



LUND UNIVERSITY

Phylogenetic analysis of lichen-forming fungi of the family Teloschistaceae (Ascomycota) after nuclear and mitochondrial DNA sequences.

Kondratyuk, Sergey Y.; Fedorenko, Nataliya; Jeong, Min-He; Stenroos, Soili; Kärnefelt, Ingvar; Elix, John A.; Thell, Arne; Hur, Jae-Seoun

Published in:

Molecular phylogeny and recent taxonomy of terrestrial spore plant.

2013

[Link to publication](#)

Citation for published version (APA):

Kondratyuk, S. Y., Fedorenko, N., Jeong, M.-H., Stenroos, S., Kärnefelt, I., Elix, J. A., Thell, A., & Hur, J.-S. (2013). Phylogenetic analysis of lichen-forming fungi of the family Teloschistaceae (Ascomycota) after nuclear and mitochondrial DNA sequences. In S. Kondratyuk (Ed.), *Molecular phylogeny and recent taxonomy of terrestrial spore plant*. (pp. 7-57). Kyiv : Naukova dumka.

Total number of authors:

8

General rights

Unless other specific re-use rights are stated the following general rights apply:

Copyright and moral rights for the publications made accessible in the public portal are retained by the authors and/or other copyright owners and it is a condition of accessing publications that users recognise and abide by the legal requirements associated with these rights.

- Users may download and print one copy of any publication from the public portal for the purpose of private study or research.
- You may not further distribute the material or use it for any profit-making activity or commercial gain
- You may freely distribute the URL identifying the publication in the public portal

Read more about Creative commons licenses: <https://creativecommons.org/licenses/>

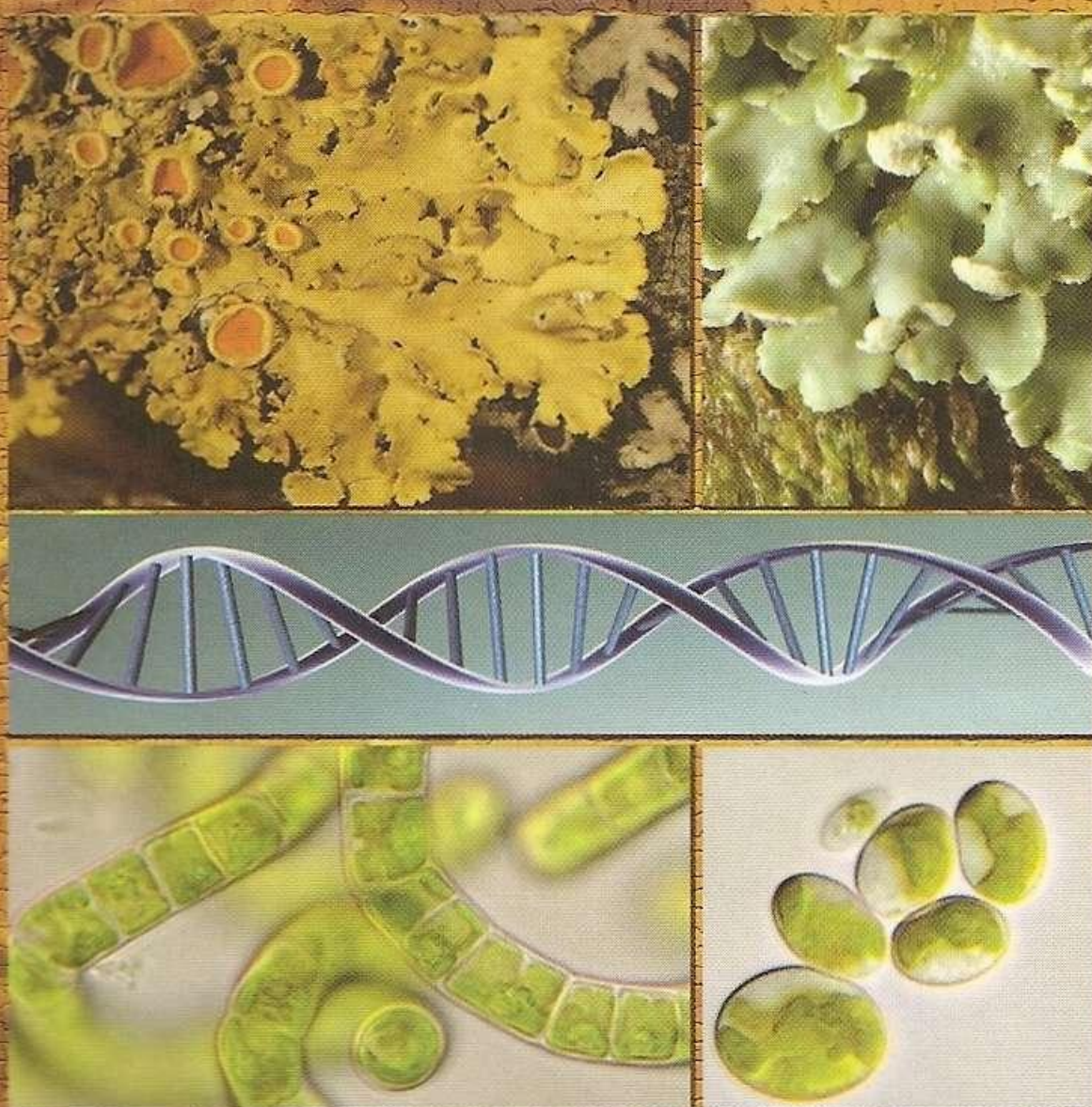
Take down policy

If you believe that this document breaches copyright please contact us providing details, and we will remove access to the work immediately and investigate your claim.

LUND UNIVERSITY

PO Box 117
221 00 Lund
+46 46-222 00 00

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*

KYIV NAUKOVA DUMKA 2013

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

*ПРОЕКТ
«НАУКОВА КНИГА»*

КИЇВ НАУКОВА ДУМКА 2013

Автори:

*С.Я. Кондратюк, Т.І. Михайлюк, Т.М. Дарієнко, О.В. Падсіна, А.О. Войцехович,
Н.М. Федоренко, А. Луксцова, А. Массальський, Т. Фріда, М.-Х. Джеонг, С. Стенруш,
І. Чарнефельт, Дж.А. Лікс, А. Тель, Т.О. Кондратюк, Д.-С. Хо*

Вперше в Україні наведено результати молекулярно-філогенетичного аналізу за ядерною (18S велика субодиниця, ділянка ITS1/ITS2), мітохондріальною (12S та 23S малі субодиниці) 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 управління 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 Myrmeciacae and Klebsormidiaceae 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.

Відповідальний редактор С.Я. Кондратюк

Рецензенти

д-р біол. наук, проф. *Н.М. Наренко*, д-р біол. наук, проф. *О.Є. Ходосонцев*

*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. Падсіна,
А.О. Войцехович, Н.М. Федоренко, А. Луксцова,
А. Массальський, Т. Фріда, М.-Х. Джеонг, С. Стенруш,
І. Чарнефельт, Дж.А. Лікс, А. Тель, Т.О. Кондратюк, Д.-С. Хо,
2013

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

ISBN 978-966-00-1332-2

ПЕРЕДМОВА

Молекулярна філогенія окремих груп спорових рослин отримала особливо інтенсивний розвиток із середини 1990-х років. На жаль, в Україні відповідні дослідження здійснюють 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 каліпієвих лишайників, наземних і симбіотичних водоростей класу требуксієфісцієвих й порядку клесбормідієвих, 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 проблемі 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 (DEF).

Автори висловлюють ширшу вдячність колегам, які допомогли у освоєнні методів молекулярної філогенії та обговоренні отриманих результатів: проф. Х. Майтоферу 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. Березовській за надання зразків культури водоростей *Chlorococcum 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. Терешенківська 2, 01601 м. Київ.

СПИСОК ПРИЙНЯТИХ СКОРОЧЕНЬ

МБКН	— 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)

ЧАСТИНА 1

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 проектів 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 статевую 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 — грибною (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 індустриального 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* (Sochting et al., 2002), *Caloplaca* та *Xanthoria* (Sochting, 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 (Eichenberger, 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 (Eichenberger, 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; Sochting, Lutzoni, 2003; Sochting 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; Scheer, 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; Sochting, 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 кушистих 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: *Apatopla* Poelt et Hafellner, *Cephalophys* (Hertel) Kiliash, *Iopla* Poelt, *Seiophora* Poelt, *Xanthodactylon* P.A. Duvign. і *Xanthopeltis* R. Sant. (Kärnefelt, 1989).

Ксанторіодні лишайники є визнаною поліфілетичною групою лишайників у родині телосхістових Teloschistaceae. Пізні 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 визначення 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. soledata* (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. hafelineri* (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 (Малой) 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 подещієподібними, 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. solediosa* S.Y. Kondr. et Kärnefelt поширений лише в Південній Америці.

Під *Seiophora*. Включає широко поширені у Північній півкулі види, що нещодавно були виключені з роду *Teloschistes* за виразною лопатевою сланню, у якій 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 *Seiophora* 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, HBG, 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 Kroyomat, 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 ґрунтуються 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 слани 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'-AGTGGTGTACAGGTGAGTA-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 мкл 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 кожен 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).

