

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

ПРИДЮК

Микола Павлович

УДК 581.9:582.284.51(477)

**ГРИБИ РОДИН *BOLBITIACEAE* ТА
PSATHYRELLACEAE УКРАЇНИ:
ВИДОВИЙ СКЛАД, ПОШИРЕННЯ, ЕВОЛЮЦІЯ**

Спеціальність 03.00.21 – мікологія

Автореферат
дисертації на здобуття наукового ступеня
доктора біологічних наук

Київ – 2018

Дисертацією є рукопис.

Робота виконана у відділі мікології Інституту ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України

Науковий консультант: член-кореспондент НАН України, доктор біологічних наук, професор, заслужений діяч науки і техніки України

ДУДКА Ірина Олександрівна

Інститут ботаніки імені М.Г. Холодного НАН України

Офіційні опоненти: доктор біологічних наук, професор

СУХОМЛИН Марина Миколаївна

ННЦ «Інститут біології та медицини» Київського національного університету імені Тараса Шевченка
професор кафедри біології рослин

доктор біологічних наук, професор

ТУГАЙ Тетяна Іванівна

Міжнародний університет розвитку людини «Україна»
завідувач кафедри мікробіології, сучасних біотехнологій,
екології та імунології

доктор біологічних наук, старший науковий співробітник

КОПИЛОВ Євгеній Павлович

Інститут сільськогосподарської мікробіології та агропромислового виробництва (НААН)

головний науковий співробітник лабораторії рослинно-мікробних взаємодій

Захист відбудеться «03» грудня 2018 р. о 10⁰⁰ годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.211.01 Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України за адресою: 01601, м. Київ, вул. Терещенківська, 2.

З дисертацією можна ознайомитися у бібліотеці Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України за адресою: 01025, м. Київ, вул. Велика Житомирська, 28.

Автореферат розісланий «__» _____ 2018 р.

Вчений секретар

спеціалізованої вченої ради,

канд. біол. наук

С.О. Нипорко

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

Актуальність теми. Агарикальні гриби (порядок Agaricales) у цілому та родини *Bolbitiaceae* і *Psathyrellaceae* зокрема здавна привертала увагу дослідників як важлива в практичному та науковому відношенні група організмів. Бурхливий розвиток молекулярної філогенетики (Hibbet, Thorn, 2001; Redhead et al., 2001; Moncalvo et al., 2002; Hibbet, 2004, 2007; Matheny et al., 2006; Kinoshita et al., 2012; Birkebak et al., 2013, 2016; Bellunger et al., 2015; Nagy et al., 2016; Martin et al., 2017) засвідчив, що старі уявлення про таксономію та еволюцію цих грибів, які базувалися виключно на морфологічних ознаках, вже не відповідають вимогам часу та вимагають значного перегляду. Дуже мало відомо і про видовий склад, особливості та закономірності поширення, а також про еволюцію родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae*. Ще менше ми знаємо про їх біохімію, а між тим вже перші спроби її вичення принесли сюрпризи, зокрема у плодових тілах представників *Bolbitiaceae* виявили ама- та фалотоксини, які раніше знаходили тільки у грибів роду *Amanita* Pers. (Hallen et al., 2003). Окрім токсинів, у деяких видів з обох родин знайшли і речовини, які мають протипухлинну та імуностимулюючу дію (Reshetnikov et al., 2001), а отже види названих родин мають чимале практичне значення. Хоча в світі над вивченням *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* працювала ціла низка мікологів, в Україні представники вказаних родин не отримували спеціальної уваги. Про їх видовий склад в Україні відомо дуже мало, і ще менше – про поширення, екологію та еволюцію. Тому вивчення цих двох родин грибів є актуальним, а паралельне дослідження таких достатньо близьких груп грибів дозволяє прояснити чимало питань стосовно закономірностей формування видового складу та еволюції у агарикоїдних базидіоміцетів.

Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами. Дисертаційна робота пов'язана з низкою наукових тем відділу мікології Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, зокрема: «Фітотрофні гриби природних зон Криму: таксономія, екологія, географія та закономірності формування видового складу» (1998–2002 рр., № 0202U006815); «Критико-систематичне та флористичне вивчення грибів Лівобережної України» (2003–2007 рр., № 0208U000096); «Флора грибів України (Mycosphaerellaceae, Bolbitiaceae, Coprinaceae, Boletaceae, Pucciniastraceae, Melampsoraceae)» (2008–2012 рр., № 0108U000025); «Таксономічна різноманітність та закономірності розподілу грибів і грибоподібних організмів за біотопами на прикладі Українських Карпат» (2013–2017 рр., № 0013U000019).

Мета і завдання дослідження. Мета роботи – розробка системного підходу для комплексного аналізу сучасного видового складу грибів родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* в Україні, розширення уявлень про особливості та шляхи його формування, а також дослідження особливостей еволюційних процесів у межах цих родин.

Для досягнення цієї мети були сформульовані такі **завдання**:

1. Встановити сучасний видовий склад *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України.
2. Здійснити комплексний флористичний, еколого-трофічний та географічний аналіз вказаного видового складу.
3. Проаналізувати основні еволюційні тренди, властиві агарикоїдним грибам та визначити серед них найбільш характерні для досліджених родин.
4. Встановити основні шляхи та закономірності еволюції грибів обох родин.
5. Створити конспект видового складу *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України.

Об'єкт дослідження – агарикоїдні базидіоміцети родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae*.

Предмет дослідження – видовий склад, систематична структура, екологія, географія та особливості еволюції грибів родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae*.

Методи дослідження – польові та експедиційні, порівняльно-морфологічний, вологих камер, світлової мікроскопії, екологічного та географічного аналізу, порівняльної флористики.

Наукова новизна одержаних результатів. Застосований системний підхід до вивчення видового складу родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae*, а також аналізу закономірностей поширення представників цих родин в Україні. Вперше проведена ревізія родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України згідно останніх наукових тенденцій. Складений та упорядкований повний перевірений список, який містить номенклатурно-таксономічні відомості про 160 таксонів, а також дані про їх еколого-трофічний статус і розповсюдження в Україні та світі. Із 62 видів (4 різновидів) родини *Bolbitiaceae* вперше для України виявлені 48 видів (77% її нинішнього видового складу), а з 93 видів (одного різновиду) родини *Psathyrellaceae* – новими для країни виявилися 42 види (45% видового складу). Вперше в Європі зареєстрований *Conocybe semidesertorum* (*Bolbitiaceae*). Вперше в Україні знайдені два роди (*Cystoagaricus* та *Mythicomyses*) родини *Psathyrellaceae*, а *Coprinopsis pachysperma* var. *tetrasporus* із цієї ж родини був описаний як новий для науки таксон.

Порівняння видового складу грибів цих родин в Україні з такими найкраще досліджених у цьому відношенні країн Європи дозволило виявити несподіваний факт. За цим показником Україна помітно відособлена від географічно найближчих європейських країн (Польща, Німеччина), проте проявляє подібність до Франції та Італії. Зроблене припущення, що причиною схожості видового складу *Bolbitiaceae* і *Psathyrellaceae* України до таких двох вказаних країн є приблизно рівноцінне співдомінування в Україні, Італії та Франції вологих (лісових, болотяних, лучних тощо) і сухих (степових або середземноморських) біоценозів, нехарактерне для решти розглянутих країн.

Вперше застосований комплексний підхід до аналізу видового складу родин *Bolbitiaceae* і *Psathyrellaceae* України дозволив виявити нові цікаві закономірності. Зокрема підтверджена кореляція між еколого-трофічними спектрами кожної з родин та особливостями розповсюдження видів конкретної родини за рослинними угрупованнями країни. Аналогічно різниця між вказаними родинами у розповсюдженні за ботаніко-географічними районами України була вочевидь спричинена відмінностями в еколого-трофічних уподобаннях між обома родинами. Крім того, продемонстровано, що представники кожної родини у своєму поширенні по-різному реагують на склад рослинності та кліматичні фактори.

