



<https://doi.org/10.15407/ukrbotj76.02.101>

## Рід *Lichenoconium* (*Lichenoconiaceae*, *Ascomycota*) в Україні

Валерій В. ДАРМОСТУК

Херсонський державний університет  
вул. Університетська 27, Херсон 73000, Україна  
Національний природний парк "Нижньодніпровський"  
вул. Університетська 136-а, Херсон 73000, Україна  
[valeriy\\_d@i.ua](mailto:valeriy_d@i.ua)

Darmostuk V.V. 2019. The genus *Lichenoconium* (*Lichenoconiaceae*, *Ascomycota*) in Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 76(2): 101–113.

Kherson State University  
27 Universytetska Str., Kherson 73000, Ukraine  
Nyzhniodniprovskiy National Nature Park  
136-a Universytetska Str., Kherson 73000, Ukraine

**Abstract.** Revision of Ukrainian *Lichenoconium* specimens is provided. This genus is characterized by immersed to semi-immersed black globose conidiomata, phialidic hyaline conidiogenous cells and olive to brown simple conidia. Seven species of the genus are reported from the territory of Ukraine. These are *L. aeruginosum*, *L. erodens*, *L. lecanorae*, *L. lichenicola*, *L. pyxidatae*, *L. usneae* and *L. xanthoriae*. These species were found on thalli and apothecia of 18 different genera of lichens. *Lichenoconium aeruginosum*, *L. lichenicola* and *L. pyxidatae* have clear host specificity and grow only on one host genus. Other four species do not have host specificity. *Lichenoconium erodens* and *L. lecanorae* are widespread in Ukraine. *Lichenoconium usneae* is reported for the first time from the steppe zone of Ukraine. *Seiophora lacunosa* is a new host species of *L. usneae*. New localities of *L. lichenicola* and discussion about older dubious records are presented. Investigated *Lichenoconium* species has parasitic life-strategy and affected the lichens that have mechanical damage or those weakened by other lichenicolous fungi. *Lichenoconium pyxidatae* and *Didymocyrtis cladoniicola* play an important role in regulating the populations of *Cladonia foliacea* in the Lower Dnipro sands. This phenomenon is known as "phomosis of *Cladonia*". Description, host lichens species, data about distribution in Ukraine, examined specimens and notes are provided for each species. An original identification key for Ukrainian species of *Lichenoconium* is given.

**Keywords:** host specificity, lichenicolous fungi, parasitic life-strategy

Дармостук В.В. 2019. Рід *Lichenoconium* (*Lichenoconiaceae*, *Ascomycota*) в Україні. *Український ботанічний журнал*, 76(2): 101–113.

**Резюме.** Проведена критична ревізія видів роду *Lichenoconium*, що відмічені для території України. Рід характеризується зануреними до напівзанурених кулястими чорними пікнідами, безбарвними конідіогенними клітинами з фіалідою, оливковими до коричневих одноклітинними конідіями. В Україні відмічено сім представників роду – *L. aeruginosum*, *L. erodens*, *L. lecanorae*, *L. lichenicola*, *L. pyxidatae*, *L. usneae* та *L. xanthoriae*. Ці види зростають на слані та апотеціях 18 різних родів лишайників. *Lichenoconium aeruginosum*, *L. lichenicola* та *L. pyxidatae* мають чітку субстратну специфічність і зростають на представниках одного роду-господаря. Інші чотири види уражають широкий спектр господарів. Два види (*L. erodens* і *L. lecanorae*) є широко розповсюдженими на території України. *Lichenoconium usneae* вперше наведено для території степової зони. *Seiophora lacunosa* – новий вид господаря для *L. usneae*. Представлені нові локалітети *L. lichenicola*, а також дискутується правильність визначення старих знахідок цього виду. Досліджені ліхенофільні гриби проявляють себе як паразити та поселяються на лишайниках, що мають механічні пошкодження або ослаблені діяльністю інших ліхенофільних грибів. *Lichenoconium pyxidatae* та *Didymocyrtis cladoniicola* відіграють важливу роль у природній регуляції популяцій *Cladonia foliacea* на нижньодніпровських пісках. Це явище отримало назву "фомоз кладоній". Українські діагнози, субстратна приуроченість, поширення в Україні та досліджені зразки подані для кожного виду. Наведено ключ для визначення представників роду *Lichenoconium* в Україні.

**Ключові слова:** ліхенофільні гриби, паразитична життєва стратегія, субстратна специфічність

### Вступ

Тривалий час ліхенофільні целоміцети, що мають коричневі одноклітинні конідії та відкриваються

нерівномірними розривами, включали до роду *Coniothyrium* Corda (Keissler, 1910; Vouaux, 1913). У подальшому, на основі виявлених відмінностей між ліхенофільними та фітотрофними представниками роду, Франц Петрак та Ганс Сідов виокремили рід

© 2019 В.В. Дармостук

*Lichenocodium* Petr. & Syd., до якого вони віднесли 7 видів, два з яких були відмічені не лише на лишайниках, але й на рослинних рештках (Petrak, Sydow, 1927). Слід зазначити, що диференціація видів у цих роботах проводилась лише на основі вибору лишайника-господаря.

Ґрунтова ревiзiя роду вперше була проведена британським мiкологом Д. Хоксвортом (Hawksworth, 1977). Він детально дослідив анатомо-морфологічні характеристики видів, особливості їхнього конідіогенезу та екології. Так, автор довів, що окремі види можуть вражати широкий спектр лишайників-господарів (до 58 видів), тому виокремлення видів на основі еколого-субстратних уподобань є не завжди коректним. Зважаючи на це, Д. Хоксворт вважав важливими такі внутрішньородові таксономічні ознаки, як розміри пікнід, забарвлення, форма та характер поверхні конідіогенних клітин та конідій тощо. У роботі автор надав характеристику для 10 видів роду, два з них у подальшому стали типами для нових родів: *L. boreale* (P.Karst.) D.Hawksw. для *Xeroconium* D.Hawksw., *L. pertusariicola* (Nyl.) D.Hawksw. для *Laeviomyces* D.Hawksw. Враховуючи ці таксономічні зміни, у своїй подальшій роботі Д. Хоксворт представив відкорегований ключ, до якого увійшли вісім видів (Hawksworth, 1981).

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

За результатами молекулярно-філогенетичних досліджень кількох представників роду встановлено, що *Lichenocodium* утворює монофілетичну групу *Dothideomycetes* разом з деякими сапротрофними та ендofітними анаморфними фітопатогенними грибами (Lawrey et al., 2011).

В Україні перші згадки про ліхенофільні гриби цього роду датуються 20-ми роками минулого сторіччя. Інформація про знахідку *Lichenocodium lichenicola* (P.Karst.) Petr. & Syd. (під старою назвою *Coniothyrium lichenicola* P.Karst.) з території Київської області наводиться в роботі З.К. Гіжицької (Gizhytska, 1929). Подальші згадки про гриби роду датуються 90-ми роками минулого сторіччя, коли під час дослідження мікобіоти Закарпатської області Д. Хоксворт наводить знахідки двох видів роду – *Lichenocodium erodens* M.S.Christ.

& D.Hawksw. та *L. usneae* (Anzi) D.Hawksw (Hawksworth, 1992). Пізніше з території природного заповідника "Медобори" було вказано на знахідку *L. xanthoriae* M.S.Christ, що зростав на слані *Xanthoria parietina* (Kondratyuk, Kolomiyets, 1997). *Lichenocodium lecanorae* (Jaap) D.Hawksw. уперше в Україні був виявлений на слані *Hypogymnia physodes* на території Українських Карпат (Motiejūnaitė et al., 1999). Подальші знахідки вищезазначених видів наведені в численних публікаціях, присвячених дослідженню ліхенобіоти територій та об'єктів природно-заповідного фонду України (Fedorenko et al., 2006, 2007; Zavyalova, 2010; Khodosovtsev, 2012, 2013; Pirogov, 2012, 2013; Kondratyuk et al., 2014; Khodosovtsev, Khodosovtseva, 2015; Naumovich, Darmostuk, 2015, 2016; Khodosovtsev et al., 2016, 2017a, b, 2018; Darmostuk et al., 2017; Kapetz, 2017; Khodosovtsev, Darmostuk, 2017). Ще два види були відмічені на представниках роду *Cladonia* з Півдня України – *Lichenocodium aeruginosum* Diederich, M. Brand, van den Boom & Lawrey та *L. pyxidatae* (Oudem.) Petrak & H.Sydow (Khodosovtsev, 2011; Darmostuk et al., 2018).

Отже, метою даного дослідження є критико-таксономічне вивчення представників роду *Lichenocodium* України. Нижче для кожного виду подані український діагноз, сучасне поширення в Україні та екологічні особливості.