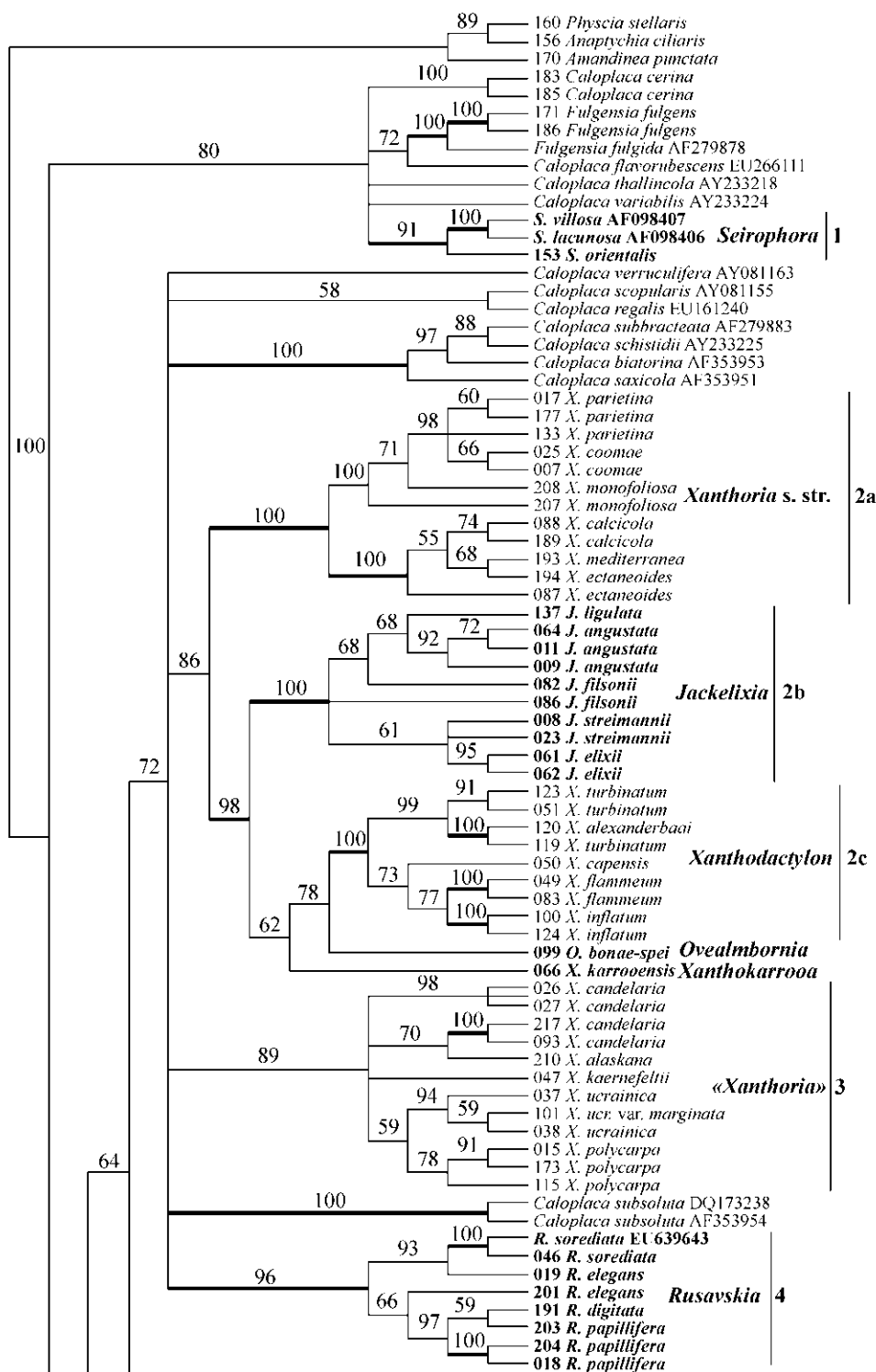
Рід *Seiophora* запропонований на основі гербарного зразка *Physcia magara* Кемп., який, як нещодавно виявилося, складається з механічної суміші двох лишайників, зокрема: *Ramalina maciformis* (Delise) Borg та представника роду *Teloschistes*, тобто *T. villosus* (Ach.) Norman. Власне останній вид нещодавно 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 — *Jackelisia*; 2c — *Xanthodactylon* s. l., та 2 окремі таксони — клати 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. monofolia* 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. *Jackelisia*. Клада має високі рівні підтримки на всіх філогенетичних деревах. Вона включає 3 австралійські види, зокрема: *Jackelisia 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 *Jackelisia 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.

Розділ 1. Філогенетичний аналіз лишайників родини Телосхістових — Teloschistaceae ...



1.1. Ксанторіодні лишайники

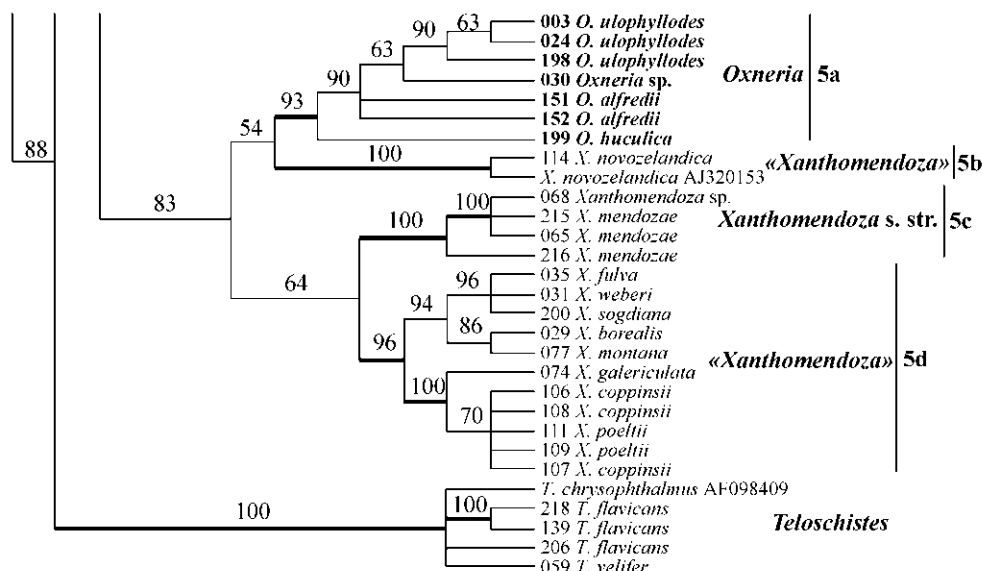


Рис. 1.1. Філогенетичне дерево ксанторіодних лишайників на основі даних щодо ITS1/ITS2-ділянки ядерної ДНК

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 клади 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 candelaria*. 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 candelaria* (L.) Th. Fr., *X. polycarpa* (Hoffm.) Rieber і



1.1. Ксанторіюїдні лишайники

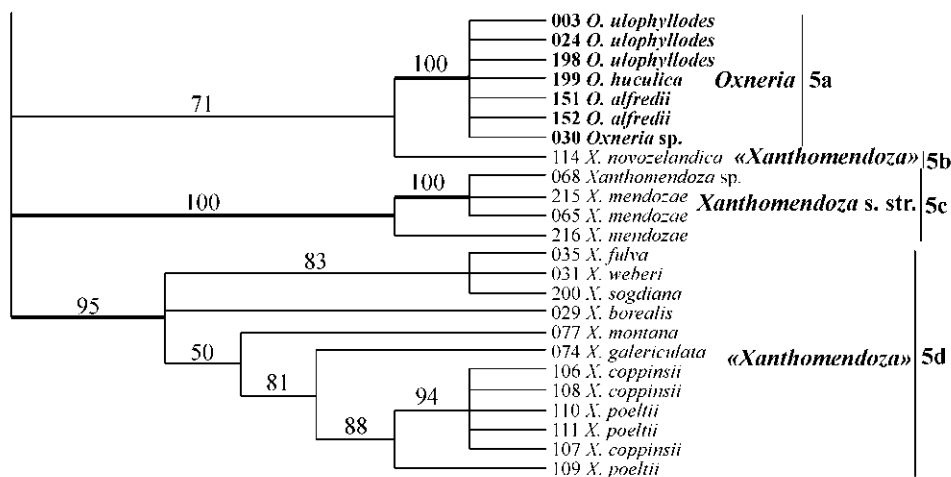


Рис. 1.2. Філогенетичне дерево ксанторіюїдних лишайників на основі даних щодо 12S mtSSU мітохондріальної ДНК

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. soledata* (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 безуспішними (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 соредіозний 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* (Sochting 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 клади *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. (Sochting et al., 2002). До цього роду також належить вид, дуже близький до *Xanthomendoza mendozae*, — *X. kashiwadonii* (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 Sochting, 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. Дещо 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* (Arup 2006; Sochting, 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 субодиницею 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*.