Вперше проведений географічний аналіз видового складу родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України також засвідчив вплив еколого-трофічних уподобань грибів обох родин на специфічне для кожної родини співвідношення представників різних географічних елементів та типів ареалів, а також на загальний характер їх географічного поширення. Показано ключове значення міграцій грибів із прилеглих територій на формування сучасного видового складу родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* в Україні. Вказані міграції можна розділити на два основні етапи. Перший розпочався у ранньому міоцені і продовжувався до перших зледенінь, його представляють переважно види мультizonального та евриголарктичного географічних елементів. Другий мав місце після остаточного відступу льодовиків і продовжується донині, його ілюструють насамперед види неморального та ксеромеридіонального геоелементів.

Вперше проаналізовані відомі для представників порядку Agaricales тенденції еволюції агарикоїдних карпофорів (гастероміцетизація, цифелізація тощо) для визначення найбільш значущих для еволюції родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae*. Такими виявилися гастероміцетизація та копріноїдизація, причому остання виділена як специфічний саме для родин *Bolbitiaceae* та

Psathyrellaceae еволюційний тренд. Внаслідок власних досліджень морфології коприніодних видів істотно доповнена та розширена сучасна концепція коприніодності агарикоїдних карпофорів.

Вперше складені схеми еволюційних зв'язків нині існуючих представників *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* на родинному рівні. Вказані схеми стали наслідком синтезу цілої низки сучасних морфологічних та молекулярно-філогенетичних досліджень, що стосувалися переважно окремих родів або внутрішньородових таксонів. Зроблені припущення щодо вірогідних шляхів еволюції їх карпофорів (як пов'язаних з гастероміцетизацією та коприніодизацією, так і ні), на прикладі створених схем продемонстровано існування взаємного впливу стратегій живлення та напрямків трансформацій агарикоїдних плодових тіл на еволюцію грибів вказаних родин.

Практичне значення одержаних результатів. Матеріали, одержані в результаті дослідження, у сукупності дають нову інформацію про поширення в Україні грибів вказаних родин. Отримані дані були використані при підготовці флористико-таксономічних зведень «Гриби природних зон Криму» (2004) та «Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України» (2009 а, б). Окремим томом вони увійшли до зведення «Флора грибів України» (Придюк, 2015а). Списки агарикоїдних грибів передані до національних природних парків «Деснянсько-Старогутський», «Сколівські Besкиди», «Ужанський», «Вижницький», «Верховинський», «Карпатський», а також кількох природних заповідників: «Горгани», Луганського, «Медобори», і послужили базою для підготовки «Літописів природи» цих установ.

До мікологічного гербарію Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України (KW) інсеровано колекцію зразків (більше 350 гербарних пакетів) грибів з родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae*. Матеріали та результати роботи можуть бути використані при підготовці таксономічних опрацювань видів родин, для організації природоохоронних заходів у об'єктах природно-заповідного фонду України, а також для викладання мікології у вищих навчальних закладах.

Особистий внесок здобувача. Дисертаційна робота є самостійним дослідженням здобувача, який обґрунтував тему дисертації та розробив схему її виконання. Збір зразків грибів у природі, а також камеральне їх опрацювання здійснені здобувачем самостійно. Всі аналізи отриманих даних та інтерпретація їх результатів виконані особисто. Всі висновки вказаної роботи зроблені дисертантом. Більшість опублікованих робіт здобувача по темі дисертації

написані одноосібно. У публікаціях, виданих у співавторстві, здобувач є одним з головних або важливих членів творчого колективу.

Апробація результатів дисертації. Основні результати дисертаційної роботи були апробовані на засіданнях відділу мікології, сектору нижчих рослин і вченої ради Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, а також доповідалися на численних наукових зібраннях: конференції молодих учених «Еколого-біологічні дослідження на природних та антропогенно-змінених територіях» (Кривий Ріг, 2002); конференції, присвяченій 100-річчю початку роботи професора О.С. Бондарцева в Ботанічному Інституті ім. В.Л. Комарова РАН «Грибы в природных и антропогенных экосистемах» (Санкт-Петербург, 2005); III міжнародній конференції молодих науковців, присвяченій 100-й річниці від дня народження видатного українського ліхенолога Марії Макаревич «Ecology. Adaptation. Evolution» (Одеса, 2007); міжнародній науково-практичній конференції «Теоретические и прикладные аспекты рационального использования и воспроизводства недревесной продукции леса» (Гомель, 2008); XIII з'їзді Українського ботанічного товариства (Львів, 2011); III міжнародній науковій конференції «Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин» (Львів, 2014); 2-й міжнародній науково-практичній конференції «Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень» (Путила, 2015).