## Матеріали та методи

Об'єктами досліджень були зразки колекції ліхенофільних грибів роду, що зберігаються в ліхенологічному гербарії Херсонського державного університету (КНЕР) та гербарії Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW). Ідентифікацію видів проводили в лабораторії біорізноманіття та екологічного моніторингу ім. Й.К. Пачоського Херсонського державного університету. Деталі будови плодових тіл вивчали під мікроскопом MICROMED. Виміри проводились у воді з точністю до 0,2 мкм для конідій, конідіогенних клітин і клітин стінки псевдотеція та 5 мкм для інших структур. Цифрові значення преставлені як (min–)x–SD–x+SD(–max) (n), де x – середнє значення, SD – стандартне відхилення, n – кількість вимірів. Кольорові реакції структур ліхенофільних грибів визначались за допомогою наступних реактивів: 10%-ний розчин КОН; розчин Йоду в калій йодиді (I/KI), розчин брилiантового крезилового синього ВСг.

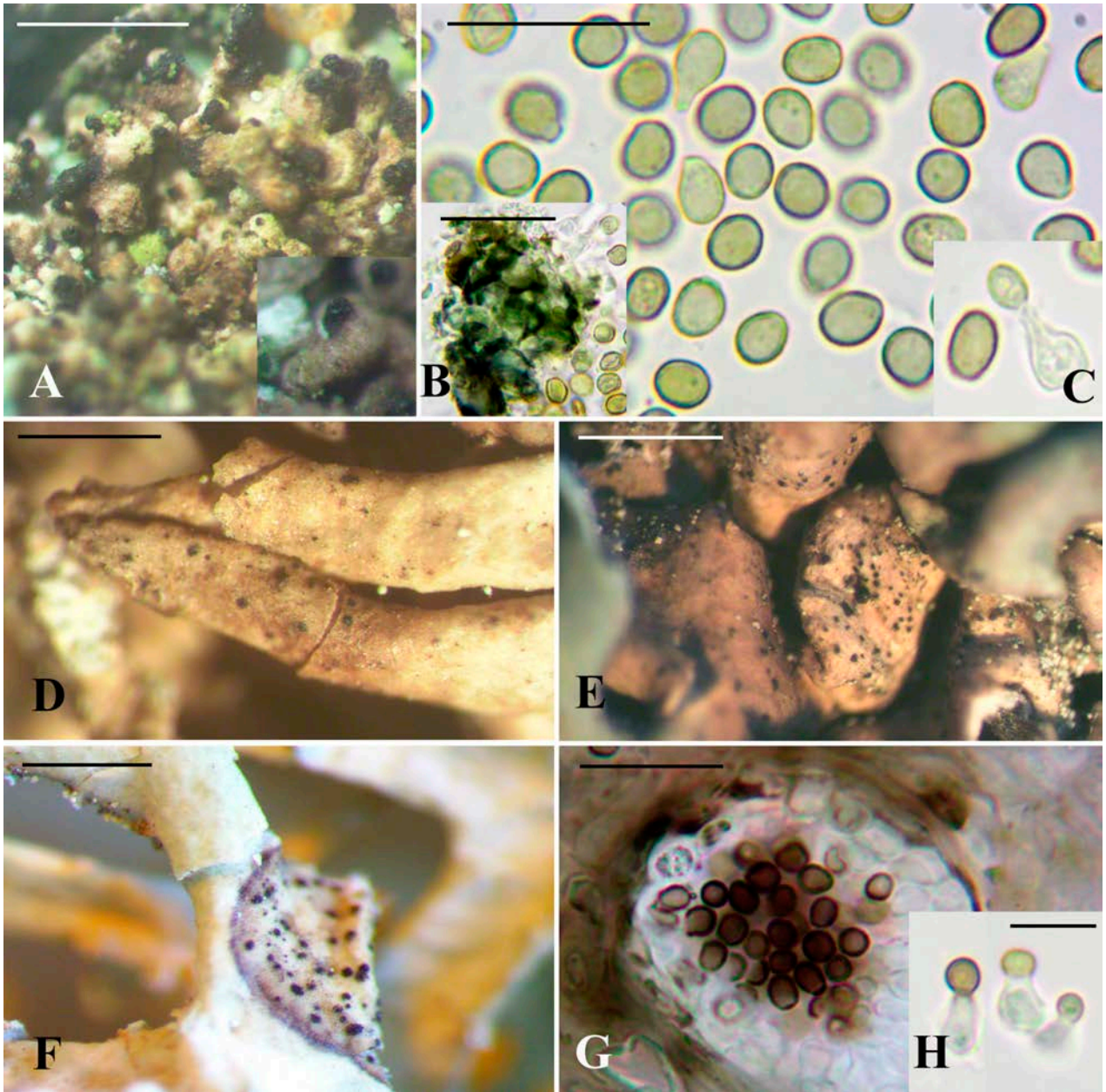


Рис. 1. *Lichenocoonium aeruginosum*. A: пікніди на слані господаря; B: стінка пікніди в розчині KOH; C: конідії та конідіогенна клітина. *Lichenocoonium erodens*. D, F: пікніди на слані *Evernia prunastri*; E: пікніди на *Hypogymnia physodes*; G: зріз пікніди; H: конідії та конідіогенні клітини. Масштаб: 1 мм (A, D, E, F), 20 мкм (B), 25 мкм (C, G), 10 мкм (H)

Fig. 1. *Lichenocoonium aeruginosum*. A: pycnidia on host thallus; B: pycnidia wall in KOH solution; C: conidia and conidiogenous cell. *Lichenocoonium erodens*. D, F: pycnidia on *Evernia prunastri*; E: pycnidia on *Hypogymnia physodes*; G: cross-section of pycnidia; H: conidia and conidiogenous cells. Scale bars: 1 mm (A, D, E, F), 20  $\mu$ m (B), 25  $\mu$ m (C, G), 10  $\mu$ m (H)

Фотографії були зроблені за допомогою кольорової камери для мікрооб'єктів "Levenhuk C510 NG". Назви ліхенофільних грибів і прізвища авторів таксонів подано за *Index Fungorum* (<http://www.indexfungorum.org/names/names.asp>).

#### Результати досліджень

*Lichenocoonium aeruginosum* Diederich, M.Brand, van den Boom & Lawrey, *Fungal Biology* 115: 182 (2011) (рис. 1, A, B, C).

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

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

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

**Досліджені зразки.** Запорізька обл.: Мелітопольський р-н, окоп. с. Терпіння, геологічна пам'ятка "Кам'яна могила", на *Cladonia* sp., на пісковиках, 27.04.2017, leg. & det. Дармостук В.В. (КНЕР10699).

**Примітки.** Детальне вивчення морфо-анатомічних особливостей зразку, дало змогу встановити, що конідії в українському матеріалі є більшими, ніж зазначено в протокозі, (4,6–)5,2–6,2(–6,8) × (3,5–)3,8–4,8(–5,8) мкм проти (3,4–)3,8–4,6(–5,4) × (3,0–)3,4–3,8(–4,3) мкм (Lawrey et al., 2011). У цілому, кілька видів роду відмічено на *Cladonia* spp. *Lichenosonium erodens* відрізняється від *L. aerginosum* значно меншими розмірами пікнід ((85–)90–100(–115) мкм проти (35–)40–55(–65) мкм у *L. erodens*), конідіогенних клітин ((8,0–)9,2–10,6(–11,8) × (3,0–)3,8–5,4(–6,6) мкм проти (3,6–)4,2–5,8(–6,2) × (2,2–)3,4–3,8(–4,0) мкм у *L. erodens*) та конідій ((4,6–)5,2–6,2(–6,8) × (3,5–)3,8–4,8(–5,8) мкм проти (2,2–)3,0–3,8(–4,0) мкм у *L. erodens*) (Hawksworth, 1977). Вид відрізняється від *L. puxidatae* більшими та світлішими

конідіями, що мають усічену основу, а від *L. usneae* – більшими конідіями та пігментацією конідіогенних клітин. *Lichenosonium aerginosum* легко відрізнити за реакцією стінки на розчин КОН (Lawrey et al., 2011; Kocakaya et al., 2016).

***Lichenosonium erodens*** M.S.Christ. & D.Hawksw., in Hawksworth, Persoonia 9(2): 174 (1977) (рис. 1, D, E, F, H).

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

**Господар.** Вид уражає широкий спектр господарів (Hawksworth, 1977), досліджені зразки були виявлені на *Anaptychia ciliaris* (L.) Körb. ex A.Massal., *Candelariella* sp., *Cetraria aculeata* (Schreb.) Fr., *Evernia prunastri* (L.) Ach., *Hypogymnia physodes* (L.) Nyl., *Lecanora carpinea* (L.) Vain., *Parmelia sulcata* Taylor, *Platismatia glauca* (L.) W.L.Culb. & C.F.Culb., *Ramalina canariensis* J.Steiner, *R. farinacea* (L.) Ach., *R. polymorpha* (Lilj.) Ach., *R. pollinaria* (Westr.) Ach., *Xanthoparmelia pulla* (Ach.) O.Blanco, A.Crespo, Elix, D.Hawksw. & Lumbsch.