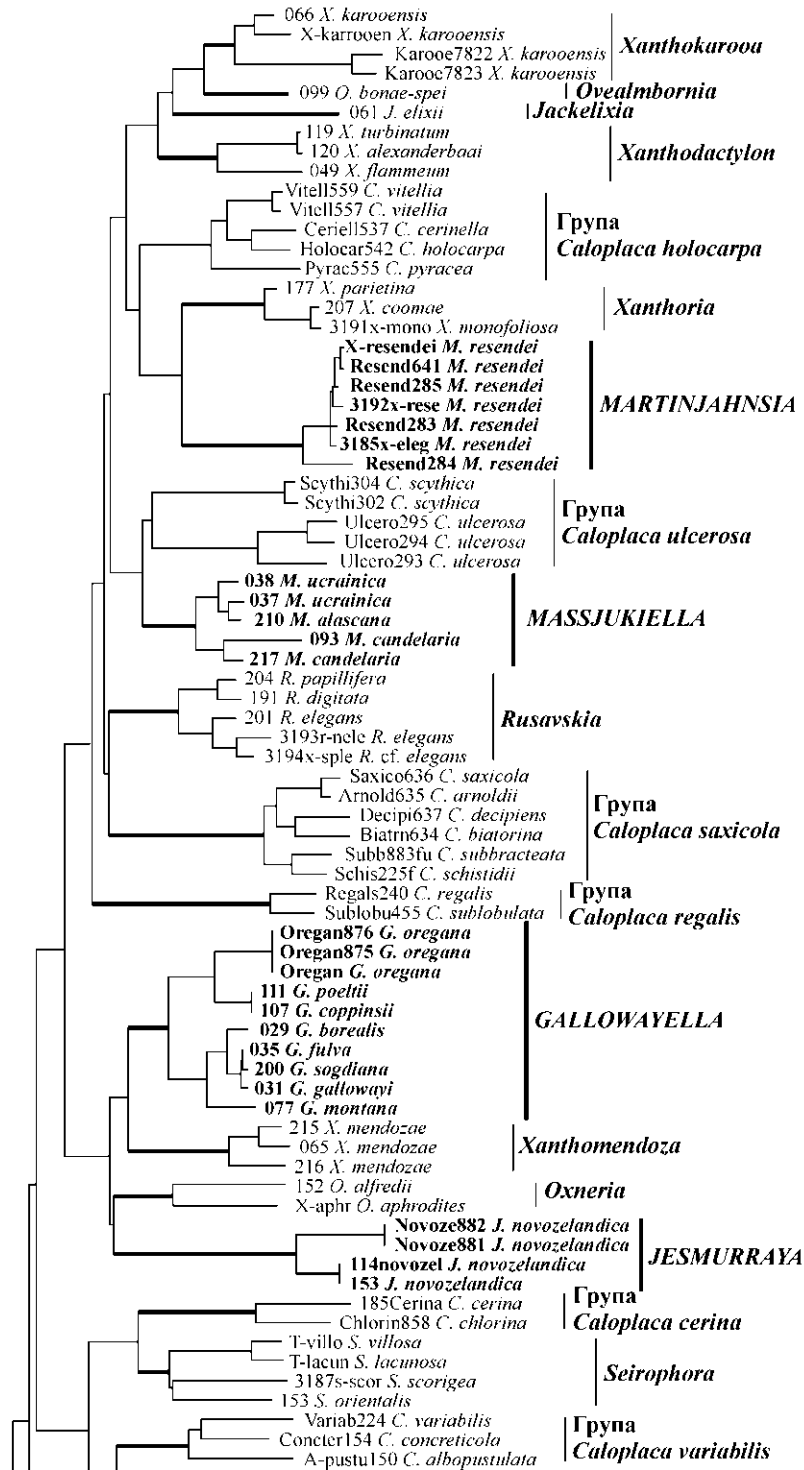
Дві з указаних груп включають 7 підгруп з найвищими рівнями підтримки: 2a — *Xanthoria parietina* (або під *Xanthoria* s. str.), 2b — *Jackelixia*, *Xanthodactylon flammeum* (або під *Xanthodactylon* s. str.), 5a — *Oxneria*, 5b — *Xanthomendoza novozelandica*, 5c — *X. mendoza*, та 5d — *X. poeltii*.

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; Sochting, 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,

Розділ 1. Філогенетичний аналіз лишайників родини Телосхістових — Teloschistaceae ...



1.1. Ксанторіодні лишайники

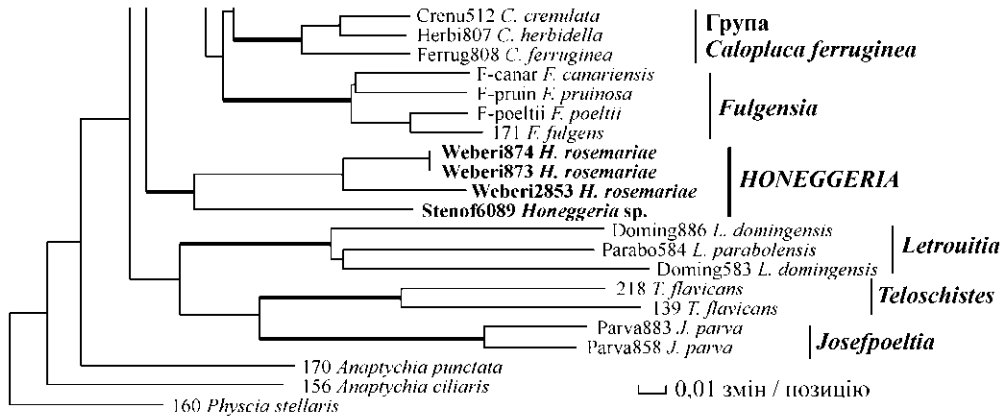


Рис. 1.3. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae зі спеціальним наголосом на ксанторіодні лишайники за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК. Товстими лініями виділені зв'язки, які підтверджені в декількох аналізах, і ті, що мають найвищі рівні бутстреп-підтримки

Kärnefelt, Elix et A. Thell, *Oxneria* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *Rusavskia* S.Y. Kondr. et Kärnefelt, *Seiophora* 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,

