краплини олії. Пігментний склад групи недостатньо досліджений, проте нашими дослідженнями показано, що для *A. magna* характерним є низький вміст хлорофілу *b* і дуже високий вміст каротиноїдів і хлорофілу *a*.

До групи «Irregularis» належать види: *A. glomerata*, *A. irregularis* (підгрупа *irregularis*), *A. magna* (підгрупа *magna*) та *A. erici* (підгрупа *erici*), які розрізняються за розмірами, формою клітин, деталями будови хлоропласта, структурою піреноїда, а також наявністю/відсутністю стигми у зооспор. Представники підгрупи *irregularis* найчастіше утворюють асоціацію з грибами родів *Cladonia* (Friedl, 19896; Piercey-Normore, De Priest, 2001), *Diploschistes* (Friedl, Gärtner, 1988), *Stereocaulon* (Ahmadjian, 1960) і *Porpidia* (Hildreth, Ahmadjian, 1981), значно рідше трапляються їх асоціації з видами родів *Melanelia* (Friedl, 19896), *Cetraria* (Ahmadjian, 1993), *Parmelia* (Friedl, 19896), *Xanthoria* (Ahmadjian, 1993). В останньому випадку, ймовірно, відбувається тимчасова асоціація, де представники групи відіграють роль тимчасового фотобіонта. *Asterochloris magna* (підгрупа *magna*) найчастіше входить до складу лишайників родів *Pilophorus* (Archibald, 1975; Ahmadjian, 1982) і *Porpidia* (Beck, 2002). *A. erici* (підгрупа *erici*) відомий лише з лишайників роду *Cladonia* (Ahmadjian, 1993).

Група «Phycobiontica» характеризується такими загальними ознаками: форма клітин завжди лише сферична, клітини поодинокі або у безладних скупченнях. Середній діаметр вегетативних клітин коливається від 13 до 16 мкм, максимальний — 22 мкм. Хлоропласт субцентральный, з широкими рівними лопатями або пристінний, з широкими лопатями, що загортаються. Піреноїд один, голий, ультратонка будова якого належить до типу

irregularis II. Морфологічні ознаки *A. phycobiontica* чітко вказують на його приналежність до цієї групи видів, хоча ультратонка структура його піреноїда досі залишається не дослідженою.

Цитоплазма видів групи гранульована, часто з численними рудими гранулами та великою кількістю жовтої олії в старих клітинах. Пігментний склад клітин не досліджений. Клітинна стінка тонка, з однобічним локальним потовщенням. Зооспори мають переднє ядро.

До складу групи входять 2 види: *A. italiana* та *A. phycobiontica*, які розрізняються за розмірами клітин, а також наявністю/відсутністю стигми у зооспор. Представники групи утворюють асоціації переважно з грибами родів *Anzia* (= *Varicellaria*) (Tschermak-Woess, 1980), *Cladonia*, *Lepraria*, *Stereocaulon* (Škaloud, Peksa, 2010). Автентичний штам *Asterochloris italiana* був ізольований з *Xanthoria parietina* (Archibald, 1975), проте, беручи до уваги особливості селективності представників роду *Xanthoria* (Nyati et al., 2006), очевидно, що у слані цього лишайника *A. italiana* лише відігравав роль тимчасового фотобіонта.

Група «Excentrica» представлена лише *Asterochloris excentrica*, клітини якого мають сферичну форму. Середній розмір вегетативних клітин становить 13—16 мкм, рідко сягаючи у діаметрі 22 мкм. Клітинна стінка тонка, дуже рідко з локальним потовщенням. Хлоропласт найчастіше пристінний, нерівномірно і глибоко розсічений, з широкими або тоненькими лопатями, що загортаються. Піреноїд голий, добре помітний на світлооптичному рівні, із структурою типу irregularis. Проте через відсутність візуальних даних деталі структури піреноїда залишаються невідомими. Цитоплазма гранульована, часто з маленькими рудими гранулами каротинів і краплинами олії. Пігментний склад групи відзначається дуже низьким вмістом хлорофілу *b* і високим — каротиноїдів та хлорофілу *a*. Зооспори мають заднє ядро. *A. excentrica* був ізольований з лишайників родів *Evernia* (Friedl, 19896), *Usnea* (Ahmadjian, 1993), *Cladonia* (Yoshimura et al., 1987), *Lepraria*, *Stereocaulon* (Ahmadjian, 1993), *Diploschistes* (Takeshita et al., 1992) та ін.

У цілому очевидно, що всередині роду *Asterochloris* і нині відбуваються процеси видоутворення. За декілька останніх років виявлено 6 нових таксонів (*Asterochloris echinata*, *A. friedlii*, *A. gaertneri*, *A. leprariae*, *A. lobophora* та *A. woessiae*), які потенційно є новими для науки видами (Škaloud, 2008). Проте сукупність їх морфологічних і біохімічних ознак нам невідома, що не дає змоги зарахувати їх до тієї чи іншої групи.

Таким чином, встановлені та описані морфолого-генетичні групи роду *Asterochloris* можна вважати природними утвореннями, що об'єднують філогенетично близькі його види. Проте питання щодо розмежування окремих видів всередині цих груп залишається остаточно не вирішеним. Насамперед це пов'язано з мінливістю форм хлоропласта у представників роду. Наприклад, *Asterochloris magna* та *A. erici* мають яскраві морфологічні ознаки і чітко можуть бути визначені за ними. Більшість інших видів роду мають нечітку морфологічну характеристику, тому їх визначення очевидно слід будувати на даних молекулярної філогенії. У подальшому можливе збільшення кількості морфолого-генетичних груп завдяки опису нових видів, що може знов ускладнити визначення у зв'язку з можливою появою нових ознак або переоцінкою таксономічної значущості окремих ознак.

5.5. ОСОБЛИВОСТІ МОЛЕКУЛЯРНОГО ДОСЛІДЖЕННЯ ФОТОБІОНТІВ ЛИШАЙНИКІВ

Молекулярно-філогенетичні дослідження фотобіонтів лишайників, що були розпочаті у 1990-х роках, останнім часом набули особливо широкого застосування. Найтипівішими генетичними маркерами, за якими проводять молекулярні дослідження фотобіонтів, є складові ядерного рибосомального оперону (SSU, 5,8S та LSU, включаючи ділянки ITS1 та ITS2) (Friedl, Zeltner, 1994; Friedl, Rokitta, 1997; Beck et al., 1998; Helms et al., 2001; Doring, Piercey-Normore, 2009). Інші маркери, наприклад ген, що кодує актин, або гени хлоропласта (*rbcL*, *atpB*), використовують значно рідше (Nelsen et al., 2011). Дослідники, що вивчають фотобіонти лишайників здебільшого вже мають певну уяву щодо приналежності фотобіонтів того чи іншого лишайника до певного роду водоростей. Отже, найчастіше метою молекулярного дослідження є встановлення саме виду фотобіонта. У зв'язку з цим найчастіше у дослідженнях використовують ITS1- та ITS2-ділянки рибосомальної ДНК (Beck et al., 1998; Kroken, Taylor, 2000; Dahlkild et al., 2001; Guzow-Krzeminska, 2006; Beiggi, Piercey-Normore, 2007 та ін.).

Ще на перших етапах упровадження молекулярних методів у дослідження лишайникових біонтів вчені стикнулися з проблемою розділення ДНК гриба та водорості. Тому використання молекулярних методів у дослідженні фотобіонтів у 1990-х роках було можливим лише за наявності аксенічних культур. Так, перед дослідниками гостро постала необхідність створення праймерів, що були б специфічними саме до водоростей (альгоспецифічних праймерів). Завдяки створенню таких праймерів (Beck et al., 1998; Kroken, Taylor, 2000; Helms et al., 2001; Piercey-Normore, De Priest, 2001) стало можливим проведення молекулярно-філогенетичного аналізу фотобіонтів лишайників з використанням природного лишайникового матеріалу замість ізольованих у культуру водоростей. У табл. 5.8 наведено приклади альгоспецифічних праймерів, які найчастіше використовують у роботі з фотобіонтами лишайників.

Т а б л и ц я 5.8. Приклади праймерів, які є специфічними для зелених водоростей та які використовують у дослідженні фотобіонтів лишайників

Праймер	Послідовність (5'→3')	Розташування	Літературне джерело
nr-SSU-1780-5'	CTGCG GAAGG ATCATTGATT C	18S	Piercey-Normore, De Priest, 2001
AL 1500BF	GATGC ATTCA ACGAGCCTA	18S	Helms et al., 2001
AL 1500AF	GCGCG CTACA CTGATGC	18S	Helms et al., 2001
AL 1700F	CCCAC CTAGA GGAAGGAG	18S	Helms et al., 2001
ITS 2N	TCGCT GCGTT TTTCATC	ITS	Beck et al., 1998
ITS 3N	GATGAAGAACGCAGCGA	ITS	Beck et al., 1998
ITS 1T	GGAAG GATCA TTGAATCTAT CGT	ITS	Kroken, Taylor, 2000
ITS 2T	TTTCG TCGT TCTTCATCGT T	ITS	Kroken, Taylor, 2000
a-chrbcL-203-5'-MPN	GAATC WTCWA CWGGW ACTTG GACWA C	rbcL	Nelsen et al., 2011
a-ch-rbcL-991-3'-MPN	CCTTC TARTT TACCWACAAC	rbcL	Nelsen et al., 2011

Нині для проведення молекулярних досліджень фотобіонтів використовують як культуральний матеріал (виділені у культуру водорості-фотобіонти), так і ліхенізований (природний лишайниковий матеріал, який складається з гриба і водорості). ДНК з лишайникового матеріалу найчастіше ізолюють з апотеціїв (якщо вони є та якщо містять шар фотобіонтів). За відсутності апотеціїв використовують крайові частини лопатей, у яких містяться найжиттєздатніші клітини водоростей-фотобіонтів. Надійнішими вважають дані, що були отримані у результаті порівняння послідовностей природного і культурального матеріалів. Ізоляцію ДНК з культурального матеріалу проводять із 3—4-тижневих пересівів водоростей-фотобіонтів. Отже, робота з фотобіонтами має свої особливості, які у першу чергу пов'язані з дуалістичною природою лишайника.

Проте поряд із грибами, що формують двокомпонентні лишайники (гриб + водорість), у природі часто трапляються й такі гриби, які створюють сталі або тимчасові асоціації з кількома фотобіонтами водночас (Geitler, 1955; Friedl, 1987; Tschermak-Woess, 1988; Voytsekhovich et al., 2011; Войцехович и др., 2011б). Таким чином, для отримання достовірних результатів молекулярного дослідження фотобіонтів, особливо в разі ізоляції ДНК тільки з лишайникового матеріалу, тобто без підтвердження культуральними і оптичними методами дослідження, експеримент має бути продубльований. Для цього ізоляцію ДНК необхідно проводити як мінімум з двох різних, більш-менш віддалених один від одного шматочків однієї слани.

На сучасному етапі молекулярно-філогенетичні методи, на жаль, не є панацеєю у дослідженні фотобіонтів лишайників. Проте вони є необхідним доповненням до традиційних у вітчизняній практиці культуральних і оптичних методів дослідження цих організмів.

MOLECULAR PHYLOGENY AND MORPHOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE MOST COMMON PHOTOBIONTS OF LICHEN — ALGAE GENERA *TREBOUXIA* PUYM. AND *ASTEROCHLORIS* TSCHERM.-WOESS

Several years ago the genus *Asterochloris* consisted of only one species — *A. phycobiontica* (Tscherm.-Woess) Tscherm.-Woess, while the genus *Trebouxia*, which included 29 species, required urgent revision. Only recently the results of morphological and molecular phylogenetic studies of ITS rDNA and actin, finally allowed transferring six species of *Trebouxia* to the genus *Asterochloris* (Škaloud, Peksa, 2010). Today the genus *Trebouxia* includes 22 species, whereas *Asterochloris* has 7 species. Although in general the systematics of these genera need further development. The high variability of many morphological characters in culture and lack of professional literature to determine their species leads to significant errors and inaccuracies in identification of these algae. Molecular phylogeny and comparison the molecular data with those that are available in GenBank (www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank) is the most accurate method of determination. Considerable aid in identification may take as typical (authentic) strains of these agents, which can be used as a comparison with the original material. Therefore, based on the results of our observations and taking into account the literature data (Friedl, 1989 and; Škaloud, 2008; Škaloud, Peksa, 2010 and others), in this paper we present our compiled descriptions of the main morpho-cultural characteristics, features of life cycles and ecology of *Trebouxia* and *Asterochloris* species. Descriptions are made on the basis of cultural studies of 31 authentic strains of *Asterochloris* (8 strains) and *Trebouxia* (23) from the collections of cultures: SAG (Germany, Göttingen), CCAP (Scotland, Oban), UTEX (USA, Texas, Austin). Therefore, based on the results of our observations and taking into account the literature data (e.g. Friedl, 1989a; Škaloud, 2008; Škaloud, Peksa, 2010), in this paper we present our compiled descriptions of the main morpho-cultural characteristics, features of life cycles and ecology of *Trebouxia* and *Asterochloris*. Within the genus *Trebouxia* we distinguish four groups of morpho-genetic types — «Arboricola», «Impressa», «Corticola» and «Simplex», which according to molecular phylogenetic research of ITS and partial LSU nuclear rDNA (Beck, 2002; Helms, 2003; Doering, Piercey-Normore, 2009), corresponding to a particular clades with high support.

Based on the results of analysis of morphological characters and investigation of pyrenoid's ultrastructure (Friedl, 1989a), cell wall (König, Peveling, 1984) and molecular phylogenetic analysis (Škaloud, Peksa, 2010), within the genus *Asterochloris* we offer a three morpho-genetic groups of species — «Irregularis», «Phycobiontica» and «Excentrica». The main feature that correlates with the distribution of species between groups should be considered ultrastructure of pyrenoids

described by T. Fridl (Fridl, 1989a). The paper also contains descriptions of the morpho-cultural characteristics of strains *Asterochloris* and *Trebouxia*, shows the correlation of the life cycle and features such as the dimensional characteristics of the vegetative cells, ultrastructure of pyrenoids, the position of the nucleus in the zoospore, the ratio of pigment content, with distribution of morpho-species genetic group. Within the genus *Trebouxia* outlined the group with low («Corticola» and «Impressa») and high («Arboricola» and «Simplex») content of carotenoids, which is probably due to the ecological and physiological characteristics of their representatives, in particular with their occurrence in free-living state and geographical spread, etc. The features of the pigment content *Trebouxia* confirm the existence of morpho-genetic groups within the genus and can be used in the taxonomy of their representatives. Through analysis of the literature revealed the correlation of certain genera and species of lichens from morpho-genetic groups of *Asterochloris* and *Trebouxia*, as well as the correlation of ecological and geographical features of these genera and their distribution on the morpho-genetic group.

РОЗДІЛ 6

КОРОТКИЙ ОГЛЯД НАЙУЖИВАНІШИХ МОЛЕКУЛЯРНО-ФІЛОГЕНЕТИЧНИХ МАРКЕРІВ У ТАКСОНОМІЇ ЗЕЛЕНИХ ВОДОРОСТЕЙ

6.1. МАЛА СУБОДИНИЦЯ рДНК (18S)

На сьогодні мала субодинаця рДНК — найуживаніший молекулярний маркер. Еукаріотичні ядерні рДНК гени закодовані в опероні (SSU-5,8S-LSU), який переважно існує у вигляді тандемних повторів. Сумісна еволюція, яка походить з кросинговеру та/або обміну генів закінчується гомогенізацією усіх генних копій так, що єдина генна родина, як правило, представлена однією копією кожного регіону. Інакше кажучи, незважаючи на те, що SSU не є однокопійним геном, він функціонує як однокопійний ген (Bhattacharya, 1997). Малу і велику субодинаці рДНК мають усі існуючі живі організми (за винятком фагів/вірусів), проте ці молекули є достатньо консервативними для побудови задовільного елайнменту для філогенетичних аналізів еукаріот, еубактерій та архебактерій. Втім інші менш консервативні та високоваріабельні регіони в рДНК також можуть бути використані для філогенії близькоспоріднених таксонів. Той факт, що вторинна структура рДНК є також висококонсервативною, сильно полегшує елайнмент гомологічних регіонів віддалено споріднених таксонів (Maidak et al., 1994; Bhattacharya, 1997). Мала субодинаця рДНК має певні характеристики та переваги, завдяки яким вона є загальноуживаним молекулярним маркером — відносно великий розмір (1800 послідовностей у еукаріот), легка ізоляція з використанням ПЛР-методу, тому що цей кодон є багатокопійним і має висококонсервативні «острови» послідовностей на 5' та 3' кінцях, які можуть бути використані як цілі для ампліфікації (Medlin et al., 1988). Доказом практичності використання послідовностей малої субодинаці рДНК як еволюційного маркера може слугувати загальне узгодження між філогенетичними взаємовідношеннями, відображеними в рДНК деревах, і гіпотезами, побудованими на основі морфології та особливостей циклів розвитку. З цією метою створена велика база даних еукаріотичних і бактеріальних послідовностей малої субодинаці рДНК для порівнянь EMBL <http://srs.ebi.ac.uk>, Genbank <http://www.ncbi.nlm.nih.gov/genbank/>, за допомогою яких можна зробити спробу встановити природні взаємовідношення та філогенію усіх живих організмів (Maidak et al., 1994; Van de Peer, 1996; Bhattacharya, 1997).

6.2. РИБУЛЬОЗО-1,5-БІФОСФАТ КАРБОКСИЛАЗА/ОКСИГЕНАЗА (RIBULOSE-1,5-BIPHOSPHATE CARBOXYLASE/OXYGENASE LARGE SUBUNIT (*rbcL*) GENE)

Рибульозобіфосфат карбоксилаза — фермент, який каталізує приєднання вуглекислого газу до рибульозо-1,5-біфосфату на першій стадії циклу Кальвіна (Süss et al., 1995; Rawat et al., 1996). Крім того, він бере участь у реакції окиснення рибульозобіфосфату на першій стадії процесу фотодихання. Цей фермент є надзвичайно важливим, оскільки відіграє одну з провідних ролей у механізмі включення неорганічного вуглецю в біологічний колообіг. Рибульозобіфосфат карбоксилаза є основним ферментом листків рослин, і тому його вважають одним з найпоширеніших ферментів на Землі. Рибульозо-1,5-біфосфат карбоксилаза існує у двох формах, які мають однакові активні центри (Haygood, 1996; Kellogg, Juliano, 1997).

Форму I спостерігають у деяких бактерій, в усіх зелених і незелених рослин. Вона складається з 8 великих і 8 малих субодиниць (рис. 6.1), має високу спорідненість з CO₂, низьку каталітичну ефективність (низький коефіцієнт CO₂ фіксації).

Форму II спостерігають у деяких еубактерій та динофлагелят. Вона складається з 2 великих субодиниць, має низьку спорідненість з CO₂ і високу каталітичну ефективність (Lee, 1999).

Загальний предок обох рибульозо-1,5-карбоксилаз був, імовірно, подібний до другої форми і адаптований до анаеробних умов і високих концентрацій CO₂, які переважали на давній Землі (Haygood, 1996). Форма I розвинулася, коли земна атмосфера насичувалась киснем, концентрація CO₂ зменшилася та з'явилася потреба у великій спорідненості з CO₂. Висока спорідненість з CO₂ у формі I коштувала їй зниження каталітичної ефективності (Haygood, 1996).

Форма I переважно складається з 2 типів білкових субодиниць: великий (*L*, мол. маса 55 00 Да) і малий ланцюги (*S*, мол. маса 13 000 Да). Усі 8 великих ланцюгів у формі I об'єднані в октаметричне ядро, яке облямовано 2 шарами з 4 малих ланцюгів, що розміщуються на протилежних боках молекули. Усі 8 димерів великих і малих ланцюгів об'єднані в єдиний комплекс з молекулярною масою 540 000 Да (L8S8).

Форма II була знайдена у деяких фотосинтетичних пурпурних несірчаних бактерій. Вона складається з 2 великих субодиниць по 50 000 Да.

Динофлагеляти також мають диметричний ензим протеобактеріального предка. Rubisco-подібний фермент без каталітичної активності недавно був знайдений у фотосинтетичних зелених сірчаних бактерій, у яких відсутній цикл Кальвіна. Докази дають змогу припустити, що фермент має функцію у сірчаному окисненні — постачає електрон для фотосинтетичного електронно-транспортного ланцюга. Послідовність геному показала також, що Rubisco-подібний протеїн також трапляється у певних гетеротрофних бактерій (Lee, 1999; Haygood, 1996).

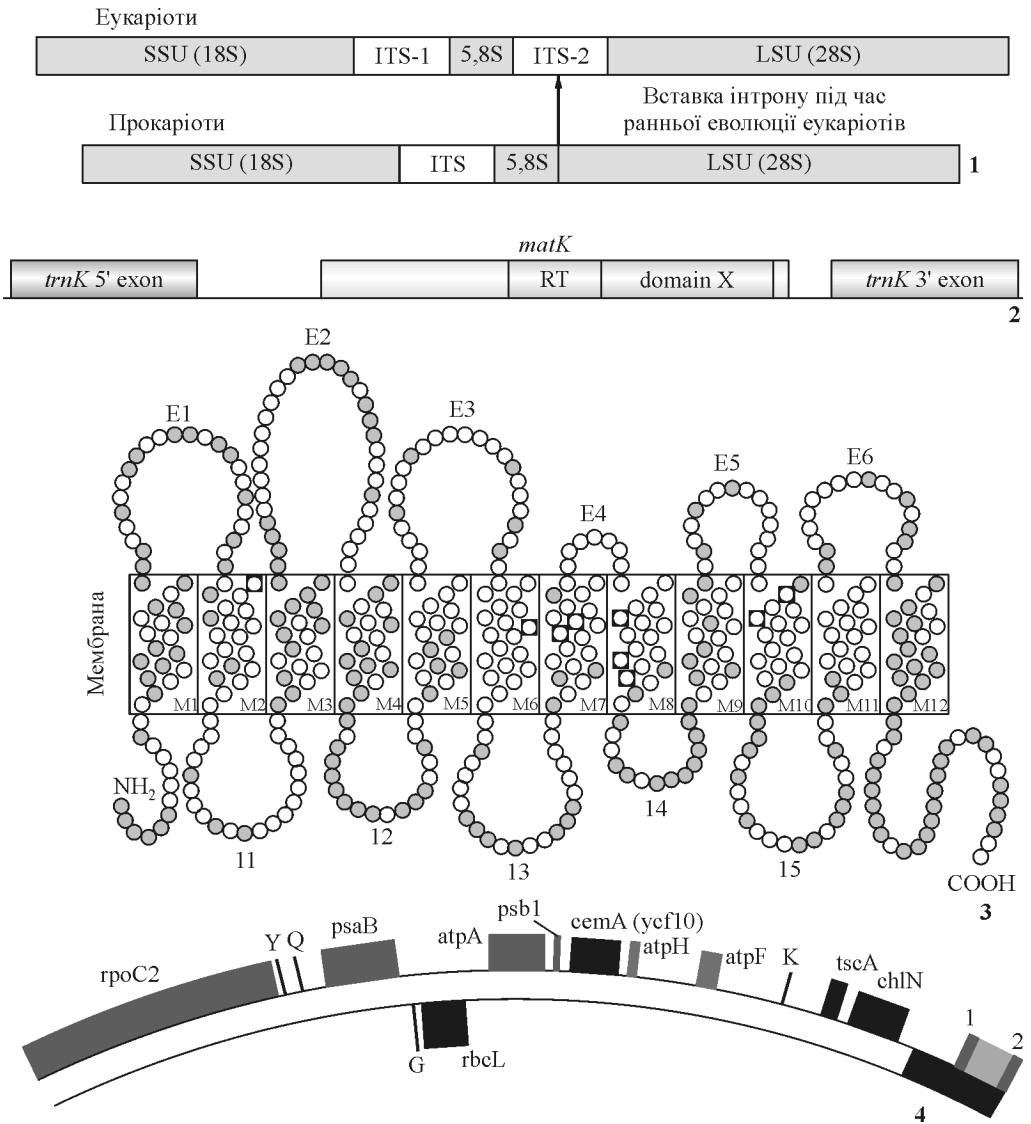


Рис. 6.1. Організація ядерних рибосомальних цистронів:
 1 — структура ядерного рибосомального оперону (за Coleman, 2003); 2 — положення *matK* між 5' та 3' екзонами *trnK* (за Michelle, 2006); 3 — двовимірна структура COI (за Lunt et al., 1996); 4 — положення *rbcL* на генетичній карті хлоропластного геному *Chlamydomonas reinhardtii* (за Maul et al., 2006)

6.3. ЯДЕРНІ МІЖГЕННІ ДІЛЯНКИ ITS1 ТА ITS2

За даними А. Колеман (Coleman, 2000), компенсаторні заміни нуклеотидів (CBCs) у вторинній структурі рибосомальної ДНК послідовностей (SSU та ITS) характерні для родів і видів, їх можна використовувати у таксономічних ревізіях як генетичні сигнатури. Дослідниця розробила нові кон-

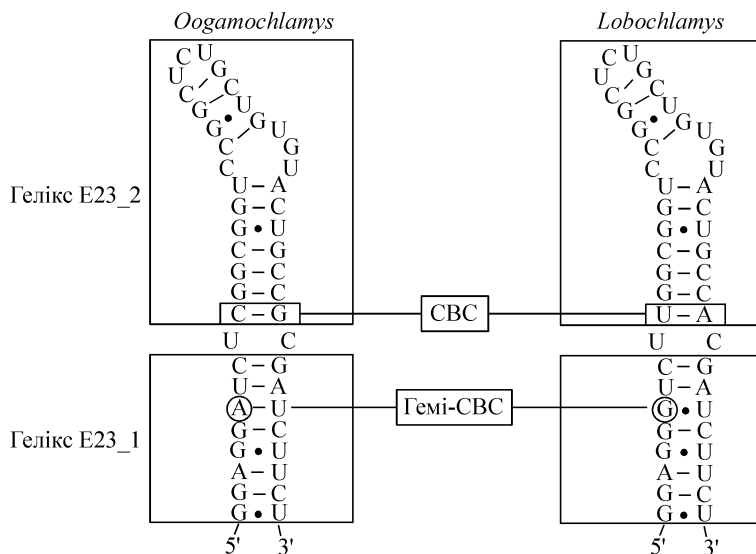


Рис. 6.2. Компенсаторні нуклеотидні заміни (CBC) та гемікомпенсаторні нуклеотидні заміни. Порівняння геліксів E23_1 та E23_2 малої субодиниці рДНК родів *Oogamochlamys* та *Lobocholamys* (за Pröschold et al., 2001)

цепції роду та виду (Z-клади та CBC-клади), які ґрунтуються на компенсаторних замінах нуклеотидів в ITS-послідовностях (генетичні сигнатури) порівняно із здатністю видів до схрещування (рис. 6.2). На противагу біологічній концепції виду (Mayr, 1948), представники однієї Z-клади формують зиготи, які не здатні до подальшого розвитку або у разі проростання не утворюють фертильне F1 покоління. Біологічні види однієї Z-клади мають ідентичні ITS2-послідовності. Таким чином, ITS2-послідовності є одним з найкращих засобів для еволюційного порівняння на рівні біологічних видів (Coleman, 2003). Чудовим прикладом для демонстрації цього твердження є *Chlamydomonas allensworthii* Starr, Marnier et Jaenicke. Штами цього виду утворили дві CBC-клади, які корелюють з продукцією феромонів, — лурленол і лурленова кислота (Jaenicke, Starr, 1996), та 5 Z-клад. На основі цих даних зроблено висновок, що «морфовид» *C. allensworthii* складається, як мінімум, з 5 біологічних видів, які не корелюють з географічним поширенням і морфологічно ідентичні (Coleman et al., 2001).

Нині у Німеччині створено велику базу даних ITS2 для порівняння й ідентифікації водоростей та інших організмів (ITS2 database <http://its2.bioapps.biozentrum.uni-wuerzburg.de/>). Ця база даних пропонує ще ряд сервісів, наприклад побудову вторинної структури ITS2 та CBC-аналіз.

6.4. ІНТРОНИ

Інtron — ділянка ДНК, яка є частиною гена, але на противагу ексонам не містить інформації про послідовність амінокислот білка. Послідовність нуклеотидів, що відповідає інтрону, видаляється з транскрибованої з нього

РНК у процесі сплайсингу до того, як відбудеться трансляція (зчитування білка). Інтрони характерні для всіх типів еукаріотичної РНК, але також знайдені у невеликій кількості в рибосомальній (рРНК) і транспортній РНК (тРНК) прокариотів. Кількість і довжина інтронів дуже різні у різних видів і серед різних генів одного організму. Наприклад, геном дрозофіли містить мало інтронів порівняно з іншими тваринами. Водночас гени ссавців і квіткових рослин часто містять численні інтрони, які можуть бути значно довші за екзони (Knippers, 2001).

Виділяють 4 групи інтронів: ядерні, групи I, II, III. Іноді інтрони групи III також відносять до групи II, тому що вони подібні за структурою і функціями. Ядерні або сплайсосомні інтрони піддаються сплайсингу за допомогою сплайсосоми і малих ядерних РНК (snoRNA). У послідовності РНК, що містить ядерні інтрони, є спеціальні сигнальні послідовності, які пізнаються сплайсосомою (Johansen, Haugen, 2001; Knipper, 2001).

Інтрони груп I—III здатні до автосплайсингу і трапляються рідше, ніж сплайсосомні інтрони. Інтрони II і III групи подібні один до одного і мають постійну вторинну структуру. Вони мають властивості, близькі до властивостей сплайсосоми, і, можливо, є її еволюційними попередниками. Інтрони I групи, які трапляються у бактерій, водоростей та найпростіших, — єдиний клас інтронів, що потребує наявності незв'язаного гуанідинового нуклеотиду. Їхня вторинна структура відрізняється від вторинної структури інтронів II і III груп (Knippers, 2001).

Існують дві альтернативні теорії, що пояснюють походження й еволюцію сплайсосомних інтронів. Це так звані теорії ранніх (PI) і пізніх інтронів (PII). Теорія PI передбачає, що численні інтрони були наявні у загальних предках представників усіх доменів життя і, відповідно, є дуже старими структурами. Згідно з цією моделлю, інтрони були практично втрачені з геному прокариотів. Також вона передбачає, що ранні інтрони сприяли рекомбінації екзонів, що є доменами. Теорія PII передбачає, що інтрони з'явилися в генах відносно недавно і були інсертовані (вставлені) у геном після поділу організмів на окремі домени. Ця модель ґрунтується на спостереженні, що сплайсосомні інтрони трапляються тільки у еукаріотів (Knippers, 2001).

Інтрони групи I в деяких випадках можна також використовувати як філогенетичні маркери (Bhattacharya et al., 1994). Наприклад, у водоростей порядку *Zygnematales* дуже поширені інтрони групи I. Автори висловили припущення, що загальний предок зигнематальних водоростей мав «1506» інтрон групи I (позиція 1506 відносно малої субодиниці рРНК *Escherichia coli*), який з нез'ясованих причин залишився в рРНК кодованому регіоні. Була висловлена також альтернативна гіпотеза, що «1506» елемент був часто латерально перенесений у межах порядку *Zygnematales* і поширився між усіма таксонами цієї групи. Проте ця думка не підтверджена філогенетичними методами. Автори не змогли дати однозначну відповідь, чи було парафілетичним походження «1506» інтрону у процесі дивергенції двох основних груп зигнематальних водоростей, чи загальний предок цих водоростей мав інтрон. Згідно з викопними рештками, було встановлено, що перші зигнематальні водорості з'явилися в середині девону. В той час інтрони «1506» були стабільним компонентом малої субодиниці рРНК. Включення послідовностей цих інтронів до філогенетичного аналізу SSU може підвищити бутстреп-підтримку (Bhattacharya et al., 1994).

Іншим цікавим питанням, для якого використовують інтрони, є можливість латерального перенесення інтронів від одного організму до іншого. Наприклад, були проаналізовані інтрони требуксієфіцієвих ліхенізованих водоростей і грибів. Оскільки ці організми сумісно існують й розвиваються у таломі лишайників і мають клітинні контакти, було припущено, що водорості могли отримати інтрони від грибів і навпаки. Аналіз 12 послідовностей зелених водоростей фотобіонтів і 11 мікобіонтів з родів *Cladonia* та *Lecanora* показав, що вони мають незалежне походження і латеральне перенесення інтронів групи I від одного компонента до іншого не відбувалося (Bhattacharya et al., 1996).

Останнім часом у фікологічній літературі з'являються спроби описати нові види лише на тій підставі, що послідовність водорості має інтрон, тоді як автентичний штам його не має (Hoshina, 2011). З цією думкою не можна погодитися. Лише наявність інтрону не може слугувати доказом нового виду. В ході опрацювання роду *Chloroidium* Nadson ми дослідили близько 40 штамів водоростей. У процесі секвенування встановлено, що деякі штами *Chl. saccharophilum* (Krüger) Darienko, Gustavs, Mudimu, Menendez, Schumann, Karsten, Friedl et Pröschold і *Chl. ellipsoideum* (Gerneck) Darienko, Gustavs, Mudimu, Menendez, Schumann, Karsten, Friedl et Pröschold мали інтрони, але не всі. Морфологічної та фізіологічної різниці між дослідженими штамми не виявлено (Darienko et al., 2010). Цікавим фактом, на нашу думку, є те, що *Chl. engadiensis* (Vischer) Darienko, Gustavs, Mudimu, Menendez, Schumann, Karsten, Friedl et Pröschold мав 3 інтрони, а *Chl. angusto-ellipsoideum* (Hanagata et Chihara) Darienko, Gustavs, Mudimu, Menendez, Schumann, Karsten, Friedl et Pröschold не має жодного. Це може засвідчувати, що у загального предка, очевидно, був інтрон, який у *Chl. angusto-ellipsoideum* (Hanagata et Chihara) Darienko, Gustavs, Mudimu, Menendes, Schumann, Karsten, Friedl et Pröschold втрачений.

На наш погляд, наявність інтрону в різних штамів одного і того самого виду може вказувати на наявність різних популяцій цього виду. Так, у ході досліджень ґрунтових зразків із Намібії (проект BIOTA-Africa) були виділені 2 штами водоростей, які належать до роду *Desmochloris* (Darienko et al., 2009). Ці штами виділені з різних проб, проте місця відбору проб знаходилися неподалік один від одного. Послідовності обох штамів виявилися ідентичними, за винятком того, що один штам мав інтрон, який у іншого був відсутній (Darienko et al., 2009).

На думку Т. Фрідла, інтрони завжди наявні, проте не завжди ампліфікуються, оскільки ПЛР-продукт з інтроном важчий, а ампліфікація краще проходить з легшим продуктом (без інтрону). Проте, якщо використати спеціальні праймери для інтронів, то їх можна ампліфікувати у тих видів, у яких інтрон не ампліфікується із інтрон-неспецифічними праймерами (Friedl, персон. повідомл.).

6.5. ДНК БАР-КОД ІНІЦІАТИВА

Міжнародна ініціатива бар-код життя (iBOL) — найбільший проект з дослідження геномного біорізноманіття на сьогодні. Мета проекту — на кінець 2015 р. створити базу даних, яка буде налічувати 5 млн стандартизованих послідовностей, за допомогою яких можна буде визначити 500 тис. видів,

що становить близько чверті відомого біорізноманіття на Землі. Головний офіс консорціуму бар-код життя (CBOL) розташований в Канаді. Консорціум створено в 2010 р. за підтримки установ Genome Canada, яку фінансує уряд Канади, та Ontario Genomic Institute. До міжнародної ініціативи бар-код життя вже приєдналося понад 20 країн. Консорціум CBOL має на меті розробку ДНК-баркодування як універсального стандарту для ідентифікації видів. CBOL включає понад 200 організацій з 50 країн світу.

ДНК бар-кодування — таксономічний метод, який на основі послідовності короткого генетичного маркера ДНК організму ідентифікує його до певного виду. ДНК бар-код принципово відрізняється від молекулярної філогенії за метою. Мета молекулярної філогенії — побудова природної класифікації, мета ДНК бар-кодування — ідентифікація невідомого зразка в межах існуючої класифікації. Іноді бар-код використовують для ідентифікації поки що невідомих видів або для об'єднання чи виділення на його підставі окремих видів. Використання ДНК бар-коду з такою метою піддається критиці.

Бар-код планували використовувати для ідентифікації листків рослин, коли квітки та плоди відсутні; ідентифікації личинок комах (якщо діагностичні ознаки можна спостерігати тільки у дорослих комах); встановлення раціону тварин на основі вмісту шлунка; ідентифікації комерційних продуктів (наприклад, вмісту біологічно активних добавок або перевірки деревини).

Вибір локусу. Відповідний локус для ДНК бар-кодування має бути стандартним, оскільки потрібно створити великі банки даних для послідовностей. Локус має відповідати певним вимогам:

- бути наявним в усіх (або більшості) таксонів;
- секвенуватися без видоспецифічних праймерів і бути однокопійним;
- бути відносно коротким і секвенуватися за існуючими вже технологіями;
- забезпечувати велику варіабельність між видами та відносно невелику варіабельність у межах виду.

На сьогодні вже було запропоновано кілька локусів для ДНК бар-кодування.

Для тварин і деяких груп еукаріот (зокрема, жовта пігментна група водоростей) запропоновано мітохондріальний ген — CO1 (мітохондріальна цитохром с-оксидаза, субодиниця I, *cox 1*), для вищих рослин — комбінація хлоропластних генів *trnL* та *matK* (див. рис. 6.1). Чому саме ці гени?

Більшість еукаріотних клітин мають мітохондрії. Мітохондріальна ДНК характеризується відносно швидким рівнем мутацій, які приводять до певних варіацій в мітохондріальних ДНК-послідовностях між видами і, в принципі, порівняно невеликих варіацій в межах виду. На цій підставі як потенційний бар-код запропоновано субодиницю I гена мітохондріальної цитохром с-оксидази, що складається з 658 пар нуклеотидів.

На початок 2009 р. база даних послідовностей COI налічувала близько 620 тис. видів, серед них 58 тис. видів тварин.