Публікації. За матеріалами дисертаційної роботи було опубліковано 38 наукових робіт, у тому числі 1 одноосібна монографія, 3 монографії, написані у співавторстві, 29 статей (у тому числі 13 у вітчизняних фахових журналах, 9 – у міжнародних і 7 в інших виданнях) та 5 публікацій у матеріалах з'їздів, симпозіумів і конференцій.

Структура та обсяг дисертації. Дисертаційну роботу викладено на 366 сторінках, з яких 209 – основний текст. Дисертація складається зі вступу, шести розділів основної частини, висновків, списку використаних джерел та трьох додатків, а також містить 9 таблиць та 96 рисунків. Додатки – А «Конспект видів родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України», Б «Фотографії та рисунки деяких найцікавіших представників родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України» і В «Список публікацій здобувача за темою дисертації та відомості про апробацію результатів дисертації». Список використаних джерел складається з 349 найменувань, з них 93 кирилицею та 256 латиницею.

ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА ГРИБІВ РОДИН *BOLBITIACEAE* ТА *PSATHYRELLACEAE*, А ТАКОЖ ІСТОРІЯ ЇХ ВИВЧЕННЯ В УКРАЇНІ

Екологічні особливості грибів із родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae*. Практично всі нині відомі представники родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* ведуть сапротрофний спосіб життя на різних органічних субстратах: ґрунті, деревині, лісовій підстилці, залишках мохів і трав, екскрементах травоїдних тварин тощо. Кілька представників родів *Conocybe*, *Coprinellus*, *Coprinopsis* та *Psathyrella* є карботрофами. Проте для деяких родів та видів цих родин є свідчення про здатність до біотрофного живлення. Біотрофи бувають як симбіотрофами, так і паразитами. До перших належить ектомікоризний рід *Descolea* (*Bolbitiaceae*) (Bougher, Malajczuk, 1985; Horak et al., 1996). Низка сапротрофних представників родини *Psathyrellaceae* (*Psathyrella candolleana*, а також точно не ідентифіковані види роду *Coprinellus*) є симбіотичними партнерами деяких тропічних безхлорофільних рослин, постачаючи останнім вуглець (Selosse et al., 2010). Єдиним достовірно встановленим паразитом є *Psathyrella epimyces* (*Psathyrellaceae*), яка розвивається на плодових тілах *Coprinus comatus* та *Coprinopsis atramentaria* (Cetto, 1993). Загалом, хоча про еколого-трофічні уподобання окремих видів обох родин добре відомі, науковці мало займалися аналізом їх розподілу за рослинними угрупованнями та вивченням особливостей їх поширення.

Практичне значення видів родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae*. Через дрібні розміри плодових тіл більшості представників обох родин їх практичне використання досить обмежене. Незначна кількість видів родини *Psathyrellaceae* належать до числа їстівних, зокрема *Coprinellus micaceus*, *Homophron spadiceum*, *Lacrymaria lacrymabunda*, *Parasola conopilus*, *Psathyrella candolleana*, *P. piluliformis* та *P. spadiceogrisea* використовують у їжу в Європі (Зерова та ін., 1979; Kluzák et al., 1985; Дудка, Вассер, 1987; Courtecuisse, Duhem, 1995; Nagy et al., 2013b). Поза її межами *Psathyrella* aff. *hymenocéphala* вживають на о. Гаїті (Nieves-Rivera, 2001). *Coprinopsis atramentaria* отруйний з алкоголем, і його застосовують для лікування алкоголізму (Bresinsky, Besl, 1985; Саркіна, 2013). Представники *Bolbitiaceae* жодного харчового значення не мають. Є декілька отруйних видів, зокрема *Panaeolina foenicicii* (Schenk-Jaeger et al., 2017), *Conocybe albipes* та *Pholiotina filaris* (*Bolbitiaceae*) (Hallen et al., 2003). У складі плодових тіл цілої низки представників цих родин (33 видів із родів *Bolbitius*, *Conocybe*, *Coprinellus*, *Coprinopsis*, *Lacrymaria*, *Panaeolus*, *Pholiotina* та *Psathyrella*) виявлені речовини з протипухлинною, радіопротекторною та імуностимулюючою дією (Reshetnikov et al., 2001; Lee et