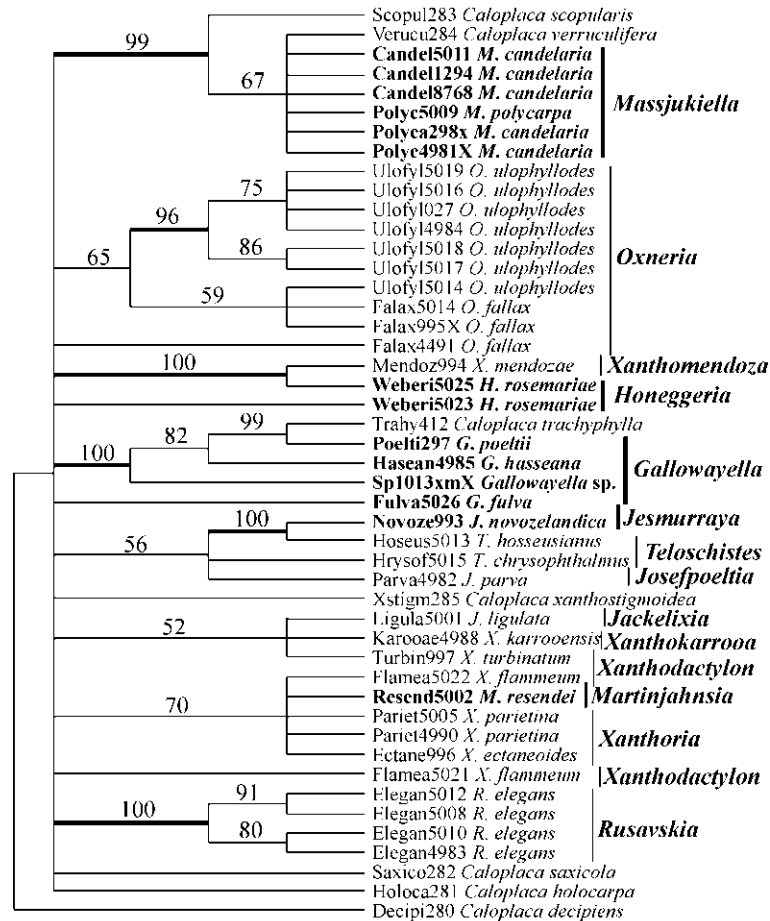


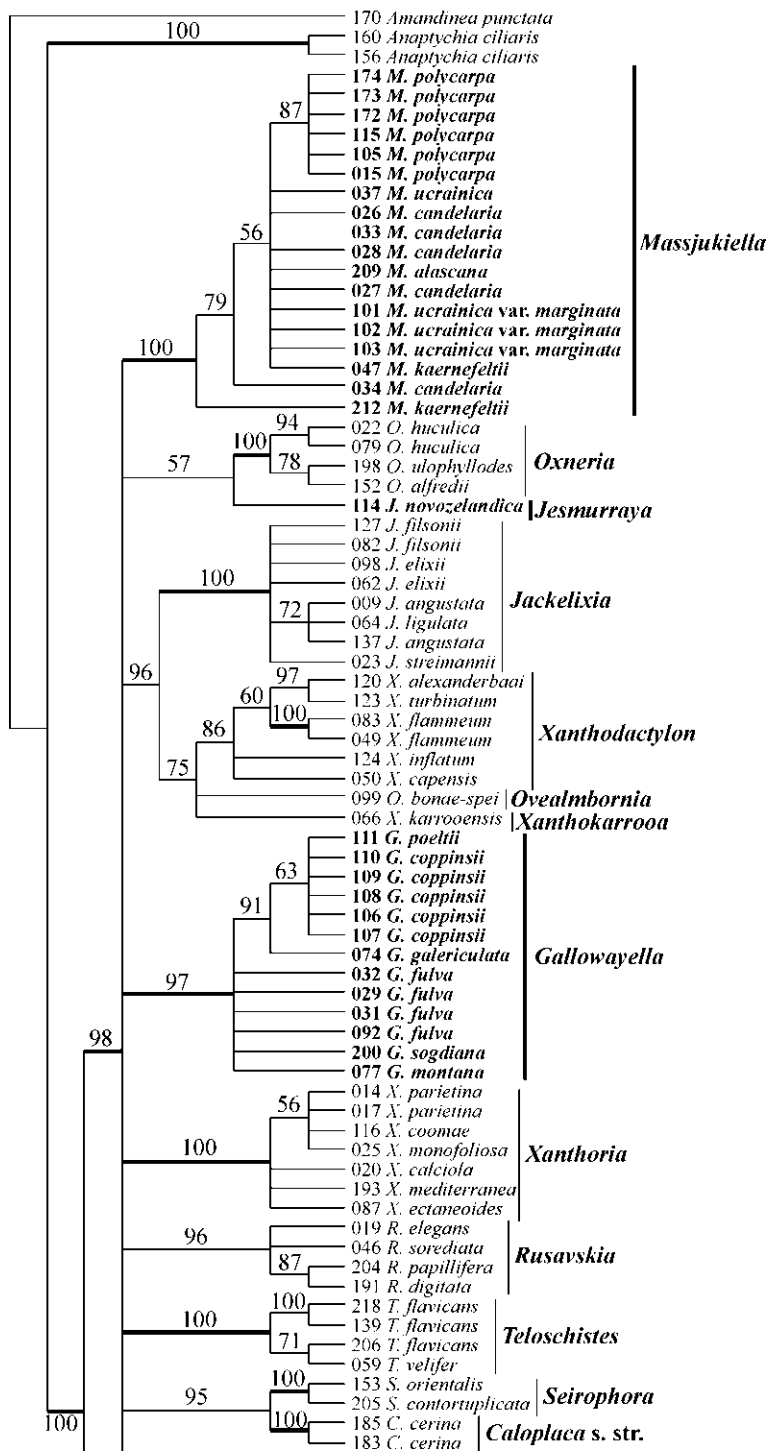
Рис. 1.4. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae зі спеціальним наголосом на ксанторіюїдні лишайники за даними послідовностей гена 18S ядерної ДНК

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



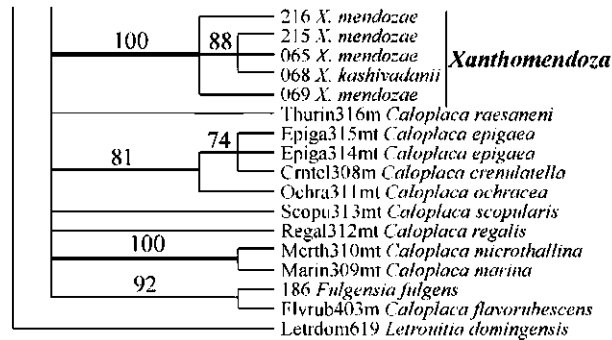


Рис. 1.5. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae зі спеціальним наголосом на ксанторіюїдні лишайники за даними послідовностей гена 12S SSU мітохондріальної ДНК

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

Місце ксанторіюїдних лишайників у філогенетичному дереві родини телосхістових. Ксанторіюїдні лишайники утворюють відокремлені групи серед накипних і плакодіюїдних 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 ксанторіюїдних 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.) C. Moreau et M. Moreau. *Massjukiella* — це сестринська група плакодіюїдних лишайників групи *Caloplaca verruculifera* й накипних лишайників груп *Caloplaca bolacina*, *C. ignea* та *C. phlogina*.

Отже, на основі спеціальної перевірки морфолого-анатомічних і біохімічних особливостей 5 «молекулярних» груп ксанторіюїдних 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 rosmariae*, *Jesmurraya novozelandica*, *Massjukiella alaskana*, *M. candelaria*, *M. kaernefeltii*, *M. nowakii*, *M. polycarpa*, *M. ucrainica*, *M. ucrainica* ssp. *marginata* та *Martinjahnsia resendei*.

1.1. Ксанторіюїдні лишайники

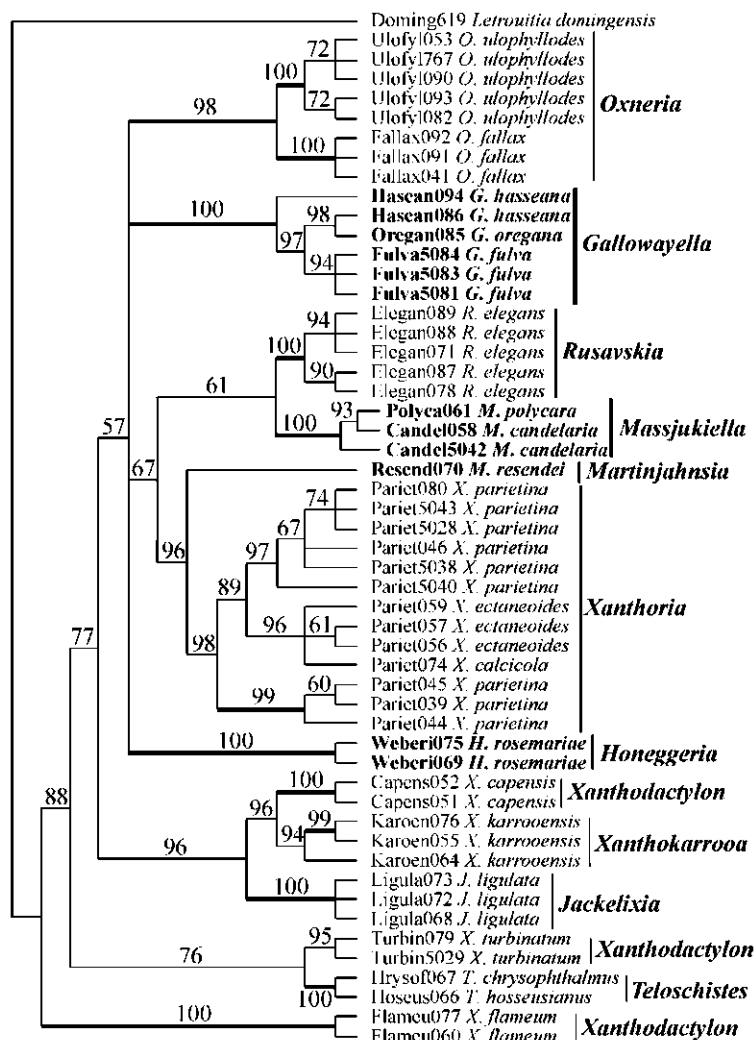


Рис. 1.6. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae зі спеціальним наголосом на ксанторіюїдні лишайники за даними послідовностей гена 23S SSU мітохондріальної ДНК

1.1.5. Сучасна таксономія

На сьогодні ксанторіюїдні 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. вктейку).

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.

Розділ 1. Філогенетичний аналіз лишайників родини Телосхістових — Teloschistaceae ...

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>Gallowayella</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>Rusavyskia</i> S.Y. Kondr. et Kärnefelt	<i>Rusavyskia elegans</i> (Link) S.Y. Kondr. et Kärnefelt = <i>Xanthoria elegans</i> (Link) Th. Fr.	Там само
11	<i>Seiophora</i> Poelt = <i>Xanthoanaptychia</i> S.Y. Kondr. et Kärnefelt	<i>Seiophora villosa</i> (Ach.) Froden = <i>Physcia magara</i> = <i>Xanthoanaptychia villosa</i> (Ach.) S.Y. Kondr. et Kärnefelt	Kondratyuk, Kärnefelt, 2003; Froden, Lassen, 2004; Кондратюк и др., 2004

1.1. Ксанторіодні лишайники

Закінчення табл. 1.1

№ 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 параклектенхімні, 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. Kondrstyuk, 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 слабо 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 — палісадна 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: телосхістин 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 палісадної 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 назовемо *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 *Xanthomendoza* (Sochting 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 rosmarieae* (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. rosmarieae*, відомий з Північної Америки, та поки що ще не описаний вид, досить звичайний в Євразії. Матеріал *H. rosmarieae* 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 *Xanthokarroo* товстою сланню з рясними роздвоєними короткими ризинами, мезодермно параплектенхімним справжнім 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 *Xanthokarroo* 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 *Xanthokarroo* 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 вузькопалічкоподібні.

Хімічні особливості: три домінуючі лишайникові речовини, зокрема: парієтин, телосхістин та фалацинат, 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 вузькопалічкоподібними 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 кушистої. 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 широкопалічкоподібні.