**Поширення в Україні.** Вид широко поширений; відмічений на територіях Волинської, Житомирської, Закарпатської, Запорізької, Кіровоградської, Львівської, Миколаївської, Полтавської, Хмельницької, Херсонської областей та АР Крим (Darmostuk, Khodosovtsev, 2017). Нами вперше наводиться для Сумської області.

**Досліджені зразки.** АР Крим: Алушта, г. Аю-Даг, на *Parmelia sulcata*, на корі *Quercus* sp., 25.11.2012, leg. Ходосовцев О.Є., det. Дармостук В.В. (КНЕР4794); Судацький р-н, окоп. с. Новий Світ, на *Ramalina canariensis*, на *Juniperus excelsa*, 21.06.2007, leg. & det. Ходосовцев О.Є. (КНЕР3574); Закарпатська обл.: Рахівський р-н, південно-західний схил г. Петрос, на *Evernia prunastri*, на корі *Picea* sp., 08.06.2016, leg.

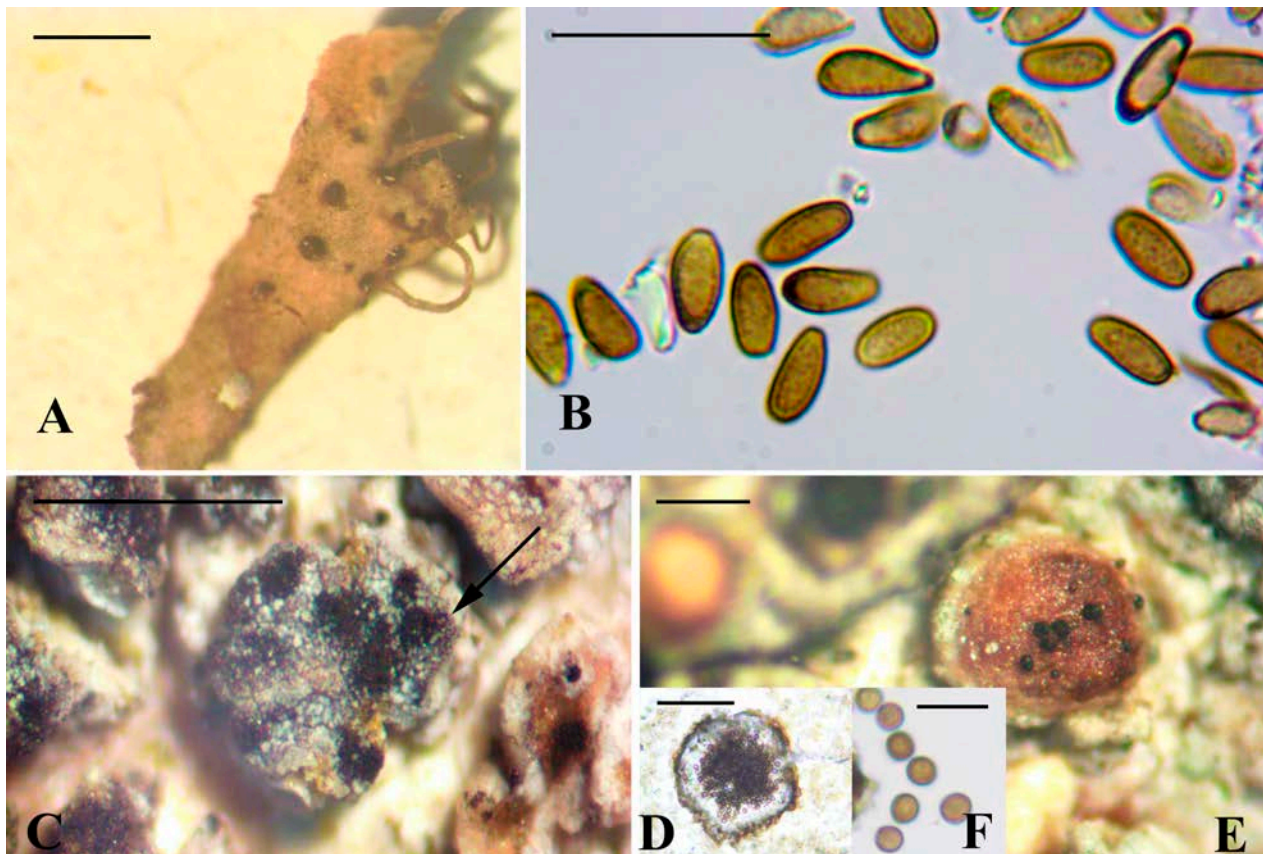


Рис. 2. *Lichenocodium lichenicola*. А: пікніди на слані господаря; В: конідії. *Lichenocodium lecanorae*; С: пікніди на слані *Lecanora carpinea* (стрілками показані уражені апотеції); D: зріз через пікніду; Е: пікніди на *Lecanora argentata*; F: конідії. Масштаб: 1 мм (А, С, Е), 20 мкм (В), 50 мкм (D), 10 мкм (F)

Fig. 2. *Lichenocodium lichenicola*. A: pycnidia on host thallus; B: conidia. *Lichenocodium lecanorae*. C: pycnidia on *Lecanora carpinea* (arrow); D: cross-section of pycnidia; E: pycnidia on *Lecanora argentata*; F: conidia. Scale bars: 1 mm (A, C, E), 20 μm (B), 50 μm (D), 10 μm (F)

Гавриленко Л.М., det. Дармоустук В.В. (KHER10646); полонина Кінець, на *Platismatia glauca*, на корі *Fagus sylvatica*, 14.06.2017, leg. & det. Дармоустук В.В. (KHER10936); Запорізька обл.: Акимівський р-н, окол. с. Богатир, Алтагірський ліс, на *Evernia prunastri*, на корі *Quercus robur*, 22.10.2008, leg. & det. Зав'ялова Т.В. (KHER4235, KHER4236); Мелітопольський р-н, окол. с. Терпіння, геологічна пам'ятка "Кам'яна могила", на *Ramalina polymorpha*, на пісковицях, 04.10.2007, leg. Ходосовцев О.Є., Зав'ялова Т.В., det. Дармоустук В.В. (KHER4227), на *Candelariella* sp. (KHER4178); Чернігівський р-н, берег р. Юшанли, на *Parmelia sulcata*, на корі акації, 08.08.2010, leg. & det. Ходосовцев О.Є. (KHER1476); Кіровоградська обл.: Бобринецький р-н, окол. м. Бобринець, біля скель, на *Xanthoparmelia pulla*, на гранітах, 29.07.2016, leg. & det. Ходосовцев О.Є.,

Дармоустук В.В. (KHER10102); Миколаївська обл.: Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, Арбузинський каньйон, на *Xanthoparmelia pulla*, на гранітах, 21.10.2016, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармоустук В.В. (KHER10582, KHER10608); РЛП "Приінгульський", Новоодеський р-н, місце злиття р. Березівка та р. Інгул, на межі з Кіровоградською обл., на *Xanthoparmelia pulla*, на гранітах, 28.05.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармоустук В.В. (KHER10955); Очаківський р-н, Регіональний ландшафтний парк "Кінбурська коса", окол. с. Покровка, на *Cetraria aculeata*, на піску, 18.07.2016, leg. & det. Дармоустук В.В. (KHER10133); урочище Гурені, вільхова колка, на *Hypogymnia physodes*, на корі *Alnus glutinosa*, 06.05.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармоустук В.В. (KHER10869); Сумська обл.:

Середино-Будський р-н, Національний природний парк "Деснянсько-Старогутський", урочище Уборок, на *Evernia prunastri*, на корі *Quercus robur*, 05.08.2016, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER10198); Черкаська обл.: Чорнобаївський р-н, окол. с. Ляшівка, на *Evernia prunastri*, на корі *Quercus robur*, 03.05.2016, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER9788); Херсонська обл.: Бериславський р-н, с. Отрадокам'янка, лівий берег р. Козак, на *Parmelia sulcata*, на корі *Acer* sp., 21.07.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER10756); Великоолександрівський р-н, окол. смт. Велика Олександрівка, ландшафтний заказник "Інгулець", на *Parmelia sulcata*, на корі *Quercus robur*, 07.11.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER11291); на *Ramalina farinacea*, на корі *Quercus robur*, 18.03.2017, leg. & det. Дармостук В.В. (KHER11415); Голопристанський р-н, окол. с. Бехтери, на *Hypogymnia physodes*, на корі *Quercus robur*, 27.06.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є. (KHER10792); окол. с. Буркути, виноградівська ділянка, на *Parmelia sulcata*, на корі *Robinia pseudacacia*, 25.12.2014, leg. & det. Ходосовцев О.Є. (KHER8582, KHER8586); дорога між с. Буркути та с. Промінь, на *Evernia prunastri*, на корі *Quercus robur*, 21.11.2015, leg. & det. Ходосовцев О.Є. (KHER9586, KHER11079); Олешківський р-н, Козачелагерська арена, с. Покуси, на *Ramalina pollinaria*, на *Populus* sp., 20.03.2008, leg. Ходосовцев О.Є., det. Дармостук В.В. (KHER3700); окол. с. Раденськ, на *Hypogymnia physodes*, на корі *Pinus* sp., 20.11.2016, leg. & det. Дармостук В.В. (KHER11084); Хмельницька обл.: Шепетівський р-н, окол. с. Мальованка, на *Anaptychia ciliaris*, на корі *Quercus robur*, 09.05.2018, leg. & det. Дармостук В.В. (KHER11619).