al., 2016; Banks et al., 2017). Деякі представники родини *Psathyrellaceae* викликають небезпечні мікози у людей та тварин. Наприклад, *Hormographiella aspergillata* Guarro, Gené et Vroey (незавершена стадія гриба *Coprinopsis cinerea*) (Sigler, 2002; Lagrou et al., 2005; Correa-Martinez et al., 2018) або *Hormographiella verticillata* Guarro, Gené et Guého (незавершена стадія ще не ідентифікованого представника роду *Coprinellus*) (Verweij et al., 1997; Cáceres et al., 2006; Rampazzo et al., 2009). Більшість представників обох родин залишаються зовсім недослідженими у біохімічному відношенні.

Сучасні погляди на систематику родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae*.

На сьогодні у світі у складі родини *Bolbitiaceae* визнають загалом 19 родів (Kirk et al., 2008; Tóth et al., 2013). До *Bolbitiaceae* у вузькому розумінні, згідно останніх даних (Tóth et al., 2013), належать роди *Conocybe*, *Pholiotina*, *Bolbitius*, *Galerella* та *Descolea*, а також *Galeropsis*, *Panaeolina* та *Panaeolus*, які займають дещо відособлену позицію. Є достовірні вказівки на поліфілетичність родів *Pholiotina* (ймовірно, в майбутньому буде розділений на два-три самостійних роди) та *Galerella* (Tóth et al., 2013). У складі родини *Psathyrellaceae* визнають 12 родів (*Coprinellus*, *Coprinopsis*, *Cystoagaricus*, *Gasteroagaricoides*, *Homophron*, *Kauffmania*, *Lacrymaria*, *Mythicomyses*, *Parasola*, *Psathyrella*, *Stagnicola* та *Typhrasa*) (Kirk et al., 2008; Örstadius et al., 2015).

Історія досліджень грибів родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* на території України. До початку наших досліджень для території України було достовірно наведено (згідно сучасної систематики) лише 15 видів з родини *Bolbitiaceae* (*Bolbitius* – 2, *Conocybe* – 4, *Galeropsis* – 1, *Panaeolina* – 1, *Panaeolus* – 3, *Pholiotina* – 4), а також 50 видів родини *Psathyrellaceae* (*Coprinellus* – 11, *Coprinopsis* – 12, *Homophron* – 2, *Lacrymaria* – 2, *Parasola* – 5, *Psathyrella* – 18). Загалом можна підсумувати, що з часу виходу «Визначника грибів України» (Зерова та ін., 1979) і до початку нашої роботи ніяких спроб узагальнити всю відому інформацію щодо видового складу *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України не було.

МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕННЯ

Матеріалом для цієї роботи стали власні збори автора, зроблені протягом 1996–2015 рр., літературні дані, а також зразки Національного гербарію (KW) Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України. Збір зразків проводили маршрутно-експедиційним методом. Плодові тіла збирали згідно загальноприйнятих методик, описаних дослідниками-мікологами (Бондарцев, Зингер, 1950), з урахуванням деяких особливостей грибів досліджуваних груп.

Готові зразки зберігаються в Національному гербарії (KW) Інституту ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України.

Для вивчення копротрофів застосовували метод вологих камер (Richardson, 2001a, b; Doveri, 2004). Деталі мікроскопічної будови досліджували під світловим мікроскопом у 5%-ному розчині КОН, а також забарвлювали препарати барвником Конго Червоним для кращої контрастності. Для частини представників роду *Conocybe* як додаткову систематичну ознаку використовували реакцію тканин їхніх пластинок на 25%-ний водний розчин аміаку (так звана «амонієва реакція»). Вивчення останньої проводили згідно методики, стандартизованої А. Хаускнехтом (Hausknecht, 1999a, 2009a). Для ідентифікації зразків грибів використовували низку визначників, ключів та монографічних зведень, а також значну кількість спеціалізованих статей по систематиці вказаних родин.