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

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 кушистої, 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, телосхістин та фалацинал.

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 кушистої. Верхній та нижній корові шари склероплектенхімні, 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 широкопатичкоподібні.

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) виростами 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, г, 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 *Ochleria*-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 експікул псевдопрозоплектенхімний; сумки *Teloschistes*-типу, спори біполярні. Конідії широкопатичкоподібні.

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 широкопатичкоподібними 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 (парієтин) або 3 лишайникові речовини, зокрема: парієтин, телосхістин і фалацинал, а також наявна невелика кількість парієтинової 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 звузився (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 зоринових на зрізі, справжній ексципул склероплектенхімний (апотеції *Xanthoria*-типу). Спори біполярні, *Xanthoria*-типу. Конідії широкоовальні.

Хімічні особливості: домінуюча лишайникова речовина парієтин, також наявна невелика кількість парієтинової кислоти, емодину, телосхістину та фалациналу.

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 цитреорозеїн та емодинат 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 — патісадна 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 сктероплектенхімні типу *Caloplaca regalis*; конідії вузькоеліпсоїдні *Martinjahnsia* (рис. 1.12, в, г)
- 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 — палісадна параплектенхіма; види поширені у Південній півкулі . . . *Jackelisia* (рис. 1.8—1.10)
- Ризини досить довгі (довжина до 1—2 мм чи більша), звичайно численні на нижній поверхні . . . 13
13. Ризини дуже тоненькі (діаметр до 40 мкм), утворюють густу сітку знизу; корові шари псевдопрозоплектенхімні; конідії веретеноподібні . . . *Josefpoeltia* (рис. 1.11, в, г, 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 . . . *Massjukitella* (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.

1.2. Калоплакоїдні лишайники

Т а б л и ц я 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 mureorum</i> (Hoffm.) Tornab. = <i>Caloplaca saxicola</i> (Hoffm.) Nordin
<i>Gyalolechia</i> A. Massal.	1852	<i>Gyalolechia aurea</i> (Schaer.) A. Massal.
<i>Iluea</i> C.W. Dodge et G.E. Baker	1938	<i>Iluea 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>Polyscaulonia</i> Hue	1908	<i>Polyscaulonia regalis</i> (Vain.) Hue
<i>Pyrenodesmia</i> A. Massal.	1853	<i>Pyrenodesmia chalybaea</i> (Fr.) A. Massal.
<i>Triophthalmium</i> (Müll. 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 однієї-двох простих ознак і тому розглядали як дуже штучні (Kärnefelt, 1989). Тому слід визнати справедливим висновок У. Зохтінга та Ф. Лутзоні (Sochting 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. Пельта, 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 апотечіями з або без сланевого краю та із суцільним чи несучільним водоростевим шаром під гіпотечієм. За А. Вейдом, ця секція охоплює види з різними пігментами.

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

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

Секція *Leproplaca* включала лише таксони з лепрозою 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. pyracciae*, *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* — *Letrouitina* (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 указаних 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

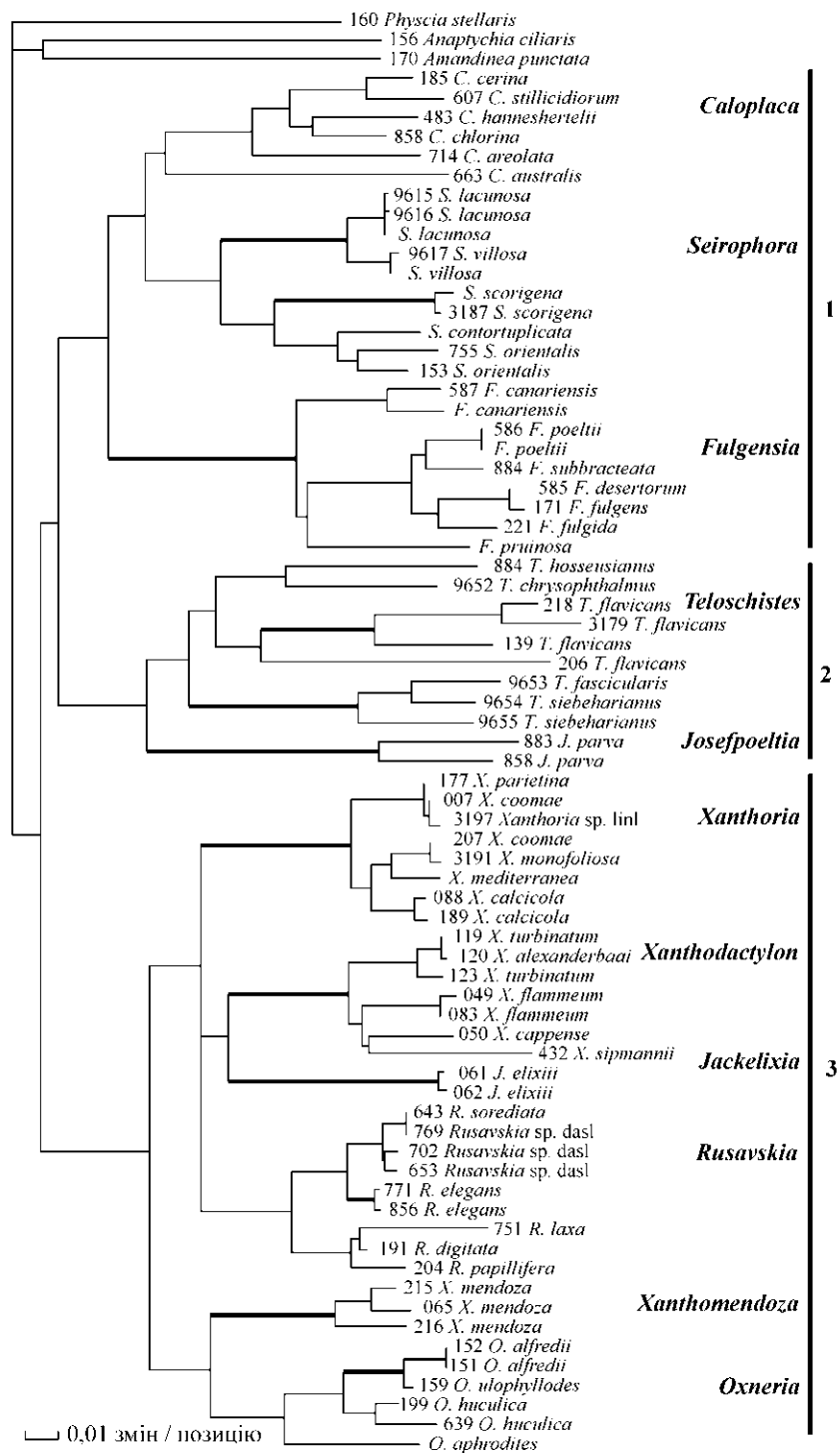


Рис. 1.22. Основні три філи філогенетичного дерева родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК. Товстішими лініями виділені зв'язки, які підтверджені в декількох аналізах, і ті, що мають найвищі рівні бутстреп-підтримки

Розділ 1. Філогенетичний аналіз лишайників родини Телосхістових — Teloschistaceae ...