Іншою є ситуація у бар-кодуванні вищих рослин. Ще в 2005 р. була висловлена думка про те, що COI непридатний для більшості видів вищих рослин, тому що останні мають значно повільніший рівень еволюції цитохром с-оксидази, ніж тварини. В тому ж році як потенційні бар-код

маркери були запропоновані ядерна міжгенна ділянка (ITS) і пластидна *trnH-psbA* міжгенна ділянка.

У 2009 р. наукова спільнота, яка працює з ДНК бар-кодуванням вищих рослин, запропонувала інші 2 хлоропластні гени як бар-код маркери для вищих рослин — *gbcL* і *matK*. У 2011 р. ITS було запропоновано як офіційний бар-код маркер для грибів. Бар-код маркер для водоростей досі не запропоновано. На останньому конгресі «Бар-код життя», який проходив в Аделаїді (Австралія, 2011 р.), була висловлена думка про те, що навряд чи можливе використання одного універсального бар-код маркера для усіх груп організмів. Для деяких груп організмів можливе використання двох бар-код маркерів. Так, для діатомових водоростей можливим є використання *gbcL* для встановлення роду та COI (ITS) для встановлення виду.

6.6. ІНФОРМАЦІЙНА СИСТЕМА «БАР-КОД ЖИТТЯ» BOLD

BOLD (the Barcode of Life Data System, www.barcodinglife.org) — інформаційна система, яка була створена в 2005 р. (Ratnasingham, Herbert, 2007). BOLD — це веб-платформа, яка забезпечує єдине середовище для збірки та використання даних ДНК-баркоду. Система поставляє он-лайн базу даних стосовно колекцій та використання колекцій видів, розповсюдження молекулярних даних та аналітичних інструментів для їх перевірки та легалізації. В останні роки BOLD перетворилась у потужний он-лайн ресурс та інформаційний центр для ДНК-баркод товариства. До цієї інформаційної системи є вільний доступ для кожного дослідника, який цікавиться бар-код ініціативою. Запровадження спеціальних сервісів має на меті допомогти опублікувати дані певного стандарту, необхідного для успішної бар-код ідентифікації у міжнародній базі даних нуклеотидних послідовностей.

В листопаді 2011 р. була представлена оновлена версія 3.0 BOLD (v3.boldsystem.org). Так, згідно з цією версією, існує формально описаних видів тварин — 102 983; рослин — 12 690; грибів та інших організмів — 2283. За даними бар-код секвенування, бар-код кластерів для тварин існує 185 342; послідовностей рослин — 1 566 998; бар-код послідовностей грибів та інших організмів — 1 413 651.

Щодо бар-коду існує багато думок, як позитивних, так і негативних, проте всі сходяться на думці, що біорізноманіття живих організмів набагато більше, ніж ми уявляємо, і бар-код ініціатива виводить дослідження біорізноманіття на вищий рівень. Більше інформації про бар-код ініціативу та систему BOLD можна дізнатися на сайті info@boldsystem.org.

6.7. МОЛЕКУЛЯРНА ФІЛОГЕНІЯ ТА ПРИХОВАНЕ РІЗНОМАНІТТЯ

Мікрводорості традиційно класифікували згідно з морфологічними та цитологічними ознаками вегетативних стадій їх життєвого циклу. Молекулярна філогенія змінила уявлення про класичну систематику водоростей. Філогенетичний аналіз рибосомальних генів показав, що морфологічна кон-

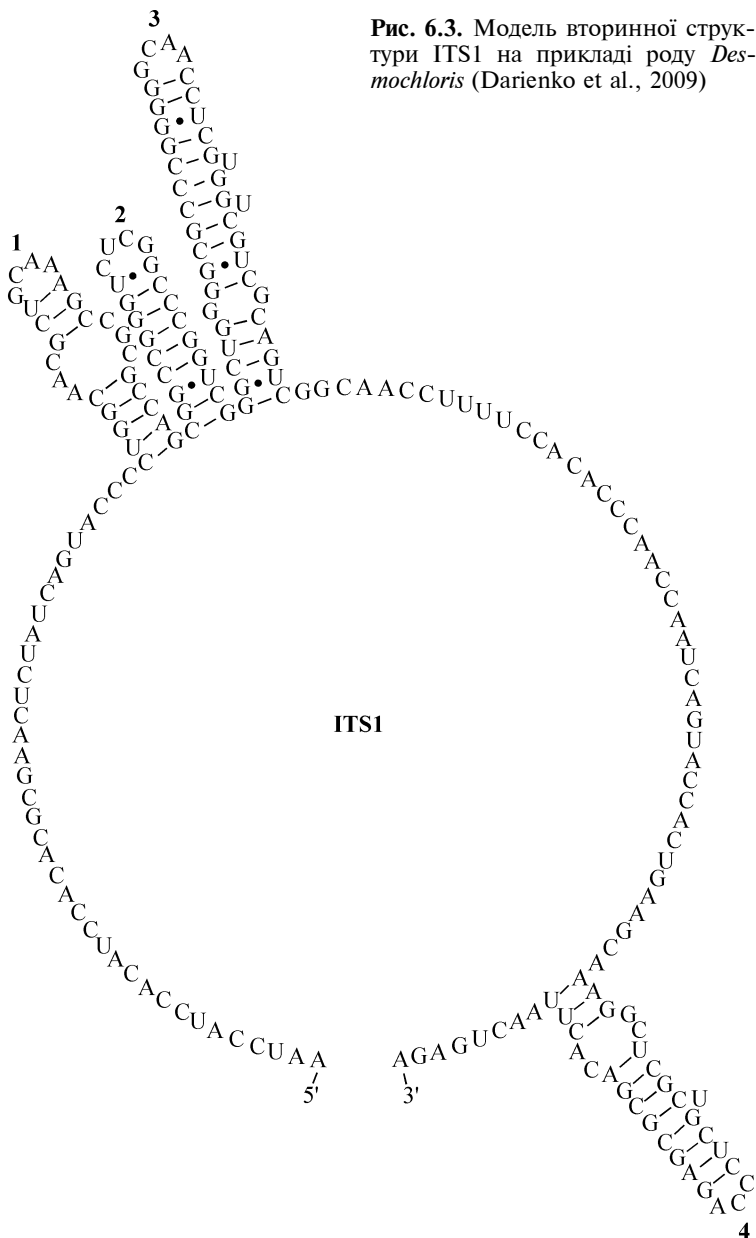


Рис. 6.3. Модель вторинної структури ITS1 на прикладі роду *Desmochloris* (Darienko et al., 2009)

цепція є штучною і більшість родів та класів мікрowodоростей потребують нової критико-таксономічної ревізії (Lewis, McCourt, 2004; Pröschold, Leli-aert, 2007; Friede, Rybalka, 2012; Zeliart et al., 2012). Найкращими маркерами, які відображають структуру на родовому рівні, є 18S рДНК (SSU). Найкращим маркером, який відображає структуру на рівні виду у зелених водоростей, вибрано ITS1- (рис. 6.3) і ITS2-регіони (рис. 6.4). ITS2-

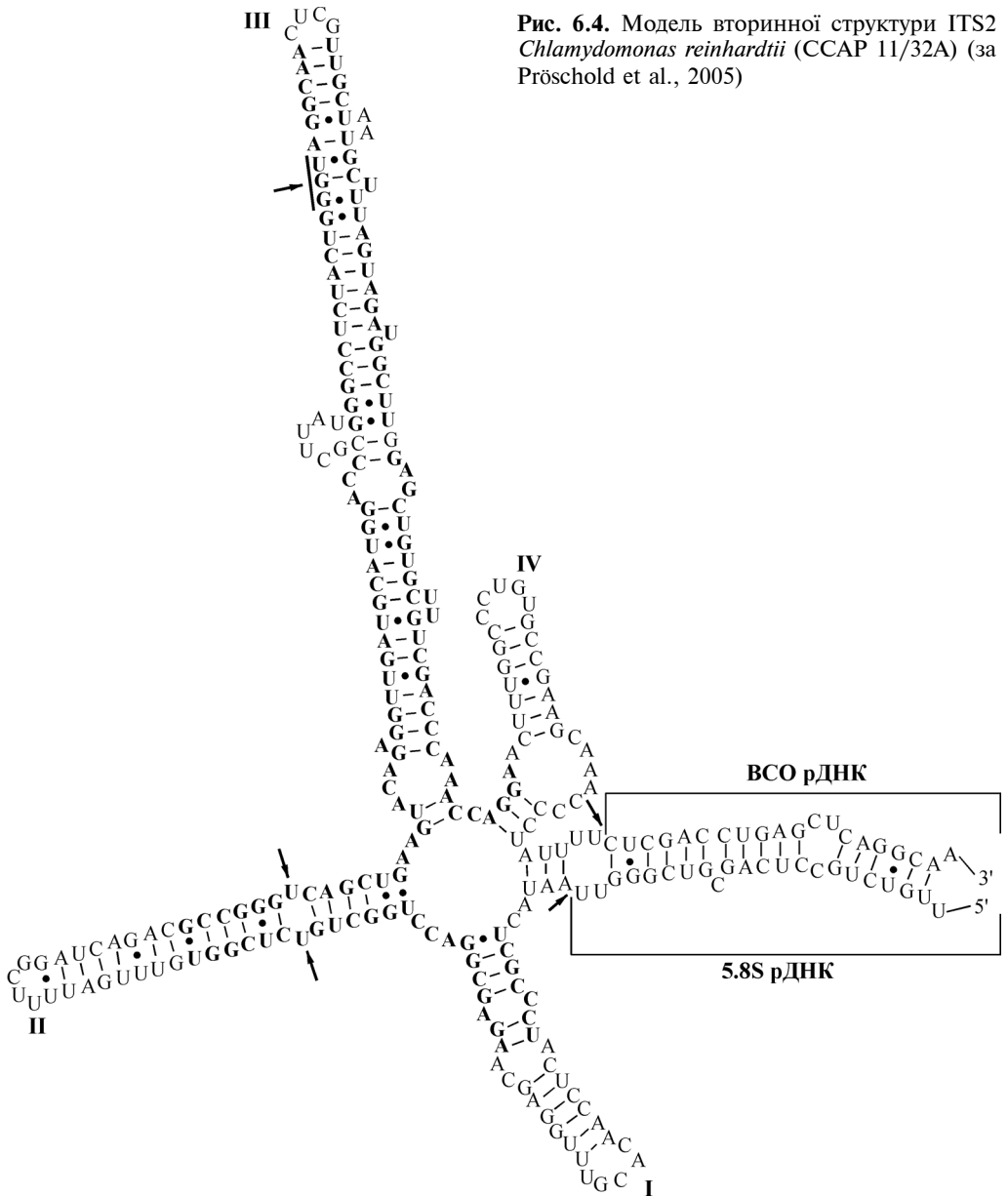


Рис. 6.4. Модель вторинної структури ITS2 *Chlamydomonas reinhardtii* (CCAP 11/32A) (за Pröschold et al., 2005)

регіон має функцію розпізнати та зв'язати 5.8S та LSU під час РНК процесингу.

Найсучаснішим методом у молекулярній філогенії є використання ITS2 вторинної структури та компенсаторних змін нуклеотидів для встановлення меж виду. Вторинна структура ITS1 та ITS2 складається з петлі (loop) і геліксів (спіралей, helices). Концепцію компенсаторних змін нуклеотидів розробила А. Колеман (Coleman, 2000). Її суть полягає у тому, що 2 близь-

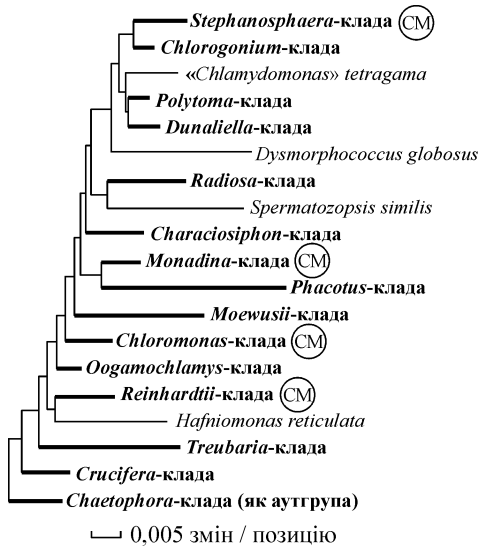


Рис. 6.5. Поліфілія родів *Chlamydomonas* і *Chloromonas* (CM) у традиційному розумінні, за філогенетичним аналізом SSU rDNA CW-групи класу *Chlorophyceae* (= *Chlamydothryxaceae* emend.), за Pröschold et al., 2001.

Потовщені лінії показують 100%-й рівень підтримки клад. У колах — кледи, які містять види з *Chlamydomonas*-подібною морфологією

ко споріднені види, які мають компенсаторні зміни нуклеотидів, у консервативних регіонах ITS2 не можуть утворити зиготу (див. рис. 6.2). І навпаки, якщо види в процесі статевого розмноження здатні утворити зиготу, то їх консервативні регіони ідентичні й компенсаторні зміни нуклеотидів відсутні.

Більшість еукаріотичних наземних водоростей зосереджена у двох

класах зелених водоростей — *Chlorophyceae* та *Trebouxiophyceae*. Молекулярна філогенія SSU рДНК послідовностей показала, що майже всі традиційні роди *Chlorophyceae* є поліфілетичними. Водночас ґрунтові водорості є майже в усіх кладах (рис. 6.5).

Філогенетичний аналіз SSU rDNA показав, що традиційні роди *Chlamydomonas* Ehrenberg і *Chloromonas* Gobi є поліфілетичними. Види обох родів належать до 8 незалежних ліній в межах класу *Chlorophyceae*. Шість з них містять види, які були ізольовані із наземних біотопів. Одна з ліній має переважно наземні види і була описана як окремий рід *Lobochlamys* Pröschold, Marin, Schlösser et Melkonian (рис. 6.5).

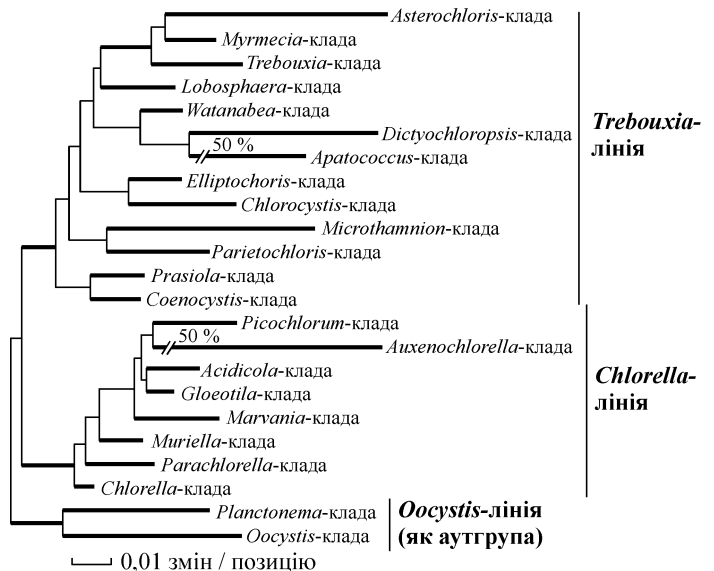


Рис. 6.6. Молекулярна філогенія класу *Trebouxiophyceae* за SSU рДНК. Наземні водорості представлені в усіх кладах *Trebouxiia*-лінії та *Auxenochlorella*-, *Marvania*-, *Muriella*-, *Chlorella*-кладах *Chlorella*-лінії

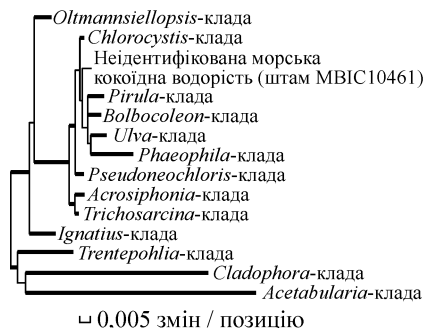


Рис. 6.7. Молекулярна філогенія класу Ulvophyceae за SSU рДНК

«*Codiolum*» стадія у життєвому циклі = *Codiolophyceae* emend.

Більшість еусубаеральних водоростей належать до *Trebouxia*-лінії класу Trebouxiophyceae, і лише декілька водоростей — до *Chlorella*-лінії (рис. 6.6).

У класі Ulvophyceae наземні водорості знаходяться в 4 лініях: *Chlorocystis*-клада (*Desmochloris* Watanabe, Kuroda et Maiwa), *Pirula*-клада (*Dilabifilum* Tschermak-Woess та *Pseudendoclonium* Wille), *Trichosarcina*-клада (раніше хлоросарцинальні водорості з 4-джутиковими зооспорами) та *Trentepohlia*-клада (*Trentepohlia* Martius, *Phycopeltis* Millardet, *Printzina* Thompson et Wujek) (рис. 6.7).

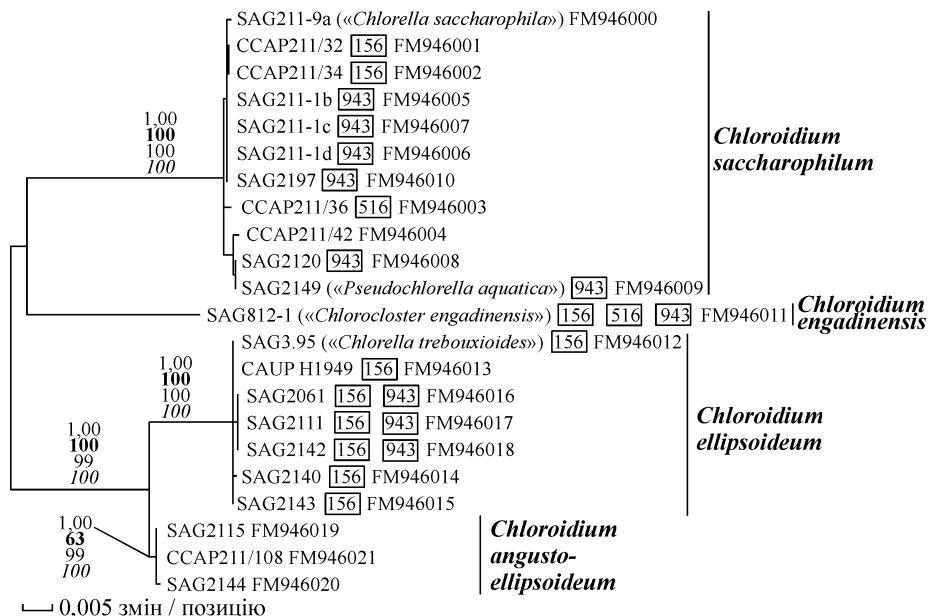


Рис. 6.8. Молекулярна філогенія роду *Chloroidium* Nadson, побудована на основі SSU та ITS rDNA за методом максимальної подібності (ML).

В основу покладено набір даних з 2500 вирівняних позицій 22 таксонів. Для побудови застосовано пакет програм RAUP 4.0b10 з використанням GTR моделі з пропорцією незмінних сайтів $I = 0,86$. Рівень басового наближення (MB) ($>0,95$; жирний курсив) з використанням коваріаційної моделі (5 млн генерацій) та рівень бутстрепів ($>50\%$) максимальної подібності (ML) (з використанням GTR + I моделі, 100 реплік; жирний шрифт), споріднено-поєднувальний (NJ) (з використанням GTR + I моделі, 1000 реплік; світлий шрифт) та максимальної економії (MP) (1000 реплік; курсив). Положення інтронів позначено в прямокутниках

Більшість родів, які належать до класів Trebouxiophyceae та Ulvophyceae, є поліфілетичними. Наприклад, традиційний рід *Chlorella Beijerinck*, який раніше включав 11 видів, нині поділено між 2 класами — Trebouxiophyceae та Chlorophyceae. Дев'ять видів, що потрапили до класу Trebouxiophyceae, являють собою, як мінімум, 5 окремих родів.

Наприклад, три види *Chlorella* — *Chl. ellipsoidea* Gerneck, *Chl. saccharophila* (Krüger) Migula, *Chl. angusto-ellipsoidea* Hanagata et Chihara являють собою незалежну монофілогенетичну лінію, яка, згідно з правилами МБКН, має назву *Chloroidium* Nadson (рис. 6.8). До цього роду потрапила також водорість, що була описана як представник жовтозелених водоростей — *Chlorocloster* Pascher. Види роду характеризуються високою морфологічною, але консервативною генетичною пластичністю (рис. 6.9, 1—4, див. вклейку) (Darienکو et al., 2010).

Інший приклад — новий вид роду *Desmochloris*. Штам був ізольований із ґрунтів Намібії. На основі морфології не можна було точно встановити, до якого роду належить ця водорість. Було припущено, що ця водорість подібна до роду *Pseudendocloniopsis* Vischer, хоча має 2-джгутикові зооспори. Молекулярно-філогенетичний аналіз SSU показав, що водорість є новим видом роду *Desmochloris* (рис. 6.9, див. вклейку). Наявність компенсаторних замін нуклеотидів та аналіз вторинної структури ITS2 підтвердили виділення нового виду (Darienکو et al., 2009).

A BRIEF REVIEW OF THE COMMONLY USED MOLECULAR-PHYLOGENETIC MARKERS IN THE TAXONOMY OF GREEN ALGAE

Microalgae are traditionally classified according to morphological and cytological characters of vegetative stages in their life cycle. Phylogenetic analyses of ribosomal genes (SSU and ITS rDNA sequences) have demonstrated that this morphological concept is artificial for most of microalgal genera and needs to be revised (Lewis, McCourt, 2004; Pröschold, Leliaert, 2007; Leliaert et al., 2012; Friedl, Rybalka, 2012).

Coleman (2000) showed that compensatory base changes (CBCs) in secondary structures of ribosomal DNA sequences (SSU and ITS) are characteristic for genera and species and can be used for taxonomic revisions as genetic signatures. She developed new generic and species concepts (Z-clade and CBC-clade concept) based on CBCs in ITS sequences (genetic signatures) compared with the mating ability of species. In contrast to the biological species concept (*sensu* Mayr, 1948), strains of the same Z-clade form zygotes, but neither they can germinate or are able to produce fertile F1 generations. Biological species or members of the same Z-clade have identical ITS rDNA sequences. Therefore, ITS sequences are an ideal tool for evolutionary comparisons especially at the biological species level (Coleman, 2003).

Most of the eukaryotic terrestrial algae are placed into different lineages of the two classes Chlorophyceae and Trebouxiophyceae. Molecular phylogeny of SSU rDNA sequences demonstrated that almost all traditional genera of the Chlorophyceae are polyphyletic, whereas most of the phylogenetic clades contain terrestrial green algae. For example, the traditional genera *Chlamydomonas* and *Chloromonas* widely distributed in terrestrial habitats belong to eight independent lineages within the Chlorophyceae based on phylogenetic analyses of SSU rDNA sequences. One of those lineages contains mostly terrestrial species and was described as separate genus *Lobochlamys* Pröschold, Marin, Schlösser et Melkonian.

Most of the eusubaeial algae belong to the *Trebouxia*-lineage class Trebouxiophyceae and only few to *Chlorella*-lineage. In contrast, the Ulvophyceae contain only a small number of terrestrial algae. They belong to the four clades: *Chlorocystis*-clade (*Desmochloris* Watanabe, Kuroda et Maiwa), *Pirula*-clade (*Dilabifilum* Tschermak-Woess and *Pseudendoctonium* Wille), *Trichosarcina*-clade (previously quadriflagellated chlorosarcinalean algae and *Trentepohlia*-clade (*Trentepohlia* Martius, *Phycopeltis* Millardet, *Printzina* Thompson et Wujek). The genera belonging to Trebouxiophyceae and Ulvophyceae are mostly polyphyletic. For example, genus *Chlorella* Beijerinck, previously containing eleven species, now

subdivided into two classes — Trebouxiophyceae and Chlorophyceae. Species, which belong to Trebouxiophyceae, belong to five independent lineages. For example, three species of *Chlorella* (*C. ellipsoidea* Gerneck, *C. saccharophila* (Krüger) Migula, and *C. angusto-ellipsoidea* Hanagata et Chihara) represented a separate genus *Chloroidium* Nadson (Darienko et al., 2010).

Studies of soil algae collected in South-West Africa (Namibia) revealed a new species of *Desmochloris* (Ulvophyceae). Phylogenetic analysis of SSU rDNA and the presence of compensatory base changes in the ITS2 secondary structure supported the establishment of this new species (Darienko et al., 2009).

Using molecular phylogenetic data and ITS2 secondary structures discovered hidden diversity of terrestrial algae.

На прикладі наземних спорових рослин, зокрема лишайників, мікроскопічних міцеліальних і чорних дріжджеподібних грибів, наземних та симбіотичних водоростей, показано можливості використання сучасних методів молекулярної філогенії з метою їх таксономічної ревізії.

Виявлено монофілетичні групи ксанторіодних лишайників родини телосхістових за ядерною та мітохондріальною ДНК, що корелюють з даними щодо морфологічних, анатомічних та біохімічних особливостей цієї групи грибів.

Запропоновано оригінальну філогенетичну класифікацію листуватих лишайників родини *Teloschistaceae* на основі аналізу видового різноманіття лишайників цієї групи в масштабі земної кулі, а також наведено таблицю визначення всіх родових груп цієї родини.

Результати філогенетичного аналізу ксанторіодних лишайників родини телосхістових за даними послідовностей ITS1/ITS2-ділянки ядерної та 12S SSU мітохондріальної ДНК підтвердили родовий статус «морфологічних» груп видів *Oxneria*, *Rusavskia*, *Josefpoeltia* та *Xanthozuendoza* (Fedorenko et al., 2009; Кондратюк и др., 2013).

Результати спеціальної ревізії морфологічних, анатомічних і хімічних ознак підтвердили родовий статус «молекулярних» груп видів *Gallowayella*, *Jesmurraya*, *Honeggeria*, *Massjukiella* та *Martinjahnsia*, що були виявлені як монофілетичні групи за філогенетичним аналізом даних щодо ядерної та мітохондріальної ДНК (Fedorenko et al., 2012; Кондратюк и др., 2013).

Положення роду *Letrouitia* разом із родами *Teloschistes* і *Josefpoeltia* ставить під сумнів існування окремої родини *Letrouitiaceae*.

На основі філогенетичного аналізу всіх наявних у генобанку даних щодо представників родини *Teloschistaceae* показано, що роди *Caloplaca*, *Fulgensia*, *Seirophora*, *Teloschistes*, *Rusavskia* тощо є поліфілетичними і потребують подальшої ревізії.

Високі рівні підтримки монофілетичних гілок, які включають групи видів *Caloplaca ferruginea*, *C. saxicola*, *C. ochracea*, *C. variabilis*, *C. regalis* і є значно віддаленими від *Caloplaca* s. str., засвідчують необхідність перегляду розуміння роду *Caloplaca* у цілому. Отже, наступним черговим завданням вивчення цієї групи лишайників є ревізія накипних представників родини *Teloschistaceae*.

У ході проведення філогенетичного аналізу представників родини телосхістових за ядерною та мітохондріальною ДНК, які були отримані у 2011 р., встановлено, що такі групи видів, як *Caloplaca flavorubescens*, *C. aurantia*, *C. trachyphylla* і *C. verruculifera*, займають відособлене положення від групи *Caloplaca cerina* (тобто роду *Caloplaca* s. str.) за ядерною та мітохондріальною ДНК. Останнє підтверджує наше припущення, що групи видів *C. flavorubescens* і *C. trachyphylla* утворюють окремі монофілетичні гілки у

філогенетичному дереві родини телосхістових, а також дає підстави до перегляду родового статусу вказаних груп.

Опубліковано 3 нові для науки види лишайників з групи *Caloplaca flavorubescens* — *C. kiewkaensis*, *C. trassii* та *C. ussuriensis*. Отримано оригінальні дані щодо біохімічних особливостей східноазійських представників групи *Caloplaca flavorubescens* та зроблено висновок щодо необхідності емендації (зміни об'єму розуміння) 3 східноазійських видів цієї групи.

Окремі види наведено вперше для східноазійських країн, наприклад, *Caloplaca oxneri*, *C. gordejevi* — вперше для Кореї. Крім того, понад 20 видів лишайників уперше наведено для Кореї та понад 10 — нових для Китаю.

На основі філогенетичного аналізу даних секвенування ядерної та мітохондріальної ДНК у 2011 р. підтверджено видовий статус понад 5 нових для науки видів родів *Caloplaca* (попередні назви: *Caloplaca* sp. kud1, *Caloplaca* sp. iva1 та *C. sp. leo1*), *Rusavskia* (попередня назва — *Rusavskia* sp. esf1) та *Letrouitita* (попередня назва — *Letrouitita* sp. jir1).

У огляді молекулярної філогенії і таксономії родини Physciaceae також наведено приклади застосування сучасних молекулярних методів до традиційної ліхенології, які ілюструють важливість молекулярної основи у вирішенні сумнівних питань таксономії. Коротко обговорено явище криптичних видів у ліхенології та у родині Physciaceae зокрема. Описано традиційну систематику родини Physciaceae та зв'язки між групами на опублікованих молекулярно-філогенетичних деревах; молекулярні маркери та доцільність їх використання для систематики лишайників на різних таксономічних рівнях; наведено приклад вирішених завдань за допомогою молекулярних методів — з'ясування таксономічного положення стерильного роду *Coscinocladium*, взаємозв'язок між видами у «парі видів» *Physcia aipolia* і *P. caesia*, підтримання описаних за молекулярними даними родів *Tetramelas* і *Endohyalina*; обговорено таксономічне положення і межі власне у родині Physciaceae з урахуванням показаних зв'язків із Caliciaceae. Спеціальну увагу сконцентровано на прикладі таксонів з «гібридними» ознаками родів *Rinodina* та *Buellia* у межах родини Physciaceae s.l.

Побудоване філогенетичне дерево, що генероване на основі послідовностей ділянок ITS та mtSSU рДНК накипних представників родини, переважно роду *Rinodina*, підтвердило розділення масиву даних на *Buellia*- і *Physcia*-групи. Аналіз виявив значну варіабельність характеристик, які традиційно використовують для систематики цієї групи, особливо для розділення родів *Buellia* і *Rinodina*. Показано, що тип аска узгоджується з розділенням даних на *Buellia*- і *Physcia*- групи, але жодна з інших характеристик, які традиційно застосовують у таксономії групи, включаючи тип ексципула і потовщення аскоспор, не були постійними у *Physcia*-групі. Зроблено припущення, що тип ексципула і характеристики аскоспор є динамічними ознаками у еволюції видів роду *Rinodina*. Результати роботи з молекулярної філогенії дали змогу підтримати дві таксономічні комбінації: *Endohyalina insularis* (syn. '*Rinodina*' *insularis*) і *Rinodina lindingeri* (syn. '*Buellia*' *lindingeri*). До того ж, було доведено доцільність повернення назви *Rinodina parvula* (синонім '*Buellia*' *parvula*).

У результаті філогенетичного аналізу за послідовностями ITS1/ITS2 ядерної ДНК мікроскопічні гриби, які за морфологічними ознаками раніше іден-

тифіковано як *Cladosporium sphaerospermum* та *C. cf. sphaerospermum*, віднесено до 3 видів: *C. sphaerospermum*, *C. halotolerans* і *C. cf. psyhrotolerans*. Ізоляти грибів, які за морфологічними ознаками ми зарахували до *C. cf. cladosporioides*, за даними філогенетичного аналізу належать до виду *C. pseudocladosporioides*. З виявлених видів 3 — *C. halotolerans*, — *C. psyhrotolerans* та *C. pseudocladosporioides*, наведено для України вперше. У подальшому доцільно провести комбінований філогенетичний аналіз досліджуваних ізолятів грибів за генами актину та 1-альфа гена фактора подовження зчитування, який є найнадійнішим за молекулярної ідентифікації видів роду *Cladosporium* (Strous, Groenewald, 2011).

За результатами філогенетичного аналізу, чорні дріжджеподібні гриби *Exophiala* sp. віднесено до виду *Exophiala alkalophila*, який наведено для України вперше.

Опрацювання порядку Klebsormidiales (Streptophyta) показало, що на цей час він включає роди *Klebsormidium*, *Interfilum*, *Hormidiella* та *Entransia*. Традиційно ці роди розглядали серед різних порядків Chlorophyta, і лише дані ультраструктури, підтверджені молекулярно-філогенетичними дослідженнями, показали їх місце серед стрептофітових водоростей. Проблемою розробки таксономії Klebsormidiales є ймовірність того, що донині окремі їх таксони перебувають у складі інших груп водоростей або ще не описані з природи, а також їх висока морфологічна пластичність.

Філогенетичний аналіз за геном 18S рДНК показав монофілетичність групи та спорідненість з Coleochaetales і Charales й іншими стрептофітами, а також вищими рослинами. Морфологічно подібні представники *Stichococcus*, *Koliella*, *Raphidonema*, *Gloeotila* не входять до складу Klebsormidiales. Близько спорідненими в межах порядку є *Klebsormidium* та *Interfilum*. *Hormidiella* і *Entransia* досить віддалені як між собою, так і від попередніх родів.

Усі представники Klebsormidiales мають значну кількість спільних ознак на ультратонкому та морфологічному рівнях. Зроблено висновок, що спільним для всіх представників порядку є поділ клітин за схемою, близькою до споруляції. Деталі ділення відрізняються у різних таксонів, що спричинює формування різноманітних морфологічних типів слані — ниток, поодиноких клітин, сарциноїдних пакетів тощо. Доказами такого поділу є Н- та шапінкоподібні фрагменти оболонки, а також деякі ультратонкі ознаки.

Hormidiella і *Entransia* репрезентують таксонами з незначною кількістю видів, ареал першого обмежується тропічними регіонами, другий вид — це рідкісна прісноводна водорість, відома з Північної Америки. *Klebsormidium* та *Interfilum* — близько споріднені парафілетичні таксони, що охоплюють значне різноманіття наземних і прісноводних водоростей. Єдності думок стосовно поняття виду, кількості таксонів у межах цих груп і філогенетично значущих морфологічних ознак на сьогодні немає: з одного боку, розглядають можливість об'єднання двох родів та наголошують на незначній кількості видів у них, з іншого — вважають, що існує різноманіття прихованих видів з однотипною морфологією та різнорідних генетично.

Характерними ознаками *Interfilum* є наявність чітких слизових обгортки у більшості видів, шапінко-, кільце- та ниточкоподібних залишків материнських оболонки і формування одноклітинної та сарциноїдної слані. Види цього роду — наземні водорості, крім 3 відомих видів, які виділяють за ITS-філогенією (*I. paradoxum*, *I. terricola*, *I. massjukiae*), ймовірно включають ще кілька.

Klebsormidium, що характеризується формуванням нитчастої слані, за ITS/*rbcL*-філогенією розділено на 5 чітких клад, які відповідають виділеним нами морфолого-генетичним групам. Ксерофітні лінії *Klebsormidium* представлені групами «Crenulatum / Mucosum» і «Desertus». Перша об'єднує таксони з найтовщими нитками (*K. crenulatum* і *K. mucosum*). Група «Desertus» — нова лінія серед *Klebsormidium*, що переважно об'єднує штами з аридних регіонів. Група «Bilatum / Elegans» репрезентує 2 близькі види (*K. bilatum* і *K. elegans*) з досить товстими, міцними нитками і розсіченим хлоропластом.

Групи «Flaccidum» та «Nitens» морфологічно досить подібні. Перша представляє переважно наземні види, характерні для помірних регіонів, з нитками середньої товщини та різним ступенем їх дезінтеграції. Серед неї можна виділити дві підгрупи, що об'єднують штами зі Східної та Західної Європи. Очевидно, західноєвропейська лінія групи «Flaccidum» містить типовий вид роду *K. flaccidum*.

Група «Nitens» еволюційно молода, очевидно нині в ній відбуваються процеси вищого видоутворення, через що філогенетичні дерева показують низьке розділення, особливо при ITS-аналізі. Загалом ці водорості репрезентують вологолюбну лінію, серед якої виділяють 5 основних морфотипів: «acidophilum» (прісноводні представники), «pseudointerfilum/dissectum» (одноклітинні, середньої товщини), «nitens-typical» (тонкі, одноклітинні), «pseudoflaccidum» (*K. flaccidum*-подібні, з ізодіаметричними клітинами), «fluitans» (з довгими, міцними, досить товстими нитками).

Загалом *Klebsormidiales* — імовірно еволюційно молода група, загальний космополітизм якої, широко визнаний в літературі, за детального дослідження, очевидно, буде спростований. Враховуючи значну морфологічну пластичність цих водоростей та високий рівень морфологічного паралелізму, напевно, за даними екофізіології буде визначена їх успішність у природі та виявлені ознаки, які можна буде використати у таксономії цієї групи водоростей.

Таксономічні дослідження представників роду *Trebouxia* беруть початок ще з кінця XIX ст. Численні морфологічні й молекулярно-філогенетичні дослідження показали, що рід *Trebouxia* не є гомогенним (Ahmadjian, 1960; Archibald, 1975; Tschermak-Woess, 1989). Незважаючи на те що результати морфологічних і молекулярно-філогенетичних досліджень нуклеотидних послідовностей ITS рДНК та I-актину дали змогу перенести 6 видів *Trebouxia* до роду *Asterochloris* (Škaloud, Peksa, 2010), у цілому систематика родів *Trebouxia* s. str. та *Asterochloris* потребує подальшої розробки. Дослідження видів цих родів ускладнено відсутністю чітких діаκριтичних ознак, на яких могли б ґрунтуватися ключі для визначення. Наведено аналіз морфологічних ознак (будови хлоропласта, структури піреноїда, типів колоній, положення ядра у зооспор, розмірів вегетативних клітин тощо), екологічних і фізіолого-біохімічних особливостей автентичних штамів роду *Trebouxia* s. str. На основі інтегрального підходу, тобто з урахуванням молекулярних, морфологічно-культуральних ознак та екологічних особливостей досліджуваних штамів, виділено 4 групи близьких видів (морфолого-генетичні групи): «Arboricola», «Impressa», «Corticola», «Simplex». Для визначення представників роду до певної морфолого-генетичної групи розроблено графічний ключ. У межах роду *Trebouxia* виділено групи з низьким («Corticola» та «Impressa») і підвищеним («Arboricola» та «Simplex») вмістом каротиноїдів, який тісно

пов'язаний з екологічними та фізіологічними особливостями представників цих груп, зокрема з їх траплянням у вільноіснуючому стані й географічним поширенням.