У роботі використовували прийняте в останніх випусках «Флори грибів України» (Гелюта, 1989) районування. Для порівняння видових складів грибів досліджених родин різних ботаніко-географічних районів України використовували коефіцієнт Кульчинського (C_k) у модифікації С.П. Жукова (Жукова, 1998) як найбільш підходящий для порівняння біот, що сильно відрізняються за кількістю видів (Леонтьев, 2008). Коефіцієнт розраховували за такою формулою: $C_k = (c/a + c/b)/2$, де a – число видів у першій біоті, b – число видів у другій біоті, c – число видів, спільних для обох біот.

ВИДОВИЙ СКЛАД ГРИБІВ РОДИН *BOLBITIACEAE* ТА *PSATHYRELLACEAE* УКРАЇНИ

Родина *Bolbitiaceae*. Внаслідок узагальнення власних знахідок, літературних даних та гербарних колекцій вдалося встановити, що на сьогоднішній день родина *Bolbitiaceae* на території України представлена 6 родами, 62 видами, 3 різновидами та двома формами (*Bolbitius reticulatus* f. *reticulatus* та *B. reticulatus* f. *aleuriatus*) (табл. 1). Як можна бачити із вказаної таблиці, переважна більшість видів родини належить до родів *Conocybe* (34 види та 4 різновиди) та *Pholiotina* (17 видів), далі йдуть роди *Panaeolus* (6) та *Bolbitius* (3), в той час як із родів *Galeropsis* та *Panaeolina* було зареєстровано по 1 виду. Із нинішнього видового складу родини *Bolbitiaceae* 48 видів (понад 77%) були виявлені в Україні вперше. Деякі з них представлені на рис. 1. При цьому один з них (*Conocybe semidesertorum*) виявився і новим для Європи. Такий великий рівень новизни можна пояснити, перш за все, незначною увагою, яку досі вділяли мікологи України вивченню видового складу грибів

цієї родини (нагадаємо, на початку нашого дослідження в країні було відомо лише 15 видів *Bolbitiaceae*).

Таблиця 1. Таксономічна структура видового складу *Bolbitiaceae* України

Рід <i>Bolbitius</i> Fr.	
	<i>B. lacteus</i> , <i>B. reticulatus</i> , <i>B. titubans</i>
Рід <i>Conocybe</i> Fayod	
Секція <i>Conocybe</i>	<i>C. brachypodii</i> , <i>C. echinata</i> , <i>C. graminis</i> , <i>C. juniana</i> var. <i>juniana</i> , <i>C. juniana</i> var. <i>sordescens</i> , <i>C. juniana</i> var. <i>subsejuncta</i> , <i>C. macrocephala</i> , <i>C. mesospora</i> , <i>C. microspora</i> , <i>C. rickeniana</i> , <i>C. semidesertorum</i> , <i>C. semiglobata</i> , <i>C. subovalis</i> , <i>C. subpallida</i> , <i>C. subxerophytica</i> var. <i>brunnea</i> , <i>C. tenera</i>
Секція <i>Mixtae</i> Singer	<i>C. lobauensis</i> , <i>C. macrospora</i> , <i>C. pulchella</i> , <i>C. subpubescens</i> , <i>C. tuxlaensis</i>
Секція <i>Pilosellae</i> Singer	<i>C. apala</i> , <i>C. farinacea</i> , <i>C. fimetaria</i> , <i>C. hexagonospora</i> , <i>C. inocybeoides</i> , <i>C. magnispora</i> , <i>C. microrrhiza</i> , <i>C. moseri</i> , <i>C. ochrostriata</i> , <i>C. pilosella</i> , <i>C. rostellata</i> , <i>C. siliginea</i> , <i>C. velutipes</i>
Секція <i>Candidae</i> Singer	<i>C. albipes</i>
Секція <i>Giganteae</i> Singer	<i>C. intrusa</i>
Рід <i>Galeropsis</i> Velen.	
	<i>G. desertorum</i>
Рід <i>Panaeolina</i> Maire	
	<i>P. foeniseccii</i>
Рід <i>Panaeolus</i> (Fr.) Quél.	
Підрід <i>Annelaria</i> (P. Karst.) Ew. Gerhardt	<i>P. antillarum</i> , <i>P. semiovatus</i>
Підрід <i>Panaeolus</i>	<i>P. acuminatus</i> , <i>P. cinctulus</i> , <i>P. fimicola</i> , <i>P. papilionaceus</i>
Рід <i>Pholiotina</i> Fayod	
Секція <i>Суаноподае</i> Singer	<i>P. cyanopus</i>
Секція <i>Piliferae</i> Hauskn. et Krisai	<i>P. coprophila</i> , <i>P. filipes</i> , <i>P. mairei</i> , <i>P. parvula</i> , <i>P. pygmaeoaffinis</i> , <i>P. sulcata</i>
Секція <i>Verrucisporae</i> Singer	<i>P. dasypus</i>
Секція <i>Intermediae</i> (Watling) Singer	<i>P. brunnea</i> , <i>P. intermedia</i>
Секція <i>Vestitae</i> (Watling) Hauskn. et Krisai	<i>P. velata</i> , <i>P. vestita</i>
Секція <i>Pholiotina</i>	<i>P. arrhenii</i> , <i>P. filaris</i> , <i>P. rugosa</i> , <i>P. teneroides</i> , <i>P. vexans</i>