*Lichenocodium lecanorae* (Jaap) D.Hawksw., Bull. Brit. Mus. Nat. Hist., Bot. 6(3): 270 (1979) (рис. 2, С, D, E, F).

Веgetативний міцелій не розвинений. Пікніди поодинокі, рідше зібрані в групи по 3–5, занурені до напівзанурених у слань господаря, кулясті, чорні, (70–)80–95(–105) мкм (n = 10) у діаметрі. Стінка пікніди коричнева, (4,2–)4,8–5,6(–6,8) мкм (n = 20) завтовшки, складається з 2–3 шарів еліпсоїдних клітин, (5,4–)6,2–7,8(–8,2) × (4,0–)4,4–5,2(–6,0) мкм (n = 25). Конідіофори відсутні. Конідіогенні клітини циліндричні до бочкоподібних, безбарвні, гладкостінні, з фіалідою, рідше 1–2 анеляціями,

(3,8–)4,8–5,4(–6,0) × (2,2–)3,0–3,4(–3,8) мкм (n = 25). Конідії кулясті до широко-еліпсоїдних, з округлими кінцями, коричневі, поодинокі, бородавчасті, (2,4–)3,4–4,2(–4,8) × (2,3–)2,5–3,2(–3,6) мкм, відношення довжина/ширина складає (0,8–)1,2–1,4(–1,7) (n = 50).

**Господар.** Для виду характерна широка субстратна приуроченість. Українські зразки відмічені на сланях та апотечіях *Lecanora argentata* (Ach.) Röhl., *L. carpinea* (L.) Vain., *L. symmicta* (Ach.) Ach., *Parmeliopsis ambigua* (Wulfen) Nyl., *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M.Choisy.

**Поширення в Україні.** Вид широко поширений; був відмічений з території Житомирської, Закарпатської, Івано-Франківської, Львівської, Одеської, Полтавської, Херсонської областей та АР Крим (Darmostuk, Khodosovtsev, 2017). Нами вперше наводиться для Дніпропетровської, Запорізької та Сумської областей.

**Досліджені зразки.** АР Крим: Ялтинський р-н, г. Аю-Даг, на *Lecanora argentata*, на корі *Quercus robur*, 26.11.2012, leg. & det. Ходосовцев О.Є. (KHER9147); Дніпропетровська обл.: Апостолівський район, с. Токівське, біля річки Кам'янка, на *Protoparmeliopsis muralis*, на гранітах, 21.07.2008, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Гавриленко Л.М. (KHER7651); Запорізька обл.: Чернігівський р-н, с. Новополтавка, гора Синя, на *Protoparmeliopsis muralis*, на гранітах, 02.10.2007, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Зав'ялова Т.В. (KHER4410); Миколаївська обл.: Вознесенський р-н, окол. с. Трикрати, парк В. Скаржинського, на *Lecanora carpinea*, на корі *Fraxinus* sp., 21.10.2016, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER10540, KHER10546); Сумська обл.: Середино-Будський р-н, окол. с. Очкіно, на *Lecanora symmicta*, на корі *Betula* sp., 01.08.2016, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER10172); Одеська обл.: Комінтерський р-н, окол. с. Волково, на *Protoparmeliopsis muralis*, на вапняках, 02.05.1996, leg. Ходосовцев О.Є., det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER9700); Полтавська обл.: Пирятинський р-н, окол. с. Дейманівка, Національний природний парк "Пирятинський", на *Lecanora carpinea*, на корі *Quercus robur*, 05.05.2016, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER9799); Херсонська обл.: Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, Русова балка, на *L. carpinea*, на корі *Gleditsia triacantos*, 25.09.2015,

leg. & det. Дармостук В.В. (KHER9233); окол. с. Давидів Брід, на *Protoparmeliopsis muralis*, на вапняках, 02.10.1994, leg. Ходосовцев О.Є., det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER9639); Голопристанський р-н, між с. Малі Копані та с. Буркути, на *Lecanora carpinea*, на корі *Quercus robur*, 21.11.2015, leg. & det. Ходосовцев О.Є. (KHER9538); окол. с. Буркути, на *Lecanora carpinea*, на корі *Quercus robur*, 10.11.1994, leg. & det. Ходосовцев О.Є. (KHER9423, KHER9841); Чорноморський біосферний заповідник, Солонозерна ділянка, на *Lecanora carpinea*, на корі *Quercus robur*, 08.05.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER10899, KHER10908).

***Lichenocodium lichenicola*** (P.Karst.) Petr. & Syd. [as 'lichenicolum'], Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 42(1): 432 (1927) [1926] (рис. 2, А, В).

Веgetативний міцелій нерозвинений. Пікніди поодинокі, занурені до напівзанурених у слань господаря, кулясті, чорні, (125–)140–170(–195) мкм (n = 10) у діаметрі, відкриваються зазвичай неправильними порами. Стінка пікніди коричнева, (4,6–)5,6–6,2(–7,8) мкм (n = 20) завтовшки, до 20 мкм у верхній частині, складається з 2–3 шарів еліпсоїдних клітин, (5,6–)6,8–8,4(–9,2) × (4,0–)4,8–5,6(–6,6) мкм (n = 25). Конідіофори відсутні. Конідіогенні клітини циліндричні, з фіалідою або 1–3 анеляціями, безбарвні та гладкостінні, проте з часом стають бородавчасті та коричневі біля основи, (8,4–)9,2–9,6(–10,2) × (3,0–)3,6–3,8(–4,2) мкм (n = 25). Конідії широко еліпсоїдні, кінці округлі, рідше базальна частина усічена, коричневі, поодинокі, бородавчасті, (6,2–)7,2–8,4(–9,4) × (2,6–)3,2–4,0(–4,4) мкм, відношення довжини до ширини складає (1,6–)1,9–2,5(–3,2) (n = 50).

**Господар.** Один з небагатьох видів роду, для якого характерна вузька субстратна специфічність та зростання на представниках роду *Physcia* (Schreb.) Michx. Наші зразки відмічені на лопатях *Physcia tenella* (Scop.) DC. та викликають знебарвлення уражених частин слані.

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

**Досліджені зразки** (всі на *Physcia tenella*). Херсонська обл.: Бериславський р-н, окол. с. Тягинка, Національний природний парк "Нижньодніпровський", на гілках *Prunus steposa*, 31.03.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є.,

Дармостук В.В. (KHER11603); Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, Чалбаська арена, на корі *Fraxinus excelsior*, 28.12.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER11094, KHER11311)

**Примітки.** Вид легко відрізнити від інших представників роду за широкоеліпсоїдними коричневими бородавчастими конідіями. Перші згадки про цей вид опубліковані в роботі З.К. Гіжицької (Gizhytska, 1929). Серед кількох з них на лишайниках авторка наводить й *Lichenocodium lichenicola* (P.Karst.) Petr. & Syd. (під старою назвою *Coniothyrium lichenicola* P.Karst.) для території Київської області на слані *Hypogymnia physodes*. У подальшому згадка про цю знахідку цитується в кількох мікологічних зведеннях (Minter, Dudka, 1996; Kondratyuk, 1999), проте лише С.Я. Кондратюк (Kondratyuk, 1999) вказував на необхідність подальшої критичної ревізії цих зразків. Оскільки за сучасними даними *L. lichenicola* відносять до господар-специфічних грибів, що розвиваються лише на *Physcia* spp., в останньому чеклісті ліхенофільних грибів України (Darmostuk, Khodosovtsev, 2017) цей вид розглядається в категорії "dubious records". Нажаль, нам не вдалося знайти зразок "*C. lichenicola*" З.К. Гіжицької в ліхенологічному та мікологічному гербаріях Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW-M, KW-L). Тому встановити, який саме вид був знайдений нею на Київщині, зараз неможливо.