На основі проаналізованих морфологічних ознак, ультратонкої структури піреноїдів (Friedl, 1989) і клітинної стінки (König, Peveling, 1980), а також екологічних й фізіолого-біохімічних особливостей і молекулярно-філогенетичних даних (Škaloud, Peksa, 2010) автентичних штамів роду *Asterochloris* запропоновано виділення 3 морфолого-генетичних груп видів цього роду: «Irregularis», «Phycobiontica» та «Excentrica». Для визначення видів роду до певної морфолого-генетичної групи розроблено графічний ключ у вигляді таблиці. Питання щодо розмежування окремих видів усередині цих груп лишається остаточно не вирішеним, що пов'язано з мінливістю морфологічних ознак. Отже, їх визначення має ґрунтуватися на даних молекулярної філогенії.

Мікроводорості традиційно класифікували згідно з морфологічними та цитологічними ознаками вегетативних клітин. Філогенетичні аналізи рибосомальних генів (18S (SSU) та ITS рДНК) продемонстрували, що ця морфологічна концепція не є природною для більшості мікроводоростей і має бути відкорегована.

А.В. Колеман було показано, що компенсаторні заміни нуклеотидів у вторинній структурі рибосомальних послідовностей ДНК (SSU і ITS) є специфічними для окремих родів та видів і їх можна використовувати у таксономічних ревізіях як генетичні сигнатури. Дослідниця розробила нову родову й видову концепцію на основі компенсаторних заміни нуклеотидів у послідовностях ITS (генетичні сигнатури) порівняно зі здатністю видів до схрещування. Виявлено, що біологічні види мають ідентичні послідовності ITS рДНК, тому цей маркер є надійним засобом для еволюційних порівнянь, особливо на рівні біологічних видів.

Більшість еукаріотичних наземних водоростей входять у різні лінії двох класів Chlorophyta — Trebouxiophyceae та Chlorophyceae. Молекулярна філогенія на основі послідовностей 18S рДНК продемонструвала, що майже всі традиційні роди Chlorophyceae поліфілетичні. Так, традиційні роди *Chlamydomonas* та *Chloromonas* розподіляються між 8 незалежними лініями на основі аналізу 18S рДНК. З використанням молекулярно-філогенетичних методів був описаний рід *Lobochlamys*, що включає переважно наземні види.

Більшість аерофітних водоростей належать до лінії Trebouxiia класу Trebouxiophyceae та лише кілька — до лінії Chlorella, тоді як клас Ulvophyceae містить лише незначну кількість наземних водоростей. Вони належать до чотирьох філогенетичних ліній: *Chlorocystis*-клада, *Pirula*-клада, *Trichosarcina*-клада та *Trentepohlia*-клада. Роди, що належать до Trebouxiophyceae та Ulvophyceae, в більшості є поліфілетичними. Види класичного роду *Chlorella* розподілилися між класами Trebouxiophyceae та Chlorophyceae, згідно з молекулярно-філогенетичними даними; три з них були описані як види роду *Chloroidium*.

Використання молекулярно-філогенетичних даних і вторинної структури ITS2 відкриває приховане різноманіття наземних водоростей. Так сталося під час вивчення ґрунтових водоростей Південно-Західної Африки, в результаті якого був описаний новий вид роду *Desmochloris* (Ulvophyceae). Філогенетичні аналізи на основі 18S рДНК і наявність компенсаторних заміни нуклеотидів у вторинній структурі ITS2 підтвердили виділення цього виду.

Алехова Т.А., Александрова А.В., Загустина Н.А. и др. Микроскопические грибы на российском сегменте международной космической станции // Микология и фитопатология. — 2009. — **43**, вып. 5. — С. 377—387.

Альбертс Б., Брей Д., Левис Дж. и др. Молекулярная биология клетки. — М.: Мир, 1994. — Т. 2. — 539 с.

Андреева В.М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). — СПб: Наука, 1998. — 351 с.

Біохімія червоних водоростей / О.Г. Судына, Є.І. Шнюкова, П.О. Мушак та ін. — К., 2007. — 320 с.

Бойко М.Ф., Войтюк Ю.А., Кондратюк С.Я., Костиков И.Ю. Участие бессосудистых растений в мутации днепровских песков // Проблемы общей и молекулярной биологии. Вып. 3. — Киев: Вища шк., 1984. — С. 78—82.

Власов Д.Ю. Микромицеты в литобионтных сообществах: разнообразие, экология, эволюция, значение: Автореф. д-ра биол. наук. — СПб, 2008. — 36 с.

Власов Д.Ю., Зеленская М.С., Сафронова Е.В. Микобиота каменистого субстрата в городской среде // Микология и фитопатология. — 2004. — **38**, вып. 4. — С. 13—22.

Власов Д.Ю., Горбунов Г.А., Крыленков В.А. и др. Микромицеты из районов расположения полярных станций в Западной Антарктике // Там же. — 2006а. — **40**, вып. 3. — С. 202—211.

Власов Д.Ю., Золотарев А.А., Савченко А.И. и др. Микромицеты в месторождениях песчаников в Нижней Силезии и Свентокшиских горах (Польша) // Там же. — 2006б. — **40**, вып. 6. — С. 469—474.

Войцехович А.А., Кашеваров Г.П. Пигменты фотосинтетического аппарата зеленых водорослей-фотобионтов лишайников // Альгология. — 2010. — **20**, № 3. — С. 287—299.

Войцехович А.А., Михайлюк Т.И., Дариенко Т.М. Фотобионты лишайников. 1. Разнообразие, экологические особенности, взаимоотношения и пути совместной эволюции с микобионтом // Там же. — 2011а. — **21**, № 1. — С. 3—26.

Войцехович А.А., Михайлюк Т.И., Дариенко Т.М. Фотобионты лишайников. 2. Происхождение и корреляция с микобионтом // Там же. — 2011б. — **21**, № 2. — С. 151—177.

Войцехович А.О., Михайлюк Т.И., Дариенко Т.М. Водорості наземних місцезростань хребта Карагач (Карадазький природний заповідник (Україна)) // Зб. наук. праць, присв. 95-річчю Карадазької наук. станції та 30-річчю Карадазького природн. заповідника НАН України / Під ред. А.В. Гаєвської, А.Л. Морозової. — Севастополь: Екосі-Гідрофізика, 2009. — С. 50—60.

Голлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. — Л.: Наука, 1969. — 228 с.

Гудвин Т., Мерсер Э. Введение в биохимию растений. — М.: Мир, 1986. — Т. 1. — 392 с.

Дариенко Т.М., Войцехович А.О., Кондратюк С.Я. Фотобионты деяких представників родини Teloschistaceae // Укр. ботан. журн. — 2004. — **61**, № 2. — С. 49—59.

- Демченко Э.Н., Михайлюк Т.И., Рыбчинский О.В.* Почвенные водоросли основных стадий вторичной сукцессии на правобережном массиве Каневского природного заповедника (Украина) // Альгология. — 1998. — **8**, № 4. — С. 400—410.
- Жданова Н.Н., Василевская А.И.* Меланинсодержащие грибы в экстремальных условиях. — Киев: Наук. думка, 1988. — 196 с.
- Карпенко Ю.В.* Екологічна характеристика мікроміцетів, що виявили ознаку позитивного радіотропізму: Автореф. канд. біол. наук. — К., 2003. — 19 с.
- Кондратюк С.Я.* Определитель лишайников России. Вып. 9. Фуцидеевые, Телосхистовые / Под ред. М.П. Андреева, Е.Г. Ромс / Кондратюк С.Я., Макарова И.И., Окснер А.Н., Ходосовцев А.Е. — СПб: Наука, 2004. — 339 с.
- Кондратюк С.Я., Федоренко Н.Н., Джеонг М.-Х. и др.* Молекулярная филогения и изменения в современной классификации лишайников семейства телосхистовых (Teloschistaceae, Ascomycota) // Проблемы экспериментальной ботаники. IX Купревичские чтения. — Минск: Отд-ние биол. наук НАН Беларуси, 2013. — С. 5—74.
- Кондратюк Т.О.* Біопшкодження виробів і матеріалів, спричинені мікроскопічними грибами // Геохімічна діяльність мікроорганізмів та її прикладні аспекти: Навч. посібник / Козлова І.П., Радченко О.С., Степура Г.Г., Кондратюк Т.О. — К.: Наук. думка, 2008. — С. 403—435.
- Кондратюк Т.О.* Вплив низькочастотного ультразвуку на життєздатність мікроскопічних грибів-деструкторів кіноплівки // Фізика живого. — 2010а. — **18**, № 3. — С. 93—98.
- Кондратюк Т.А.* Биопленка на синтетических полимерных материалах в условиях повышенной влажности помещений // Иммунопатология. Аллергология. Инфектология. — 2010б. — № 1. — С. 65—66.
- Костиков И.Ю., Рыбчинский О.В.* Наземные альгогруппировки псамофитного сукцессионного ряда острова Шелестов (Каневский заповедник, Украина) // Альгология. — 1995. — **5**, № 4. — С. 363—374.
- Костіков І.Ю., Джаган В.В., Демченко Е.М. та ін.* Ботаніка. Водорості та гриби / Під заг. ред. І.Ю. Костікова. — К.: Арістей, 2006. — 473 с.
- Костіков І.Ю., Романенко П.О., Демченко Е.М. та ін.* Водорості ґрунтів України: історія та методи досліджень, система, конспект флори / Під ред. С.Я. Кондратюка, Н.П. Масюк. — К.: Фітосоціоцентр, 2001. — 300 с.
- Котлов Ю.В.* *Rinodina* (Ach.) Grey // Определитель лишайников России. Т. 10 / Под ред. Н.С. Голиковой. — СПб: Наука, 2008. — С. 309—360.
- Марфенина О.Е., Фомичева Г.М.* Потенциально патогенные мицелиальные грибы в среде обитания человека. Современные тенденции // Микология сегодня / Под ред. Ю.Т. Дьякова, Ю.В. Сергеева. — 2007. — Т. 1. — С. 235—266.
- Массальський А.* Ультроструктурні дослідження водоростей та продуктів їх секретії в розвитку сучасних таксономічних та гідробіологічних концепцій: Автореф. дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2002а. — 40 с.
- Массальський А.* Ультроструктурні дослідження водоростей та продуктів їх секретії в розвитку сучасних таксономічних та гідробіологічних концепцій // Дис. ... д-ра біол. наук. — К., 2002б. — 229 с.
- Масюк Н.П.* Різноманітність способів ділення клітин еукаріотичних водоростей та принципи її класифікації // Укр. ботан. журн. — 1997. — **54**, № 3. — С. 221—231.
- Масюк Н.П.* Эволюционные аспекты морфологии эукариотических водорослей. — Киев: Наук. думка, 1993. — 232 с. + 24 с. ил.
- Масюк Н.П., Демченко Э.Н.* Новый тип деления клеток у хламидомонадовых водорослей (Chlamydomonadaceae, Chlorophyta) // Альгология. — 2001. — **11**, № 3. — С. 298—310.
- Методи експериментальної мікології:* Справочник. — Киев: Наук. думка, 1982. — 583 с.
- Михайлюк Т.І.* Еусубаеральні водорості Канівського природного заповідника (Україна) // Укр. ботан. журн. — 1999. — **56**, № 5. — С. 507—514.
- Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М.* Водорості наземних екосистем НПП «Гуцульщина» // Національний природний парк «Гуцульщина». Рослинний світ / Під ред. В.А. Соломахи та І.І. Чорней. — К.: Фітосоціоцентр, 2011. — С. 142—151.

- Мошкова Н.О. Улотриксові водорості — Ulotrichales. Кладофорові водорості Cladophorales. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. 6. — К.: Наук. думка, 1979. — 498 с.
- Новое в систематике и номенклатуре грибов / Под ред. Ю.Т. Дьякова, Ю.В. Сергеева. — М.: Медицина для всех, 2003. — 496 с.
- Павличенко А.К. Еколого-фізіологічні та морфологічні особливості мікроскопічних грибів, виділених з приміщень 4-го блока Чорнобильської: Автореф. ... канд. біол. наук. — К., 2009. — 19 с.
- Починок Х.Н. Методы биохимического анализа растений. — Киев: Наук. думка, 1976. — 334 с.
- Разнообразие водорослей Украины / Под ред. С.П. Вассера, П.М. Царенко // Альгология. — 2000. — 10, № 4. — 309 с.
- Романюк Н.Д., Цвілинюк О.М., Микієвич І.М., Терек О.І. Фізіологія рослин: Навч. посібник. — Львів, 2005. — 160 с.
- Рудина Л.О. Кон'югати — Conjugatophyceae. Ч. 3. Зигнемові — Zygnematales // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. 8. — К.: Наук. думка, 1988. — 204 с.
- Саттон Д., Фотергилл А., Ринальди М. Определитель патогенных и условно-патогенных грибов: Пер. с англ. К.Л. Тарасова, Ю.Н. Ковалева / Под ред. И.Р. Дорожкой. — М.: Мир, 2001. — 468 с.
- СП 1.3.2322-08. Санитарно-эпидемиологические правила «Безопасность работы с микроорганизмами III—IV групп патогенности (опасности) и возбудителями паразитарных болезней». — М., 2008. — 15 с.
- Томин М.П. Определитель корковых лишайников европейской части СССР. — Минск: Изд-во АН БССР, 1956. — 532 с.
- Ширшикова Г.Н., Ладыгин В.Г. Снижение устойчивости клеток α -каротиновых мутантов *Chlamydomonas reinhardtii* Dang. к действию УФ-излучения // Альгология. — 1993. — 3, № 4. — С. 47—51.
- Юнгер В.П., Мошкова Н.О. Едогонієві водорості — Oedogoniales // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. 7. — К.: Наук. думка, 1993. — 411 с.
- Ahmadjian V. The taxonomy and physiology of lichen algae and problems of lichen synthesis // PhD. Thesis. — Cambridge, Mass: Harvard Univ., 1959. — 300 p.
- Ahmadjian V. Some new and interesting species of *Trebouxia*, a genus of lichenized algae // Amer. J. Bot. — 1960. — 47. — P. 677—683.
- Ahmadjian V., Jacobs J.B. The ultrastructure of lichens. III. *Endocarpon pusillum* // Lichenologist. — 1970. — 4. — P. 268—270.
- Ahmadjian V., Jacobs J.B. Relationship between fungus and alga in the lichen *Cladonia cristatella* Tuck. // Nature. — 1981. — 289. — P. 169—172.
- Ahmadjian V. Algal/fungal symbioses // Progress in Phycological Research. Vol. 1 / Eds F.E. Round, D.J. Chapman. — Amsterdam: Elsevier Biomed. Press, 1982. — P. 179—233.
- Ahmadjian V. The lichen alga *Trebouxia*: does it occur free-living? // Pl. Syst. Evol. — 1987. — 158. — P. 243—247.
- Ahmadjian V. The Lichen Symbiosis. — New York: John Wiley and Sons, Inc., 1993. — 250 p.
- Ahmadjian V., Jacobs J.B., Russell L.A. Scanning electron microscope study of early lichen synthesis // Science. — 1978. — 200. — P. 1062—1064.
- Ainsworth and Bisby's Dictionary of the Fungi / Eds P.M. Kirk et al. — 9th ed. — Wallingford: CABI Publ., 2001. — 655 p.
- Alberts B., Johnson A., Walter P. et al. Molecular Biology of the cell. — Taylor & Francis, 2008. — 1600 p.
- Archibald P.A. *Trebouxia* de Puymaly (Chlorophyceae, Chlorococcales) and *Pseudotrebouxia* gen. nov. (Chlorophyceae, Chlorococcales) // Phycologia. — 1975. — 14. — P. 125—137.
- Arnold F. Lichenologische Ausflüge in Tirol. 28. Wolkenstein. Verhandlungen der Kaiserlich-Königlichen Zoologisch-Botanischen Gesellschaft in Wien. — 1896. — Bd. 46. — S. 112—122.
- Arup U. A new taxonomy of the *Caloplaca citrina* group in the Nordic countries, except Iceland // Lichenologist. — 2006. — 38. — P. 1—20.

- Arup U., Grube M. Where does *Lecanora demissa* (Ascomycota, Lecanorales) belong? // *Ibid.* — 1999. — **31**. — P. 419–430.
- Badali H., Gueidan C., Najafzaden M.J. et al. Biodiversity of Cladophialophora // *Studies in Mycology*. — 2008. — **61**. — P. 175–191.
- Bačkor M., Hudák J., Ziegler W., Bačkorová M. Methods for isolation and cultivation of the eukaryotic lichen photobionts — looking for a general method. A review // *Thaiszia — J. Bot., Košice*. — 1998. — **8**. — P. 1–6.
- Beck A. Photobiont inventory of a lichen community growing on heavy-metal-rich rock // *Lichenologist*. — 1999. — **31**, N 5. — P. 501–510.
- Beck A. Selektivität der Symbionten schwermetalltoleranter Flechten. — München: Ludwig-Maximilians-Universität; Fischer GmbH, 2002. — 196 S.
- Beck A., Friedl T., Rambold G. Selectivity of photobiont choice in a defined lichen community: inferences from cultural and molecular studies // *New Phytol.* — 1998. — **139**. — P. 709–720.
- Beck A., Kasalicky T., Rambold G. Myco-photobiontal selection in a Mediterranean cryptogam community with *Fulgensia fulgida* // *Ibid.* — 2002. — **153**. — P. 317–326.
- Beck A., Koop H.U. Analysis of the Photobiont population in lichens using a single-cell manipulator // *Symbiosis*. — 2001. — **31**. — P. 57–67.
- Beck A., Kasalicky T., Rambold G. Myco-photobiontal selection in a Mediterranean cryptogam community with *Fulgensia fulgida* // *New Phytologist*. — 2002. — **153**. — P. 317–326.
- Becker B., Marin B. Streptophyte algae and the origin of embryophytes // *Ann. Bot.* — 2009. — **103**. — P. 999–1004.
- Beiggi S., Piercey-Normore M.D. Evolution of ITS ribosomal RNA secondary structures in fungal and algal symbionts of selected species of *Cladonia* sect. *Cladonia* (Cladoniaceae, Ascomycotina) // *J. Mol. Evol.* — 2007. — **64**. — P. 528–542.
- Bensch K., Groenewald J.Z., Djuksterhuis J. et al. Species and ecological diversity within the *Cladosporium cladosporioides* complex (Davidiellaceae, Capnoides) // *Studies in Mycology*. — 2010. — **67**. — P. 1–94.
- Bhattacharya D. An introduction to algal phylogeny and phylogenetic methods // *Origins of algae and their plastids* / Ed. B. Bhattacharya — Wien; New York: Springer, 1997. — P. 1–13.
- Bhattacharya D., Medlin L. Algal phylogeny and the origin of land plants // *Plant Physiology*. — 1998. — **116**. — P. 9–15.
- Bhattacharya D., Friedl T., Damberger S. Nuclear-encoded rDNA group I introns: origin and phylogenetic relationships of insertion site lineages in the green algae // *Mol. Biol. Evol.* — 1996. — **13**. — P. 978–989.
- Bhattacharya D., Surek B., Rüsing M., Damberger S. Group I introns are inherited through common ancestry in the nuclear-encoded rRNA of Zygnematales (Charophyceae) // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*. — 1994. — **91**. — P. 9916–9920.
- Biological soil crusts: structure, function and management* / Eds J. Belnap, O. Lange // *Ecol. Studies*. — 2001. — **150**. — 503 p.
- Blaha J., Baloch E., Grube M. High photobiont diversity associated with the euryoecious lichen-forming ascomycete *Lecanora rupicola* (Lecanoraceae, Ascomycota) // *Biol. J. Linn. Soc.* — 2006. — **88**(2). — P. 283–293.
- Blum O.B., Kashevarov G.P. The DNA homologies as a proof of the legitimacy of the establishment of the lichen genera *Lassalia* Merat and *Umbilicariaceae* // *Dokl. Akad. Nauk UkrSSR. Ser. B*. — 1986. — P. 61–64.
- Bock C., Krienitz L., Pröschold T. Taxonomic reassessment of the genus *Chlorella* (Trebouxiophyceae) using molecular signatures (barcodes), including description of seven new species // *Fottea*. — 2011. — **11**(2). — P. 293–312.
- Bold H.C., Wynne M.J. *Introduction to the algae. Structure and Reproduction*. — New York: Prentice Hall, Engewood Cliffs, 1985. — 720 p.
- Bourrelly P. *Les algues d'eau douce. 1. Les algues vertes*. — Paris: N. Boubée, 1966. — 511 p.
- Braun U., Crous P.W., Dugan F.M. et al. Phylogeny and taxonomy of cladosporium-like hyphomycetes, including *Davidiella* gen. nov., the teleomorph of *Cladosporium* s. str. // *Mycological progress*. — 2003. — **2**. — P. 3–18.
- Brown D.H., Hooker T.N. The significance of acidic lichen substance in the estimation of chlorophyll and phaeophytin in lichens // *New Phytol.* — 1997. — **78**. — P. 617–624.

- Brunnthaler J.* Protococcales / Ed. A. Pascher. Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz Heft 5. — Jena: Gustav Fischer Verlag, 1915.— S. 52—205.
- Bubrick P., Galun M., Frensdorff A.* Observations on free-living *Trebouxia* de Puymaly and *Pseudotrebouxia* Archibald, and evidence that both symbionts from *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. can be found free-living in nature // New Phytologist. — 1984. — **97**. — P. 455—462.
- Büdel B., Darienko T., Deuschewitz K. et al.* Southern African biological soil crusts are ubiquitous and highly diverse in drylands, being restricted by rainfall frequency // Microb. Ecol. — 2009. — **57**. — P. 229—247.
- Büdel B., Deuschewitz K., Dojani S. et al.* Biological soil crusts along the Biota Southern Africa transects // Biodiversity in South Africa. 2. Patterns and processes at regional scale / Eds N. Jürgens, U. Schmiedel. — Göttingen; Windhoek: Klaus Hess Publ., 2010. — P. 93—99.
- Calatayud V., Atenza V., Barreno E.* Lichenicolous fungi from the Iberian Peninsula and the Canary Islands // Mycotaxon. — 1995. — **55**. — P. 363—382.
- Chodat R., Topali C.* Un paradoxe algologique // Bull. Soc. Bot. Genève 2 sér. — 1922. — **13**. — P. 66—74.
- Clauzade G., Roux C.* Likenoj de Oksidentna Eüropo. Illustrita determinlibro // Bull. de la Société Botanique de Centre-Quest. Nouvelle sér. — 1985. — Numero spec. 7. — P. 1—893.
- Clemente S. de R.* Ensayo Sobre las Variedades de la Vid Común que Vegetan en Andalucía. — Madrid: Imprenta de Villalpando, 1807.
- Coleman A.W.* The significance of a coincidence between evolutionary landmarks found in mating affinity and a DNA sequence // Protist. — 2000. — **151**. — P. 1—9.
- Coleman A.W.* Is there a molecular key to the level of «biological species» in eukaryotes? A DNA guide // Mol. Phylogen. Evol. — 2009. — **50**. — P. 197—203.
- Coleman A.W., Mai J.C.* Ribosomal DNA ITS-1 and ITS-2 sequence comparisons as a tool for predicting genetic relatedness // J. Mol. Evol. — 1997. — **45**. — P. 168—177.
- Coleman A.W., Jaenicke L., Starr R.C.* Genetics and sexual behavior of the pheromone producer *Chlamydomonas allensworthii* (Chlorophyceae) // J. Phycol. — 2001. — **37**. — P. 345—349.
- Coleman A.W.* ITS2 is a double-edged tool for eukaryote evolutionary comparisons // Trends in Genetics. — 2003. — **19**. — P. 370—375.
- Cook M.E.* Structure and asexual reproduction of the enigmatic charophycean green alga *Entransia fimbriata* (Klebsormidiales, Charophyceae) // J. Phycol. — 2004. — **40**. — P. 424—431.
- Crespo A., Pérez-Ortega S.* Cryptic species and species pairs in lichens: A discussion on the relationship between molecular phylogenies and morphological characters // Ann. del Jardín Botánico de Madrid. — 2009. — **66**. — P. 71—81.
- Crespo A., Blanco O., Llimona X. et al.* *Coscinocladium*, an overlooked endemic and monotypic Mediterranean lichen genus of Physciaceae, reinstated by molecular phylogenetic analysis // Taxon. — 2004. — **53**, N 2. — P. 405—414.
- Crespo A., Lumbsch T.* Cryptic species in lichen-forming fungi // IMA Fungus. — 2010. — **1**, N 2. — P. 167—170.
- Crespo A., Blanco O., Hawksworth D.L.* The potential of mitochondrial DNA for establishing phylogeny and stabilising generic concepts in the parmelioid lichens // Taxon. — 2001. — **50**. — P. 807—819.
- Crous P.W., Groenewald J.Z.* Why everlastings don't last // Persoonia. — 2011. — **26**. — P. 70—84.
- Crous P.W., Braun U., Schubert K., Groenewald J.Z.* Delimiting *Cladosporium* from morphologically similar genera // Studies in Mycology. — 2007. — **58**. — P. 33—46.
- Crous P.W., Tanaka K., Summerell B.A., Groenewald J.Z.* Additions to the *Mycosphaerella* complex // IMA Fungus. — 2011. — **2**, N 1. — P. 49—64.
- Cubero O.F., Crespo A., Fatehi J., Bridge P.D.* DNA extraction and PCR amplification method suitable for fresh, herbarium-stored, lichenized, and other fungi // Plant Systematics and Evolution. — 1999. — **217**. — P. 243—249.
- Dahkild A., Källersjö M., Lohtander K., Tehler A.* Photobiont diversity in the Physciaceae (Lecanorales) // Bryologist. — 2001. — **104**, N 4. — P. 527—536.
- Darienko T., Gustavs L., Mudimu O. et al.* *Chloroidium*, a common terrestrial coccoid green alga previously assigned to *Chlorella* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) // Eur. J. Phycol. — 2010. — **45**, N 1. — P. 79—95.

- Darienko T., Hoffmann L.* Algal growth on cultural monuments in Ukraine // *Biologia*, Bratislava. — 2003. — **58**, N 4. — P. 575—587.
- Darienko T., Friedl T., Pröschold T.* *Desmochloris mollenhaueri* — a new terrestrial ulvophycean alga from south-west African soils (Molecular phylogeny and systematics of terrestrial Ulvophyceae I) // *Algal. Stud.* — 2009. — **129**. — P. 25—40.
- Deason T.R., Bold H.C.* Phycological Studies. I. Exploratory Studies of Texas Soil Algae // Univ. of Texas Publ. — 1960. — N 6022. — P. 1—72.
- Doering M., Piercey-Normore M.* Genetically divergent algae shape an epiphytic lichen community on Jack Pine Manitoba // *Lichenologist.* — 2009. — **41**, N 1. — P. 69—80.
- Domsch K.H., Gams W.* Traute-Heidi Anderson Compendium of soil fungi. — Acad. Press, 1980. — Vol. 1. — 859 p.
- Dugan F.M., Braun U., Groenewald J.Z., Crous P.W.* Morphological plasticity in *Cladosporium sphaerospermum* // *Persoonia.* — 2008. — **21**. — P. 9—16.
- Dugan F.M., Schubert K., Braun U.* Check-list of *Cladosporium* names // *Schlechtendalia.* — 2004. — **11**. — P. 1—103.
- Duvigneaud P.* *Xanthodactylon* Duvign. Genre nouveau de lichens de l'Afrique du Sud // *Bull. Jardin Botanique de l'état (Bruxelles).* — 1941. — **16**. — P. 259—265.
- Dyer P.S., Murtagh G.J.* Variation in the ribosomal ITS-sequence of the lichens *Buellia frigida* and *Xanthoria elegans* from the Vestfold Hills, Eastern Antarctica // *Lichenologist.* — 2001. — **33**. — P. 151—159.
- Eherenhaus C., Vigna M.S.* *Interfilum paradoxum* var. *regulare* var. nov. (Chlorococcales, Chlorophyta), primer registro del género para América // *Darwiniana.* — 2008. — **46**, N 1. — P. 46—50.
- Eichenberger C.* A Taxonomic Phylogenies in *Xanthoria* and *Xanthomendoza* // Thesis. — 2007.
- Eichenberger C., Aptroot A., Honegger R.* Three new *Xanthoria* species from South Africa: *X. hirsuta*, *X. inflata* and *X. doidgeae* // *Lichenologist.* — 2007. — **39**. — P. 451—458.
- Ellis M.B.* More Dematiaceous Hyphomycetes. — Kew; Surrey, England: CAB Inter. Mycol. Inst., 1989. — 507 p.
- Erichsen C.F.E.* Beiträge zur Lichenenflora von Teneriffa // *Hedwigia.* — 1926. — **66**. — S. 275—282.
- Ettl H., Gärtner G.* Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. — Stuttgart; Jena; New York: Gustav Fischer Verlag, 1995. — 721 S.
- Ettl H.* Über definitionen und terminologie der asexuellen fortpflanzungszellen bei grünalgen (Chlorophyta) // *Arch. Protistenk.* — 1988a. — **135**. — S. 17—34.
- Ettl H.* Zellteilung und sporulation als wichtige unterscheidungsmerkmale bei grünalgen (Chlorophyta) // *Ibid.* — 1988b. — **135**. — S. 103—118.
- Famintzin A., Baranetzki J.* Die Entwicklungsgeschichte der Gonidien und Zoosporenbildung der Flechten // *Mém. de l'Acad. Imp. des Sciences de St-Petersbourg. Sér. VII.* — 1867. — **11** (9). — S. 189—190.
- Fedorenko N.M., Stenroos S., Thell A. et al.* A phylogenetic analysis of xanthorioid lichens (Teloschistaceae, Ascomycota) based on ITS and mtSSU sequences // *Diversity of Lichenology — anniversary volume. Bibliotheca Lichenologica 100* / Eds A. Thell, M.R.D. Seaward, T. Feuerer. — Berlin; Stuttgart: J. Gramer, 2009. — P. 49—84.
- Fedorenko N.M., Stenroos S., Thell A. et al.* Molecular phylogeny of xanthorioid lichens (Teloschistaceae, Ascomycota), with notes on their morphology // *Systematics, biodiversity and ecology of lichens* / Eds I. Kärnefelt, M.R.D. Seaward, A. Thell. // *Bibliotheca Lichenologica 108*. — Stuttgart: J. Cramer in der Gebrüder Borntraeger Verlagsbuchhandlung, 2012. — P. 58—76.
- Fisher K.A., Lang N.J.* Comparative ultrastructure of cultured species of *Trebouxia* // *J. Phycology.* — 1971. — **7**. — P. 155—65.
- Floyd G.L., Stewart K.D., Mattox K.R.* Cellular organization, mitosis and cytokinesis in the ulotrichalean alga *Klebsormidium* // *Ibid.* — 1972. — **8**. — P. 176—184.
- Fomina M., Burford E.P., Gadd G.M.* Toxic Metals and Fungal Communities // *The Fungal Community. Its organization and Role in the Ecosystem* / Eds J. Dighton et al. — London; New York; Singapore: CRC Press, Taylor and Francis Group, 2005. — P. 733—758.

- Fott B. Taxonomische Übertragungen und Namensänderungen unter den Algen // Preslia. — 1960. — **32**. — P. 142—154.
- Franc N., Kärnefelt E.I. Phylogeny of *Xanthoria calcicola* and *X. parietina*, based on rDNA ITS sequences // Graphis Scripta. — 1998. — **9**. — P. 49—54.
- Friedl T. Comparative ultrastructure of pyrenoids in *Trebouxia* (Microthamniales, Chlorophyta) // Pl. Syst. Evol. — 1989a. — **164**. — P. 145—159.
- Friedl T. Inferring taxonomic positions and testing genus level assignments in coccoid green lichen algae — a phylogenetic analysis of 18S ribosomal-RNA sequences from *Dictyochloropsis reticulata* and from members of the genus *Myrmecia* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae cl. nov.) // J. Phycology. — 1995. — **31**. — P. 632—639.
- Friedl T. New aspects of the reproduction by autospores in the lichen alga *Trebouxia* (Microthamniales, Chlorophyta) // Arch. Protistenk. — 1993. — **143**. — P. 153—161.
- Friedl T. Systematik und Biologie von *Trebouxia* (Microthamniales, Chlorophyta) als Phycobiont der Parmeliaceae (Lichenisierte Ascomyceten). — Ph. D. Dissertation, Universität Bayreuth, Germany, 19896. — 218 S.
- Friedl T. Thallus development and phycobionts of the parasitic lichen *Diploschistes muscorum* // Lichenologist. — 1987. — **19**. — P. 183—191.
- Friedl T., Besendahl A., Pfeiffer P., Bhattacharya D. The distribution of group I introns in lichen algae suggests that lichenization facilitates intron lateral transfer // Mol. Phyl. Evol. — 2000. — **14**. — P. 342—352.
- Friedl T., Büdel B. Photobionts // The Lichen Symbiosis / Ed. T. Nash III. — Cambridge: Cambr. Univ. Press, 2008. — P. 9—26.
- Friedl T., Gärtner G. *Trebouxia* (Pleurastrales, Chlorophyta) as a phycobiont in the lichen genus *Diploschistes* // Arch. Protistenk. — 1988. — **135**. — P. 147—158.
- Friedl T., Rokitta C. Species relationships in the lichen alga *Trebouxia* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae): molecular phylogenetic analyses of nuclearencoded large subunit rRNA gene sequences // Symbiosis. — 1997. — **23**. — P. 125—148.
- Friedl T., Rybalka N. Systematics of the green algae: a brief introduction to the current status // Progress in Botany. — 2012. — **73**. — P. 259—280.
- Friedl T., Zeltner C. Assessing the relationships of some coccoid green lichen algae and the Microthamniales (Chlorophyta) with 18S ribosomal-RNA gene sequence comparisons // J. Phycology. — 1994. — **30**. — P. 500—506.
- Fritsch F.E., John R.P. An ecological and taxonomic study of the algae of British soils. 2. Consideration of the species observed // Ann. Bot. N. S. — 1942. — **6**. — P. 371—395.
- Frödén P., Lassen P. Typification and emendation of *Seirophora* Poelt to include species segregated from *Teloschistes* Norman // Lichenologist. — 2004. — **36**. — P. 289—298.
- Galun M., Paran N., Ben-Shaul Y. An ultrastructural study of the fungus alga association in *Lecanora radiosa* growing under different environmental conditions // J. Microscopie. — 1970. — **9**. — P. 801—806.
- Gardes M., Bruns T.D. ITS primers with enhanced specificity for basidiomycetes — application for the identification of mycorrhizae and rusts // Molecular Ecology. — 1993. — **2**. — P. 113—118.
- Gärtner G. Die Gattung *Trebouxia* Puymaly (Chlorellales, Chlorophyceae) // Arch. Hydrobiol. Suppl. Algal. Studies. — 1985. — **71** (4). — S. 495—548.
- Gay F. Sur les *Ulothrix* aériens // Bull. Soc. Bot. France. — 1888. — **35**. — P. 65—75.
- Gaya E., Högnabba F., Holguin Á. et al. Implementing a cumulative supermatrix approach for a comprehensive phylogenetic study of the Teloschistales (Pezizomycotina, Ascomycota) // Mol. Phylogenetics and Evolution. — 2012. — **63**. — P. 374—387.
- Gaya E., Lutzoni F., Llimona X., Navarro-Rosinés P. Phylogenetic reassessment of the Teloschistaceae (lichen-forming Ascomycota, Lecanoromycetes) // Mycological Research. — 2008. — **112**. — P. 528—546.
- Gaya E., Lutzoni F., Zoller S., Navarro-Rosinés P. Phylogenetic study of *Fulgensia* and allied *Caloplaca* and *Xanthoria* species (Teloschistaceae, lichenforming Ascomycota) // Amer. J. Botany. — 2003. — **90**. — P. 1095—1103.
- Geitler L. *Clavaria mucida* eine extratropische Basidiolichene // Biol. Zentralblatt Band. — 1955. — **74**. — S. 145—159.