Родина *Psathyrellaceae*. Внаслідок комплексного аналізу власних, літературних та гербарних даних в Україні на даний момент зареєстровані представники 8 родів та 93 видів (включно з одним різновидом) родини (див. табл. 2). Більшість знайдених видів належить до трьох родів, а саме *Psathyrella* (30), *Coprinopsis* (27) та *Coprinellus* (24), занадом ці роди складають 76,3%

видового складу родини в країні. Решта значно поступаються цим трьом за видовим багатством: *Parasola* (5 видів), *Homophron* та *Lacrymaria* (по 2), *Cystoagaricus* та *Mythicomycetes* (по 1). При цьому 42 види (понад 45%) виявилися новими для території нашої країни (див. деякі з них на рис. 1). Роди *Cystoagaricus* та *Mythicomycetes* були виявлені в Україні вперше, а *Coprinopsis pachysperma* var. *tetrasporus*) описаний як нова для науки варіація (Prydiuk, 2011). Загалом вдалося збільшити видовий список від 50 до 93 видів.

Таблиця 2. Таксономічна структура видового складу *Psathyrellaceae* України

Під <i>Coprinellus</i> P. Karst.	
Секція <i>Domestici</i> (Singer) D.J. Schafer	<i>C. curtus</i> , <i>C. deminutus</i> , <i>C. domesticus</i> , <i>C. ellisii</i> , <i>C. flocculosus</i> , <i>C. radians</i> , <i>C. xanthothrix</i>
Секція <i>Micacei</i> (Fr.) D.J. Schafer	<i>C. disseminatus</i> , <i>C. micaceus</i> , <i>C. saccharinus</i> , <i>C. silvaticus</i> , <i>C. truncorum</i>
Секція <i>Setulosi</i> (J.E. Lange) D.J. Schafer	<i>C. angulatus</i> , <i>C. bisporus</i> , <i>C. brevisetulosus</i> , <i>C. callinus</i> , <i>C. congregatus</i> , <i>C. ephemerus</i> , <i>C. heterosetulosus</i> , <i>C. hiascens</i> , <i>C. impatiens</i> , <i>C. pellucidus</i> , <i>C. sclerocystidiosus</i> , <i>C. subimpatiens</i>
Під <i>Coprinopsis</i> P. Karst.	
Секція <i>Atramentarii</i> (Fr.) D.J. Schafer	<i>C. acuminata</i> , <i>C. atramentaria</i> , <i>C. insignis</i> , <i>C. romagnesiana</i>
Секція <i>Lanatulii</i> (Fr.) D.J. Schafer	<i>C. cinerea</i> , <i>C. jonesii</i> , <i>C. lagopus</i> , <i>C. mitraespora</i> , <i>C. pseudoradiata</i> , <i>C. radiata</i>
Секція <i>Alachuanii</i> (Singer) D.J. Schafer	<i>C. echinospora</i> , <i>C. friesii</i> , <i>C. herinkii</i> , <i>C. phlyctidospora</i> , <i>C. picacea</i> , <i>C. spilospora</i>
Секція <i>Narcotici</i> (Uljé et Noordel.) D.J. Schafer	<i>C. foetidella</i> , <i>C. sclerotiger</i>