***Lichenocodium pyxidatae*** (Oudem.) Petr. & Syd., Repert. Spec. Nov. Regni Veg. Beih. 42: 135 (1927) (рис. 3, D, E).

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

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

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

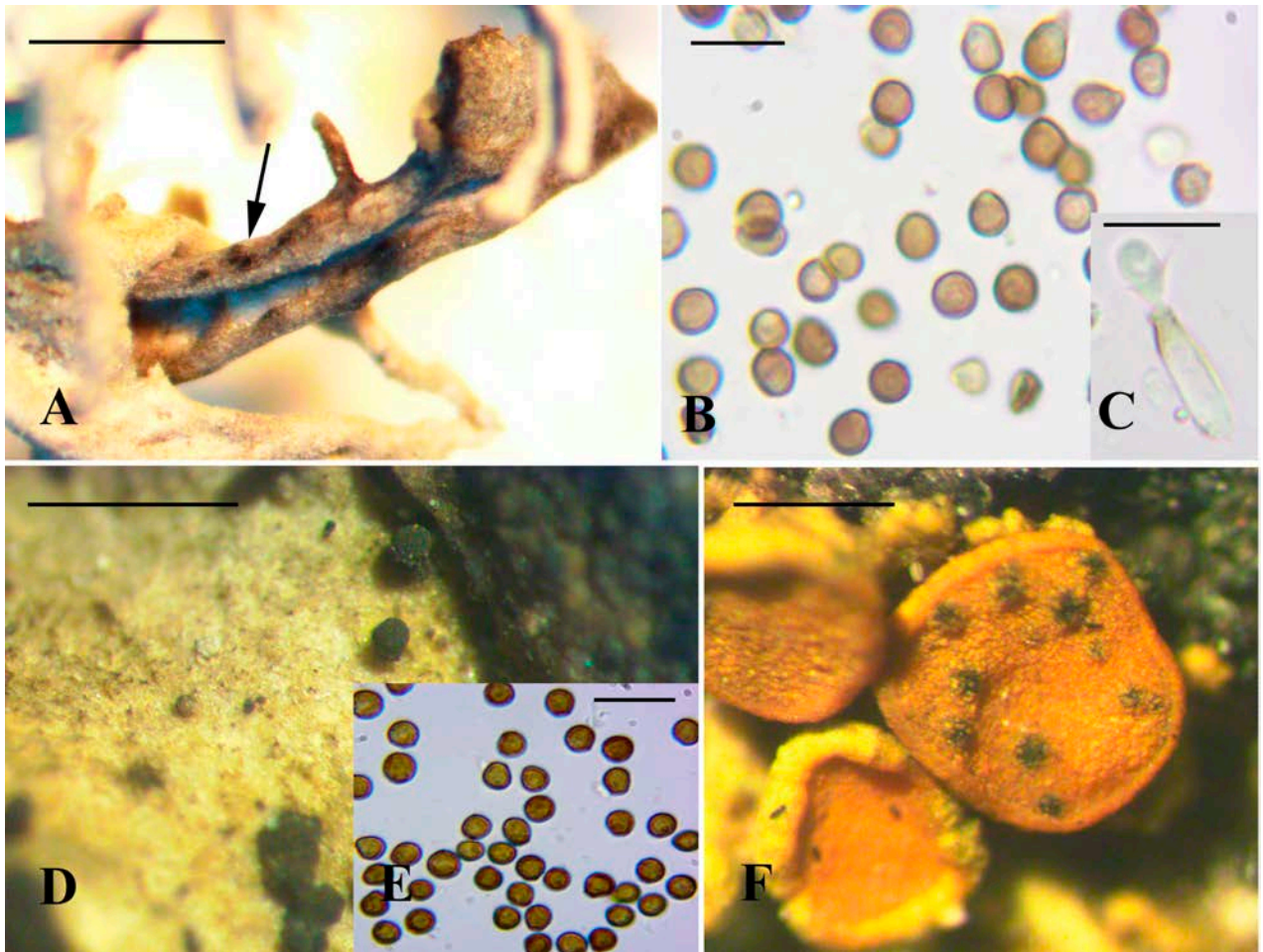


Рис. 3. *Lichenocoenium usneae*. A: пікніди (стрілка) на слані господаря разом з *Abrothallus teloschistis*; B: конідії; C: конідіогенна клітина. *Lichenocoenium pyxidatae*. D: пікніди на слані господаря; E: конідії. *Lichenocoenium xanthoriae*. F: пікніди на апотеції *Massjukiella polycarpa*. Масштаб: 1 мм (A, D, E), 10 мкм (B, C, E)

Fig. 3. *Lichenocoenium usneae*. A: pycnidia (arrow) on host thallus with *Abrothallus teloschistis*; B: conidia; C: conidiogenous cell. *Lichenocoenium pyxidatae*. D: pycnidia on host thallus; E: conidia. *Lichenocoenium xanthoriae*. F: pycnidia on apothecia of *Massjukiella polycarpa*. Scale bars: 1 mm (A, D, E), 10  $\mu$ m (B, C, E)

**Досліджені зразки.** Херсонська обл.: Голопристанський р-н, окол. с. Буркути, Чалбаська арена, на *Cladonia foliacea*, на піску, 09.04.2008, leg. & det. Ходосовцев О.Є. (KHER6178, KHER6179, KHER10004); Чорноморський біосферний заповідник, дорога між с. Геройське та Солонозерною ділянкою, на *Cladonia foliacea*, на піску, 05.05.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармошук В.В. (KHER10853); Новотроїцький р-н, острів Чурюк, на *Cladonia furcata*, на ґрунті, 06.10.2018, leg. & det. Дармошук В.В. (KHER12128).

*Lichenocoenium usneae* (Anzi) D.Hawksw., Persoonia 9(2): 185 (1977) (рис. 3, A, B, C).

Вегетативний міцелій слабкопомітний, занурений у слань господаря, блідо-коричневий, гіфи (2,6–)3,6–4,2(–4,8) мкм (n = 20) завтовшки. Пікніди поодинокі або зібрані в групи по 4–6, спочатку занурені в слань господаря до сидячих, чорні, кулясті, відкриваються неправильними порами у верхній частині, (80–)85–95(–105) мкм (n = 10) у діаметрі. Стінка пікніди коричнева, (5,8–)6,4–8,2(–9,6) мкм (n = 20) завтовшки, складається з 1–3 шарів округлих клітин, (3,6–)4,2–6,6(–7,8) мкм (n = 25) у діаметрі. Конідіофори відсутні. Конідіогенні клітини розміщені в один ряд на стінці пікніди, циліндричні з 1 анеляцією, спочатку безбарвні, потім стають коричневими



та бородавчастими у верхній частині, (9,4–)10,2–11,8(–12,6) × (2,4–)3,2–3,8(–4,0) мкм (n = 25). Конідії кулясті, неусічені при основі, коричневі до чорних у масі, поодинокі, з гладенькою стінкою, (3,4–)3,8–4,2(–4,8) мкм (n = 50) у діаметрі.

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

**Поширення в Україні.** Вид був відомий з кількох локалітетів в Закарпатській та Житомирській областях (Hawksworth, 1992; Kondratyuk et al., 1999, 2003; Kapetz, 2017). Уперше наводимо для території степової зони України.

**Досліджені зразки (всі на *Seiophora lacunosa*).** АР Крим: Арабатська стрілка, біля основи пристані, на ґрунті, 07.06.03, leg. Ходосовцев О.Є., det. Дармостук В.В. (KHER1095); фортеця Арабат, на ґрунті, 10.06.03, leg. Ходосовцев О.Є., det. Дармостук В.В. (KHER8219, KHER9310).

*Lichenocodium xanthoriae* M.S.Christ., Friesia 5(3–5): 212 (1956) (рис. 3, F).

Веgetативний міцелій нерозвинений. Пікніди поодинокі або зібрані в групи по 4–6, чорні, занурені до апікально випуклих, кулясті до еліпсоїдних, відкриваються неправильними порами, (120–)130–150(–175) мкм (n=10) у діаметрі. Стінка пікніди коричнева, (6,8–)8,8–10,2(–12,2) мкм (n = 20) завтовшки, складається з 2–4 шарів еліпсоїдних тонкостінних клітин, (5,2–)6,8–8,4(–9,0) × (3,4–)4,6–5,0(–6,2) мкм (n = 25). Конідіофори відсутні. Конідіогенні клітини субциліндричні, з 1 анеляцією, безбарвні, гладкостінні, іноді верхня частина стає коричневою та бородавчатою, (6,0–)6,6–7,4(–9,8) × (2,6–)3,2–3,8(–4,4) мкм (n = 25). Конідії кулясті, іноді з усіченою основою, коричневі, поодинокі, з гладенькою стінкою, (3,2–)3,6–4,0(–4,2) мкм (n = 50) у діаметрі.