- Giavarini V., James P.W., Purvis O.W. Rinodina* // The Lichens of Great Britain and Ireland / Eds C.W. Smith, A. Aptroot, B.J. Coppins et al. — London: Brit. Lichen Soc., 2009. — P. 812—825.
- Giralt M.* The lichen genera *Rinodina* and *Rinodinella* (lichenized Ascomycetes, *Physciaceae*) in the Iberian Peninsula // *Bibliotheca Lichenologica*. — 2001. — **79**. — P. 1—160.
- Giralt M., Mayrhofer H.* Four corticolous species of the genus *Rinodina* (lichenized Ascomycetes, *Physciaceae*) containing atranorin in Southern Europe and adjacent regions // *Nova Hedwigia*. — 1994. — **59**. — P. 129—142.
- Giralt M., Mayrhofer H.* Some corticolous and lignicolous species of the genus *Rinodina* (lichenized Ascomycetes, *Physciaceae*) lacking secondary lichen compounds and vegetative propagules in southern Europe and adjacent regions // *Bibliotheca Lichenologica*. — 1995. — **57**. — P. 127—160.
- Giralt M., Matzer M.* The corticolous species of the genus *Rinodina* with biatorine and lecidine apothecia in southern Europe and Macaronesia // *Lichenologist*. — 1994. — **26**. — P. 319—332.
- Giralt M., van den Boom P.P.G., Elix J.A. 'Buellia' lindingeri* and *Rinodina hallii* (*Physciaceae*), two closely related species // *Bryologist*. — 2010a. — **113**. — P. 99—105.
- Giralt M., van den Boom P. P. G., Elix J. A. Endohyalina*, the genus in the *Physciaceae* to accommodate the species of the *Rinodina ericina*-group // *Mycological Progress*. — 2010b. — **9**. — P. 37—48.
- Gorfer M., Blumhoff M., Klaubauf S. et al.* Community profiling and gene expression of fungal assimilatory nitrate reductases in agricultural soil // *ISME J*. — 2011. — **5**, N 11. — P. 1771—1783.
- Graham L.E., Delwiche C.F., Mishler B.D.* Phylogenetic connections between the «green algae» and the «bryophytes» // *Adv. Bryol.* — 1991. — **4**. — P. 213—244.
- Gross W.* Peroxisomes in algae: their distribution, biochemical function and phylogenetic importance // *Progress in Phycological Research* / Eds F.E. Round, D.J. Chapman. — Biospress Ltd, 1993. — Vol. 9. — P. 47—78.
- Grube M., Arup U.* Molecular and morphological evolution in the *Physciaceae* (Lecanorales, lichenized Ascomycotina), with special emphasis on the genus *Rinodina* // *Lichenologist*. — 2001. — **33**. — P. 63—72.
- Guimaraes J.B., Pereira P., Chambel L., Tenreiro R.* Assessment of filamentous fungal diversity using classic and molecular approaches: case study — Mediterranean ecosystem // *Fungal Ecol.* — 2011. — **4**, N 5. — P. 309—321.
- Guiry M.D., Guiry G.M.* *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland. — Galway, 2012. — <http://www.algaebase.org>; searched on 30 January 2012.
- Guzow-Krzeminska B.* Photobiont flexibility in the lichen *Protoparmeliopsis muralis* as revealed by ITS rDNA analyses // *Lichenologist*. — 2006. — **38**, N 5. — P. 469—476.
- Hafellner J.* Karschia Revision einer Sammelgattung an der Grenze von lichenisierten und nicht lichenisierten Ascomyceten // *Beihefte zur Nova Hedwigia*. — 1979. — **62**. — S. 1—248.
- Hafellner J.* Bemerkenswerte Funde von Flechten und lichenicolen Pilzen auf makaronesischen Inseln III. Einige bisher auf den Kanarischen Inseln übersehene lecanorale Arten // *Linzer Biol. Beiträge*. — 1995. — **27**. — S. 489—505.
- Hafellner J., Mayrhofer H.* A contribution to the knowledge of lichenicolous fungi and lichens occurring in New Zealand // *Bibliotheca Lichenologica*. — 2007. — **95**. — P. 225—266.
- Hafellner J., Mayrhofer H., Poelt J.* Die Gattungen der Flechtenfamilie *Physciaceae* // *Herzogia*. — 1979. — **5**. — S. 39—79.
- Hafellner J., Petutschnig W., Taurer-Zeiner C., Mayrhofer H.* Zur Flechtendiversität in den Gurktaler Alpen (Österreich: Kärnten, Steiermark und Salzburg) // *Ibid.* — 2005. — **18**. — S. 79—138.
- Halici M.G., John V., Aksoy A.* Lichens of Erciyes Mountain (Kayseri, Turkey) // *Flora Mediterranea*. — 2005. — **15**. — P. 567—580.
- Handa Sh., Nakahara M., Tsubota H. et al.* A new aerial alga, *Stichococcus ampulliformis* sp. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) from Japan // *Phycolog. Res.* — 2003. — **51**. — P. 203—210.
- Hansgirg A.* Prodröm der Algenflora von Böhmen II. — Prag: Rivnác, 1892. — 268 S.

- Hansgirg A. Über die aerophytischen Arten der Gattungen *Hormidium* Kützing, *Schizogonium* Kützing und *Hormiscia* (Fries) Areschoug // Flora. — 1888. — **71**. — S. 259–266.
- Hauck M., Helms G., Friedl T. Photobiont selectivity in the epiphytic lichens *Hypogymnia physodes* and *Lecanora conizaeoides* // Lichenologist. — 2007. — **31**, N 2. — P. 195–204.
- Haygood M.G. The potential role of functional differences between Rubisco forms in governing expression in chemoautotrophic symbiosis // Limnol. Oceanog. — 1996. — **41**. — P. 370–371.
- Helms G. Taxonomy and symbiosis in associations of *Physciaceae* and *Trebouxia*: Dissertation. — Göttingen: Univ. of Göttingen, Germany, 2003. — 155 p.
- Helms G., Friedl T., Rambold G., Mayrhofer H. Identification of photobionts from the lichen family *Physciaceae* using algal-specific ITS rDNA sequencing // Lichenologist. — 2001. — **33**. — P. 73–86.
- Helms G., Friedl T., Rambold G. Phylogenetic relationships of the *Physciaceae* inferred from rDNA sequence data and selected phenotypic characters // Mycologia. — 2003. — **95**. — P. 1078–1099.
- Hildreth K.C., Ahmadjian V. A study of *Trebouxia* and *Pseudotrebouxia* isolates from different lichens // Lichenologist. — 1981. — **13**. — P. 65–86.
- Hill D. Asymmetric Co-evolution in the Lichen symbiosis caused by a limited capacity for adaptation in the Photobiont // Bot. Rev. — 2009. — **75**. — P. 326–338.
- Hindák F. Klúč na určovanie nerozkonárených vláknitých zelených rias (Ulotrichineae, Ulotrichales, Chlorophyceae). — Bratislava: Sloven. bot. spoločnosť pri SAV. — 1996. — 77 s.
- Hitch C. New, rare and interesting lichens // Brit. Lichen Soc. Bull. — 2006. — **99**. — P. 34–46.
- Hoffmann L. Algae of terrestrial habitats // Bot. Rev. — 1989. — **55**. — P. 77–105.
- Hofmann P., Wittmann H., Türk R., Breuss O. Die Flechten und Flechtenparasiten von Ostirol (Österreich) — ein erster Überblick // Herzogia. — 1993. — **9**. — S. 837–879.
- Holzinger A., Lütz C., Karsten U. Desiccation stress causes structural and ultrastructural alterations in the aeroterrestrial green alga *Klebsormidium crenulatum* (Klebsormidiophyceae, Streptophyta) isolated from an alpine soil crust // J. Phycol. — 2011. — **47**. — P. 591–602.
- Honda M., Hashimoto H. Close association of centrosomes to the distal ends of the microbody during its growth, division and partitioning in the green alga *Klebsormidium flaccidum* // Protoplasma. — 2007. — **231**. — P. 127–135.
- Honegger R. The functional morphology of cell-to-cell interactions in lichens // Cell to cell signals in plant animal and microbial symbiosis / Eds S. Scannerini et al. — Berlin: Springer, 1988. — Vol. 17. — P. 39–53. — (NATO ASI. Ser. H).
- Honegger R. Functional aspects of the lichen symbiosis // Ann. Rev. Plant Mol. Biol. — 1991. — **42**. — P. 553–578.
- Honegger R., Zippler U., Gansner H., Scherrer S. Mating systems in the genus *Xanthoria* (lichen-forming ascomycetes) // Mycol. Res. — 2004. — **108**. — P. 480–488.
- Honegger R., Zippler U., Scherrer S., Dyer P. Genetic diversity in *Xanthoria parietina* (L.) Th. Fr. (lichen-forming ascomycete) from worldwide locations // Lichenologist. — 2004. — **36**. — P. 381–390.
- Hoog G.S. de, Guarro J., Gene J., Figueras M.J. Atlas of clinical fungi. — 2nd ed. — 2000. — 1126 p.
- Hoog G.S. de, Vicente V.A., Najafzadeh M.J. et al. Waterborne *Exophiala* species causing disease in cold-blooded animals // Persoonia. — 2011. — **27**. — P. 46–72.
- Hörandl E., Stuessy T.F. Paraphyletic groups as natural units of biological classification // Taxon. — 2010. — **59**, N 6. — P. 1641–1653.
- Hori T. Comparative studies of pyrenoid ultrastructure in algae of the *Monostroma* complex // J. Phycology. — 1973. — **9**. — P. 190–199.
- Hoshina R. Comments on the taxonomic treatment of *Micractinium reisseri* (Chlorellaceae, Trebouxiophyceae), a common endosymbiont in *Paramecium* // Phycol. Res. — 2011. — **59**. — P. 269–272.
- Hu H., Wei Y. The freshwater algae of China. Systematics, taxonomy and ecology. — Beijing: Sci. China Press, 2006. — 1023 p.

- Hue A.M. Lichenes novos vel melius cognitos esposuit // Ann. Mycol. — 1915. — **13**. — P. 73—103.
- Huelsenbeck J.P., Ronquist F. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics. — 2001. — **17**. — P. 754—755.
- Hughes E.O. New fresh-water Chlorophyceae from Nova Scotia // Amer. J. Bot. — 1948. — **35**. — P. 424—427.
- Ihda T., Nakano T., Yoshimura I., Iwatsuki Z. Phycobionts isolated from Japanese species of *Anzia* (Lichenes) // Arch. Protistenk. — 1993. — **143**. — P. 163—172.
- Ikeda T., Takeda H. Species-specific differences of pyrenoids in *Chlorella* (Chlorophyta) // J. Phycology. — 1995. — **31**. — P. 813—818.
- Jacobs J.B., Ahmadjian V. The ultrastructure of lichens. I. A general survey // Ibid. — 1969. — **5**. — P. 227—240.
- Jaenicke L., Starr R.C. The lurlenes, a new class of plastoquinone-related mating pheromones from *Chlamydomonas allensworthii* (Chlorophyceae) // Eur. J. Biochem. — 1996. — **241**. — P. 581—585.
- Johansen S., Haugen P. A new nomenclature of group I introns in ribosomal DNA // RNA. — 2001. — **7**. — P. 935—936.
- John D.M. Algal growth on buildings: a general review and methods of treatment // Biodeter. Abstracts. — 1988. — **2**, N 2. — P. 81—102.
- Joshi Y., Thiis H., Hur J.-S. *Caloplaca aequata* is a synonym of *C. cinnabarina* (Teloschistaceae) // The Lichenologist. — 2011. — **43**, N 2. — P. 141—146.
- Joshi Y., Wang X.Y., Yamamoto Y. et al. A first modern contribution to *Caloplaca* biodiversity in South Korea: two new species and some new country records // Ibid. — 2010. — **42**, N 6. — P. 715—722.
- Kahng H.-Y., Yoon B.-J., Kim S.-H. et al. Introduction of saxicolous lichens distributed in coastal rocks of U-do islet in Jeju, Korea // J. Microbiology. — 2004. — **42**. — P. 292—298.
- Kärnefelt I. Morphology and phylogeny in the Teloschistales // Cryptogamic Botany. — 1989. — **1**. — P. 147—203.
- Kärnefelt I., Arup U., Lindblom L. *Xanthoria capensis* (Teloschistaceae), a new endemic species in the Cape Flora Kingdom // Studies in lichenology with emphasis on Chemotaxonomy, Geography and Phytochemistry. Festschrift Christian Leuckert / J.-G. Knoph, K. Schrüfer, H.J.M. Sipman. — Berlin; Stuttgart: J. Cramer, 1995. — P. 253—264. — (Bibliotheca Lichenologica. V. 57).
- Kärnefelt I., Kondratyuk S., Søchting U., Frödén P. *Xanthoria karroensis* and *X. alexanderbaai* (Teloschistaceae), two new lichen species from southern Africa // Lichenologist. — 2002. — **34**. — P. 333—346.
- Karol K.G., McCourt R.M., Cimino M.T., Delwiche C.F. The closest living relatives of land plants // Science. — 2001. — **294**. — P. 2351—2353.
- Karsten U., Fried T., Schumann R. et al. Micosporine-like amino acids and phylogenies in green algae: *Prasiola* and its relatives from the Trebouxiophyceae (Chlorophyta) // J. Phycol. — 2005. — **41**. — P. 557—566.
- Karsten U., Holzinger A. Light, temperature, and desiccation effects on photosynthetic activity, and drought-induced ultrastructural changes in the green alga *Klebsormidium dissectum* (Streptophyta) from a High Alpine soil crust // Microb. Ecol. — 2012. — **63**, N 1. — P. 51—63.
- Karsten U., Lütz C., Holzinger A. Ecophysiological performance of the aeroterrestrial green alga *Klebsormidium crenulatum* (Charophyceae, Streptophyta) isolated from an alpine soil crust with an emphasis on desiccation stress // J. Phycol. — 2010. — **46**. — P. 1187—1197.
- Karsten U., Rindi F. Ecophysiological performance of an urban strain of the aeroterrestrial green alga *Klebsormidium* sp. (Klebsormidiales, Klebsormidiophyceae) // Eur. J. Phycol. — 2010. — **45**. — P. 426—435.
- Kasalicky T., Döring H., Rambold G., Wedin M. A comparison of ITS and LSU nrDNA phylogenies of *Fulgensia* (Teloschistaceae, Lecanorales), a genus of lichenised ascomycetes // Can. J. Bot. — 2000. — **78**. — P. 1580—1589.
- Kaschik M. Taxonomic studies on saxicolous species of the genus *Rinodina* (lichenized Ascomycetes, Physciaceae) in the southern hemisphere with emphasis in Australia and New Zealand // Bibliotheca Lichenologica. — 2006. — **93**. — P. 1—162.

- Kauff F., Lutzoni F.* Phylogeny of the Gyalectales and Ostropales (Ascomycota, Fungi): among and within order relationships based on nuclear ribosomal RNA small and large subunits // *Mol. Phylogenet. Evol.* — 2002. — **25**, N 1. — P. 138–156.
- Kellogg E.A., Juliano N.D.* The structure and function of RuBisCo and their implication for systematic studies // *Amer. J. Bot.* — 1997. — **84**. — P. 413–428.
- Kim J.-A.* Cloning and heterologous expression of the fungal 6M SAS type polyketide synthase of *Cladonia metacoralifera* // *Int. Symp. «Lichen as an Unexploited Bioresources»*, 11 March 2011, Seoul, South Korea. — Seoul, 2011. — P. 12–17.
- Kirk P.M., Cannon P.F., Minter D.W., Stalpers J.A.* Ainsworth & Bisby's dictionary of the fungi. — 10th ed. — Trowbridge: Cromwell Press, 2008. — 771 p.
- Klebs G.* Die Bedingungen der Fortpflanzung bei einigen Algen und Pilzen. — Jena: Gustav Fischer, 1896. — 543 S.
- Klement O.* Flechtenflora und Flechtenvegetation der Pityusen // *Nova Hedw.* — 1965. — **9**. — S. 435–501.
- Knippers R.* Molekulare Genetik. — Stuttgart: Thieme, 2001. — 608 p.
- Komárek J., Fott B.* Chlorococcales // *Das Phytoplankton des Süßwassers* / Ed. G. Huber-Pestalozzi. — Stuttgart: Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung, 1983. — Bd. 7. — 1044 p.
- Kondratyuk S.Y.* Notes of *Xanthoria* Th. Fr. III. Two new lichen species of the *Xanthoria candelaria* group // *Lichenologist*. — 1997. — **29**. — P. 431–441.
- Kondratyuk S.Y.* *Oxneria*, *Rusavskia*, *Teloschistes*, *Xanthoanaptychia*, *Xanthomendoza*, *Xanthoria* // *Handbook of the lichens of Russia 9. Fuscideaceae, Teloschistaceae* / Eds M.P. Andreev, E. G. Roms. — Sankt Petersburg: Nauka, 2004. — P. 242–323.
- Kondratyuk S.Y., Elix J.A., Galanina I.A. et al.* Four new *Caloplaca* species (Teloschistaceae, Ascomycotina) // *Folia Cryptog. Estonica*, Fasc. — 2011a. — **48**. — P. 17–23.
- Kondratyuk S.Y., Elix J.A., Kärnefelt I., Thell A.* Four New *Caloplaca* species with depsidones // *Biomonitoring, ecology, and systematics of lichens: recognizing the lichenological legacy of Thomas H. Nash III on his 65th birthday* / Eds Bates et al. — Berlin; Stuttgart: J. Cramer, 2011b. — P. 179–186. — (*Bibliotheca Lichenologica*. V. 106).
- Kondratyuk S.Y., Kärnefelt I.* *Josefpoeltia* and *Xanthomendoza*, two new genera in the Teloschistaceae (lichenized Ascomycotina) // *Progress and Problems in Lichenology in the Nineties* / Eds R. Türk, R. Zorer. — Berlin; Stuttgart: J. Cramer, 1997a. — P. 19–44. — (*Bibliotheca Lichenologica*. V. 68).
- Kondratyuk S.Y., Kärnefelt I.* Notes of *Xanthoria* Th. Fr. II. *Xanthoria poeltii*, a new lichen species from Europe (Teloschistaceae, Ascomycotina) // *Lichenologist*. — 1997b. — **29**. — P. 425–430.
- Kondratyuk S.Y., Kärnefelt I.* Revision of three natural groups of xanthorioid lichens (Teloschistaceae, Ascomycota) // *Ukr. J. Bot.* — 2003. — **60**. — P. 443–453.
- Kondratyuk S.Y., Poelt J.* Two new Asian *Xanthoria* species (Teloschistaceae, lichenized Ascomycotina) // *Lichenologist*. — 1997. — **29**. — P. 173–190.
- Kondratyuk S.Y., Zelenko S.D.* New lichens and lichenicolous fungi from Israel and the Near East // *Ukr. J. Bot.* — 2002. — **59**. — P. 598–607.
- Kondratyuk S.Ya., Oxner A.N., Khodosovtsev A. Ye.* *Caloplaca* // *Handbook of the lichens of Russia. 9. Fuscideaceae, Teloschistaceae* (Eds M.P. Andreev, E.G. Roms). — Sankt-Peterburg, Nauka, 2004. — P. 38–236.
- Kondratyuk S.Y., Kärnefelt I., Elix J. A., Thell A.* A new circumscription of the genus *Xanthodactylon* (Teloschistaceae, lichenized Ascomycetes) // *Sauteria*. — 2008. — **15**. — P. 265–282.
- Kondratyuk S.Y., Kärnefelt I., Søchting U., Arup U.* New species of *Xanthoria* (Teloschistaceae) from Southern Africa // *Contributions to Lichenology. Festschrift in Honour of Hannes Hertel* / Eds P. Döbeler, G. Rambold. — Berlin; Stuttgart: J. Cramer, 2004. — P. 349–362. — (*Bibliotheca Lichenologica*. V 88).
- Kondratyuk S.Y., Søchting U., Kärnefelt I.* *Caloplaca oxneri* (Teloschistaceae), a new lichen species from East Asia // *Nat. Hist. Res.* — 1996. — **4**, N 1. — P. 17–20.
- Kondratyuk S.Y., Fedorenko N.M., Jeong M.H. et al.* Molecular phylogeny and exchanges of current classification of lichens of the family Teloschistaceae (Ascomycota) *Problems of*

- Experimental Botany. Nine Kuprevich's readings. — Minsk: Devison of Biol. Sci. NAS of Belarusj, 2013. — P. 5—74.
- König J., Peveling E. Cell walls of the phycobionts *Trebouxia* and *Pseudotreboxia*: constituents and their location // *Lichenologist*. — 1984. — **16**. — P. 129—144.
- Kranner I., Cram W.J., Zorn M. et al. Antioxidants and photoprotection in a lichen as compared with its isolated symbiotic partners // *Plant Biol*. — 2005. — **102**, N 4. — P. 3141—3146.
- Kranz H.D., Miks D., Siegler M.L. et al. The origin of land plants: phylogenetic relationships among charophytes, bryophytes, and vascular plants inferred from complete small-subunit ribosomal RNA gene sequences // *J. Mol. Evol.* — 1995. — **41**. — P. 74—84.
- Kroken S., Taylor J.W. Phylogenetic species, reproductive mode, and specificity of the green alga *Trebouxia* forming lichens with genus *Letharia* // *Bryologist*. — 2000. — **103**, N 4. — P. 645—660.
- Kroken S., Taylor J.W. A gene genealogical approach to recognize phylogenetic species boundaries in the lichenized fungus *Letharia* // *Mycologia*. — 2001. — **93**. — P. 38—53.
- Kunze G. *Chloris Austro-Hispanica*. E collectionibus Willkommianis, a m. Majo 1844 ad finem m. Maji 1845 factis // *Flora*. — 1846. — **47**. — P. 737—772.
- Kützing F.T. *Phycologia generalis*. — Leipzig: Brockhaus, 1843. — 459 S.
- Kützing F.T. *Phycologia germanica*. — Nordhausen: Köhne, 1845. — 340 S.
- Kützing F.T. *Species algarum*. — Leipzig: Brockhaus, 1849. — 922 S.
- Lee R.E. *Phycology*. — Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1999. — 614 p.
- Leliart F., Smith D.R., Moreau H., Herron M., Verbruggen H., Delwiche Ch.F., De Clerck O. Phylogeny and molecular evolution of green algae // *Critical Reviews in Plant Science*. — 2012. — **31**. — P. 1—46.
- Levetin E., Shaughnessy R., Rogers C.A., Scheir R. Effectiveness of Germicidal UF Radiation for Reducing Fungal Contamination within Air-Handling Units // *Appl. Environm. Microbiol.* — 2001. — **67**, N 8. — P. 3712—3715.
- Lewis L.A., McCourt R.M. Green algae and the origin of land plants // *Amer. J. Bot.* — 2004. — **91**, N 10. — P. 1535—1556.
- Li D.M., Hoog G.S. de, Lindhardt Saunte D.M. et al. *Coniosporium epidermidis* sp. nov., a new species from human skin // *Studies in Mycology*. — 2008. — **61**. — P. 131—136.
- Li D.M., Li R.Y., Hoog G.S. de et al. *Exophiala asiatica*, a new species from a fatal case in China // *Med. Mycol.* — 2007. — **47**. — P. 101—109.
- Lian X., Hoog G.S. de. Indoor wet cells harbour melanized agents of cutaneous infection // *Ibid.* — 2010. — **48**, N 4. — P. 622—628.
- Lindblom L., Ekman S. Molecular evidence supports the distinction between *Xanthoria parietina* and *X. aureola* (Teloschistaceae, lichenized Ascomycota) // *Mycol. Res.* — 2005. — **109**. — P. 187—199.
- Lindblom L., Ekman S. Genetic variation and population differentiation in the lichen-forming ascomycete *Xanthoria parietina* on the island Storfosna, central Norway // *Molecular Ecology*. — 2006. — **15**. — P. 1545—1559.
- Lindblom L., Ekman S. New evidence corroborates population differentiation in *Xanthoria parietina* // *Lichenologist*. — 2007. — **39**. — P. 259—271.
- Lindblom L. *Xanthomendoza galericulata*, a new sorediate lichen species, with notes on similar species in North America // *Bryologist*. — 2006. — **109**. — P. 1—8.
- Llimona X., Hladun N. Checklist of the lichens and lichenicolous fungi of the Iberian Peninsula and Balearic Islands // *Boccone*. — 2001. — **14**. — P. 5—581.
- Lohtander K., Ahti T., Stenroos S., Urbanavichus G. Is *Anaptychia* monophyletic? A phylogenetic study based on nuclear and mitochondrial genes // *Ann. Bot. Fennici*. — 2001. — **45**. — P. 55—60.
- Lohtander K., Kallersjö M., Moberg R., Tehler A. The family *Physciaceae* in Fennoscandia: phylogeny inferred from ITS sequences // *Mycologia*. — 2000. — **92**. — P. 728—735.
- Lohtander K., Myllys L., Källersjö M. et al. New entities in *Physcia aipolia* — *P. caesia* group (*Physciaceae*, Ascomycetes): an analysis based on mtSSU, ITS, group I intron and betatubulin sequences // *Ann. Bot. Fennici*. — 2009. — **46**, N 1. — P. 43—53.
- Lohtander K., Oksanen I., Rikkinen J. A phylogenetic study of *Nephroma* (lichen-forming Ascomycota) // *Mycol. Res.* — 2002. — **106**. — P. 777—787.

- Lokhorst G.M. Comparative taxonomic studies on the genus *Klebsormidium* (Charophyceae) in Europe // Cryptogam. Stud. — 1996. — 5. — P. 1—132.
- Lokhorst G.M., Star W. Cell division in the genus *Koliella* (Charophyceae) with emphasis on the cyclic behavior of cleavage-associated and cortical microtubules // Biologia (Bratisl.). — 1998. — 53. — P. 367—380.
- Lokhorst G.M., Star W. Ultrastructure of mitosis and cytokinesis in *Klebsormidium mucosum* nov. comb., formerly *Ulothrix verrucosa* (Chlorophyta) // J. Phycol. — 1985. — 21. — P. 466—476.
- Lokhorst G.M., Star W., Lukešová A. The new species *Hormidiella attenuata* (Klebsormidiales), notes on morphology and reproduction // Algol. Stud. — 2000. — 100. — P. 11—27.
- López-Bautista J.M., Rindi F., Casamatta D. The systematics of subaerial algae // Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments / Ed. J. Seckbach. — 2008. — P. 599—617.
- Lukešová A. Soil algae in brown coal and lignite post-mining areas in central Europe (Czech Republic and Germany) // Restor. Ecol. — 2001. — 9. — P. 341—350.
- Lumbsch H.T., Ahti T., Altermann S. et al. One hundred new species of lichenized fungi: a signature of undiscovered global diversity // Phytotaxa. — 2011. — 18. — P. 1—137.
- Lumbsch H.T., Huhndorf S.H. Myconet // Fieldiana, Life and Earth Sciences. — 2010. — 14, N 1. — P. 1—64.
- Lunt D.H., Zhang D.-X., Szymura J.M., Hewitt G.M. The insect cytochrom oxidase 1 gene: evolutionary pattern and conserved primers for phylogenetic studies // Insect Mol. Biology. — 1996. — 5, N 3. — P. 153—165.
- Macedo M.F., Miller A.Z., Dionisio A., Saiz-Jimenez C. Biodiversity of cyanobacteria and green algae on monuments in the Mediterranean Basin: an overview // Microbiology. — 2009. — 155. — P. 3476—3490.
- Maidak B.L., Larsen N., McCaughey M.J. et al. The ribosomal database project // Nucl. Acids Res. — 1994. — 22. — P. 3485—3487.
- Malkin R., Niyogi K. Photosynthesis // Biochemistry and Mol. Biology of Plants / Eds B.B. Buchanan, W. Gruissem, R. Jones. — Rockville: MD, 2000. — P. 575—577.
- Marbach B. Corticole und lignicole Arten der Flechtengattung *Buellia* sensu lato in den Subtropen und Tropen // Bibliotheca Lichenologica. — 2000. — 74. — P. 1—384.
- Marin B., Melkonian M. Mesostigmatophyceae, a new class of streptophyte green algae revealed by SSU rRNA sequence comparisons // Protist. — 1999. — 150. — P. 399—417.
- Martin M.P., Winka K. Alternative methods of extracting and amplifying DNA from lichens // Lichenologist. — 2000. — 32. — P. 189—196.
- Martin M.P., Coucheron D.H., Johansen S. Structural features and evolutionary considerations of group IB introns in SSU rDNA of the lichen fungus *Teloschistes* // Fungal Genetics and Biology. — 2003. — 40. — P. 252—260.
- Massalski A., Kostikov I. Mitochondrial approach in taxonomy of green algae // Int. conf. «Algae in Terrestrial Ecosystems»: Abstracts (Kaniv, Ukraine, Sept. 27—30, 2005). — Kaniv, 2005. — P. 50.
- Massalski A., Mrozińska T., Olech M. *Lobococcus irregularis* (Boye-Pet.) Reisinger var. nov. (Chlorellales, Chlorophyta) from King George Island, South Shetland Islands, Antarctica, and its ultrastructure // Nova Hedwigia. — 1995. — 61. — P. 199—206.
- Massjuk N.P., Demchenko E.M. A new type of cell division in Chlamydomonadaceae (Chlorophyta) // Int. J. Algae. — 2011. — 3. — P. 18—30.
- Mattox K.R. Proposal for the conservation of the generic name *Hormidium* Klebs 1896 vs. *Hormidium* Kütz. 1843 // Taxon. — 1968. — 17, N 4. — P. 442—443.
- Mattox K.R., Stewart K.D. Classification of the green algae: a concept based on comparative cytology // Systematics of the green algae / Eds D.E.G. Irvin, D.M. John. — London: Acad. Press, 1984. — P. 29—72.
- Matzer M., Mayrhofer H. The saxicolous *Rinodina teichophila* and three closely related species from the southern hemisphere (Physciaceae, lichenized Ascomycetes) // Acta Bot. Fennica. — 1994. — 150. — P. 109—120.
- Matzer M., Mayrhofer H. Saxicolous species of the genus *Rinodina* (lichenized Ascomycetes, Physciaceae) in Southern Africa // Bothalia. — 1996. — 26. — P. 11—30.

- Matzer M., Mayrhofer H., Elix J.A. Rinodina peloleuca* (Physciaceae), a maritime lichen with a distinctive austral distribution // *New Zealand J. Botany.* — 1998. — **36.** — P. 175—188.
- Maul J.E., Lilly C.W., de Pamphilis C.W. et al.* The *Chlamydomonas reinhardtii* plastid chromosome: islands of genes in a sea of repeats // *Plant Cell.* — 2002. — **14.** — P. 2659—2679.
- Mayr E.* The bearing of the new systematics on genetic problems. The nature of species // *Adv. Genet.* — 1948. — **2.** — P. 205—237.
- Mayrhofer H., Lambauer M.* Additional lichen records from New Zealand. 41. Saxicolous and lichenicolous species of the genus *Rinodina* // *Australasian Lichenology.* — 2004. — **54.** — P. 28—32.
- Mayrhofer H., Moberg R.* *Rinodina* // *Nordic Lichen Flora.* — 2002. — **2.** — P. 41—69, 72—73, 82—87, 100—115.
- Mayrhofer H., Poelt J.* Die saxicolen Arten der Flechtengattung *Rinodina* in Europa // *Bibliotheca Lichenologica.* — 1979. — **12.** — S. 1—186.
- Mayrhofer H., Sheard J.W.* *Rinodina archaeva* (Physciaceae, lichenized Ascomycetes) and related species // *Ibid.* — 2007. — **96.** — P. 229—246.
- Mayrhofer H.* Ascosporen und die Evolution der Flechtenfamilie *Physciaceae* // *J. Hattori Bot. Lab.* — 1982. — **52.** — P. 313—321.
- Mayrhofer H.* The saxicolous species of *Rinodina* in New Zealand // *Lichenologist.* — 1983. — **15.** — P. 267—282.
- Mayrhofer H.* Die saxicolen Arten der Flechtengattung *Rinodina* und *Rinodinella* in der Alten Welt // *J. the Hattori Bot. Lab.* — 1984a. — **55.** — P. 327—493.
- Mayrhofer H.* The saxicolous species of *Dimelaena*, *Rinodina* and *Rinodinella* in Australia // *Beihefte zur Nova Hedwigia.* — 1984b. — **79.** — S. 511—536.
- Mayrhofer H., Scheidegger C., Sheard J.W.* *Rinodina lecanorina* and *Rinodina luridata*, two closely related species on calciferous rocks // *Bibliotheca Lichenologica.* — 1990. — **38.** — P. 335—356.
- Mayrhofer H., Sheard J.W., Grassler M.C., Elix J.A.* *Rinodina intermedia* Bagl. (Physciaceae, lichenized Ascomycetes): a well characterized species with submuriform ascospores // *Bryologist.* — 2001. — **104.** — P. 456—463.
- McCourt R.M., Karol K.G., Bell J. et al.* Phylogeny of the conjugating green algae (Zygnemophyceae) based on rbcL sequences // *J. Phycol.* — 2000. — **36.** — P. 747—758.
- Medlin L., Elwood H.J., Stickle S., Sogin M.L.* The characterization of enzymatically amplified eukaryotic 16S-like rRNA coding gene // *Gene.* — 1988. — **71.** — P. 491—499.
- Melkonian M., Peveling E.* Zoospore ultrastructure in species of *Trebouxia* and *Pseudotrebouxia* (Chlorophyta) // *Pl. Syst. Evol.* — 1988. — **158.** — P. 183—210.
- Melkonian M.* Flagellar apparatus ultrastructure in *Mesostigma viride* (Prasinophyceae) // *Ibid.* — 1989. — **164.** — P. 93—122.
- Miadlikowska J., Kauff F., Hofstetter V. et al.* New insights into classification and evolution of the Lecanoromycetes (Pezizomycotina, Ascomycota) from phylogenetic analyses of three ribosomal RNA- and two protein-coding genes // *Mycologia.* — 2006. — **98**, N 6. — P. 1088—1103.
- Michelle M.B.* Expression and Function of the Chloroplast-encoded Gene matK. Diss. degree Doct. Philos. Biol. Sci. — Blacksburg, Virginia, USA, 2006. — 213 p.
- Mikhailyuk T., Pröschold T., Holzinger A., Karsten U.* Biodiversity of *Klebsormidium* from highland soil crusts (Alps, Tyrol, Austria) // Тез. докл. V Междунар. конф. «Проблеми сучасної альгології» (23—25 мая 2012 г., Київ, Україна). — Київ, 2012. — С. 374—375.
- Mikhailyuk T.I.* Terrestrial lithophilic algae in a granite canyon of the Teteriv River (Ukraine) // *Biologia. Sec. Botany.* — 2008. — **63**, N 6. — P. 820—826.
- Mikhailyuk T.I., Demchenko E.M., Kondratyuk S.Ya.* Algae of granite outcrops from the left bank of Pivdennyi Bug river (Ukraine) // *Biologia, Bratislava.* — 2003. — **58**, N 4. — P. 589—601.
- Mikhailyuk T.I., Demchenko E.M., Massalski A.-K.* *Massjukia* gen. nov. (Chlorophyta, Charophyceae), a new aerenchymatous algae from granite outcrops (Ukraine) // *Int. conf. «Algae in terrestrial ecosystems»* (Kaniv, 27—30 Sept. 2005). — Kyiv, 2005. — P. 52.
- Mikhailyuk T.I., Sluiman H., Massalski A. et al.* New streptophyte green algae from terrestrial habitats and an assessment of the genus *Interfilum* (Klebsormidiophyceae, Streptophyta) // *Biology and Taxonomy of green algae V: Abstracts of Int. Symp. (Smolenice-castle, Slovakia, June 25—29, 2007).* — Smolenice, 2007. — P. 46.

- Mikhailyuk T.I., Sluiman H., Massalski A. et al. New streptophyte green algae from terrestrial habitats and an assessment of the genus *Interfilum* (Klebsormidiophyceae, Streptophyta) // J. Phycol. — 2008. — **44**. — P. 1586—1603.
- Moberg R. The lichen genus *Physcia* and allied genera in Fennoscandia // Acta Univ. Ups. Symb. Bot. Ups. — 1977. — **22**, N 1. — P. 1—108.
- Molina M.C., Crespo A., Blanco O. et al. Molecular phylogeny and status of *Diploicia* and *Diploleptotomma*, with observations on *Diploicia subcanescens* and *Diploleptotomma rivas-martinezii* // Lichenologist. — 2002. — **34**. — P. 509—519.
- Moniz M.B.J., Kaczmarska I. Barcoding diatoms: Is there a good marker? // Mol. Ecol. Resour. — 2009. — **9**. — P. 65—74.
- Morison M.O., Sheath R.G. Responses to desiccation stress by *Klebsormidium rivulare* (Ultrichales, Chlorophyta) from a Rhode Island stream // Phycologia. — 1985. — **24**, N 2. — P. 129—145.
- Muggia L., Zellnig G., Rabensteiner J., Grube M. Morphological and phylogenetic study of algal partners associated with the lichen-forming fungus *Tephromela atra* from the Mediterranean region // Symbiosis. — 2010. — **51**, N 2. — P. 149—160.
- Mukhtar A., Garty J., Galun M. Does the lichen alga *Trebouxia* occur free-living in nature — further immunological evidence // Ibid. — 1994. — **17**. — P. 247—253.
- Myllys L., Högnabba F., Lohtander K. et al. Phylogenetic relationships of Stereocaulaceae based on simultaneous analysis of beta-tubulin, GAPDH and SSU rDNA sequences // Taxon. — 2005. — **54**, iss. 3. — P. 605—618.
- Myllys L., Tehler A., Lohtander K. β -tubulin, ITS and group I intron sequences challenge the species pair concept in *Physcia aipolia* and *P. caesia* // Mycologia. — 2001. — **93**. — P. 335—343.
- Nadyeina O., Grube M., Mayrhofer H. A contribution to the taxonomy of the genus *Rinodina* (Physciaceae, lichenized Ascomycotina) using combined ITS and mtSSU rDNA data // Lichenologist. — 2010. — **42**. — P. 521—531.
- Naesborg R., Ekman S., Tibell L. Molecular phylogeny of the genus *Lecania* (Ramalinaceae, lichenized Ascomycota) // Mycological Res. — 2007. — **111**. — P. 581—591.
- Nägeli C. Gattungen einzelliger Algen, physiologisch und systematisch bearbeitet // Zürich. Friedrich Schulthess. — 1849. — 139 S.
- Nakano T. Phycobionts of some Japanese species of the Graphidaceae // Lichenologist. — 1988. — **20**, N 4. — P. 353—360.
- Nakano T. Some aerial and soil algae from the Ishizuchi mountains // Hikobia. — 1971. — **6**. — P. 139—152.
- Nakano T., Iguchi K. Photobionts isolated from some Japanese species of *Cladonia* (Lichens) // Symbiosis. — 1994. — **17**. — P. 65—73.
- Navarro-Rosinés P., Hladun N.L. Flora líquénica de las rocas carbonatadas del Valle de Núria (Pirineos, Cataluña). Actas del II Coloquio Int. de Botánica Pirenaico-Cantábrica. — Inst. Pirenaico de Ecología, 1990. — V. 5. — P. 75—83.
- Nelsen M.P., Gargas A. Dissociation and horizontal transmission of codispersing lichen symbionts in the genus *Lepraria* (Lecanorales: Stereocaulaceae) // New Phytologist. — 2008. — **177**. — P. 264—275.
- Nelsen M.P., Rivas Plata E., Andrew C.J. et al. Phylogenetic diversity of Trentepohlialean algae associated with lichen-forming fungi // J. Phycol. — 2011. — **47**. — P. 282—290.
- Neustupa J., Eliáš M., Šejnohová L. A taxonomic study of two *Stichococcus* species (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) with a starch-enveloped pyrenoid // Nova Hedwigia. — 2007. — **84**, N 1—2. — P. 51—63.
- Nienow J.A. Ecology of subaerial algae // Nova Hedwigia, Beiheft. — 1996. — **112**. — P. 537—552.
- Nimis P.L. The Lichens of Italy. An Annotated Catalogue. — Turin: Museo Regionale di Scienze Naturali, 1993. — N 12.
- Nordin A. New species in *Tetramelas* // Lichenologist. — 2004. — **36**, N 6. — P. 355—359.
- Nordin A., Tibell L. Additional species in *Tetramelas* // Ibid. — 2005. — **37**, N 6. — P. 491—498.
- Novis Ph.M. Taxonomy of *Klebsormidium* (Klebsormidiales, Charophyceae) in New Zealand streams and the significance of low-pH habitats // Phycologia. — 2006. — **45**, N 3. — P. 293—301.