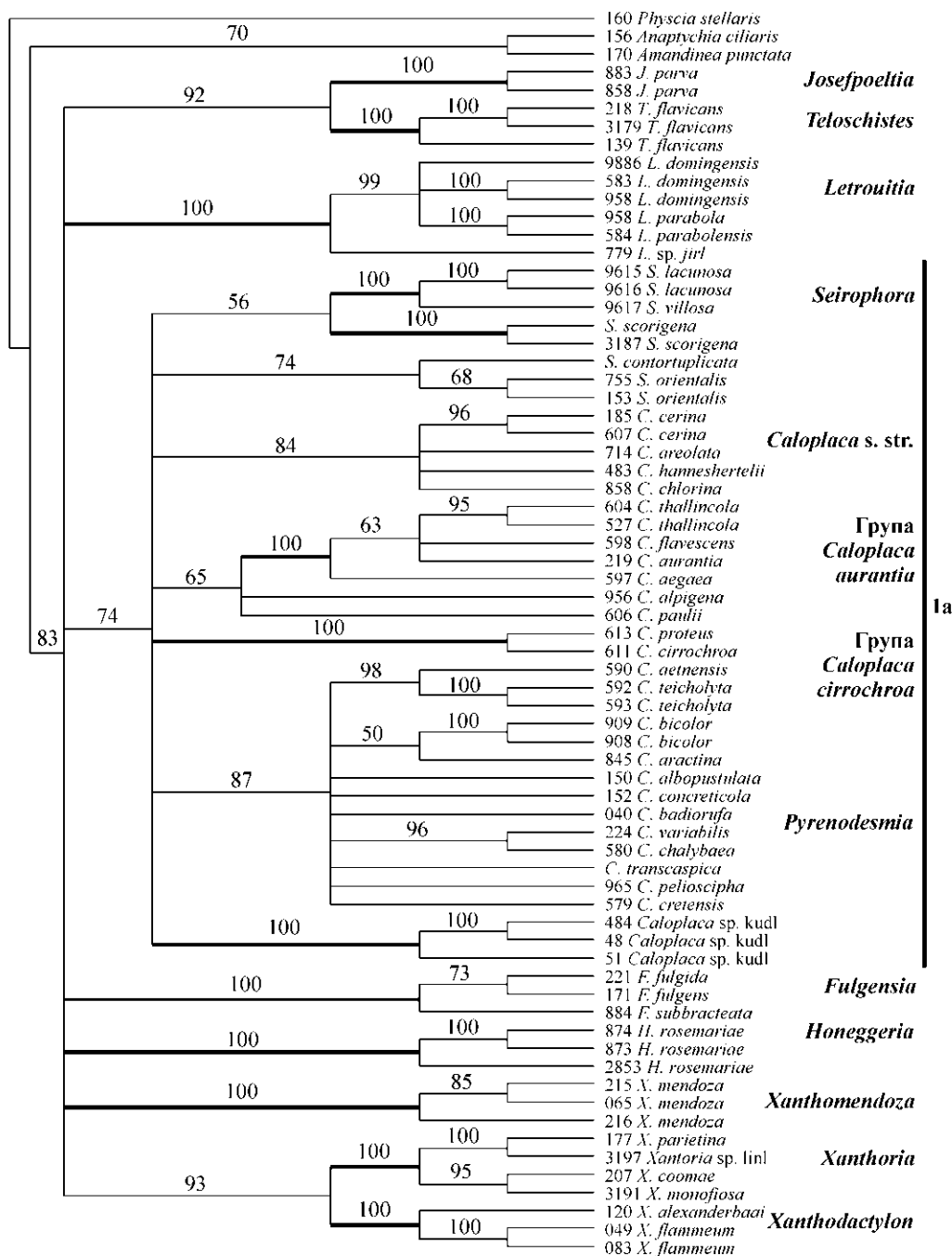


Рис. 1.23. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК (збільшений фрагмент субфілі 1a)

1.2. Калоплакоїдні лишайники

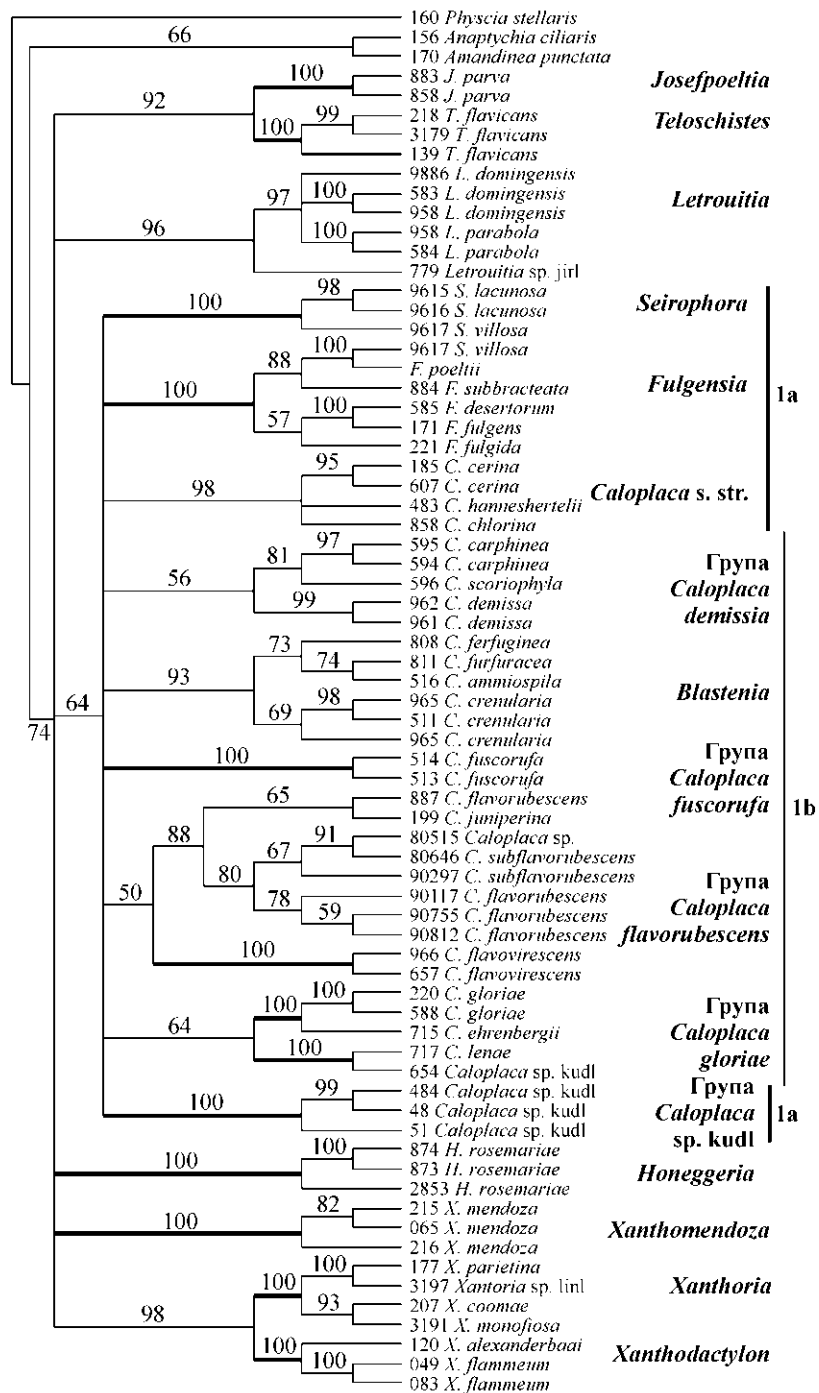


Рис. 1.24. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК (збільшений фрагмент субфілі 1b)

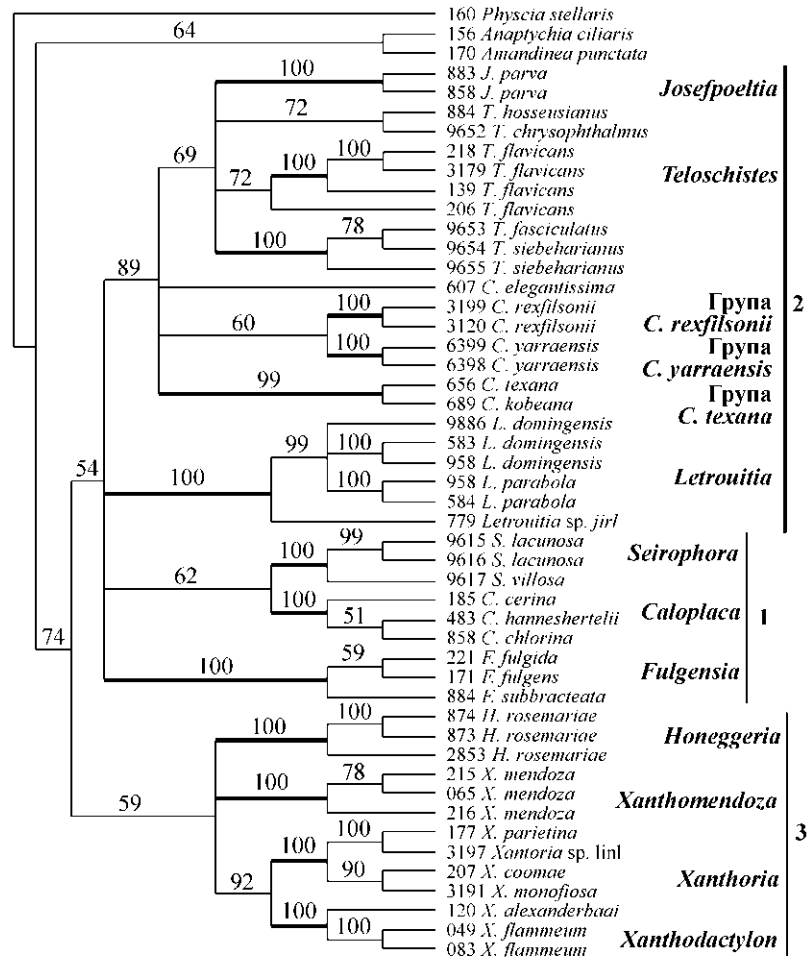


Рис. 1.25. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК (збільшений фрагмент філі 2)

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

У субфілі *Seiophora* — *Caloplaca* s. str. (див. рис. 1.23) спеціальної ревізії потребують власне роди *Caloplaca* s. str. і *Seiophora*. 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. hanneshtertelii*, *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.