**Господар.** Вид зростає на слані та апотечіях *Massjukiella polycarpa* (Hoffm.) S.Y.Kondr.,

Fedorenko, S.Stenroos, Kärnefelt, Elix, Hur & A.Thell та *Xanthoria parietina* (L.) Th.Fr.

**Поширення в Україні.** Поширений вид, наведений з нечисленних локалітетів з територій Львівської, Тернопільської, Миколаївської та Херсонської областей (Darmostuk, Khodosovtsev, 2017). Нами вперше відмічений для території Закарпатської області.

**Досліджені зразки.** Закарпатська обл.: Рахівський р-н, окол. с. Кваси, на *Xanthoria parietina*, на корі *Picea abies*, 12.06.2017, leg. & det. Дармостук В.В. (KHER10714); Миколаївська обл.: Новоодеський р-н, окол. м. Нова Одеса, ландшафтний заказник "Михайлівський степ", східний схил, на *Massjukiella polycarpa*, на *Prunus stepposa*, 26.05.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER10942); Очаківський р-н, окол. с. Покровка, Кінбурзька коса, на *Massjukiella polycarpa*, на *Elaeagnus angustifolia*, 16.07.2016, leg. & det. Дармостук В.В. (KHER10119, KHER10132, KHER11319); Херсонська обл.: Великоолександрівський р-н, окол. с. Мала Олександрівка, Русова балка, на *Xanthoria parietina*, на корі *Gleditsia triacantos*, 25.09.2015, leg. & det. Дармостук В.В. (KHER9232), на *Massjukiella polycarpa*, на корі *Pinus sylvestris*, 04.01.2018, leg. & det. Дармостук В.В. (KHER11410); Голопристанський р-н, окол. с. Кохани, на *Massjukiella polycarpa*, на корі *Robinia pseudacacia*, 12.09.2015, leg. Малюга Н.Г., det. Дармостук В.В. (KHER9215); окол. с. Буркути, дубова колка, на *Xanthoria parietina*, на корі *Quercus robur*, 18.11.2016, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER11171); Каланчацький р-н, с. Роздольне, парк С.Б. Фальц-Фейн, на *Xanthoria parietina*, на корі *Fraxinus excelsior*, 24.10.2017, leg. & det. Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. (KHER10933).

**Примітки.** Лише кілька видів роду характеризуються пікнідами більшими за 150 мкм у діаметрі. Зокрема, *L. xanthoriae* відрізняється від *L. lichenicola* кулястими конідіями (проти еліпсоїдних бородавчастих у *L. lichenicola*). *Lichenocodium cargillianum*, для якого також характерні великі пікніди, відрізняється від *L. xanthoriae* більшими конідіями – (3,2–)3,6–4,0(–4,2) мкм проти 5–7 (–8,5) мкм у *L. cargillianum* (Hawksworth, 1977).

**Ключ для визначення видів роду *Lichenocodium* в Україні**

1. Конідії кулясті ..... 2
- 1\*. Конідії еліпсоїдні ..... *L. lichenicola*

2. Стінки пікнід від К стають оливковими ..... 3  
 2\*. Стінки пікнід від К стають блакитно-зеленими ..... *L. aeruginosum*  
 3. Конідії чітко усічені при основі, бородавчасті ..... *L. puxidatae*  
 3\*. Конідії кулясті, з гладенькою стінкою ..... 4  
 4. Конідіогенні клітини циліндричні, 7–12 мкм завдовжки ..... 5  
 4\*. Конідіогенні клітини бочкоподібні, 4–6 мкм завдовжки ..... 6  
 5. Конідіогенні клітини безбарвні, з гладенькою стінкою ..... *L. xanthoriae*  
 5\* Конідіогенні клітини з коричневою та бородавчатою апікальною частиною ..... *L. usneae*  
 6. Ураження супроводжується утворенням сірих ділянок з темним краєм, конідії напівкулясті або неправильної форми ..... *L. erodens*  
 6\*. Ураження супроводжується утворенням темних некротичних плям без чіткого краю, конідії кулясті ..... *L. lecanorae*

## Обговорення

Ліхенофілія як життєва стратегія може проявлятися у різних варіантах відносин між грибом та господарем (Lawrey, Diederich, 2003). Більшість представників роду *Lichenocodium* проявляють себе як паразити, що уражають мікобіонт господаря, викликаючи зміни забарвлення слані або її деградацію. Зокрема, характерною ознакою ураження *L. erodens* є утворення знебарвлених ділянок на слані, де розвиваються пікніди гриба. Також *L. erodens* виступає важливим компонентом сукцесійних змін епіфітних лишайникових угруповань (Gilbert, 1988) і розвивається на лишайниках, що мають механічні пошкодження або ослаблені діяльністю більш агресивних грибних патогенів. Саме тому, більшість дослідників розглядають *L. erodens* в категорії сапробів, що вражає широкий спектр лишайників і знаходить відображення в зразках, виявлених на слані *Platismatia glauca* (KHER10936). Зокрема, слань цього лишайника уражена ціломіцетом *Didymocyrtis* sp., який утворює темні некротичні плями зі світло-червоним краєм; у центрі разом починають розвиватись пікніди обох ліхенофільних грибів. *Lichenocodium lichenicola* також проявляє себе як паразит, викликаючи знебарвлення та подальше відмирання уражених частин слані господаря.

Для інших досліджених видів характерним візуальним проявом ураження є потемніння

слані. *Lichenocodium lecanorae* зазвичай викликає значне ураження господаря, що проявляється у почорнінні та деградації апотеціїв. Розвиток ліхенофільного гриба на *L. carpineae* (KHER9227, KHER9423, KHER9841) та *P. muralis* (KHER9700) призводить до зниження продукування спор або деградації сумок. Розвиток ліхенофільного гриба на слані та соредах *Parmeliopsis ambigua* спричинює утворення сірих плям, в середині яких розвиваються пікніди. *Lichenocodium aeruginosum* та *L. puxidatae*, що зростають на слані представників роду *Cladonia*, викликають побуріння уражених лусочок та поступову деградацію корового шару господаря. Розвиток *L. xanthoriae* спричинює незначне потемніння апотеціїв та слані, а також пригнічення розвитку сумок і спор.

Специфічність ліхенофільних грибів при виборі господаря дискутується в сучасній науковій літературі. За різними джерелами, вона коливається від 60% (Zhurbenko, 2013) до 95% (Diederich, 2000), що пояснюється різним розумінням таксономічних обсягів родів. Проте навіть такий широкий діапазон значень оцінюється як високий рівень спеціалізації серед різних груп паразитичних організмів (Price, 1980). На території України відомо 7 видів ліхенофільних грибів з роду *Lichenocodium*, що були відмічені на 18 родах лишайників. Серед досліджених видів *L. aeruginosum*, *L. lichenicola* та *L. puxidatae* проявляють чітку специфічність при виборі господаря на родовому рівні. Зазвичай, *L. xanthoriae* також відносять до спеціалізованих ліхенофільних грибів (за умови широкого розуміння роду *Xanthoria*), проте при масовому ураженні слані та апотеціїв *Xanthoria* spp. вид може інфікувати і слань *Physcia tenella*, що зростає поряд. *Lichenocodium erodens*, *L. lecanorae* та *L. usneae* не проявляють специфічності та зростають на представниках кількох різних родів лишайників. Слід зазначити, що субстратна специфічність досліджених видів чітко корелює з типами відносин гриба з господарем. Зокрема, види, що зростають на широкому спектрі лишайників, проявляють себе як більш агресивні патогени, діяльність яких призводить до деградації слані. Натомість специфічні види є менш агресивними паразитами та викликають зміну забарвлення слані без швидкого руйнування тканин.

У деяких випадках кілька ліхенофільних грибів можуть зростати на одній слані лишайника, утворюючи певні консорції, при цьому механізм

утворення та взаємного впливу між їхніми компонентами залишається невизначеним. Показано, що *L. lecanorae* може вражати не тільки слань *H. physodes*, а й гали ліхенофільного базидіоміцету *Tremella hypogymniae*, що зростає на цій самій слані (Diederich, 1996). Діяльність ліхенофільних грибів призводить до деградації захисних механізмів лишайника та подальшого ураження його слані сапробними видами. Д. Хоксворт, досліджуючи українські зразки *L. usneae*, виявлені на *Physcia stellaris*, вказує, що цей гриб асоційований із сапробним гіфоміцетом *Acremonium strictum* s. l. (Hawksworth, 1992).