- Nyati Sh.* Photobiont Diversity in Teloschistaceae (Lecanoromycetes) // Erlangung der naturwissenschaftlichen Doktorwürde. — Zürich: Univ. Zürich, 2006. — 130 S.
- Nyati Sh., Scherrer S., Honegger R.* Green algal photobiont diversity (*Trebouxia* spp.) in representatives of Teloschistaceae (Lecanoromycetes, lichen-forming Ascomycetes) // Photobiont Diversity in Teloschistaceae (Lecanoromycetes) / Erlangung der naturwissenschaftlichen Doktorwürde.— Zürich: Univ. Zürich, 2006. — S. 14—45.
- Ohmura Y., Kawachi M., Kasai F. et al.* Genetic combinations of symbionts in a vegetatively reproducing lichen *Parmotrema tinctorum*, based on ITS sequences // Bryologist. — 2006. — **109**. — P. 43—59.
- Opanowicz M., Grube M.* Photobiont genetic variation in *Flavocetraria nivalis* from Poland (*Parmeliaceae*, lichenized Ascomycota) // Lichenologist. — 2004. — **36**. — P. 125—131.
- Orange A., James P.W., White F.J.* Microchemical Methods for the Identification of Lichens. — London: Brit. Lichen Soc., 2001.
- Page R.D.M.* TreeView: An application to display phylogenetic trees on personal computers // Computer Applications in the Biosciences. — 1996. — **12**, N 4. — P. 357—358.
- Park J., Kim J.-A., Lee Y.-H., Hur J.-S.* Initiative of Lichen Genomics: genome exploration of *Cladonia metacorallifera* // Int. Symp. «Lichen as an Unexploited Bioresources», 11 March 2011, Seoul, South Korea. — Seoul, 2011. — P. 17—19.
- Petersen J.B.* The algal vegetation of Hammer Bakker // Bot. Tidskr. (Lund). — 1932. — **42**. — P. 1—48.
- Peveling E., König J.* Differences in formation of vegetative cells and their walls in *Trebouxia* and *Pseudotreboouxia* as further evidence for the classification of these genera // Lichenologist. — 1985. — **17**. — P. 281—287.
- Pickett-Heaps J.D.* Cell division in *Klebsormidium subtilissimum* (formely *Ulothrix subtilissima*) and its possible phylogenetic significance // Cytobiosis. — 1972. — **6**. — P. 167—183.
- Pickett-Heaps J.D.* Cell division in *Stichococcus* // Br. Phycol. J. — 1974. — **9**. — P. 63—73.
- Pickett-Heaps J.D.* Cell division in *Raphidonema longiseta* // Arch. Protistenk. — 1976. — **118**. — P. 209—214.
- Piercey-Normore M., De Priest P.T.* Algal switching among lichen symbioses // Amer. J. Bot. — 2001. — **88**, N 8. — P. 1490—1498.
- Poelt J.* Zur Systematik der Flechtenfamilie Physciaceae // Nova Hedwigia. — 1965. — **9**. — P. 21—32.
- Poelt J.* Das Konzept der Artenpaare bei den Flechten // Vortr. Gesamtgeb. Bot. NF. — 1970. — **4**. — S. 187—198.
- Poelt J.* Die taxonomische Behandlung von Arten-paaren bei den Flechten // Bot. Notis. — 1972. — **125**. — S. 77—81.
- Poelt J., Hinteregger E.* Beiträge zur Kenntnis der Flechtenflora des Himalaya. VII. Die Gattungen *Caloplaca*, *Fulgensia* und *Ioplaca* (mit englischem Bestimmungsschlüssel) // Bibl. Lich. — 1993. — **30**. — S. 1—247.
- Poelt J., Mayrhofer H.* Studien über Ascosporen-Typen der Flechtengattung *Rinodina* // Beihefte zur Sydovia. — 1979. — **8**. — S. 312—331.
- Poelt J., Petutschnig W.* Beiträge zur Kenntnis der Flechtenflora des Himalaya IV. Die Gattungen *Xanthoria* und *Teloschistes* zugleich Versuch einer Revision der *Xanthoria candelaria*-Gruppe // Nova Hedwigia. — 1992a. — **54**. — P. 1—36.
- Poelt J., Petutschnig W.* *Xanthoria candelaria* und ähnliche Arten in Europa // Herzogia. — 1992b. — **9**. — P. 103—114.
- Prescott G.W.* Algae of the Panama Canal and its tributaries. II. Conjugales // Phykos. — 1966. — **5**. — P. 1—49.
- Priest P.T. de.* Early Molecular Investigations of Lichen-Forming Symbionts: 1986—2001 // Ann. Rev. Microbiol. — 2004. — **58**. — P. 273—306.
- Proctor M.C.F., Ligrone R., Duckett J.* Desiccation tolerance in the moss *Polytrichum formosum*: physiological and fine-structural changes during desiccation and recovery // Ann. Bot. — 2007. — **99**. — P. 75—93.

- Pröschold T., Leliaert F. Systematic of the green algae: conflict of classic and modern approaches // Unraveling the algae: the past, present, and future of algal systematics / Eds J. Broadie, J.M. Lewis. — Taylor and Francis, 2007. — P. 123—153.
- Puymaly A. Le *Chlorococcum humicola* (Nägeli) Rabenh. // Rev. algolog. — 1924. — **1**. — P. 107—114.
- Rakeman J.L., Bui U., Lafe K. et al. Multilocus DNA sequence comparisons rapidly identify pathogenic molds // J. Clin. Microbiol. — 2005. — **43**, N 7. — P. 3324—3333.
- Rambold G., Mayrhofer H., Matzer M. On the ascus types in the Physciaceae (Lecanorales) // Plant Systematics and Evolution. — 1994. — **192**. — P. 31—40.
- Rambold G., Friedl T., Beck A. Photobionts of lichens: possible indicators of phylogenetic relationships? // Bryologist. — 1998. — **101**. — P. 392—397.
- Ratnasingham S., Hebert P.D.N. BOLD: the barcode of life data system (www.barcodinglife.org) // Mol. Ecol. Notes. — 2007. — **7**. — P. 355—364.
- Raven P.H., Evert R.F., Eichhorn S.E. Biology of Plants. — 7th ed. — New York: W.H. Freeman and Company Publ., 2005. — 686 p.
- Rawat M., Henk M.C., Lavigne L.L., Morney J.V. *Chlamydomonas reinhardtii* mutants without ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase lack a detectable pyrenoid // Planta (Berl.). — 1996. — **198**. — P. 263—270.
- Rindi F., Allali H.A., Lam D.W., López-Bautista M. An overview of the Biodiversity and Biogeography of Terrestrial Green Algae // Biodiversity Hotspots / Eds V. Rescingo et al. — Nova Science Publ., Inc., 2009. — P. 1—25.
- Rindi F., Guiry M.D. Composition and spatial variability of terrestrial algal assemblages occurring at the bases of urban walls in Europe // Phycologia. — 2004. — **43**, N3. — P. 225—235.
- Rindi F., Guiry M.D., López-Bautista J.M. Distribution, morphology and phylogeny of *Klebsormidium* (Klebsormidiales, Charophyceae) in urban environments in Europe // J. Phycol. — 2008. — **44**. — P. 1529—1540.
- Rindi F., Mikhailyuk T.I., Sluiman H.J. et al. Evolutionary patterns and phylogenetic relationships in the green algal order Klebsormidiales (Klebsormidiophyceae, Streptophyta) // Mol. Phyl. Evol. — 2011. — **58**, N 2. — P. 218—231.
- Rogers C.E., Mattox K.R., Stewart K.D. The zoospore of *Chlorokybus atmophyticus*, a charophyte with sarcinoid growth habit // Amer. J. Bot. — 1980. — **67**, N 5. — P. 774—783.
- Romeike J., Friedl T., Helms G., Ott S. Genetic diversity of algal and fungal partners in four species of *Umbilicaria* (lichenized Ascomycetes) along a transect of the Antarctic Peninsula // Mol. Biol. Evol. — 2002. — **19**. — P. 1209—1217.
- Ropin K., Mayrhofer H. Zur Kenntnis corticoler Arten der Flechtengattung *Rinodina* in den Ostalpen und angrenzenden Gebieten // Herzogia. — 1993. — **9**. — P. 779—835.
- Ropin K., Mayrhofer H. Über corticole Arten der Gattung *Rinodina* (Physciaceae) mit grauem Epithemium // Bibliotheca Lichenologica. — 1995. — **58**. — P. 361—382.
- Rosentreter R., Belnap J. Biological soil crusts of North America // Biological soil crusts: structure, function, and management / Eds J. Belnap, O.L. Lange. — Berlin: Springer, 2001. — P. 31—50.
- Sampaio G. Novas contribuições para o estudo dos líquenes portugueses // Brotéria. Sér. Bot. — 1921. — **19**. — P. 12—35. — [Repr. in Anais Fac. Sci. Porto. — 1970. — **50**. — P. 115—140].
- Samson R.A., Hoekstra E.S., Frisvad J.C. Introduction to food and airborne fungi. — 7th ed. — Wageningen, Netherlands: Ponsen and Looyen print., 2004. — 389 p.
- Sant'Anna C.L., de Pavia Azevedo M.T. Oscillatoriaceae (Cyanophyceae) from São Paulo State, Brazil // Nova Hedwigia. — 1991. — **60**. — P. 19—58.
- Scheidegger C. A revision of European saxicolous species of the genus *Buellia* de Not. and formerly included genera // Lichenologist. — 1993. — **25**. — P. 315—364.
- Schell W.A., Lee A.G., Aime M.C. A new lineage in Pucciniomycotina: class Tritirachiomycetes, order Tritirachiales, family Tritirachiaceae // Mycologia. — 2011. — **103**. — P. 1331—1340.
- Scherrer S., Honegger R. Inter- and intraspecific variation of homologous hydrophobin (H1) gene sequences among *Xanthoria* spp. (lichen-forming Ascomycetes) // New Phytologist. — 2003. — **158**. — P. 375—389.

- Scherrer S., de Vries O.M., Dudler R. et al. Interfacial self-assembly of fungal hydrophobins of the lichen-forming Ascomycetes *Xanthoria parietina* and *X. ectaneoides* // Fungal Genetics and Biology. — 2000. — **30**. — P. 81–93.
- Scherrer S., Zippler U., Honegger R. Characterisation of the mating-type locus in the genus *Xanthoria* (lichen-forming Ascomycetes, Lecanoromycetes) // Ibid. — 2005. — **42**. — P. 976–988.
- Shubert K., Braun U., Mulenka W. Taxonomic revision of the genus *Cladosporium* s. lat. 5. Validation and description of new species // Schlechtendalia. — 2006. — **14**. — P. 55–83.
- Shubert K., Groenewald J.Z., Braun U. et al. Biodiversity in the *Cladosporium herbarum* complex (Davidiellaceae, Capnodiales) with standartisation of methods for *Cladosporium* taxonomy and diagnostics // Studies in Mycology. — 2007. — **58**. — P. 235–245.
- Schwendener S. Die Algentypen der Flechtengonidien. Programm für die Rectoratsfeier der Universität. — Basel: Univ. von C. Schultze, 1869. — 42 S.
- Sheard J.W., Mayrhofer H. New species of *Rinodina* (Physciaceae, lichenized Ascomycetes) from western North America // Bryologist. — 2002. — **105**. — P. 645–672.
- Sheard J.W. *Rinodina* // Lichen Flora of the Greater Sonoran Desert Region / Eds T.H. Nash III, B.D. Ryan, P. Diederich, C. Gries, F. Bungartz. — Tempe, Arizona: Lichens Unlimited; Arizona State Univ., 2004. — Vol. 2. — P. 467–502.
- Siefemann-Harms D. The light-harvesting and protecting functions of carotenoids in photosynthetic membranes // Physiol. Plant. — 1987. — **69**, N 3. — P. 561–568.
- Sigfridsson B., Oquist G. Preferential distribution of excitation energy into photosystem I of desiccated samples of the lichen *Cladonia impexa* and the isolated lichen-alga *Trebouxia pyriformis* // Physiol. Plant. — 1980. — **49**, N 4. — P. 329–500.
- Silva P.C., Mattox K.R., Blackwell W.H. The generic name *Hormidium* as applied to green algae // Taxon. — 1972. — **21**. — P. 639–645.
- Silverberg B.A. An ultrastructural and cytochemical characterization of microbodies in the green algae // Protoplasma. — 1975. — **83**. — P. 269–295.
- Silverberg B.A., Sawa T. An ultrastructural and cytochemical study of microbodies in the genus *Nitella* (Characeae) // Can. J. Bot. — 1973. — **51**. — P. 2025–2032.
- Simon D., Moline J., Helms G. et al. Divergent histories of rDNA group I introns in the lichen family Physciaceae // J. Mol. Evol. — 2005. — **60**, N 4. — P. 434–446.
- Simon D.M., Hummel C.L., Sheeley S.L., Bhattacharya D. Heterogeneity of intron presence or absence in rDNA genes of the lichen species *Physcia aipolia* and *P. stellaris* // Current Genetics. — 2005. — **47**. — P. 389–399.
- Škaloud P. Polyphasic approaches in the taxonomy of green aerophytic algae. — Prague: Charles Univ. Press, 2008. — 113 p.
- Škaloud P. Variation and taxonomic significance of some morphological features in European strains of *Klebsormidium* // Nova Hedwigia. — 2006. — **83**. — P. 533–550.
- Škaloud P., Peksa O. Comparative study of chloroplast morphology and ontogeny in *Asterochloris* // Biologia. — 2008. — **63**. — P. 869–876.
- Škaloud P., Peksa O. Evolutionary inferences based on ITS rDNA and actin sequences reveal extensive diversity of the common lichen alga *Asterochloris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) // Mol. Phyl. and Evol. — 2010. — **54**. — P. 36–46.
- Škaloud P., Rindi F. Ecological differentiation of cryptic species within an asexual protist morphospecies / V Eur. phycol. congr. (Rhodes, Greece) // Eur. J. Phycol. — 2011. — **46**, N 1, Suppl. — P. 187–188.
- Sluiman H.J., Guihal C., Mudimu O. Assessing phylogenetic affinities and species delimitations in Klebsormidiales (Streptophyta): nuclear-encoded rDNA phylogeny and ITS secondary structure models in *Klebsormidium*, *Hormidiella* and *Entransia* // J. Phycol. — 2008. — **44**. — P. 183–195.
- Sluiman H.J., Kouwets A.C., Blommers P.C.J. Classification and definition of cytokinetic patterns in green algae: sporulation versus (vegetative) cell division // Arch. Protistenk. — 1989. — **137**. — P. 277–290.
- Sluiman H.J. Comparative studies on the ultrastructure, phylogeny and classification of green algae // Academisch proefschrift. — Amsterdam: VU Uitgeverij, 1985. — 155 p.
- Smith G.M. The fresh-water algae of the United States. — 2nd ed. — New York: McGraw-Hill Book Co., 1950. — 716 p.

- Sochting U., Lutzoni F.* Molecular phylogenetic study at the generic boundary between the lichen-forming fungi *Caloplaca* and *Xanthoria* (Ascomycota, Teloschistaceae) // *Mycol. Res.* — 2003. — **107**. — P. 1266—1276.
- Sochting U.* Two major anthraquinone chemosyndromes in Teloschistaceae // *Progress and Problems in Lichenology in the Nineties* // Eds R. Türk, R. Zorer. — Berlin; Stuttgart: J. Cramer, 1997. — P. 135—144. — (Bibliotheca Lichenologica. V. 68).
- Sochting U., Kärnefelt I., Kondratyuk S.* Revision of *Xanthomendoza* (Teloschistaceae, Lecanorales) based on morphology, anatomy, secondary metabolites and molecular data // *Mitteilungen aus dem Institut für Allgemeine Botanik.* — Hamburg. — 2002. — **30—32**. — P. 225—240.
- Starmach K.* Chlorophyta III. Zielenice nitkowate: Ulotrichales, Ulvales, Prasiolales, Sphaeropleales, Cladophorales, Chaetophorales, Trentepohliales, Siphonales, Dichotomosiphonales // *Flora slaskowodna Polski*. T. 10. — Warszawa; Krakow, 1972. — 750 S.
- Starr R.C., Zeikus J.A.* UTEX the Culture Collection of Algae at the University of Texas at Austin // *J. Phycol.* — 1993. — **29**(suppl.). — P. 1—106.
- Stewart K.D., Floyd G.L., Mattox K.R., Davis M.E.* Cytochemical demonstration of a single peroxisome in a filamentous green algae // *J. Cell Biol.* — 1972. — **54**. — P. 431—434.
- Stewart K.D., Mattox K.R.* Comparative cytology, evolution and classification of the green algae with some consideration of the origin of other organisms with chlorophylls a and b // *Bot. Rev.* — 1975. — **41**. — P. 104—135.
- Subrahmanyam A.* Structure and reproduction of *Hormidiella bhartiensis* sp. nov. // *Hydrobiologia.* — 1976. — **48**, N 1. — P. 33—36.
- Sudhadham M., Prakitsin S., Sivichai S. et al.* The neurotropic black yeast *Exophiala dermatitidis* has a possible origin in the tropical rain forest // *Studies in Mycology.* — 2008. — **61**. — P. 145—155.
- Süss K.H., Prokhorenko I., Adler K.* In situ association of Calvin cycle enzymes, ribulose-1,5-bisphosphate carboxylase/oxygenase activase, ferredoxin-NADP⁺ reductase, and nitrate reductase with thylakoid and pyrenoid membranes of *Chlamydomonas reinhardtii* chloroplast as revealed by immunoelectron microscopy // *Plant Physiol.* — 1995. — **107**. — P. 1387—1397.
- Swofford D.L.* PAUP. Phylogenetic Analysis Using Parsimony. Version 4.0b10. — Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, 2002.
- Takehita S., Okamoto T., Nakano T., Iwatsuki Z.* Phycobionts of *Diploschistes diacapsis* (Lichenes) // *J. Jap. Bot.* — 1992. — **67**, N 6. — P. 338—341.
- Tehler A.* The species pair concept in lichenology // *Taxon.* — 1982. — **31**. — P. 708—714.
- Thüs H., Muggia L., Pérez-Ortega S. et al.* Revisiting photobiont diversity in the lichen family *Verrucariaceae* (Ascomycota) // *Eur. J. Phycol.* — 2011. — **46**, N 4. — P. 399—415.
- Tibell L.* *Tholurna dissimilis* and generic delimitations in Caliciaceae inferred from nuclear ITS and LSU rDNA phylogenies (Lecanorales, lichenized Ascomycetes) // *Mycological Res.* — 2003. — **107**. — P. 1403—1418.
- Tourte M.* Mise en évidence d'une activité catalasique dans les peroxyosomes de *Micrasterias fimbriata* Ralfs // *Planta* (Berl.). — 1972. — **105**. — P. 50—59.
- Treboux O.* Infektionsversuche mit parasitischen Pilzen. III // *Ann. Mycol.* — 1912. — **10**. — S. 557—563.
- Triebel D., Rambold G., Nash T.H.* III. On lichenicolous fungi from continental North America // *Mycotaxon.* — 1991. — **42**. — P. 263—296.
- Tschermak-Woess E.* *Asterochloris phycobiontica*, gen. et spec. nov., der Phycobiont von der Flechte *Varicellaria carneonivea* // *Plant Syst. Evol.* — 1980. — **135**. — S. 279—294.
- Tschermak-Woess E.* *Myrmecia reticulata* as a phycobiont and free-living *Trebouxia* — the problem of *Stenocybe septata* // *Lichenologist.* — 1978. — **10**. — P. 69—79.
- Tschermak-Woess E.* The algal partner // *CRC Handbook of Lichenology* / Ed. M. Galun. — Boca Raton, Fla.: CRC Press, 1988. — P. 39—92.
- Tschermak-Woess E.* Developmental studies in trebouxioid algae and taxonomical consequences // *Plant Syst. Evol.* — 1989. — **164**. — P. 161—195.
- Turmel M., Ehara M., Otis C., Lemieux C.* Phylogenetic relationships among streptophytes as inferred from chloroplast small and large subunit rRNA gene sequences // *J. Phycol.* — 2002. — **38**. — P. 364—375.

- Uher B.* Spatial distribution of cyanobacteria and algae from the tombstone in a historic cemetery in Bratislava, Slovakia // *Fottea*. — 2008. — **9**, N 1. — P. 81–92.
- Uher B., Aboal M., Kovacik L.* Epilithic and chasmoendolithic phycoflora of monuments and buildings in South-Eastern Spain // *Cryptogamie, Algol.* — 2005. — **26**, N 3. — P. 275–358.
- Untereiner W.A., Naveau F.A.* Molecular systematics of the Herpotrichiellaceae with an assessment of the phylogenetic positions of *Exophiala dermatitidis* and *Phialophora americana* // *Mycologia*. — 1999. — **91**, N 1. — P. 67–83.
- Van de Peer Y., De Ruk P., De Wachter R.* SSU rRNA database. — Dept of Biochemistry, Univ. Antwerpen. — <http://rrna.uia.ac.be/rrna/ssform.html#Eukarya>.
- Van den Hoek C., Mann D.G., Jahns H.M.* Algae: An Introduction to Phycology — Cambridge: Cambr. Univ. Press, 1995. — 623 p.
- Vondrák J., Řiha P., Arup U., Sochting U.* The taxonomy of the *Caloplaca citrina* group (Teloschistaceae) in the Black Sea region; with contributions to the cryptic species concept in lichenology // *Lichenologist*. — 2009. — **41**. — P. 571–604.
- Voytsekhovich A., Dymytrova L., Nadyeina O.* Photobiont composition of some members of the genera *Micarea* Fr. and *Placynthiella* Elenkin (Lecanoromycetes, lichenized Ascomycota) from Ukraine // *Folia Cryptogamica Estonica*. — 2011. — **48**. — P. 135–148.
- Wade A.E.* The genus *Caloplaca* Th. Fr. in the British Isles // *The Lichenologist*. — 1965. — **3**, pt. 1. — P. 1–28.
- Warén H.* Reinkultur von Flechtengonidien. — Oefvers. Förh. Finska Vetensk. Soc., 1920. — **61**. — S. 1–79.
- Watanabe S.* New and interesting green algae from soils of some Asian and Oceanic regions // *Arch. Protistenk.* — 1983. — **127**. — P. 223–270.
- Wedin M., Tibell L.* Phylogeny and evolution of Caliciaceae, Mycocaliciaceae, and Sphinctrinaceae (Ascomycota), with notes on the evolution of the prototunicate ascus // *Can. J. Bot.* — 1997. — **75**. — P. 1236–1242.
- Wedin M., Baloch E., Grube M.* Parsimony analyses of mtSSU and nrITS sequences reveal the natural relationships of the lichen families Physciaceae and Caliciaceae // *Taxon*. — 2002. — **51**. — P. 655–660.
- Wedin M., Döring H., Ekman S.* Molecular phylogeny of the lichen families Cladoniaceae, Sphaerophoraceae, and Stereocaulaceae (Lecanorales, Ascomycotina) // *Lichenologist*. — 2000. — **32**. — P. 171–187.
- Wei Y.* Some new green algae from Xizang (Tibet) // *Acta Phytotax. Sinica*. — 1984. — **22**, N 4. — P. 321–336.
- Werner R.-G.* Amendement ou maintien de certaines déterminations lichéniques marocaines // *Bull. Soc. Bot. France*. — 1976. — **123**. — P. 433–440.
- West N.E.* Structure and function of microphytic soil crusts in wild land ecosystems of arid to semiarid regions // *Adv. Ecol. Res.* — 1990. — **20**. — P. 179–223.
- White T.J., Bruns T.D., Lee S., Taylor J.* Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal DNA genes for phylogenies // *PCR Protocols: A Guide to Methods and Applications* / Eds M.A. Innis, D.H. Gelfand, J.J. Sninsky, T.J. White. — San Diego: Acad. Press, 1990. — P. 315–322.
- Wirth V.* Flechtenflora Auflage. — Stuttgart: Ulmer, 1995. — T. 2.
- Wodniok S., Brinkmann H., Glöckner G. et al.* Origin of land plants: Do conjugating green algae hold the key? // *Evol. Biology*. — 2011. — **11**. — P. 104–114.
- Yahr R., Vilgalys R., DePriest P.T.* Geographic variation in algal partners of *Cladonia subtenuis* (Cladoniaceae) highlights the dynamic nature of a lichen symbiosis // *New Phytol.* — 2006. — **171**. — P. 847–860.
- Yahr R., Vilgalys R., DePriest P.T.* Strong fungal specificity and selectivity for algal symbionts in Florida scrub *Cladonia* lichens // *Molecular Ecology*. — 2004. — **13**. — P. 3367–3378.
- Yamamoto M., Nishikawa T., Kajitani H., Kawano S.* Patterns of asexual reproduction in *Nannochloris bacillaris* and *Marvania geminata* (Chlorophyta, Trebouxiophyceae) // *Planta*. — 2007. — **226**. — P. 917–927.
- Yamada Y., Sugihara K., Eijk G.W. van et al.* Coenzyme Q systems in ascomycetous black yeasts // *Antonie van Leeuwenhoek*. — 1989. — **56**. — P. 349–356.

- Yokoyama E., Yamagishi K., Hara A.* Development of a PCR-based mating-type assay for Clavicipitaceae // FEMS Microbiol. — 2004. — Lett. 237, N 2. — P. 205—212.
- Yoshimura I., Kurokawa T., Nakano T., Yamamoto Y.* A preliminary report of cultures of *Cladonia vulcani* and the effects of the hydrogen ion concentration on them // Bull. Kochi Gakuen College. — 1987. — **18**. — P. 335—343.
- Zahlbruckner A.* Lichenes (Flechten). B. Spezieller Teil // Die natürlichen Pflanzenfamilien. Bd. 8, N 2. Auflage / Ed. A. Engler. — Leipzig: Engelmann Verlag, 1926. — S. 61—270.
- Zalar P., de Hoog G.S., Schroers H.J. et al.* Phylogeny and ecology of the ubiquitous saprobe *Cladosporium sphaerospermum*, with descriptions of seven new species from hypersaline environments // Stud. Mycol. — 2007. — **58**. — P. 157—183.
- Zalar P., Novak M., de Hoog G.S., Gunde-Cimerman N.* Dishwashers — a man-made ecological niche accommodating human opportunistic fungal pathogens // Fungal Biol. — 2011. — **115**, N 10. — P. 997—1007.
- Zander R.H.* Evolutionary inferences from non-monophyly on molecular trees // Taxon. — 2008. — **57**. — P. 1182—1188.
- Zander R.H.* Taxon mapping exemplifies punctuated equilibrium and atavistic saltation // Plant Syst. Evol. — 2010. — **286**. — P. 69—90.
- Zeng J.S., Hoog G.S. de.* *Exophiala spinifera* and its allies: diagnostics from morphology to DNA barcoding // Med. Mycology. — 2007. — **46**. — P. 193—208.
- Zhdanova N.N., Zakharchenko V.A., Vember V.V., Nakonechnaya L.T.* Fungi from Chernobyl: mycobiota of the inner regions of the containment structures of the damaged nuclear reactor // Mycol. Res. — 2000. — **104**, N 12. — P. 1421—1426.
- Zoller S., Scheidegger C., Sperisen C.* PCR primers for the amplification of mitochondrial small subunit ribosomal DNA of lichen-forming Ascomycetes // Lichenologist. — 1999. — **31**. — P. 511—516.

ПЕРЕДМОВА	5
СПИСОК ПРИЙНЯТИХ СКОРОЧЕНЬ	6
Ч А С Т И Н А 1. МОЛЕКУЛЯРНА ФІЛОГЕНІЯ І ТАКСОНОМІЯ ГРИБІВ	7
Р о з ді л 1. Філогенетичний аналіз лишайників родини телосхістових — Teloschistaceae за послідовностями окремих генів ядерної та мітохондріальної ДНК (Кондратюк С.Я., Федоренко Н.М., Джеонг М.-Х., Стенруш С., Чарнефельт І., Лікс Дж., Тель А., Хо Д.-С.)	7
1.1. Ксанторіодні лишайники	8
1.1.1. Молекулярні дослідження і стан таксономії лишайників до наших досліджень	8
1.1.2. Матеріали і методи	12
1.1.3. Перевірка статусу «морфологічних» родових груп	14
1.1.4. Порівняння морфолого-анатомічних і біохімічних особливостей деяких «молекулярних» груп	21
1.1.5. Сучасна таксономія	27
1.1.6. Таблиця визначення родів	37
1.2. Калоплакоїдні лишайники	38
1.2.1. Положення у філогенетичному дереві родини Teloschistaceae	40
1.2.2. Рівні підтримки і таксономічний склад монофілетичних груп родини Teloschistaceae за молекулярними даними	52
1.2.3. До ревізії лишайників груп <i>Caloplaca flavorubescens</i> і <i>C. cinnabarina</i> за морфолого-анатомічними та біохімічними ознаками	52
Phylogenetic analysis of lichen-forming fungi of the family Teloschistaceae (Ascomycota) after nuclear and mitochondrial DNA sequences (Konratyuk S.Y., Fedorenko N.M., Jeong M.H., Stenroos S., Kärnefelt I., Elix J., Thell A., Hur J.-S.)	57
Р о з ді л 2. Молекулярна філогенія і таксономія у родині фісісієвих (Надеїна О.В.)	58
2.1. Традиційна систематика на основі морфології на противагу молекулярній філогенії	58
2.2. Молекулярні маркери і їх функціональна інформативність для таксономії родини Physciaceae	64
2.3. Приклади застосування молекулярно-філогенетичних методів	65
2.3.1. Встановлення систематичної належності стерильних видів: <i>Lecanora</i> , <i>Placodium</i> чи <i>Buellia</i> ?	65
2.3.2. Пара видів чи «криптичні» види?	66
2.3.3. Традиційна морфологія чи багатогенна філогенія? Новий погляд на міжродинні зв'язки	67
2.3.4. Підтвердження морфологічних даних молекулярно-філогенетичними методами	69

2.4. Матеріали до таксономії роду <i>Rinodina</i> (Physciaceae, Lichenized Ascomycotina) з використанням комбінованих даних ITS і mtSSU rDNA генів	69
2.4.1. Матеріали та методи	70
2.4.2. Результати	71
Molecular phylogeny and taxonomy in the family Physciaceae (<i>Nadeina O.V.</i>)	79
Р о з д і л 3. Філогенетичний аналіз мікроскопічних грибів родів <i>Cladosporium</i> та <i>Exophiala</i> за ядерною ДНК (Кондратюк Т.О., Джеонг М.-Х., Хо Д.-С., Кондратюк С.Я.)	
3.1. Особливості таксономії та молекулярної філогенії міцеліальних грибів комплексів <i>Cladosporium sphaerospermum</i> , <i>C. cladosporioides</i> і чорних дріжджеподібних грибів роду <i>Exophiala</i>	80
3.2. Матеріали і методи досліджень	83
3.3. Ідентифікація мікроскопічних міцеліальних грибів роду <i>Cladosporium</i> за ITS1/ITS2-ділянкою ядерної ДНК	87
3.4. Ідентифікація чорних дріжджеподібних грибів роду <i>Exophiala</i> за ITS1/ITS2-ділянкою ядерної ДНК	91
Phylogenetic analysis of microscopic fungi of the genera <i>Cladosporium</i> and <i>Exophiala</i> after nuclear DNA (Kondratyuk T.O., Jeong M.-H., Hur J.-S., Kondratyuk S.Y.)	94
Ч А С Т И Н А 2. МОЛЕКУЛЯРНА ФІЛОГЕНІЯ І СУЧАСНА ТАКСОНОМІЯ НАЗЕМНИХ ВОДОРОСТЕЙ	
Р о з д і л 4. Молекулярна філогенія, таксономія і біологія наземних водоростей порядку Klebsormidiales (Klebsormidiophyceae, Streptophyta) (Михайлюк Т.І., Лукшиова А., Массальський А., Фрідл Т.)	
4.1. Історія вивчення представників Klebsormidiales	96
4.2. Проблеми таксономії Klebsormidiales	98
4.3. Матеріали і методи дослідження	99
4.4. Місце Klebsormidiales у системі водоростей	103
4.5. Klebsormidiales — відокремлена група водоростей зі спільними морфологічними, ультратонкими та біохімічними ознаками	107
4.6. Морфологія Klebsormidiales: єдність процесів ділення клітин і формування слані у різних представників	110
4.7. Рід <i>Hormidiella</i> : морфологічні та екологічні особливості, різноманіття	115
4.8. Рід <i>Entransia</i> : морфологічні та екологічні особливості, різноманіття	117
4.9. Філогенія двох близьких родів — <i>Interfilum</i> і <i>Klebsormidium</i> : проблеми розділення, морфологічні ознаки, що мають філогенетичне значення, еволюційні тенденції в межах групи	118
4.10. Рід <i>Interfilum</i> : морфологічні та екологічні особливості, різноманіття, філогенетичні зв'язки	123
4.11. Рід <i>Klebsormidium</i> : морфологічні, генетичні, екологічні особливості, різноманіття	128
4.12. Морфологічні види <i>Klebsormidium</i> , що не включені до опрацювання. «Аномальні» форми <i>Klebsormidium</i>	141
4.13. Еволюція і географічне поширення представників порядку. Еколого-фізіологічні особливості групи як ключ до таксономії Klebsormidiales	142
Molecular phylogeny, taxonomy and biology of terrestrial algae of order Klebsormidiales (Klebsormidiophyceae, Streptophyta) (Mikhailyuk T.I., Lukešová A., Massalski A., Friedl T.)	144

Розділ 5. Молекулярна філогенія і морфологічні особливості найпоширеніших фотобіонтів лишайників — водоростей родів <i>Trebouxia</i> Puum. та <i>Asterochloris</i> Tscherm.-Woess (Войцехович А.О.)	146
5.1. Історія таксономічних досліджень родів	147
5.2. Матеріали і методи досліджень	151
5.3. Морфолого-генетичні особливості представників роду <i>Trebouxia</i>	154
5.4. Морфолого-генетичні особливості представників роду <i>Asterochloris</i>	171
5.5. Особливості молекулярного дослідження фотобіонтів лишайників	181
Molecular phylogeny and morphological characteristics of the most common photobionts of lichen — algae genera <i>Trebouxia</i> Puum. and <i>Asterochloris</i> Tscherm.-Woess (Voytsekhovich A.O.)	183
Розділ 6. Короткий огляд найуживаніших молекулярно-філогенетичних маркерів у таксономії зелених водоростей (Дарієнко Т.М.)	185
6.1. Мала субодиниця рДНК (18S)	185
6.2. Рибульозо-1,5-біфосфат карбоксилаза/оксигеназа (ribulose-1,5-biphosphate carboxylase/oxygenase large subunit (rbcL) gene)	186
6.3. Ядерні міжгенні ділянки ITS1 та ITS2	187
6.4. Інтрони	188
6.5. ДНК бар-код ініціатива	190
6.6. Інформаційна система «Бар-код життя» BOLD	192
6.7. Молекулярна філогенія та приховане різноманіття	192
A brief of the commonly used molecular-phylogenetic markers in the taxonomy of green algae (Darienko T.M.)	198
ПІДСУМКИ	200
СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ	204

НАЦІОНАЛЬНА АКАДЕМІЯ НАУК УКРАЇНИ
ІНСТИТУТ БОТАНІКИ ім. М.Г. ХОЛОДНОГО

КОНДРАТЮК Сергій Якович
МИХАЙЛЮК Тетяна Іванівна
ДАРІЄНКО Тетяна Михайлівна та ін.