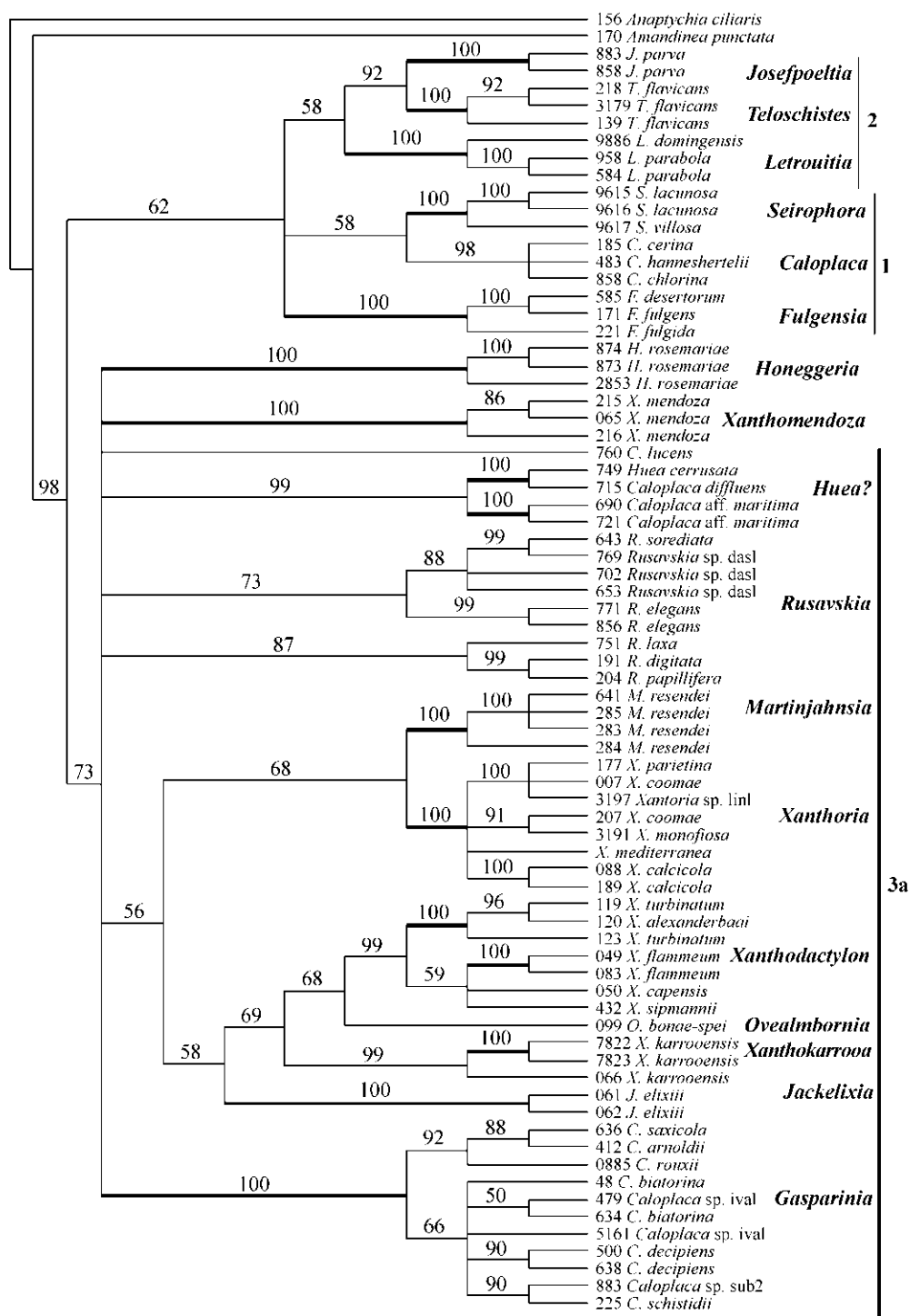


Рис. 1.26. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК (збільшений фрагмент субфілі 3a)

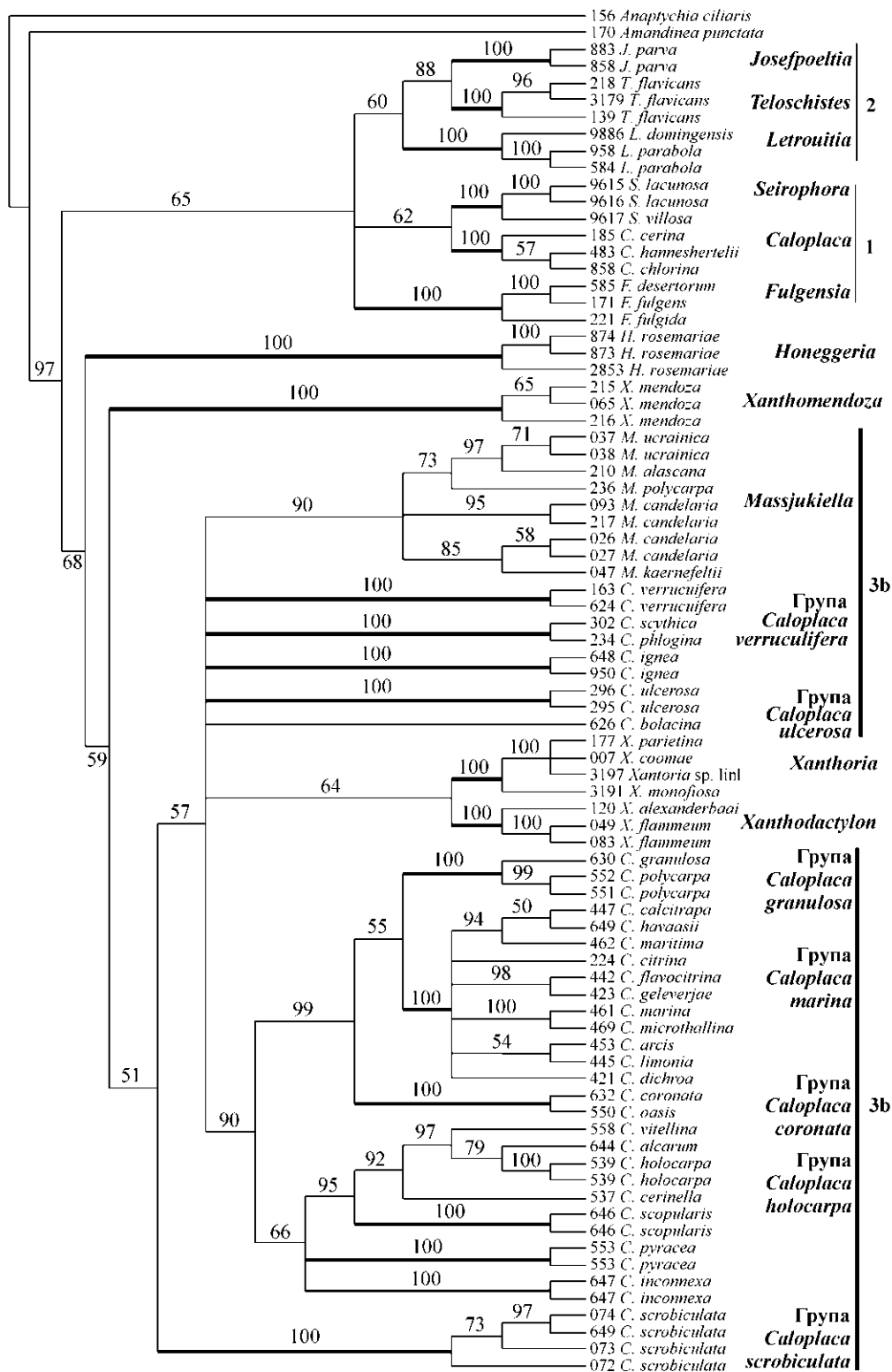


Рис. 1.27. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК (збільшений фрагмент субфілі 3b)