Серед досліджених зразків *L. ruxidatae* можна прослідкувати його зв'язок з іншим целоміцетом *Didymocyrtis cladoniicola* (Diederich, Kocourk. & Etayo) Ertz & Diederich. Ці два види вражають слані *C. foliacea*, викликаючи утворення значних за розміром (до 4–6 см у діаметрі) некротичних плям у щільних популяціях лишайника. Згодом вони стають вільними від лишайників, тому ці ділянки заселяють мохоподібні та ембріофіти, утворюючи своєрідну мозаїку. Це явище отримало назву "фомоз кладоній", адже *D. cladoniicola* домінує в подібних консорціях (Khodosovtsev, Umanets, 2009). На нашу думку, подібне масове ураження забезпечується комплексом видів і є природним механізмом регуляції чисельності популяції цього лишайнику.

*Lichenocodium usneae*, що був відмічений на слані *Seiophora lacunosa*, також частково вражає апотеції іншого ліхенофільного гриба *Abrothallus teloschistis* Brackel, Pérez-Ortega & Suija (Khodosovtsev, Darmostuk, 2016). У протолозі виду (Brackel, 2015) зазначено, що на уражених ділянках слані господаря також були виявлені пікніди *L. usneae*. Залишається відкритим питання про те, який з цих двох грибів першим інфікує слань, чи ураження відбувається паралельно двома видами.

## Висновки

1. На території України відмічено 7 представників роду *Lichenocodium*, що зростають на представниках 18 родів лишайників.
2. *Lichenocodium aeruginosum*, *L. lichenicola* та *L. ruxidatae* мають чітку субстратну специфічність і зростають на представниках одного рода господаря. Інші чотири види уражають широкий спектр господарів.

3. *Lichenocodium usneae* вперше наведено для степової зони України. *Seiophora lacunosa* (Rupr.) Frödén виявився новим господарем для *L. usneae*.
4. Досліджені ліхенофільні гриби проявляють себе як паразити та оселяються на лишайниках, що мають механічні пошкодження або ослаблені діяльністю інших грибних патогенів.
5. *Lichenocodium ruxidatae* разом з *Didymocyrtis cladoniicola* виступають природними регуляторами розміру популяцій епігейних *Cladonia* на нижньодніпровських пісках.

## Подяки

Автор щиро вдячний М.О. Зиковій, М.П. Журбенку, W.V. Brackel за допомогу в пошуку літературних джерел, М.Я. Захаровій, В.М. Клименку, Є.М. Корнієнку, О.С. Максименку, Г.О. Наумович за всебічну допомогу під час експедиційних досліджень, О.Є. Ходосовцеву за цінні зауваження та корективи статті. Дослідження виконано за підтримки проекту Міністерства освіти та науки України (N0116U004735).

## СПИСОК ПОСИЛАНЬ

- Alstrup V., Cole M.S. 1998. Lichenicolous fungi of British Columbia. *Bryologist*, 101: 221–229.
- Brackel W.V. 2015. Lichenicolous fungi from Central Italy with notes on some remarkable hepaticolous, algicolous and lichenized fungi. *Herzogia*, 28: 212–281.
- Cole M., Hawksworth D.L. 2004. *Lichenocodium christiansenii* sp. nov. from *Nodobryoria abbreviata* (Parmeliaceae) in the Pacific Northwest, with a key to the known lichenicolous species. *The Lichenologist*, 36(1): 1–6.
- Darmostuk V.V. 2016. *Studia Biologica*, 10(2): 133–140. [Дармостук В.В. 2016. Лишайники та ліхенофільні гриби Русової балки (Великоолександрівський район, Херсонська область). *Біологічні Студії*, 10(2): 133–140].
- Darmostuk V.V., Khodosovtsev A.Ye. 2017. Lichenicolous fungi of Ukraine: an annotated checklist. *Studies in Fungi*, 2(1): 138–156. <https://doi.org/10.5943/sif/2/1/16>
- Darmostuk V.V., Khodosovtseva Yu.A., Khodosovtsev A.Ye. 2017. *Visnyk of Odessa National University. Series Biology*, 22, 2(41): 9–20. [Дармостук В.В., Ходосовцева О.Є., Ходосовцев О.Є. 2017. Перші відомості про лишайники та ліхенофільні гриби національних природних парків "Нижньосульський" та "Пирятинський". *Вісник Одеського національного університету. Серія Біологія*, 22, 2(41): 9–20].
- Darmostuk V.V., Khodosovtsev A.Ye., Naumovich G.O., Kharechko N.V. 2018. *Roselliniella lecideae* sp. nov. and other interesting lichenicolous fungi from the Northern Black Sea region (Ukraine). *Turkish Journal of Botany*, 42: 354–361. <https://doi.org/10.3906/bot-1709-5>

- Diederich P. 1986. Lichenicolous fungi from the Grand Duchy of Luxembourg and surrounding areas. *Lejeunia, nouvelle série*, 119: 1–26.
- Diederich P. 1996. The Lichenicolous Heterobasidiomycetes. *Bibliotheca Lichenologica*, 61: 1–198.
- Diederich P. 2000. Host-specificity and co-evolution in lichenicolous fungi. In: *The Fourth IAL symposium, progress and problems in lichenology at the turn of the millennium*. Abstracts. Barcelona: Universitat de Barcelona, pp. 102.
- Fedorenko N.M., Kondratyuk S.Ya., Orlov O.O. 2006. *Lyshaynyky ta likhenofilni hryby Zhytomyrskoi oblasti*. Zhytomyr: Ruta, Volyn, 148 pp. [Федоренко Н.М., Кондратюк С.Я., Орлов О.О. 2006. *Лишайники та ліхенофільні гриби Житомирської області*. Житомир: Рута, Волинь, 148 с.].
- Fedorenko N.M., Nadyeina O.V., Kondratyuk S.Ya. 2007. *Ukrainian Botanical Journal*, 64(1): 47–56. [Федоренко Н.М., Надеїна О.В., Кондратюк С.Я. 2007. Нові та рідкісні види ліхенофільних грибів з України. *Український ботанічний журнал*, 64(1): 47–56].
- Gilbert O.L. 1988. Studies on the destruction of *Lecanora conizaeoides* by the lichenicolous fungus *Athelia arachnoidea*. *The Lichenologist*, 20(2): 183–190.
- Gizhytska Z.K. 1929. *Bulletin of the Kiev Botanic Garden*, 10: 4–41. [Гіжицька З.К. 1929. Матеріяли до мікофлори України. *Вісник Київського ботанічного саду*, 10: 4–41].
- Hawksworth D.L. 1977. Taxonomic and biological observations on the genus *Lichenocodium* (*Sphaeropsidales*). *Persoonia*, 9: 159–198.
- Hawksworth D.L. 1981. The lichenicolous *Coelomycetes*. *Bulletin of the British Museum (Natural History). Botany*, 9(1): 1–98.
- Hawksworth D.L. 1992. Nine lichenicolous fungi from Transcarpathians new for Ukraine. *Ukrainian Botanical Journal*, 49(3): 99–101.
- Kalb K., Hafellner J., Staiger B. 1995. Lichenicole Pilze auf Arten der Flechtengattung *Haematomma*. *Bibliotheca Lichenologica*, 59: 199–222.
- Kapetz N.V. 2017. In: *Advances in botany and ecology: Materials of International conference (5–10 September 2017, Lutsk, Ukraine)*. Lutsk: Vezha-Druk, p. 14. [Капєць Н.В. 2017. Ліхенофільні гриби долини р. Тетерів. У зб.: *Актуальні проблеми ботаніки та екології: матеріали міжнародної конференції молодих учених (м. Луцьк, 5–10 вересня 2017 р.)*. Луцьк: Вежа-Друк, с. 14].
- Keissler von K. 1910. Ueber einige Flechtenparasiten aus dem Thüringer Wald. *Centralblatt für Bakteriologie, Parasitenkunde und Infektionskrankheiten, Abt. II*, 27: 208–215.
- Khodosovtsev A.Ye., Umanets O.Yu. 2009. *Chornomorski Botanical Journal*, 5(2): 273–275. [Ходосовцев О.Є., Уманець О.Ю. 2009. *Phoma cladoniicola* Diederich, Kocourk. & Etayo – новий для України вид ліхенофільного гриба з Олешківських пісків. *Чорноморський ботанічний журнал*, 5(2): 273–275]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/09.52/16>
- Khodosovtsev A.Ye. 2011. *Chornomorski Botanical Journal*, 7(2): 194–198. [Ходосовцев О.Є. 2011. Нові для України види ліхенофільних грибів. *Чорноморський ботанічний журнал*, 7(2): 194–198]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/11.72/8>
- Khodosovtsev A.Ye. 2012. *Chornomorski Botanical Journal*, 8(4): 393–400. [Ходосовцев О.Є. 2012. Анотований список ліхенозованих та ліхенофільних грибів Чорноморського біосферного заповідника. *Чорноморський ботанічний журнал*, 8(4): 393–400]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/12.84/6>
- Khodosovtsev A.Ye. 2013. *Chornomorski Botanical Journal*, 9(1): 84–88. [Ходосовцев О.Є. 2013. Нові для України та Криму лишайники та ліхенофільні гриби з гори Аю-Даг (Україна). *Чорноморський ботанічний журнал*, 9(1): 84–88].
- Khodosovtsev A.Ye., Khodosovtseva Yu.A. 2015. *Chornomorski Botanical Journal*, 11(1): 51–56. [Ходосовцев О.Є., Ходосовцева Ю.А. 2015. Лишайники та ліхенофільні гриби національного природного парку "Олешківські піски" (Херсонська область, Україна). *Чорноморський ботанічний журнал*, 11(1): 51–56].
- Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V. 2016. New species of lichenicolous fungi for Ukraine. *Folia Cryptogamica Estonica*, 53: 93–99. <https://doi.org/10.12697/fce.2016.53.11>
- Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V., Gromakova A.B., Shpilchak M.B. 2016. *Chornomorski Botanical Journal*, 12(1): 51–63. [Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В., Громакова А.Б., Шпільчак М.Б. 2016. Перші відомості про лишайники та ліхенофільні гриби природного заповідника "Торгани". *Чорноморський ботанічний журнал*, 12(1): 51–63].
- Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V. 2017. *Chornomorski Botanical Journal*, 13(2): 195–203. [Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В. 2017. Лишайники та ліхенофільні гриби гранітних відслонень Бобринецької балки. *Чорноморський ботанічний журнал*, 13(2): 195–203]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/17.132/6>
- Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V., Khodosovtseva Yu.A. 2017a. *Chornomorski Botanical Journal*, 13(3): 324–332. [Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В., Ходосовцева Ю.А. 2017а. Лишайники та ліхенофільні гриби національного природного парку "Білобережжя Святослава". *Чорноморський ботанічний журнал*, 13(3): 324–332]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/17.133/7>
- Khodosovtsev A.Ye., Maliuga N.G., Darmostuk V.V., Khodosovtseva Yu.A., Klymenko V.M. 2017b. *Chornomorski Botanical Journal*, 13(4): 481–515. [Ходосовцев О.Є., Малиуга Н.Г., Дармостук В.В., Ходосовцева Ю.А., Клименко В.М. 2017б. Епіфітні лишайникові угруповання класу *Physcietea* старих парків Херсонщини (Україна). *Чорноморський ботанічний журнал*, 13(4): 481–515]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/17.134/6>
- Khodosovtsev A.Ye., Darmostuk V.V., Khodosovtseva Yu.A., Naumovich A.O., Maliuga N.G. 2018. *Chornomorski Botanical Journal*, 14(1): 69–90. [Ходосовцев О.Є., Дармостук В.В., Ходосовцева Ю.А.,