**МОЛЕКУЛЯРНА ФІЛОГЕНІЯ
І СУЧАСНА ТАКСОНОМІЯ
НАЗЕМНИХ СПОРОВИХ РОСЛИН**

Київ, Науково-виробниче підприємство
«Видавництво “Наукова думка” НАН України», 2013

Художнє оформлення *М.А. Панасюк*
Художній редактор *І.П. Савицька*
Технічний редактор *Т.С. Березяк*
Коректор *Л.Г. Бузіашвілі*
Оператор *Г.А. Юр'єва*
Комп'ютерна верстка *О.І. Фуженко*

Підп. до друку 16.05.2013. Формат 70×100/16. Папір офс. № 1.
Гарн. Таймс. Друк. офс. Фіз. друк. арк. 14,25 + 2,0 арк. вкл. на крейд. пап.
Ум. друк. арк. 21,13. Ум. фарбо-відб. 25,3. Обл.-вид. арк. 21,0.
Тираж 300 прим. Зам. № 13—04—0910

НВП «Видавництво “Наукова думка” НАН України»
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру видавців, виготівників
і розповсюджувачів видавничої продукції
ДК № 2440 від 15.03.2006 р.
01601 Київ 1, вул. Терещенківська, 3

ТОВ “ПЕТ”
Свідоцтво про внесення суб'єкта видавничої справи
до Державного реєстру
серія ДК № 3179 від 08.05.2008 р.
61024 Харків 24, вул. Ольмінського, 17, кв. 2

**МОЛЕКУЛЯРНА ФІЛОГЕНІЯ
ТА СУЧАСНА ТАКСОНОМІЯ
НАЗЕМНИХ СПОРОВИХ
РОСЛИН**

ВОЙЦЕХОВИЧ АННА ОЛЕКСАНДРІВНА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного, 01601 Київ 1, вул. Терещенківська, 2, Україна

VOJTSEKHOVICH ANNA

M.H. Kholodny Institute of Botany, Tereshchenkivska str. 2, 01601 Kyiv, Ukraine

ДАРІЄНКО ТЕТЯНА МИХАЙЛІВНА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного, 01601 Київ 1, вул. Терещенківська, 2, Україна

DARIENKO TETYANA

M.H. Kholodny Institute of Botany, Tereshchenkivska str. 2, 01601 Kyiv, Ukraine

ДЖЕОНГ МІН-ХЕ

Корейський інститут вивчення лишайників, Сунчонський національний університет, м. Сунчон, Корея

JEONG MIN-HE

Korean Lichen Research Institute, Sunchon National University, Sunchon, Korea

ІЛІКС ДЖОН

Науково-дослідна школа з хімії, Австралійський національний університет, м. Канберра, Австралія

ELIX JHON

Research School of Chemistry, Australian National University, Canberra, Australia

КОНДРАТЮК СЕРГІЙ ЯКОВИЧ

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного, 01601 Київ 1, вул. Терещенківська 2, Україна

KONDRATYUK SERGEY

M.H. Kholodny Institute of Botany, Tereshchenkivska str. 2, 01601 Kyiv, Ukraine (e-mail: ksya_net@ukr.net)

КОНДРАТЮК ТЕТЯНА ОЛЕКСАНДРІВНА

Навчально-науковий центр «Інститут біології», Київський національний університет імені Тараса Шевченка, 01601 Київ, Україна, вул. Володимирська, 64

KONDRATYUK TETYANA

'Institute of Biology' Educational and Scientific Centre, Taras Shevchenko Kyiv national University, Volodymyrska str. 64, 01601 Kyiv, Ukraine, e-mail: <takbiofak@ukr.net>

ЛУКЕШОВА АЛЬОНА

Інститут біології ґрунту, м. Чеське Будейовице, Чеська Республіка

LUKEŠOVÁ ALENA

Institute of Soil Biology, Academy of Sciences of the Czech Republic Na Sád-
kách 7, CZ-37005, České Budějovice, Czech Republic, e-mail: luksa@upb.cas.cz

МАССАЛЬСЬКИЙ АНДЖЕЙ

Інститут біології, університет гуманітарних і точних наук, м. Кельц,
Польща

MASSALSKI ANDRZEJ

Jan Kochanowski University of Humanities and Sciences, Institute of Biology,
Department of Botany, Światokrzyska St. 15, PL-25-406, Kielce, Poland, e-mail:
luksa@upb.cas.cz

МИХАЙЛЮК ТЕТЯНА ІВАНІВНА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного, 01601 Київ, вул. Терещенківсь-
ка, 2 Україна

MIKHAILYUK TETYANA

M.H. Kholodny Institute of Botany, Tereshchenkivska str. 2, 01601 Kyiv,
Ukraine

НАДЕІНА ОЛЬГА ВОЛОДИМИРІВНА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного, 01601 Київ 1, вул. Терещенків-
ська, 2, Україна

NADEINA OLGA

M.H. Kholodny Institute of Botany, Tereshchenkivska str. 2, 01601 Kyiv,
Ukraine

СТЕНРУШ СОІЛІ

Ботанічний музей, Фінський краєзнавчий музей, А.С. 7, FI-00014 Уні-
верситет, м. Гельсінкі, Фінляндія

STENROOS SOILI

Botanical Museum, Finnish Museum of Natural History, P.O. Box 7, FI-00014
University, Helsinki, Finland

ТЕЛЬ АРНЕ

Біологічні Музеї, університет м. Лунд, Лунд, Швеція

THELL ARNE

The Biological Museums, Lund University, Lund, Sweden

ФЕДОРЕНКО НАТАЛІЯ МИКОЛАЇВНА

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного, 01601 Київ, вул. Терещенківсь-
ка, 2, Україна

FEDORENKO NATALIYA

M.H. Kholodny Institute of Botany,
Tereshchenkivska str. 2, 01601 Kyiv, Ukraine

ФРІДЛ ТОМАС

Відділ експериментальної фікології та колекції культур водоростей,
університет м. Геттінген, м. Геттінген, Німеччина

FRIEDL THOMAS

Experimental Phycology and Culture Collection of Algae, Georg-August
University Göttingen, Untere Karspüle 2, 37073 Göttingen, Germany, e-mail:
tfriedl@uni-goettingen.de

ХО ДЖЕЙ-СОН

Корейський інститут вивчення лишайників, Сунчонський національ-
ний університет, м. Сунчон, Корея

HUR JAE-SEOUN

Korean Lichen Research Institute, Sunchon National University, Sunchon,
Korea

ЧАРНЕФЕЛЬТ ІНГВАР

Біологічні музеї, університет м. Лунд, м. Лунд, Швеція

KÄRNEFELT INGVAR

The Biological Museums, Lund University, Lund, Sweden

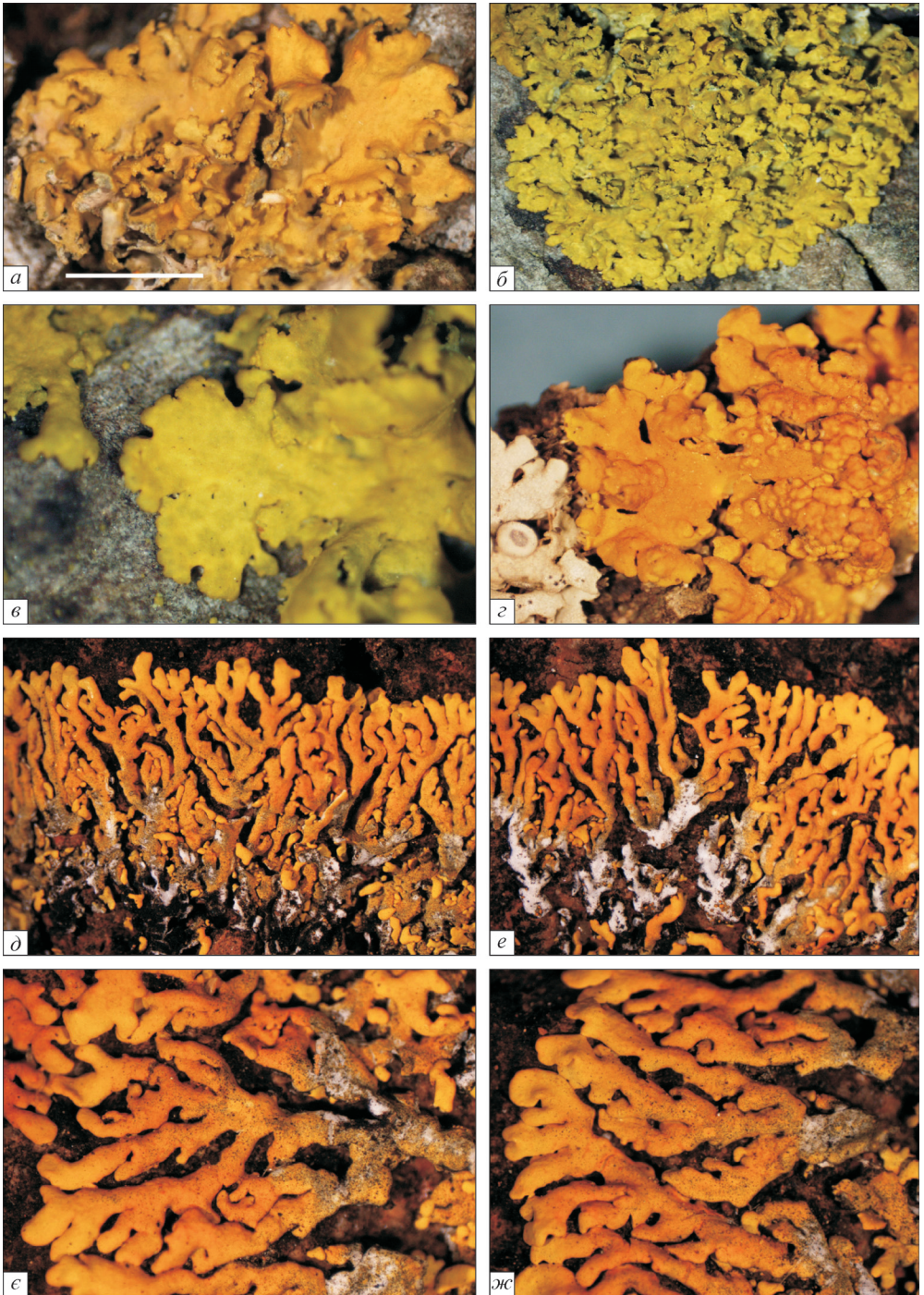


Рис. 1.7. Загальний вигляд слані:

a–в — *Gallowayella poeltii*, Kondratyuk 20360 (LD); лінійка — 2 мм; *г* — *Gallowayella hermonii*, голотип (KW); *д–ж* — *Jackelixia angustata*, Kondratyuk 20475 (LD)

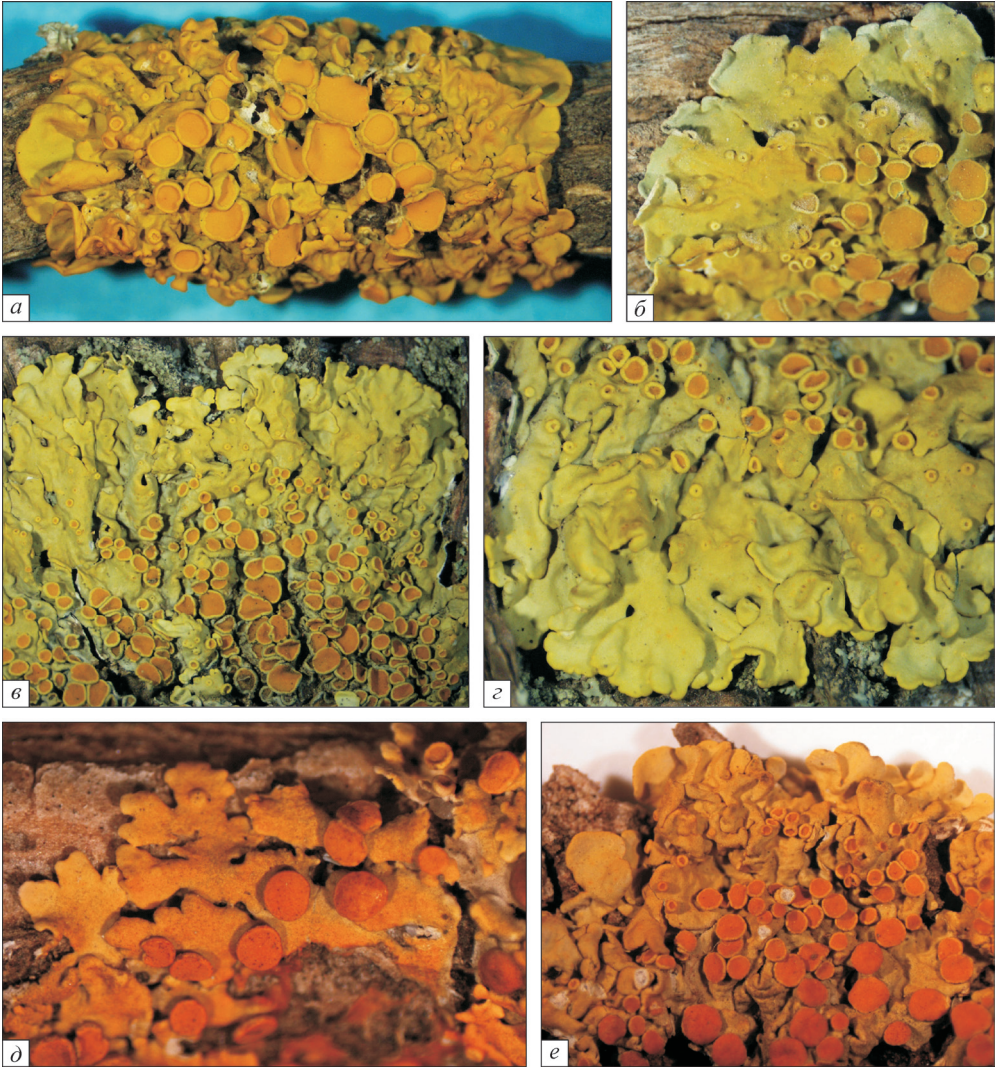


Рис. 1.8. Загальний вигляд слані з апотеціями:

a, б — *Jackelixia elixii*, S. Kondratyuk 20484 (CANB); *в, з* — *Jackelixia elixii*, S. Kondratyuk 20428 (CANB);
д, е — *Jackelixia kangarooensis* (MEL 1028663)

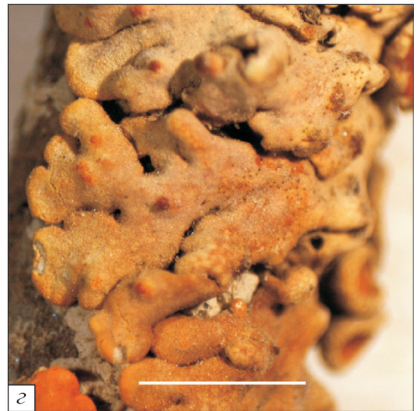
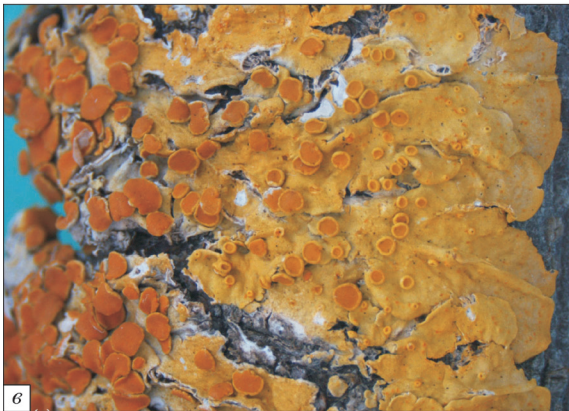


Рис. 1.9. Загальний вигляд слани з апотеціями:

a, б — *Jackelixia hypogymnioides*, Whinray s. n. (MEL 22395); *в* — *Jackelixia incavata*; *г, д* — *Jackelixia otolangei*, голотип

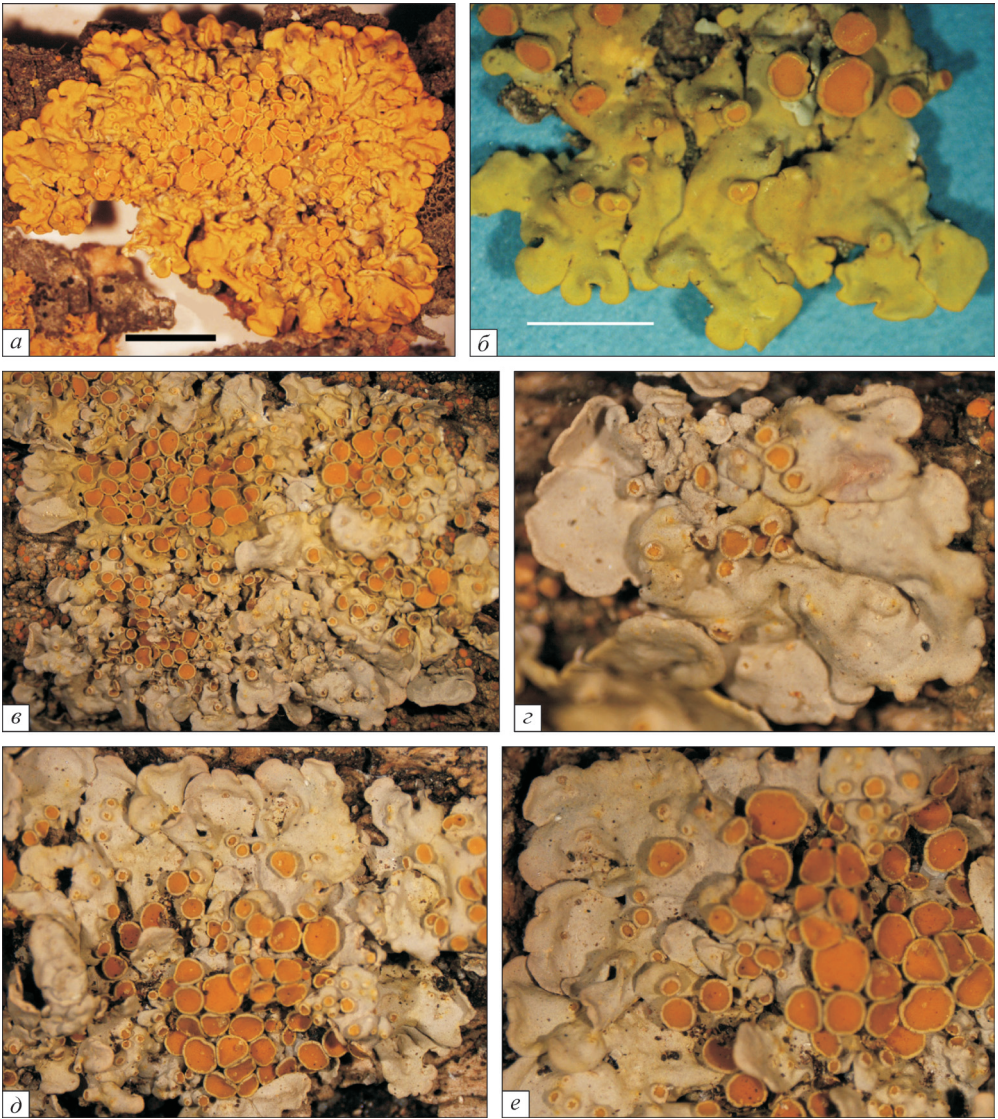


Рис. 1.10. Загальний вигляд слані з апотеціями:

a — *Jackelixia elixii*, Kondratyuk 20429 (PERTH — голотип); лінійка — 5 мм; *б* — *Jackelixia streimannii*, Kondratyuk 204103 (LD — ізотип); лінійка — 2 мм; *в–е* — *Jackelixia whinrayi* (MEL 1019948)

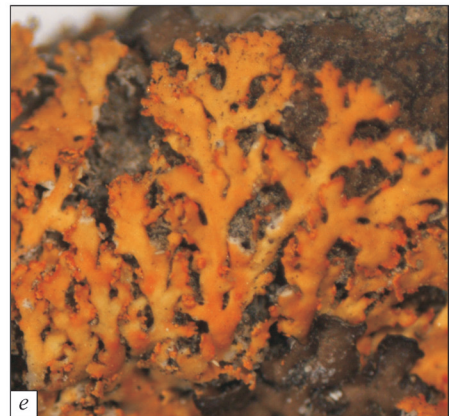


Рис. 1.11. Загальний вигляд слані з апотеціями:

a, б — *Jesmurraya novozelandica* (MEL 1515543); *в, г* — *Josefoeltia parva*, Ranta 2026; *д, e* — *Josefoeltia soresidiosa* (S — ізотип)

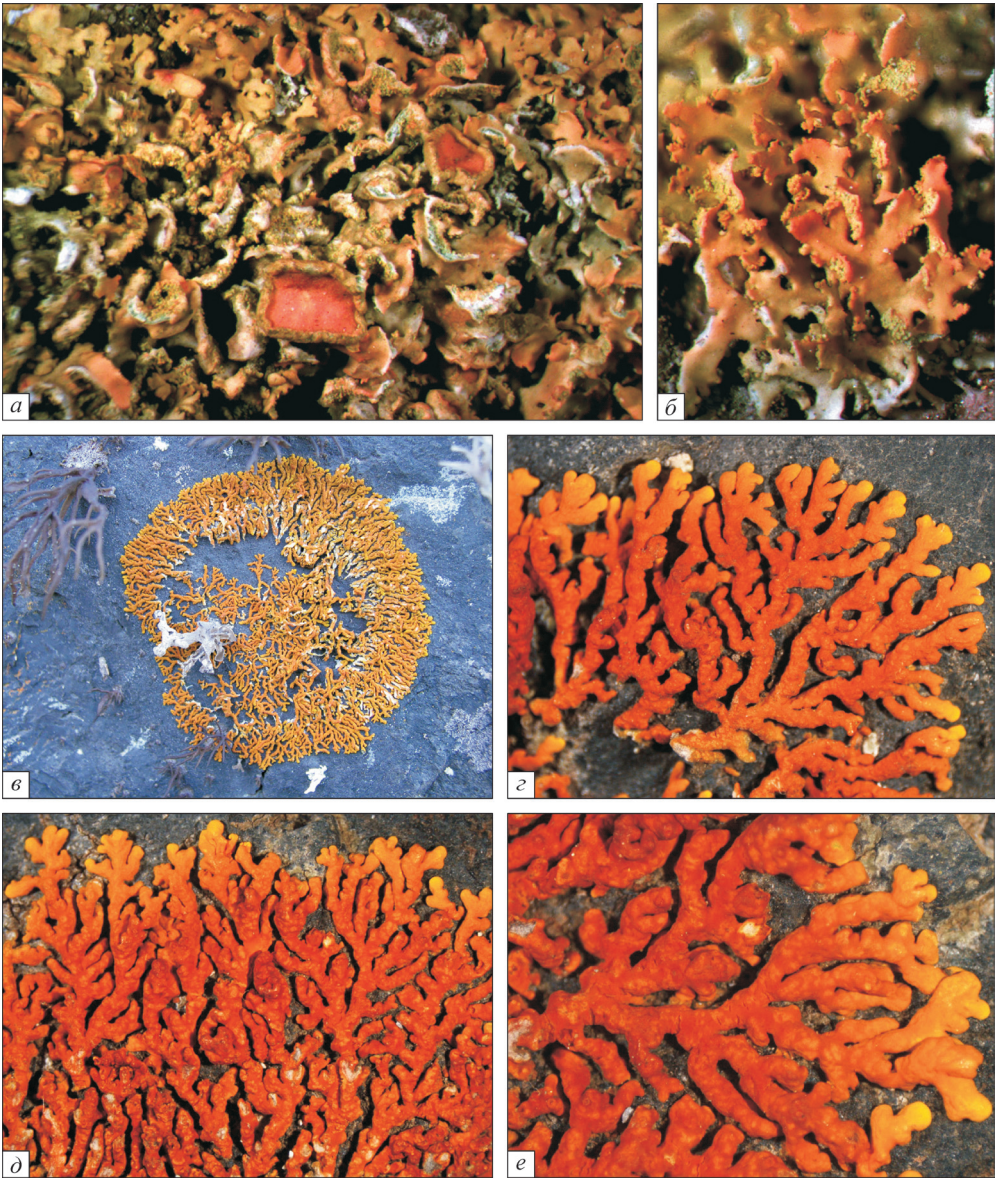


Рис. 1.12. Загальний вигляд слані з апотеціями:

a, б — *Honeggeria rosmariae*, isotype (KW); *в–е* — *Martinjansia resendei*, S. Kondratyuk 20930

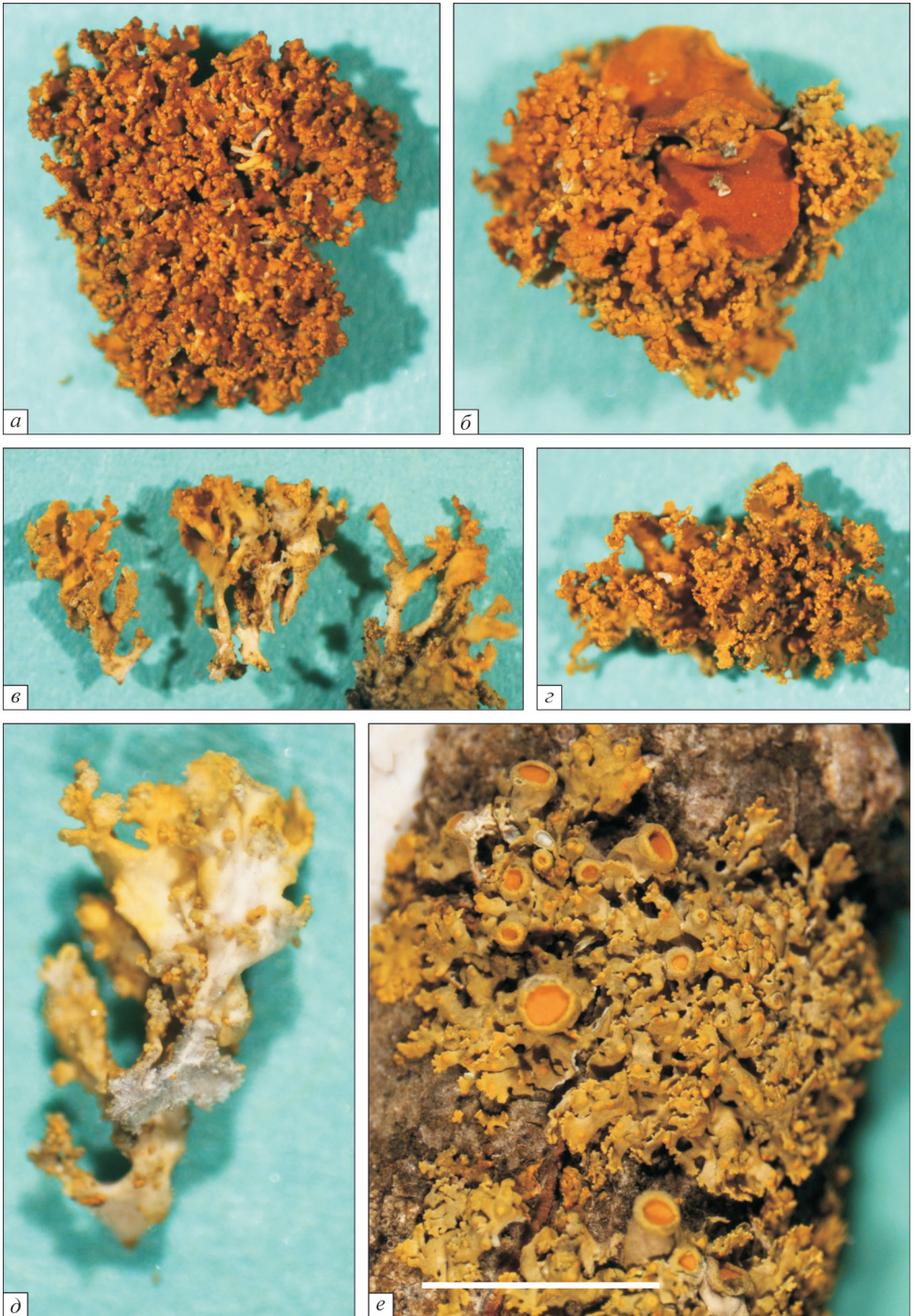


Рис. 1.13. Загальний вигляд слані з апотеціями:

a–d — *Massjukiella candelaria* (LD — ізонеотип); *e* — *Massjukiella alaskana* (CANL — holotype); лінійка — 2 мм

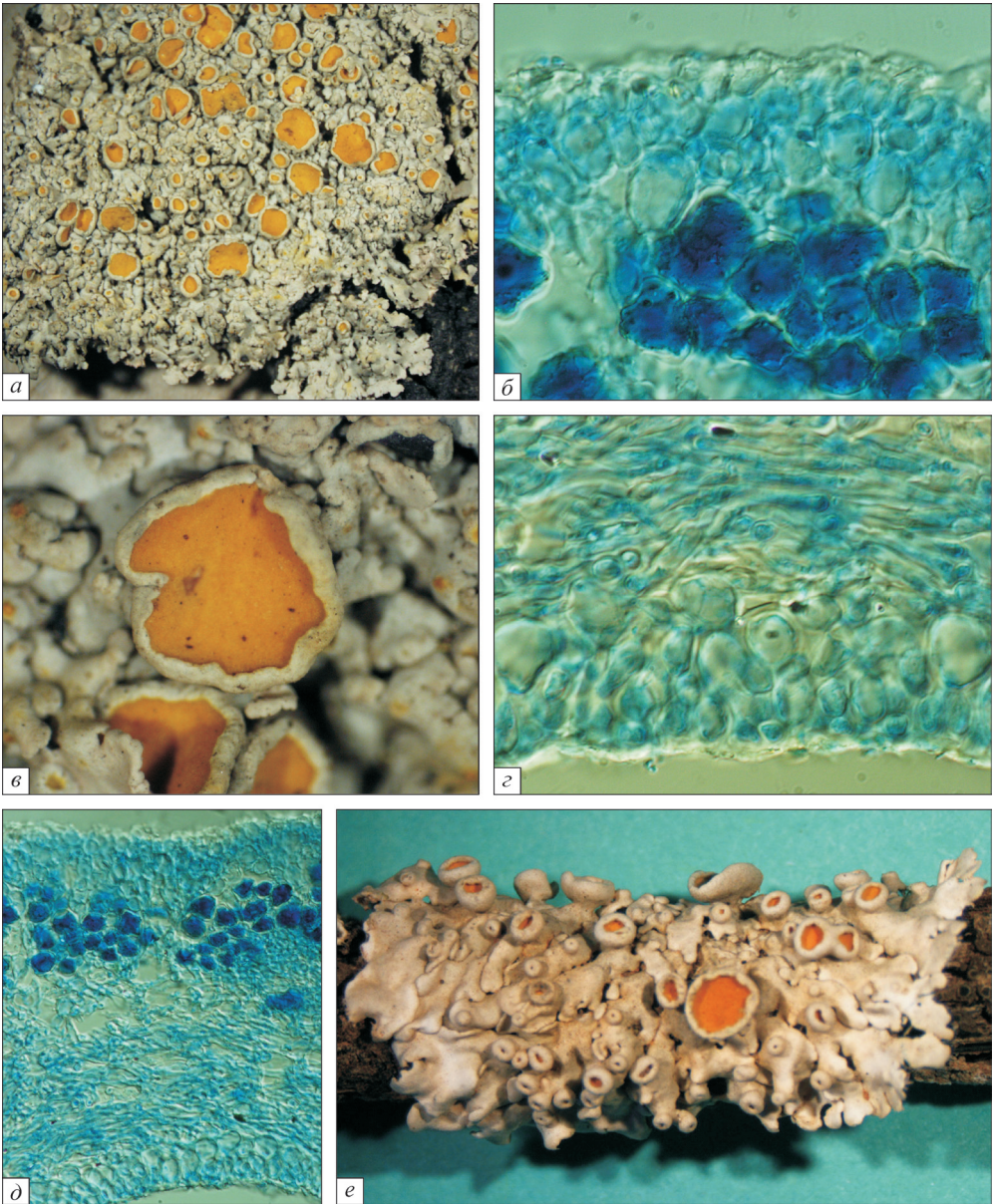


Рис. 1.14. Загальний вигляд слані з апотеціями:

a, в — *Ovealmbornia bonae-spei* (LD — голотип); лінійка — 5 мм; *e* — *Ovealmbornia* sp.; слань *Ovealmbornia bonae-spei* на зрізі: *б* — верхній коровий шар; *г* — нижній коровий шар; *д* — вигляд у цілому

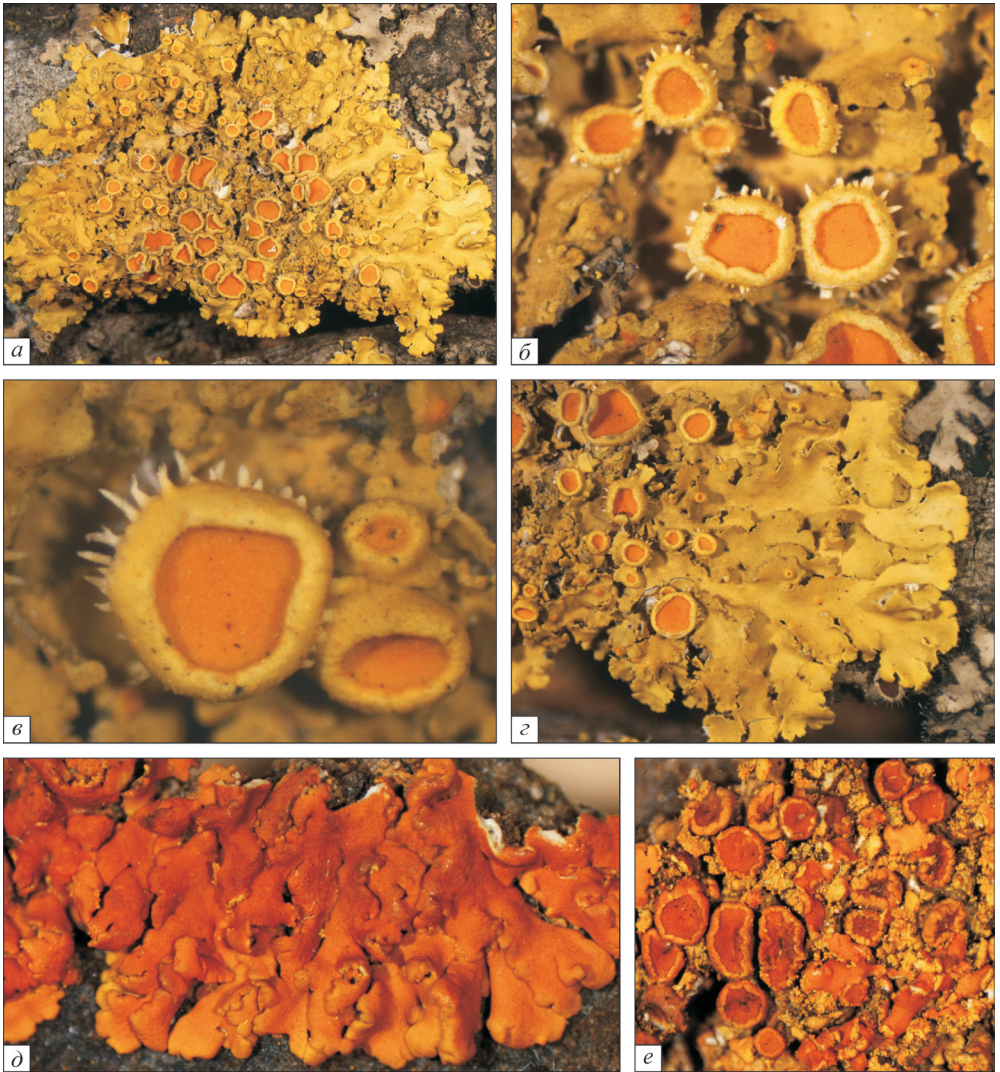


Рис. 1.15. Загальний вигляд слані з апотеціями:
a–c — *Oxneria alfredii* (LD — ізотип); *д, е* — *Oxneria fallax*, Vezda 225 (M)

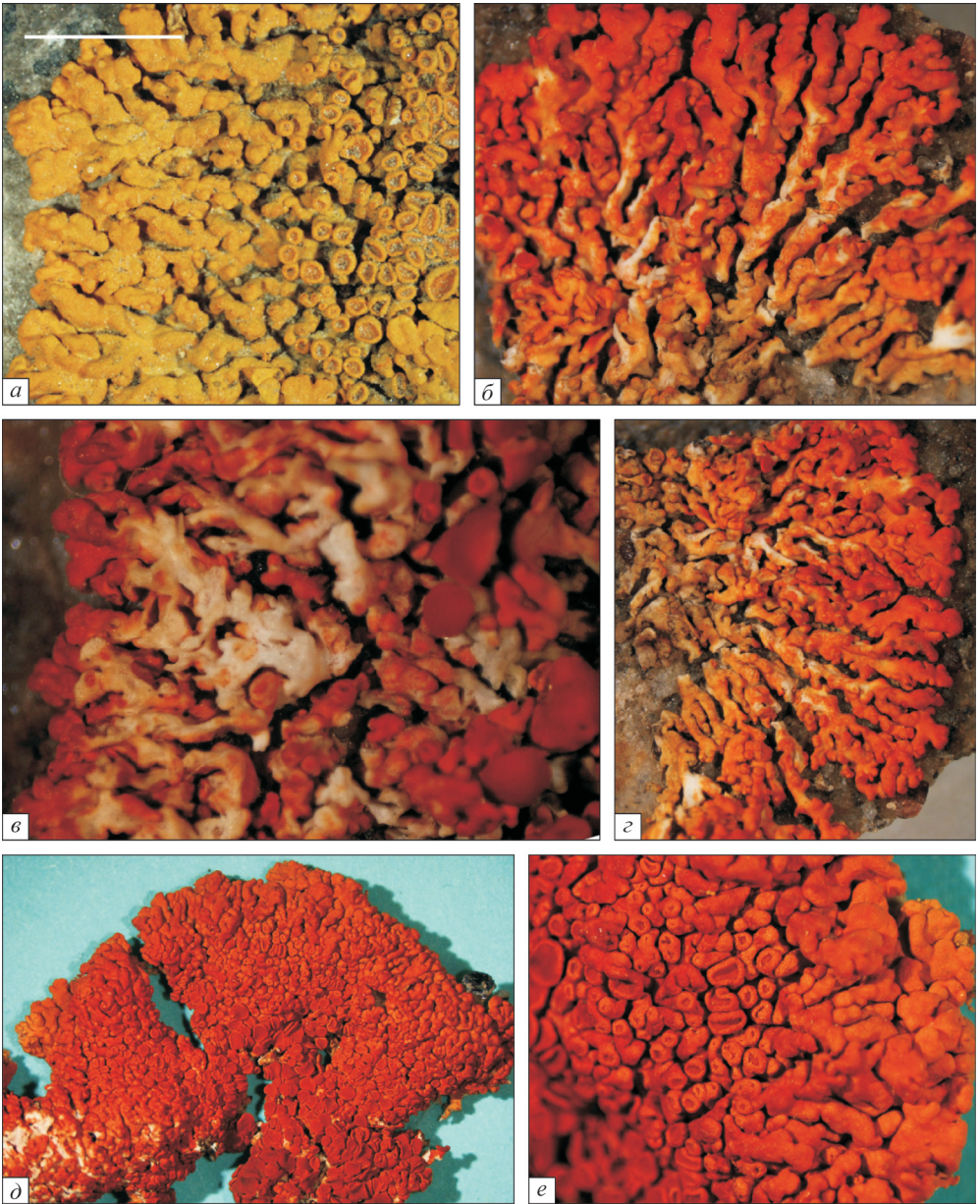


Рис. 1.16. Загальний вигляд слани з апотеціями:

a — *Rusavskia elegans* (LD — ізотип); лінійка — 5 мм; *б–г* — *Rusavskia elegans* var. *pulvinata* (MEL 1001220); *д, е* — *Rusavskia elegans* var. *pulvinata* (MEL 1013 454)