1.2. Калоплакоїдні лишайники

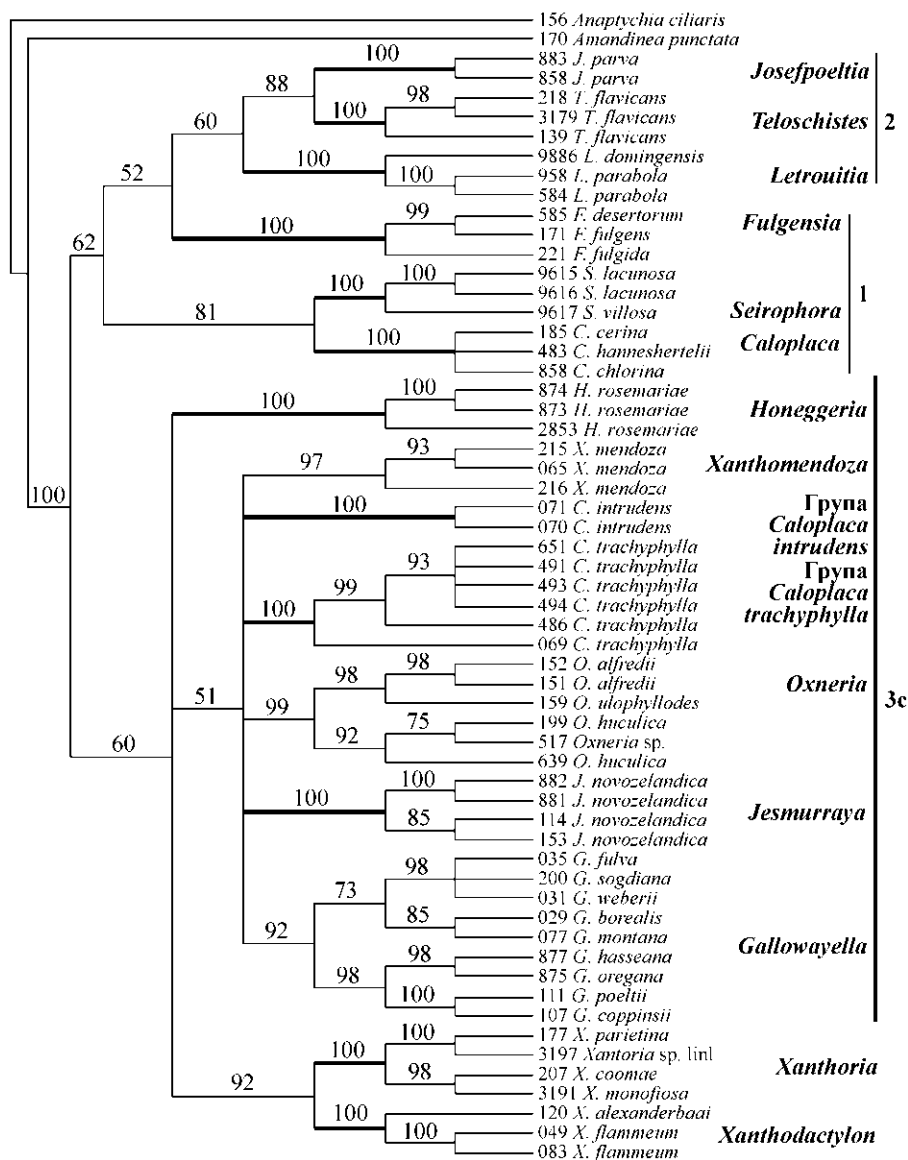


Рис. 1.28. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК (збільшений фрагмент субфіли 3c)

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-

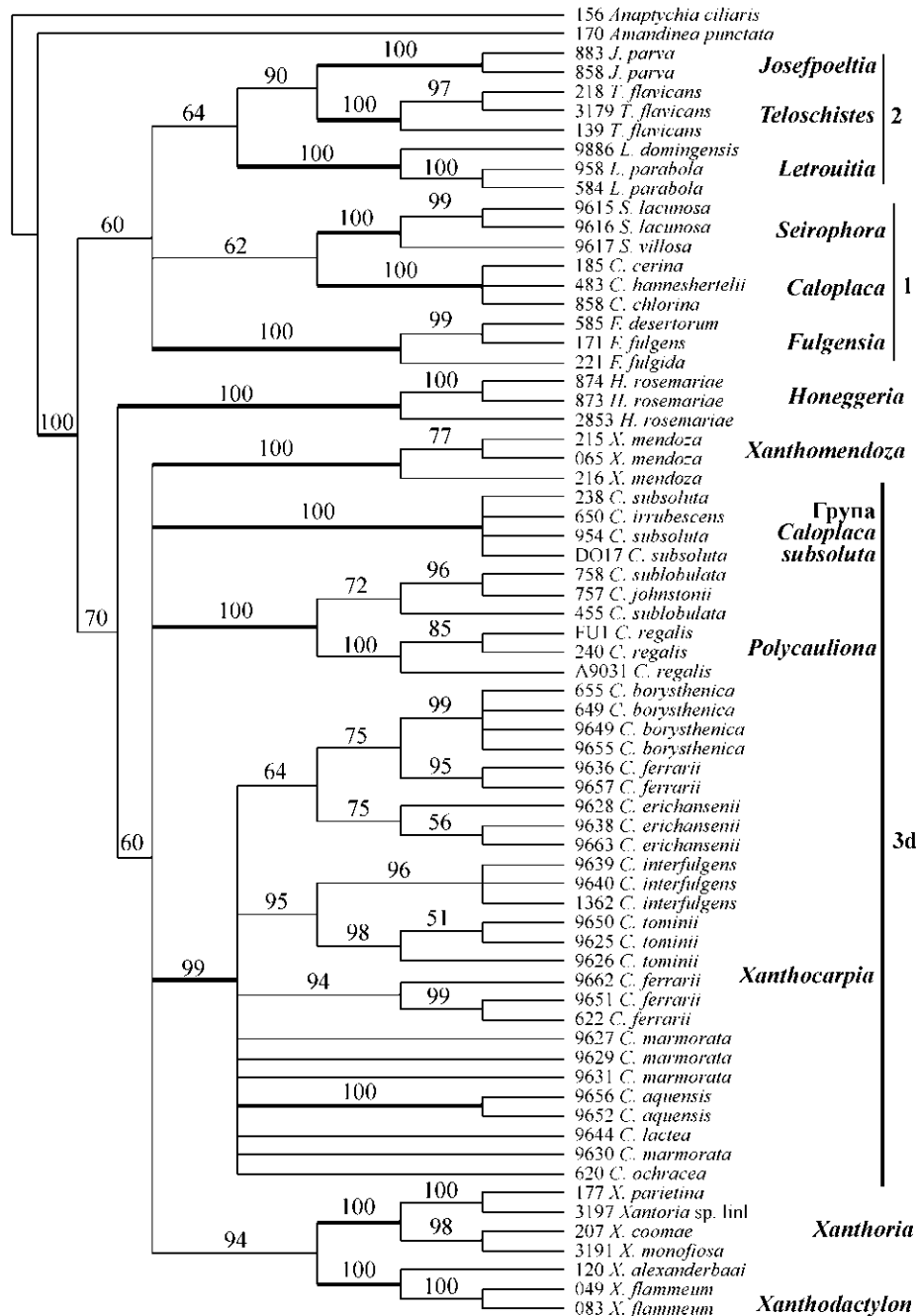


Рис. 1.29. Філогенетичне дерево родини Teloschistaceae за даними послідовностей ITS-ділянки ядерної ДНК (збільшений фрагмент субфілі 3d)

ний до азійського виду *C. scrobiculata* (див. рис. 1.27). Однак *Caloplaca* sp. kudl 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. kudl 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. concreticola*. 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. ammosiipea*, *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 rexfilsonii* (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 філи 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 гіпотечієм. Однак за нашими даними, вид роду *Huea*, зокрема *H. cerusata*, входить до складу гілки, яка об'єднує лишайники, що мають апотечії з яскравим жовтим сланевим краєм і безбарвним гіпотечієм. 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 *Polyscauliona* — *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 borysthenea* 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 *Polyscauliona*, 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. irrucescens*.

Отже, субфіла 3d включає досить численну групу накипних представників, які дотепер зараховували до роду *Caloplaca* s. lat., однак фактично вони є представниками 2 родів (*Polyscauliona* 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 кеанторіодних (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*, *Seiophora*, *Xanthodactylon*, *Xanthokarroa* та *Xanthoria* s. str. Результати філогенетичного аналізу представників родини телосхістових як за ядерною, так і за мітохондріальною ДНК засвідчують, що роди *Seiophora*, *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.

Кушисті 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., *Polyscauliona* 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, *Josefpoeletia* 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., *Polyscauliona* 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 *Seiophora* 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, *Cephalophysia* (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. gordejvi* (як *Blastenia gordejvi* та *Placodium gordejvi*) з Далекого Сходу Росії. З того часу цей вид наводили лише у російськомовній літературі (Томин 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-оранжових 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 описати окремий вид *Caloplaca oxneri* S.Y. Kondr. et Sochting (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* 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 домішки 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. gordejevi* 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. gordejevi*, 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 використанням 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, олеєвої 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, стань 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 *Letrouitita* 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. gordejjevi*. 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., Lökös 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.

З М І С Т

ПЕРЕДМОВА	5
СПИСОК ПРИЙНЯТИХ СКОРОЧЕНЬ	6
Ч А С Т И Н А 1. МОЛЕКУЛЯРНА ФІЛОГЕНІЯ І ТАКСОНОМІЯ ГРИБІВ	7
Розділ 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., Елікс 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 (Kondratyuk S.Y., Fedorenko N.M., Jeong M.H., Stenroos S., Kärnefelt I., Elix J., Thell A., Hur J.-S.)	57
Розділ 2. Молекулярна філогенія і таксономія у родині фісцієвих (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 між-родинні зв'язки	67
2.3.4. Підтвердження морфологічних даних молекулярно-філогенетичними методами	69

Зміст

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 (Nadeina O.V.)	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 (Konratyuk 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., Лукешова 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) (Mikhailuk T.I., Lukešová A., Massalski A., Friedl T.)	144

Розділ 5. Молекулярна філогенія і морфологічні особливості найпоширеніших фотобіонтів лишайників — водоростей родів <i>Trebouxia</i> Puym. 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> Puym. 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

Наукове видання

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»
Свідцтво 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”
Свідцтво 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: <tabiofak@ukr.net>

ЛУКЕШОВА АЛЬОНА

Інститут біології ґрунту, м. Чеське Будейовіце, 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, Świątokrzyska 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. Терешенківсь-
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. Терешенків-
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. Терешенківсь-
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, Suncheon National University, Suncheon,
Korea

ЧАРНЕФЕЛЬТ ІНГВАР

Біологічні музеї, університет м. Лунд, м. Лунд, Швеція

KÄRNEFELT INGVAR

The Biological Museums, Lund University, Lund, Sweden

МОЛЕКУЛЯРНА ФІЛОГЕНІЯ І СУЧАСНА ТАКСОНОМІЯ НАЗЕМНИХ СПОРОВИХ РОСЛИН