- Наумович Г.О., Малюга Н.Г. 2018. Лишайники та ліхенофільні гриби Чалбаської арени нижньодніпровських пісків (Херсонська область). *Чорноморський ботанічний журнал*, 14(1): 69–90]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/18.141/6>
- Kocakaya M., Halıcı M.G., Pino-Bodas R. 2016. New or additional cladoniicolous fungi for Turkey. *Turkish Journal of Botany*, 40(3): 308–311. <https://doi.org/10.3906/bot-1502-8>
- Kondratyuk S.Ya., Galloway D.J., Hawksworth D.L. 1994. *Unguiculariopsis ahtii*, and some other new lichenicolous fungi from *Pseudocyphellaria*. *Acta Botanica Fennica*, 150: 93–98.
- Kondratyuk S.Ya., Galloway D.J. 1995. Two new lichenicolous fungi from *Lobaria* and *Sticta* (*Stictaceae*). In: *Flechten Follmann. Contributions to lichenology in honour of Gerhard Follmann*. Eds F.J.A. Daniels, M. Schulz, J. Peine. Cologne: Botanical Institute, University of Cologne, pp. 255–261.
- Kondratyuk S.Ya., Kolomiyets I.V. 1997. *Ukrainian Botanical Journal*, 54(1): 42–47. [Кондратюк С.Я., Коломієць І.В. 1997. Нові для України види лишайників та ліхенофільних грибів заповідника "Медобори". *Український ботанічний журнал*, 54(1): 42–47].
- Kondratyuk S.Ya. 1999. Lichenicolous fungi. In: *Study of mycobiota diversity of Ukraine (Lichenicolous, Septoria and Puccinia fungi)*. Eds S.Ya. Kondratyuk, T.V. Andrianova, Yu.Ya. Tykhenenko. Kyiv: Phytosociocentre, pp. 8–43. [Кондратюк С.Я. 1999. Ліхенофільні гриби. В кн.: *Вивчення різноманітності мікобіоти України (ліхенофільні, септорієві та пукцинієві гриби)*. Ред. С.Я. Кондратюк, Т.В. Андріанова, Ю.Ю. Тихоненко. Київ: Фітосоціоцентр, с. 8–43].
- Kondratyuk S.Ya., Popova L.P., Lackovicova A., Pišút I. 2003. *A catalogue of the Eastern Carpathian lichens*. Kiev; Bratislava, 264 pp.
- Kondratyuk S.Ya., Lőkös L., Hur J.-S. 2014. New lichen-forming and lichenicolous fungi from Ukraine. *Acta Botanica Hungarica*, 56: 361–368.
- Lawrey J.D., Diederich P., Nelsen M.P., Sikaroodi M., Gillevet P.M., Brand A.M., van den Boom P. 2011. The obligately lichenicolous genus *Licheniconium* represents a novel lineage in the *Dothideomycetes*. *Fungal Biology*, 115(2): 176–187. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2010.12.002>
- Minter D.W., Dudka I.O. 1996. *Fungi of Ukraine. A Preliminary Checklist*. Egham, 361 pp.
- Motiejūnaitė J., Zalewska A., Kukwa M., Fałtynowicz W. 1999. New for Ukraine or interesting lichens and allied fungi from the Regional Landscape Park "Stuzhytzia". *Ukrainian Botanical Journal*, 56(6): 596–600.
- Naumovich A.O., Darmostuk V.V. 2015. *Chornomorski Botanical Journal*, 11(4): 512–520. [Наумович Г.О., Дармостук В.В. 2015. Ліхенофільні гриби долини р. Інгулець (Україна). *Чорноморський ботанічний журнал*, 11(4): 512–520].
- Petrak F., Sydow H. 1927. Die Gattungen der Pyrenomyceten, Sphaeropsideen und Melanconieen, 1(3). *Repertorium Specierum Novarum Regni Vegetabilis. Beihefte*, 42: 321–551.
- Pirogov M.V. 2012. *Visnyk of the Lviv University. Series Biology*, 59: 73–81. [Пірогов М.В. 2012. Ліхенофільні гриби Українського Розточчя. *Вісник Львівського університету. Серія біологічна*, 59: 73–81].
- Pirogov M.V. 2013. *Zarządzanie Ochroną przyrody w lasach*, 7: 94–108. [Пірогов М.В. 2013. Лишайники и лихенофильные грибы Шацкого Национального природного парка (Украина). *Zarządzanie Ochroną przyrody w lasach*, 7: 94–108].
- Price P.W. 1980. *Evolutionary biology of parasites*. Princeton: Princeton University Press, 237 pp.
- Vouaux L. 1913. Synopsis des champignons parasites de lichens. *Bulletin de la Société Mycologique de France*, 29: 395–446.
- Zavayalova T.V. 2010. *Chornomorski Botanical Journal*, 6(3): 400–403. [Зав'ялова Т.В. 2010. Лишайники та ліхенофільні гриби Старобердянського та Алтагирського лісів. *Чорноморський ботанічний журнал*, 6(3): 400–403]. <https://doi.org/10.14255/2308-9628/10.63/11>
- Zhurbenko M.P. 2013. *Mycology and Phytopathology*, 47(4): 223–230. [Журбенко М.П. 2013. Лихенофильная микобіота Росийской Арктики III. Паразитозозяинный анализ. *Микология и фитопатология*, 47(4): 223–230].
- Zhurbenko M.P., Pino-Bodas R. 2017. A revision of lichenicolous fungi growing on *Cladonia*, mainly from the Northern Hemisphere, with a worldwide key to the known species. *Opuscula Philolichenum*, 16: 188–266.

Рекомендує до друку

Надійшла 06.08.2018

О.Є. Ходосовцев