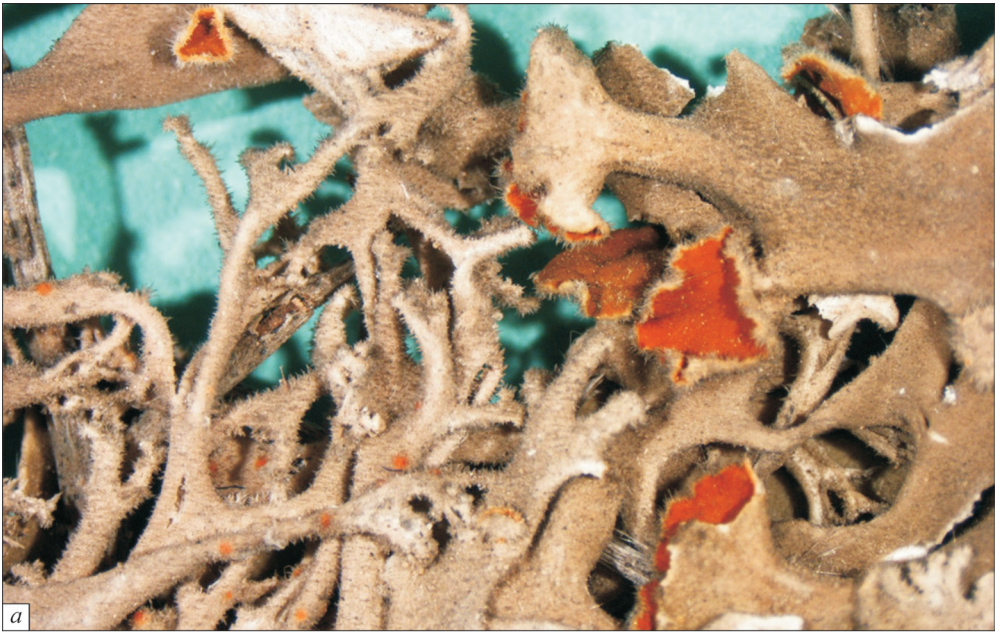


Рис. 1.17. Загальний вигляд слані з апотеціями:

a–в — *Seiophora villosa*, Vězda, Lich. Sel. Exs. 925 (LD); *z* — *Seiophora scorigena*, Kondratyuk 20912 (LD)

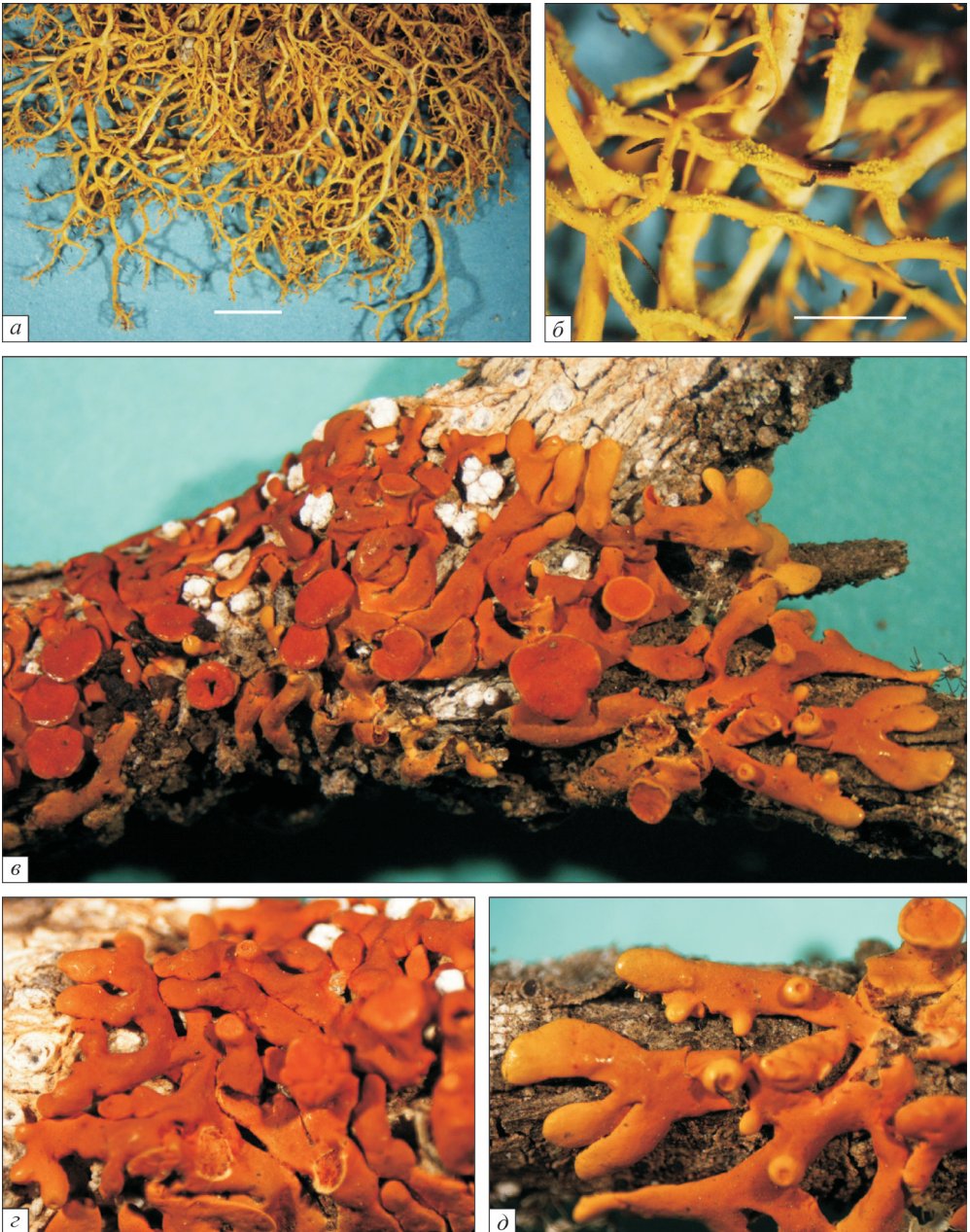


Рис. 1.18. Загальний вигляд слані:

a — *Teloschistes flavicans*, Kondratyuk 20450 (KW); лінійка — 2 мм; *б* — збільшені фрагменти слані *Teloschistes flavicans*, Kondratyuk 20450 (KW); лінійка — 1 мм; *в–г* — *Xanthodactylon inflata*, Feuerer 63046 et Thell (HBG)

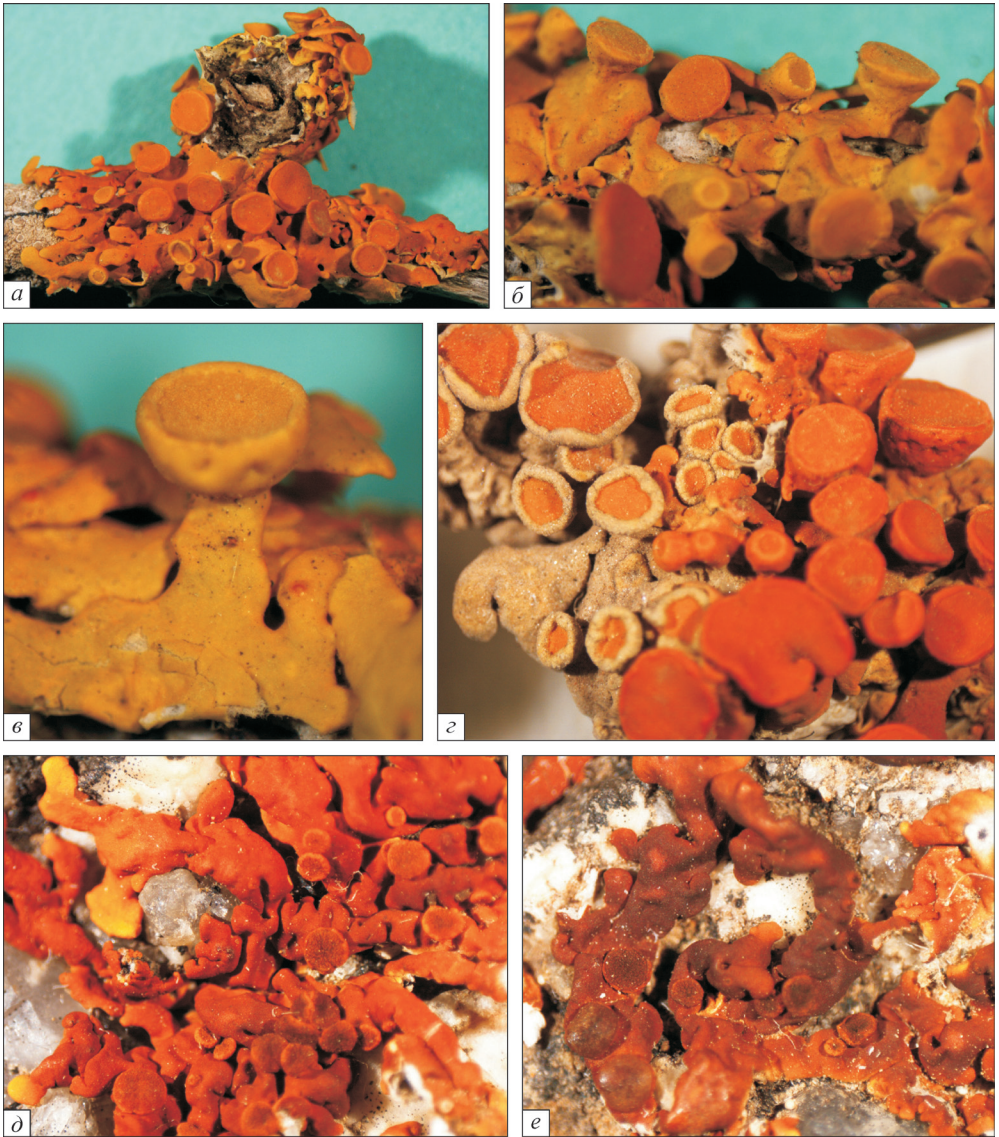


Рис. 1.19. Загальний вигляд слані та апотеціїв:

a–в — *Xanthodactylon turbinatum*; *г* — *Xanthodactylon turbinatum*, що зростає поряд з *Jackelixia ottonlangei* (голотип); *д, е* — *Xanthodactylon sipmannii*

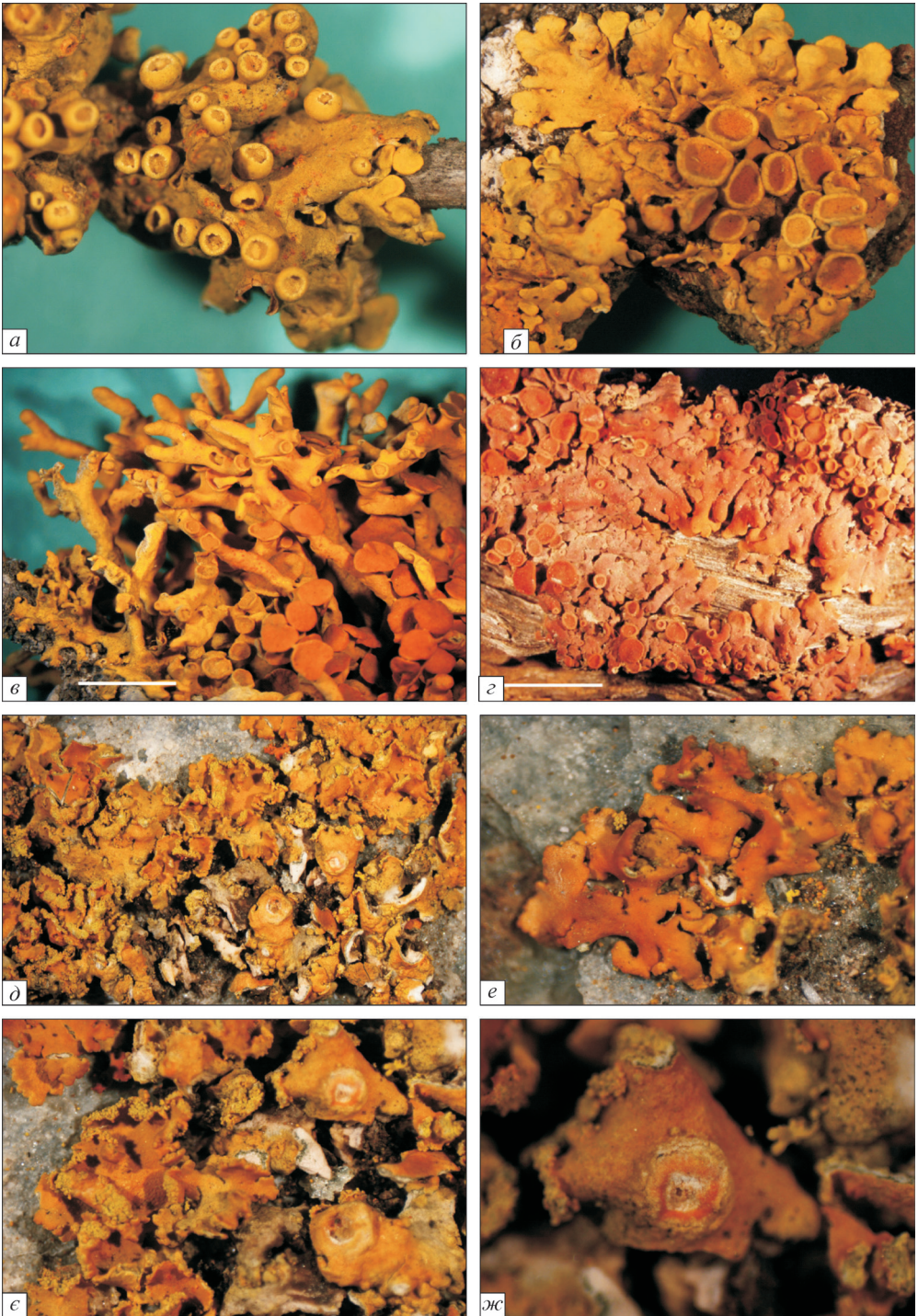


Рис. 1.20. Загальний вигляд слані та апотецій:

a, б — *Xanthodactylon wirthii*; *в* — *Xanthodactylon flammeum*, Feuerer 63174a et Thell (HBG); лінійка — 5 мм; *з* — *Xanthokarroa karroensis* (LD — голотип); лінійка — 5 мм; *д—ж* — *Xanthomendoza* sp.

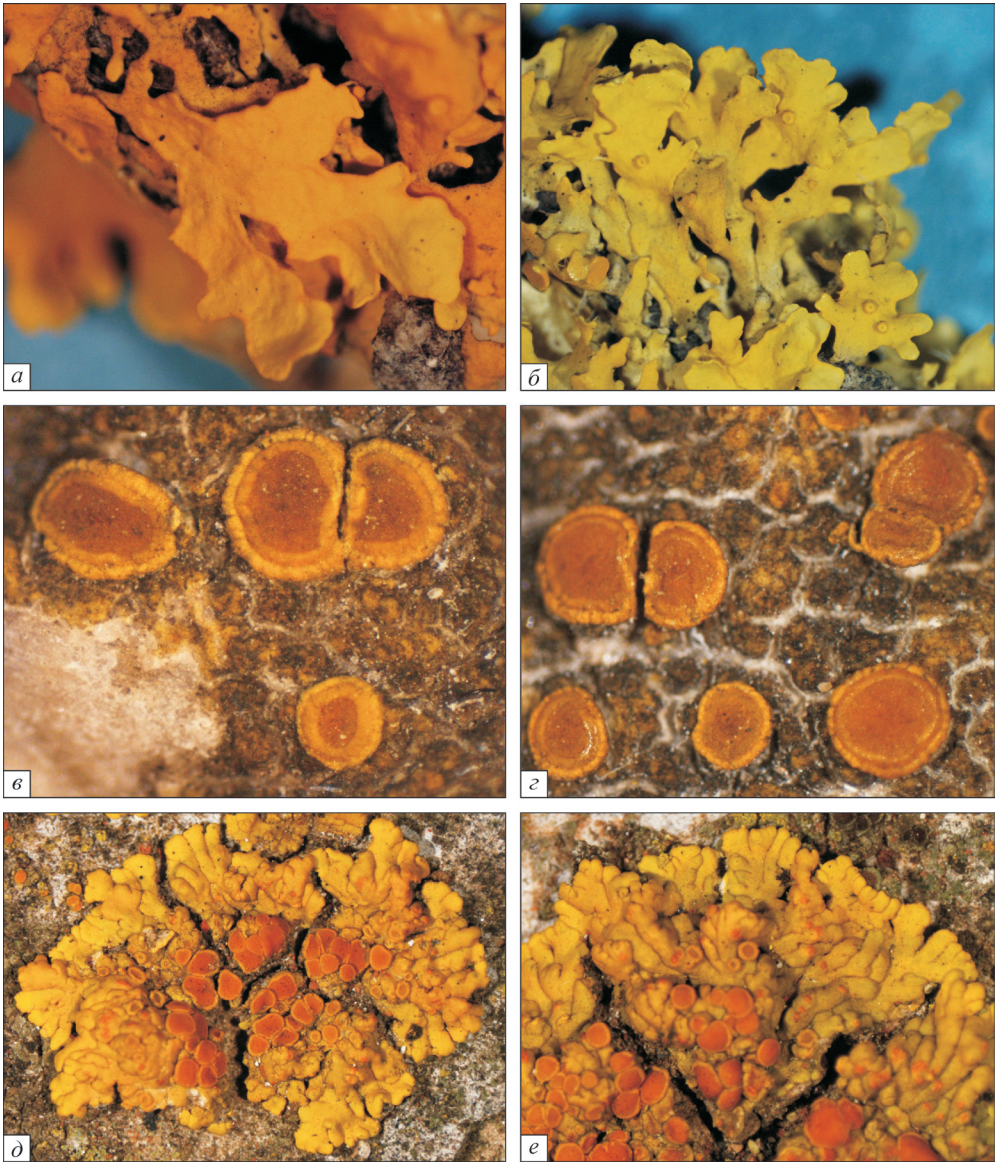


Рис. 1.21. Загальний вигляд слані та апотеціїв:

a, б — *Xanthoria monofoliola*, Garside BOL 24720 (LD — голотип); лінійка — 2 мм; *c, d* — *Caloplaca crenulatella*, holotype (H-NYL 30215); *e, f* — *Caloplaca flavescens*, S. Kondratyuk 20925 (KW)

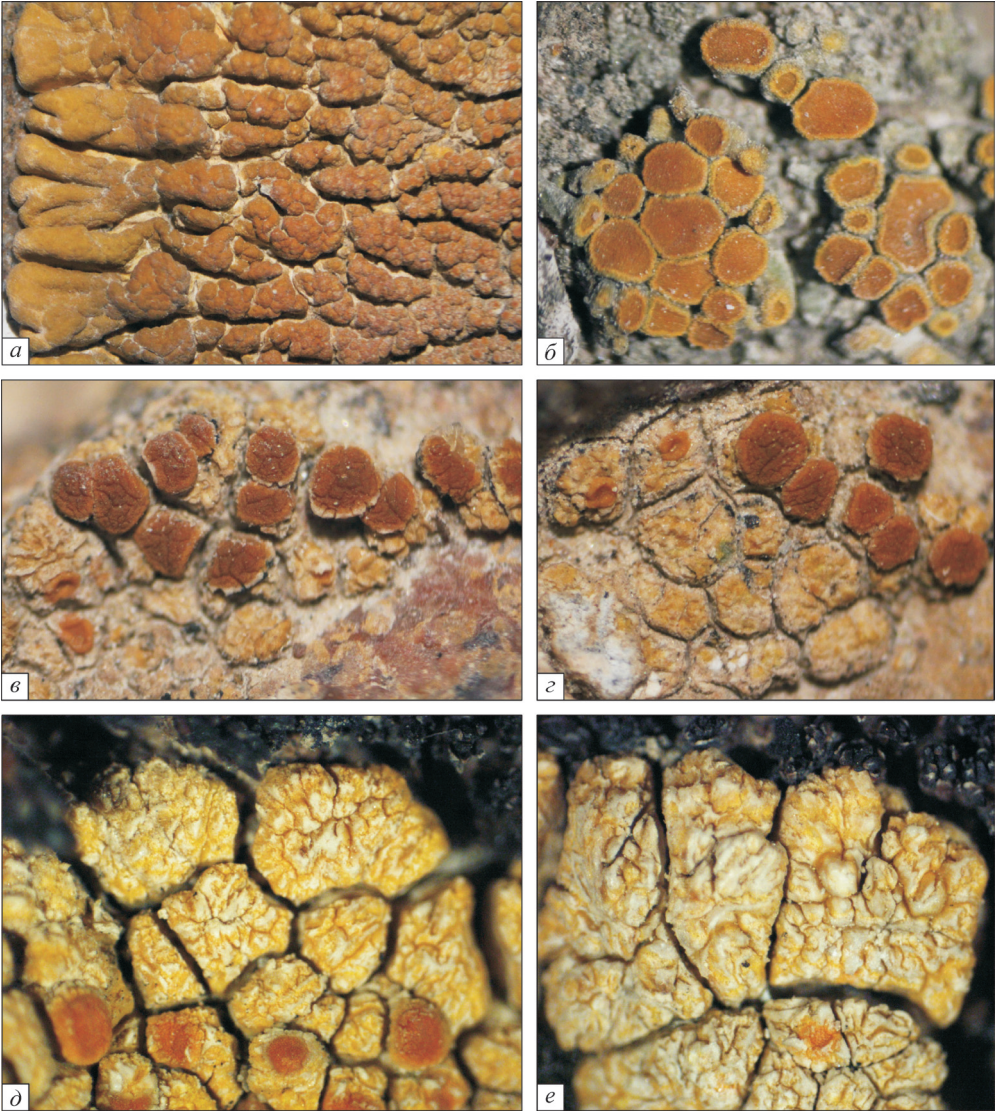


Рис. 1.30. Загальний вигляд слані та апотеціїв:

a — *Caloplaca trachyphylla*, S. Kondratyuk 20930; *б* — *Caloplaca* sp. iva1, S. Kondratyuk 20930; *в, г* — *Caloplaca* sp. kud1, S. Kondratyuk 20930; *д, е* — *Caloplaca scrobiculata*

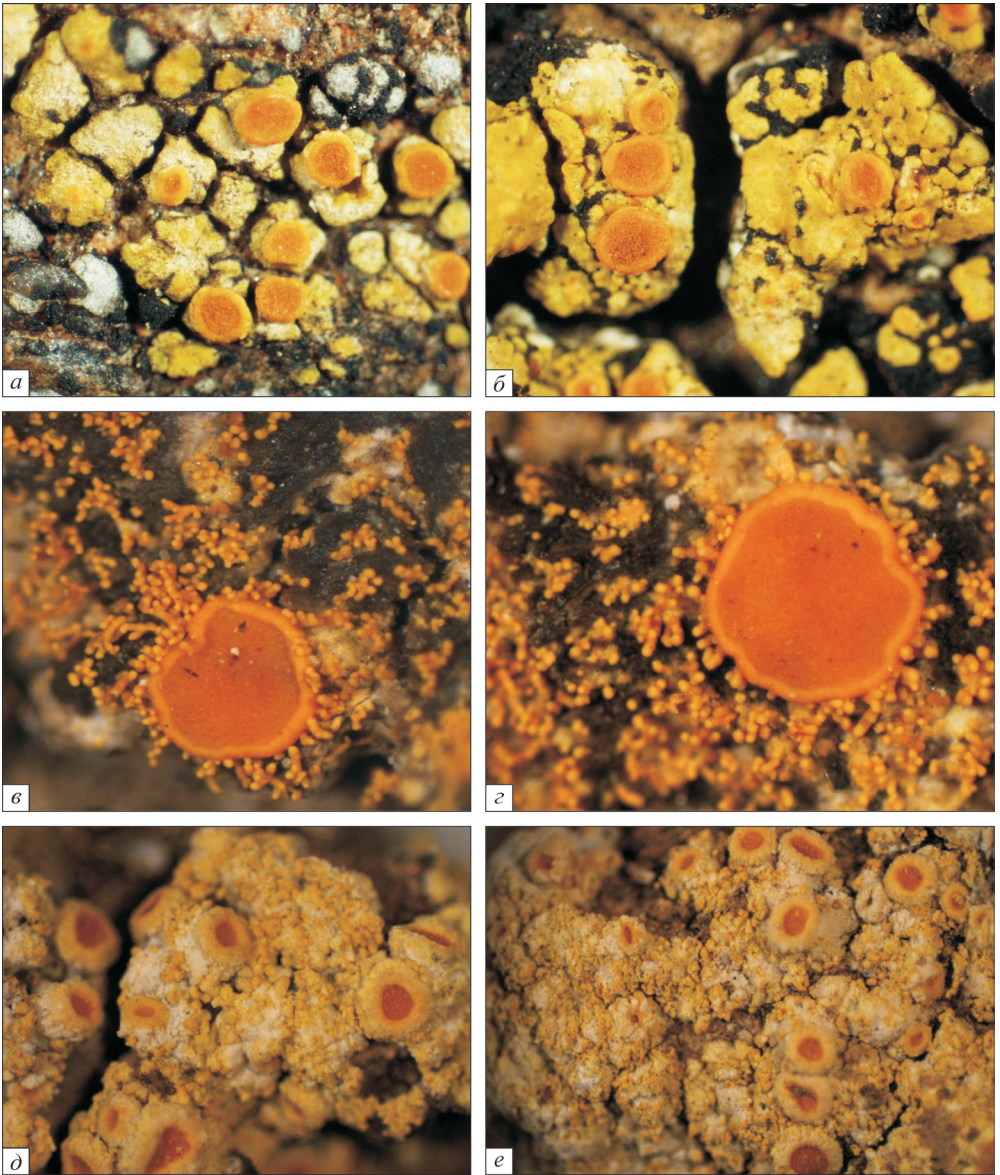


Рис. 1.31. Загальний вигляд слані та апотеціїв:

a — *Caloplaca rexfilsonii*, S. Kondratyuk 20484 (LD); лінійка — 2 мм; *б* — *Caloplaca rexfilsonii*, S. Kondratyuk 20480 (LD); лінійка — 2 мм; *в, г* — *Caloplaca bassiae*, JAE 21083 (CANB); *д, е* — *Caloplaca limonia*, голотип (GZU)

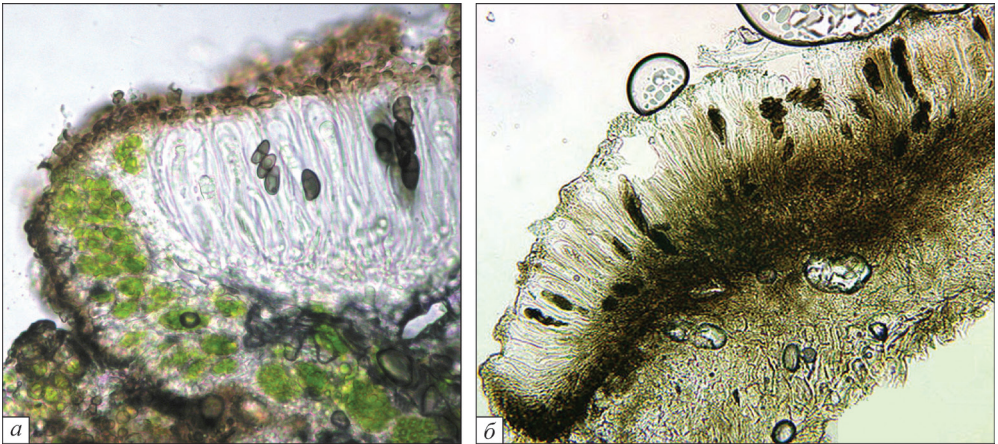


Рис. 2.1. Типи ексциплів у представників родин Physciaceae s. str. і Caliciaceae s. str. відповідно:

a — леканориновий тип, *Rinodina septentrionalis* (фото Л.В. Димитрової); *б* — лецидеїновий тип, *Buellia schaeereri* КРАВГ-1930 (фото А.В. Мелехіна)

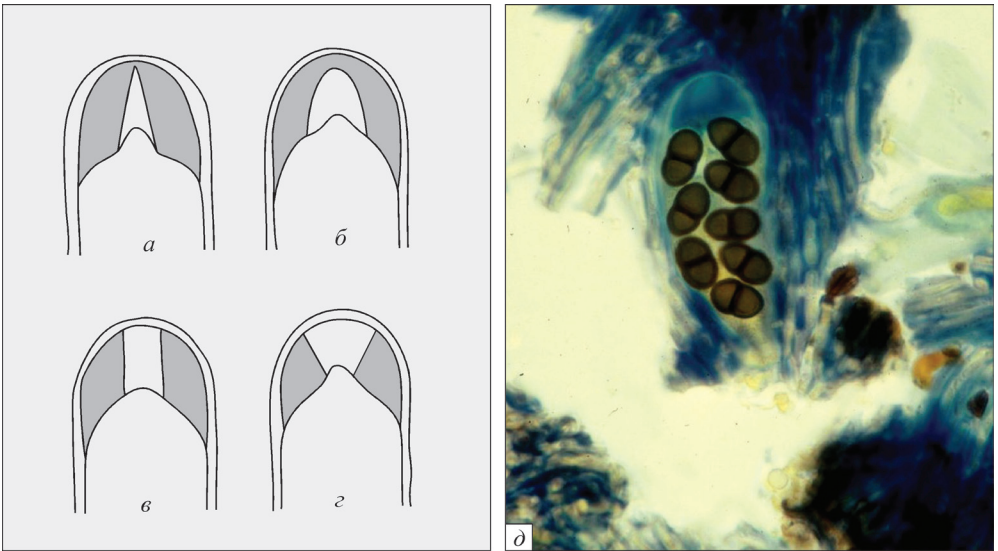


Рис. 2.2. Типи сумок у представників родини Physciaceae s.l.:

a, б — *Vacidia*-тип у Caliciaceae s. str.; *в, г* — *Lecanora*-тип у Physciaceae s. str.; схематичне зображення після послідовного додавання розчинів КОН, а потім люголю; модифіковано порівняно з даними М. Гіралт (Giralt, 2001); *д* — сумка у *Buellia* (фото К.М. Шейдеггера)



Рис. 2.6. Реалізація життєвих стратегій у представників родини Physciaceae s. str.:

a — кустиста слань епіфіта *Anaptychia ciliaris* (фото О.В. Надеїної); *б* — листувата слань епіфіта *Physconia distorta* (фото О.В. Надеїної); *в, г* — накипна, у різному ступені ареальована слань у епілітних *Rinodina bischoffii* (фото О.В. Надеїної) і *Rinodina milvina* (фото К.М. Шейдеггера); *д* — плакодіоїдна слань у наґрунтового виду *Phaeorrhiza sareptana* (фото К.М. Шейдеггера); *е* — листувата слань епіфіта *Heterodermia speciosa* (фото К.М. Шейдеггера)

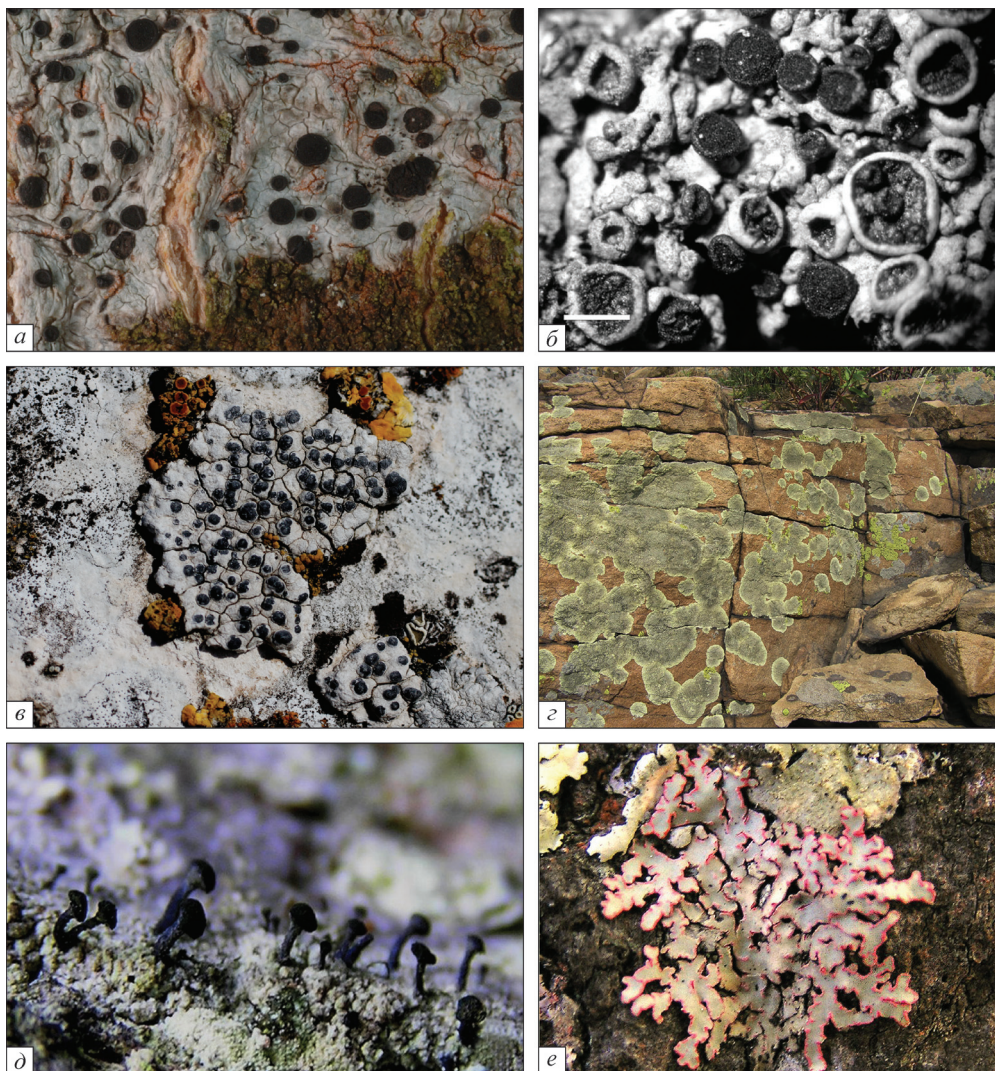


Рис. 2.7. Реалізація життєвих стратегій у представників родини Caliciaceae s. Lumbsch et Nuhndorf:

a — накипна слань у *Buellia disciformis* (фото К. Шейдегера); *б* — ліхенофільний спосіб існування *Tetramelas phaeophysciae* (голотип) — апотеції, що паразитують на слані та апотеціях *Phaeophyscia endococcina*; шкала — 0,5 мм; за матеріалами статті А. Нордіна і Л. Тібеля (Nordin, Tibell, 2005); *в*, *г* — плакодіюдні накипні слані у *Diplotomma venustum* і *Dimelaena oreina* (фото О.В. Надеїної); *д* — накипна порохниста слань, стебельчасті цвяхоподібні плодові тіла, що утворюють мазедій, у епіксільного *Calicium lenticulare* (фото О.В. Надеїної); *е* — листувата слань тропічного епіфітного лишайника *Pyxine coccifera* (фото О.В. Надеїної)

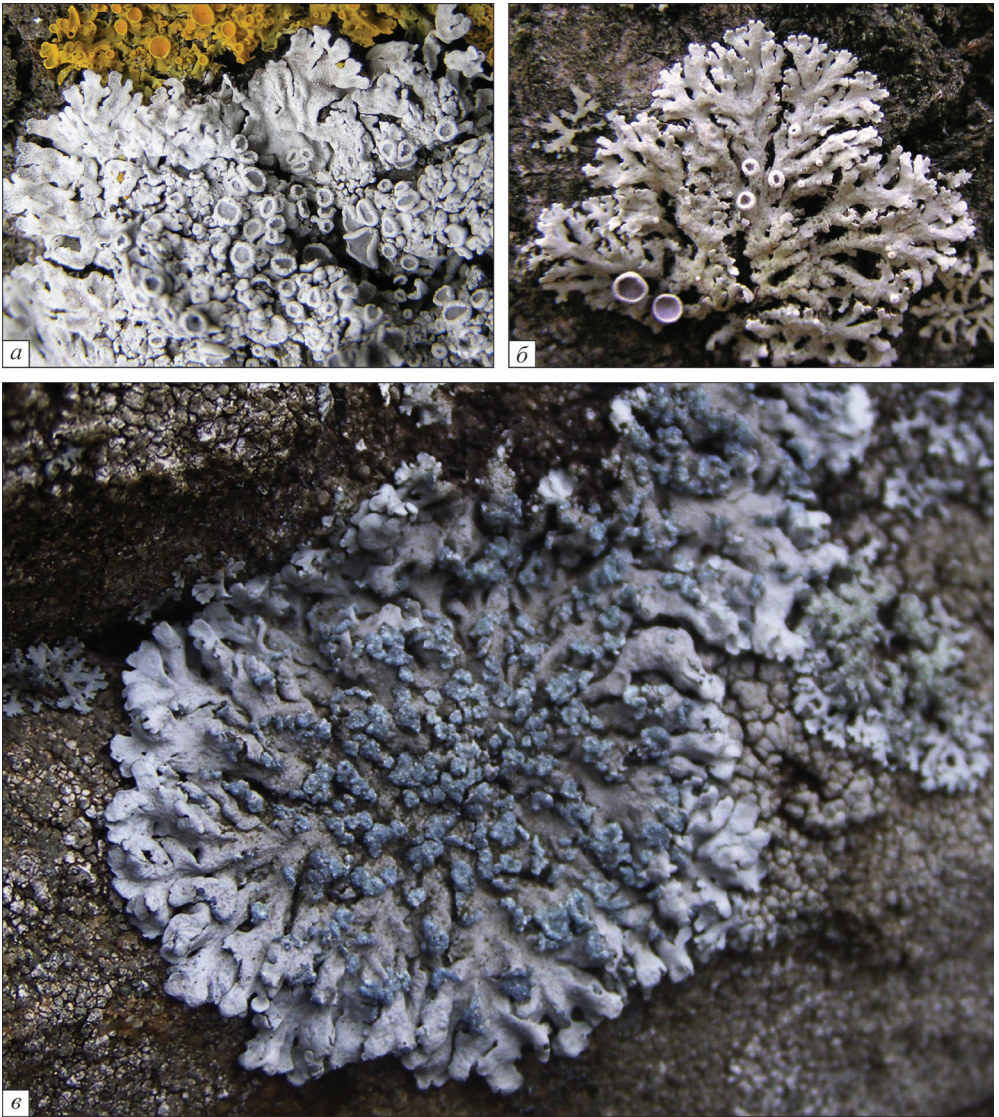


Рис. 2.8. *Physcia aipolia* (а, б) і *Physcia caesia* (в). Об'єкти дослідження із робіт (Mullys et al., 2001; Lohtander et al., 2009). Пара видів чи таксони з «криптичними» лініями? (фото О.В. Надєїної)

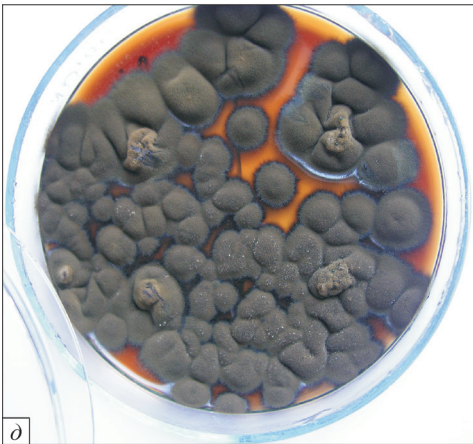
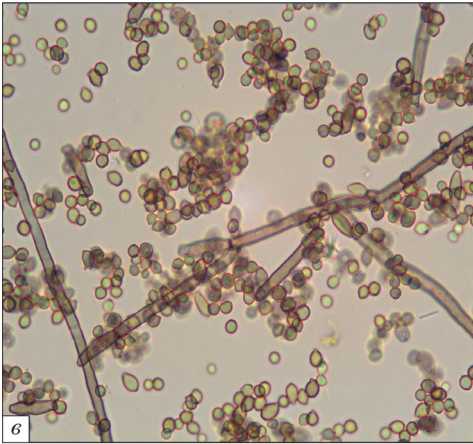
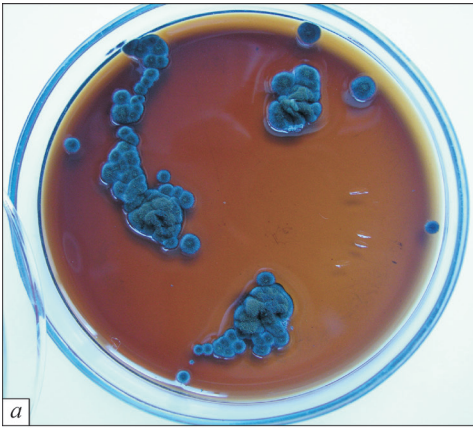


Рис. 3.1. Колонії та конідії грибів роду *Cladosporium*:

a — *C. psychrotolerans* (на сусло-агарі); *б* — *C. sphaerospermum* (на ЧДА (зліва) та КГА (справа та внизу));
в — *C. sphaerospermum* (рамоконідії та конідії); *г* — *C. pseudocladosporioides* (на сусло-агарі, зліва); *д* —
C. halotolerans (на сусло-агарі); *е* — *C. halotolerans* (на ЧДА (зліва) та КГА (справа та внизу))

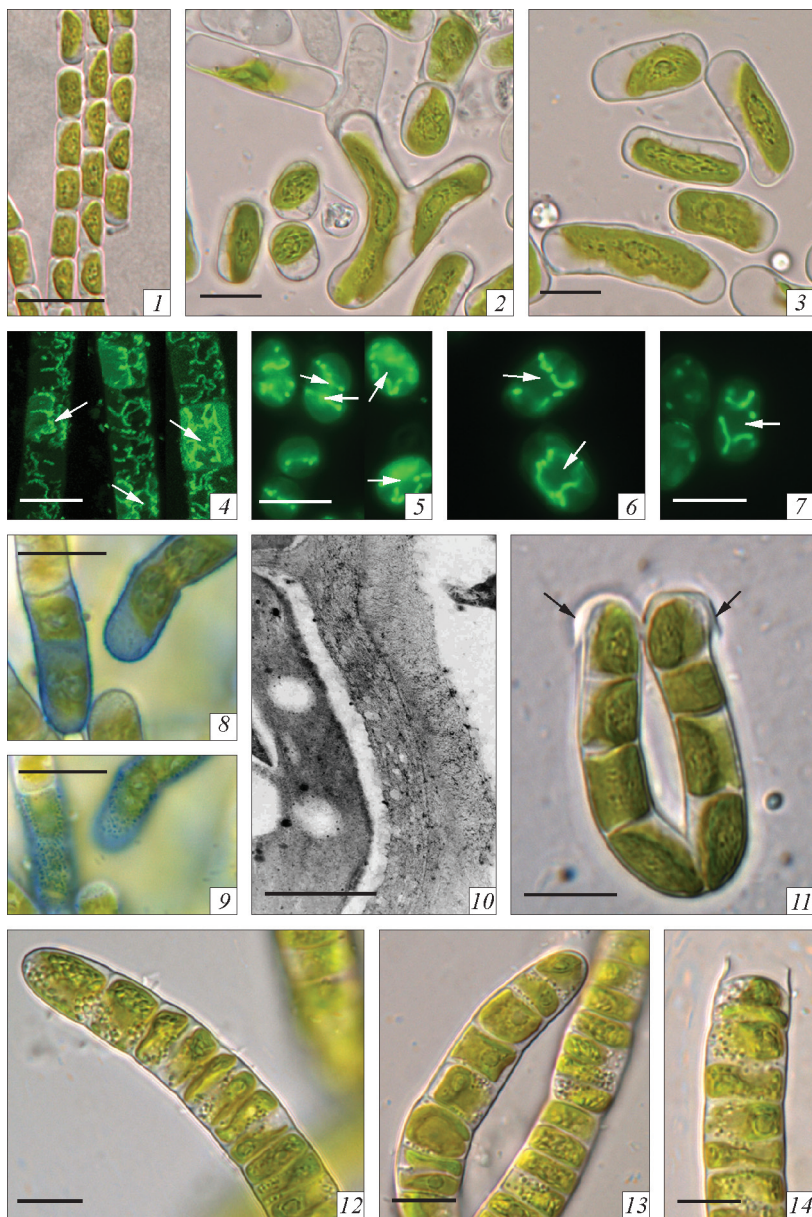


Рис. 4.2. Морфологічні та цитологічні особливості деяких представників Klebsormidiales і морфологічно близьких до них таксонів:

1 — представник *Gloeotila-Stichococcus*-групи (Требухіофіцее) з *Klebsormidium*-подібною морфологією (штам *Kleb_pseud_mu*); 2, 3 — водорість, що, ймовірно, є новим представником *Klebsormidiales* (штам SAG 36.98); 4—7 — розташування та кількість мітохондрій в клітинах водоростей родів *Klebsormidium* (4 — штам TR 42, 6, 7 — штам SAG 2107) та *Interfilum* (5 — штам SAG 2100), фарбування клітин Mitotrekер Green, стрілки вказують положення ядра; 8—10 — структура слизу у представника *Klebsormidium*, штам TR 31, фарбування метиленовим синім (8 — оптичний розріз, 9 — вигляд з поверхні, 10 — ультраструктура слизу); 11 — шапкоподібні залишки материнських клітинних оболонок (стрілки) у *Klebsormidium*, штам TR 41; 12—14 — *Hormidiella attenuata* (штам CСAP 329.1) (12, 13 — морфологія ниток, 14 — Н-подібний фрагмент оболонки). Лінійка — 10 мкм (1—9, 11—14) і 2 мкм (10)

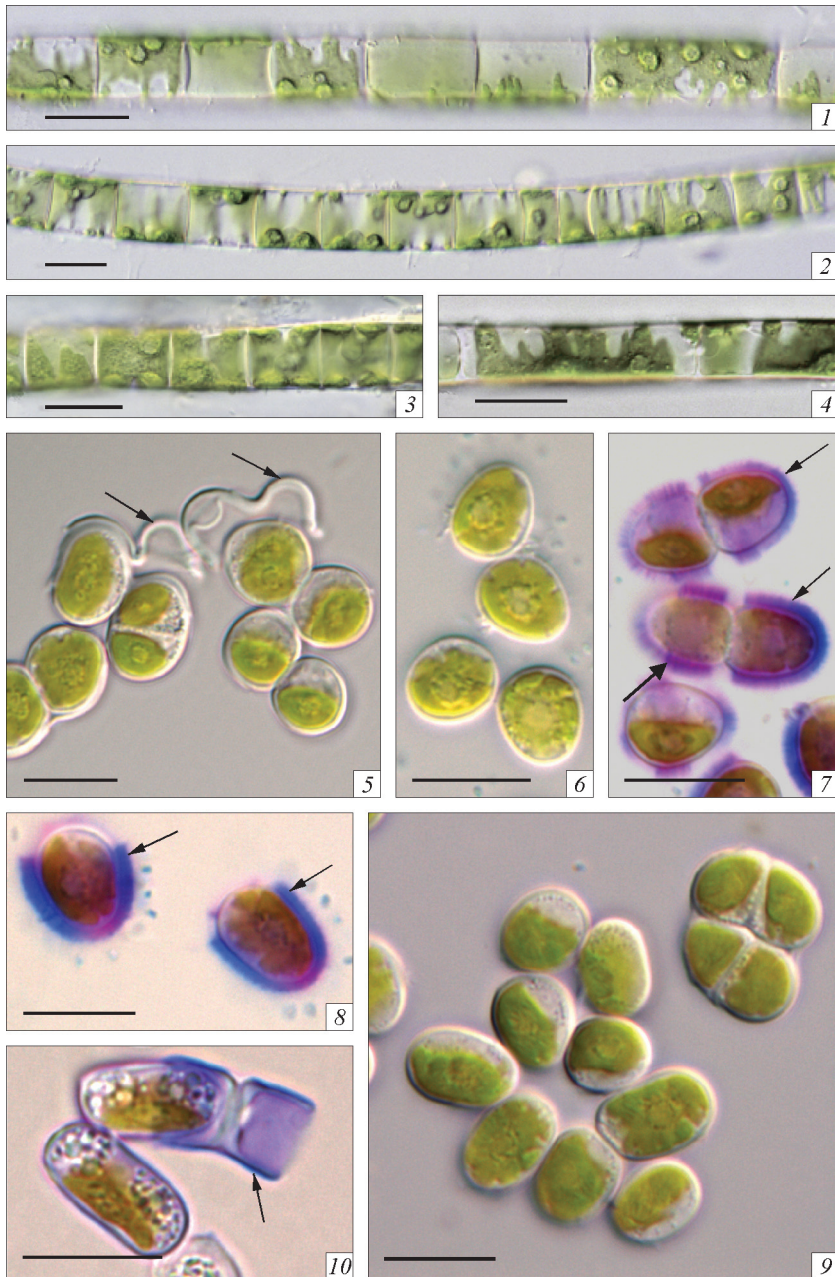


Рис. 4.6. Морфологічні особливості *Entransia* та *Interfilum*:

1–4 — *Entransia fimbriata*, різноманіття будови вегетативних клітин; 5 — *Interfilum paradoxum*, штам SAG 338.1 (стрілками показані залишки материнських клітинних оболонок); 6, 7 — *Interfilum terricola*, штам SAG 2100 (7 — фарбування метиленовим синім (стрілки показують шапінкоподібні залишки материнських оболонок, головка стрілки — кільцеподібні)); 8, 9 — *Interfilum* sp., SAG 2101 (8 — фарбування метиленовим синім (стрілки показують шапінкоподібні залишки материнських оболонок)); 10 — *Interfilum* sp., SAG 36.88, фарбування метиленовим синім, стрілка вказує на Н-подібний фрагмент оболонки. Лінійка — 20 мкм (1–4), 10 мкм (5–10)

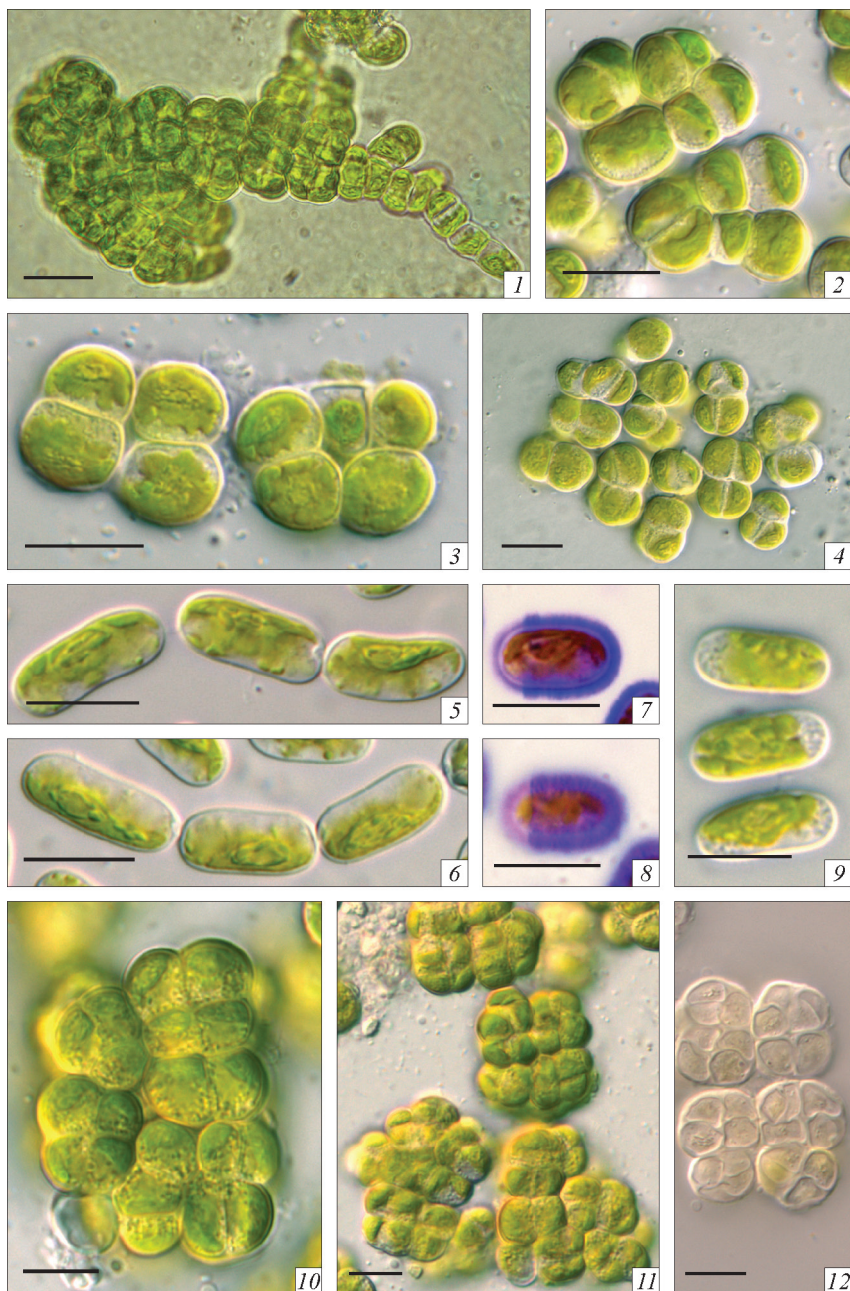


Рис. 4.10. Морфологічні особливості різних представників *Interfilum*:

1—4 — *Interfilum massjukiae*, штам SAG 2102 (1—3 — будова дорослої слані, 4 — вигляд молодії культури); 5—8 — *Interfilum* sp., штам LUK 317 (7, 8 — фарбування метиленовим синім, видно шапінкоподібні залишки материнських оболонок: 7 — оптичний переріз, 8 — вигляд з поверхні); 9 — *Interfilum* sp., штам LUK 313; 10—12 — *Interfilum* sp., штам SAG 2147 (12 — оболонки клітин, що загнули). Лінійки — 10 мкм

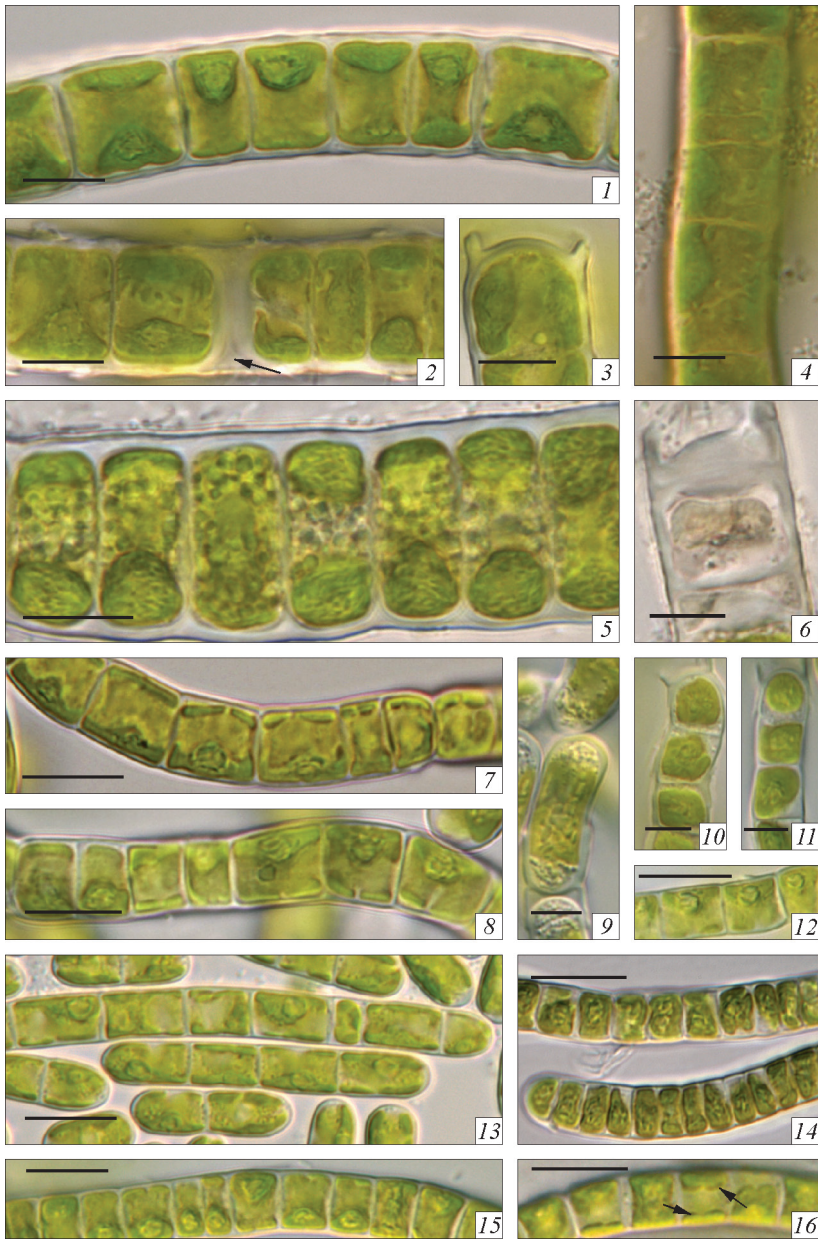


Рис. 4.12. Морфологічні особливості представників *Klebsormidium* морфолого-генетичних груп «Crenulatum / Mucosum» та «Desertus»:

1–4 – *K. crenulatum*, штам SAG 37.86 (3 – Н-подібний фрагмент оболонки, 4 – вигляд з поверхні, стрілка вказує на трикутний проміжок між оболонками клітин); 5, 6 – *K. mucosum*, штам SAG 8.96 (6 – Н-подібний фрагмент оболонки); 7, 8 – *K. sp.*, штам Biota 14614-18.18; 9–13 – *K. sp.*, штам Biota 14621-6 (9 – клітини у старій культурі, 10, 11 – Н-подібні фрагменти оболонок, 12 – деталі будови хлоропласта в молодій культурі, 13 – нитки в молодій культурі); 14 – *K. sp.*, штам LUK318; 15 – *K. sp.*, штам Biota 14614-18.24; 16 – *K. sp.*, штам 4 TR (стрілки вказують на лопаті хлоропласта).
Лінійка – 10 мкм

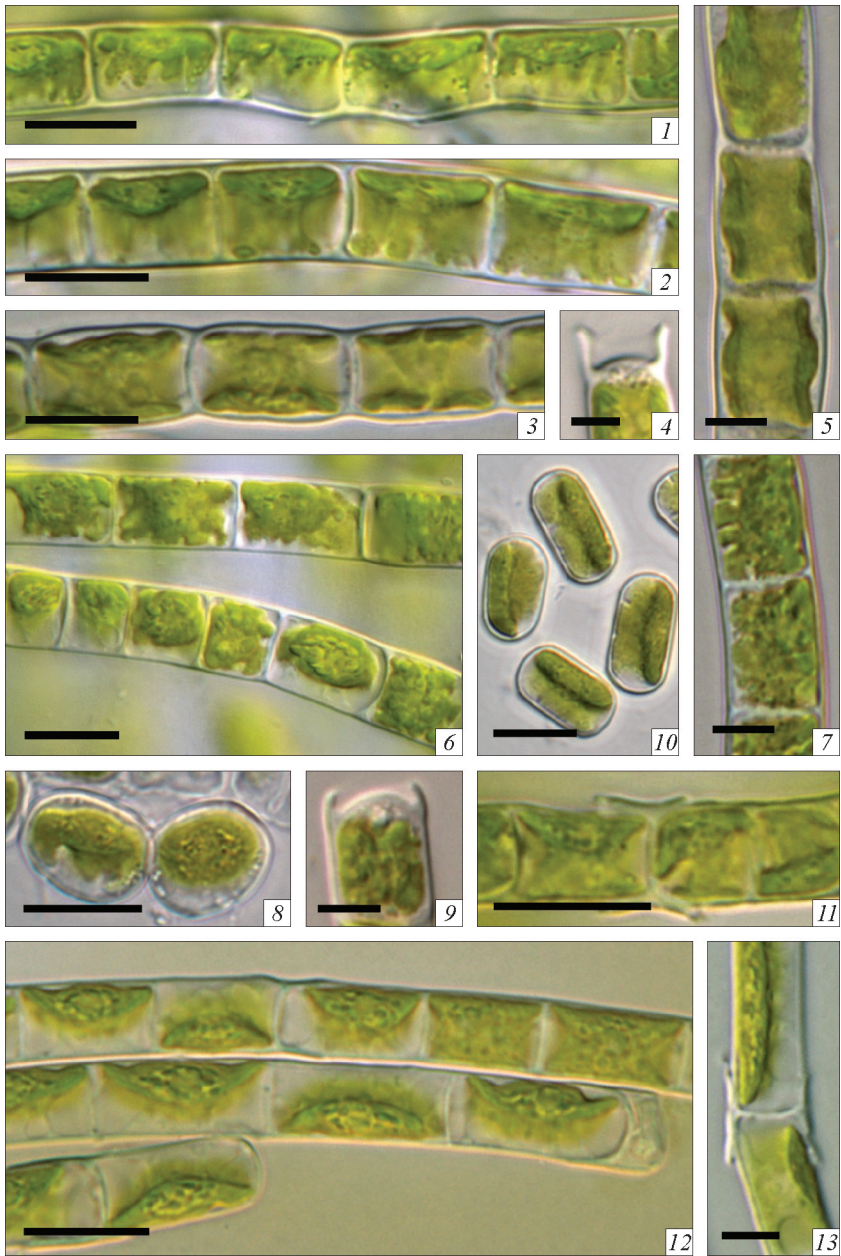


Рис. 4.13. Морфологічні особливості представників *Klebsormidium* морфолого-генетичних груп «Bilatium / Elegans» і «Flaccidum»:

1, 2 — *K. elegans*, штам SAG 7.96; 3–5 — *K. bilatum* (3, 4 — штам SAG 5.96 (4 — Н-подібний фрагмент оболонки); 5 — 13 TR); 6–10 — східноєвропейські штами групи «Flaccidum» (6–9 — штами з міцними нитками: 6, 8, 9 — TR 42 (8 — *Interfilum*-подібні клітини у старій культурі, 9 — Н-подібний фрагмент оболонки), 7 — *Vasota*); 10 — штам з легкодезінтегруючими нитками, TR 44); 11–13 — західноєвропейський штам групи «Flaccidum», SAG 12.91 (11, 13 — Н-подібні фрагменти оболонки у середині ниток). Лінійка — 10 мкм (1–3, 6, 8, 10–12), 5 мкм (4, 5, 7, 9, 13)

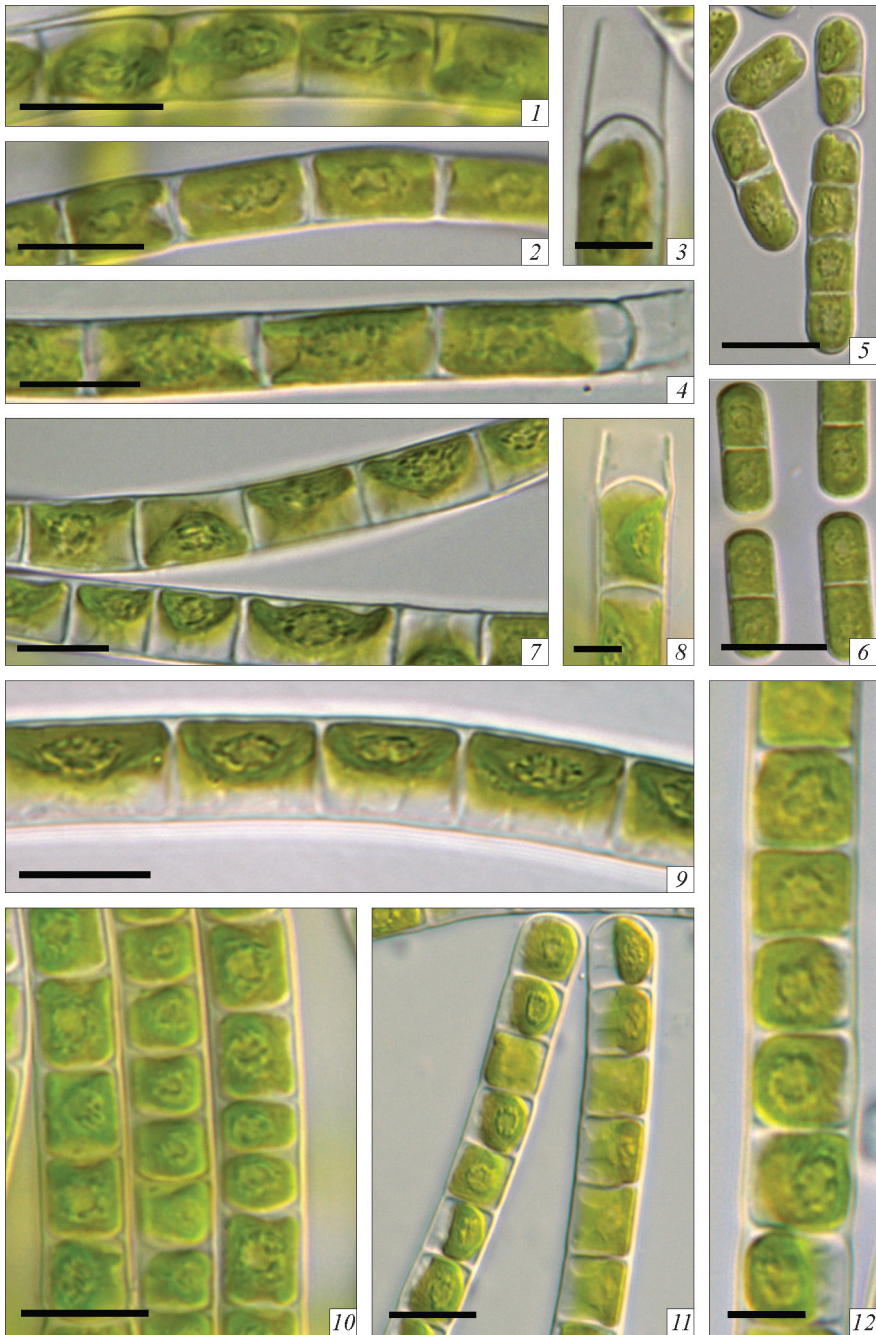


Рис. 4.14. Морфологічні особливості представників *Klebsormidium* морфолого-генетичної групи «Nitens»:

1–4 — морфотип «acidophilum» (1–3 — штам ССАР 335.12, 3 — Н-подібний фрагмент оболонки, 4 — штам ССАР 335.16); 5, 6 — морфотип «pitens-tyrical», штам SAG 335-2b (5) і SAG 2155 (6); 7–9 — морфотип «fluitans», штам SAG 9.96 (8 — Н-подібний фрагмент оболонки); 10–12 — морфотип «pseudoflaccidum» (10 — штам SAG 33.91; 11, 12 — штам TR 41. Лінійка — 10 мкм (1, 2, 4–7, 6–11), 5 мкм (3, 8, 12)



Рис. 4.15. Морфологічні особливості представників *Klebsormidium* морфолого-генетичної групи «Nitens» та «аномальні» форми:

1—4 — морфотип «pseudointerfilum/dissectum» (1 — штам SAG 2109, 2, 3 — SAG 2108; 4 — SAG 2107; 5—9 — «аномальні» форми *Klebsormidium* (5 — штам TR 18, 6, 7 — TR 24, 8 — Biota-14621.10.54, 9 — TR 31. Лінійка — 10 мкм

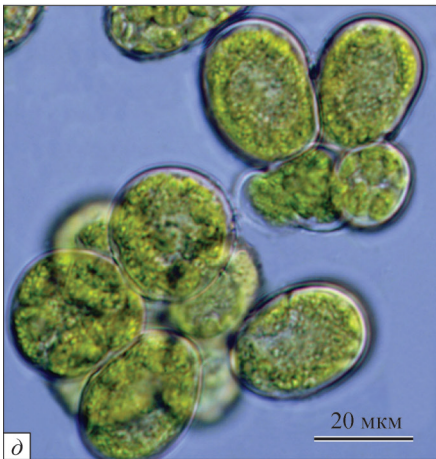
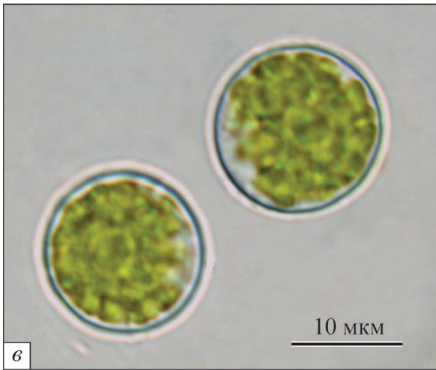
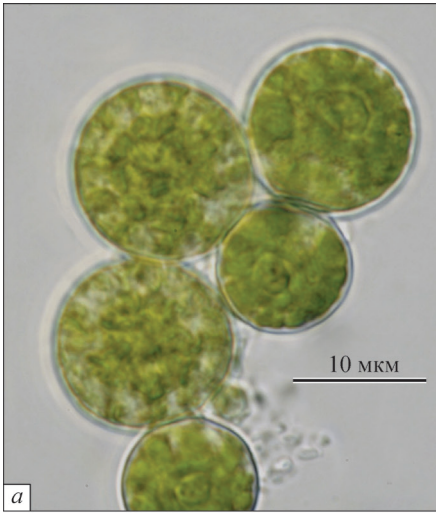


Рис. 5.1. Деякі види водоростей-фотобіонтів класу Требухіорфусеає та лишайники, до складу яких вони входять:

a — *Asterochloris excentrica* — фотобіонт лишайника *Cladonia convoluta* (*б*); *в* — *Trebouxia incrustata* — фотобіонт *Lecanora* sp. (*г*); *д* — *Myrmecia biatorellae* — фотобіонт лишайника *Catapyrenium* sp. (*е*)

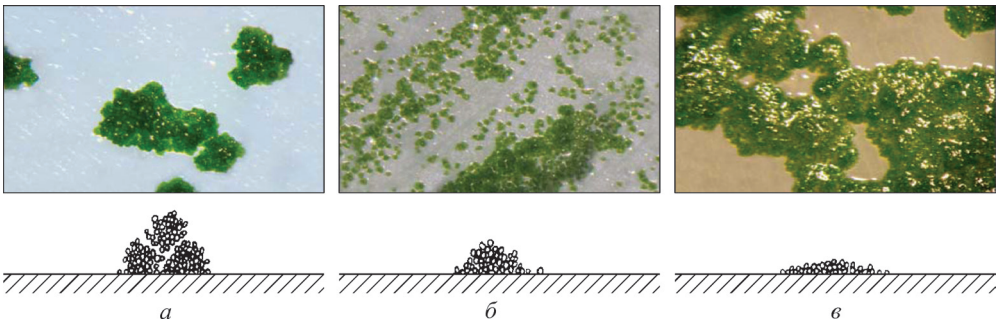


Рис. 5.5. Колонії різних типів видів *Trebouxia* на твердому середовищі:
a – гронаподібні (кластероподібні); *б* – розсіпчасті; *в* – розпластані

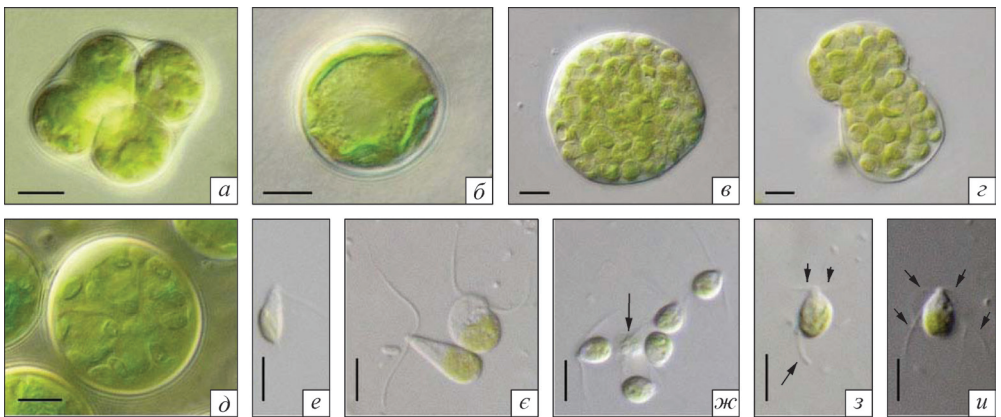


Рис. 5.6. Репродуктивні структури *Asterochloris* (Škaloud, 2008):
a – автоспорангій; *б* – клітина перед зоо- або апланоспороутворенням; *в* – апланоспорангій; *г* – вихід апланоспор у слизистому міхурі; *д* – зооспорангій; *е, е'* – зооспори; *ж* – зооспори, з'єднані «заднім подовженням»; *и* – планозигота з чотирма джгутиками. Лінійка – 5 мкм

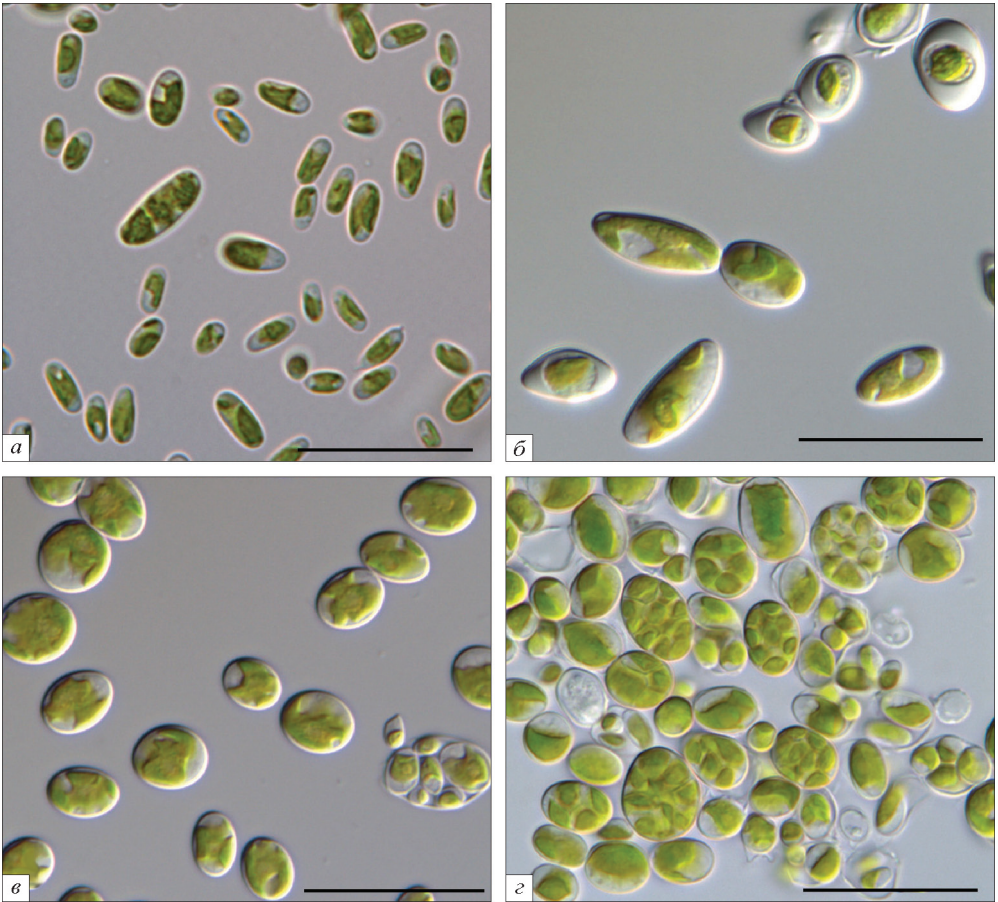


Рис. 6.9. Представники родів *Chloroidium* та *Desmochloris*:
a — *Chl. engadiensis*; *б* — *Chl. angusto-ellipsoideum*; *в* — *Chl. saccharophilum*; *з* — *Chl. ellipsoideum*