Секція <i>Nivei</i> (Citérin) D.J. Schafer	<i>C. candidata</i> , <i>C. cortinata</i> , <i>C. ephemeroïdes</i> , <i>C. marcescibilis</i> , <i>C. nivea</i> , <i>C. pachysperma</i> var. <i>tetrasporus</i> , <i>C. pannucioïdes</i> , <i>C. pseudonivea</i> , <i>C. utrifer</i>
Види непевного систематичного статусу	<i>Coprinus cordisporus</i>
Під <i>Cystoagaricus</i> Singer	
	<i>C. hirtosquamulosus</i>
Під <i>Lacrymaria</i> Pat.	
	<i>L. lacrymabunda</i> , <i>L. pyrotricha</i>
Під <i>Mythicomycetes</i> Redhead et A.H. Sm.	
	<i>M. corneipes</i>
Під <i>Parasola</i> Redhead, Vilgalys et Hopple	
Секція <i>Auricomi</i> (Singer) D.J. Schafer	<i>P. auricoma</i> , <i>P. conopilus</i>
Секція <i>Glabri</i> (J.E. Lange) D.J. Schafer	<i>P. lactea</i> , <i>P. miser</i> , <i>P. plicatilis</i>
Під <i>Psathyrella</i> (Fr.) Quéf.	
Секція <i>Psathyrella</i> Kits van Wav.	<i>P. corrugis</i> , <i>P. pseudogracilis</i>
Секція <i>Microrrhizae</i> (Romagn.) Singer	<i>P. microrrhiza</i>

Таблиця 2. Продовження

Секція <i>Atomatae</i> (Romagn.) Singer	<i>P. potteri</i> , <i>P. prona</i> , <i>P. stercoraria</i>
Секція <i>Pseudostropharia</i> A.H. Sm.	<i>P. cotonea</i>
Секція <i>Spintrigerae</i> (Fr.) Konrad et Maubl.	<i>P. candolleana</i> , <i>P. leucotephra</i> , <i>P. typhae</i>
Секція <i>Pygmaeae</i> Romagn.	<i>P. pygmaea</i> , <i>P. tephrophylla</i>
Секція <i>Hydrophilae</i> (Romagn.) Singer	<i>P. piluliformis</i>
Секція <i>Obtusatae</i> (Fr.) Singer	<i>P. obtusata</i>
Секція <i>Spadiceogriseae</i> Kits van Wav.	<i>P. ammophila</i> , <i>P. fatua</i> , <i>P. spadiceogrisea</i> , <i>P. thujina</i>
Секція <i>Pennatae</i> Romagn.	<i>P. cortinarioides</i> , <i>P. dicrani</i> , <i>P. fibrillosa</i> , <i>P. hirta</i> , <i>P. orbicularis</i> , <i>P. pennata</i>
Секція <i>Multipedata</i> Romagn.	<i>P. multipedata</i>
Секція <i>Noli-tangere</i>	<i>P. fagetophila</i> , <i>P. noli-tangere</i> , <i>P. rubiginosa</i> , <i>P. senex</i> , <i>P. vinosofulva</i>

Видовий склад грибів родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України у порівнянні з такими деяких інших країн Європи. Потребує вивчення питання, наскільки видовий склад грибів обох вказаних родин в Україні подібний з такими у інших країнах Європи, і наскільки репрезентативним його можна вважати. Для цього видовий склад *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України порівняли з такими кількох інших країн. Для порівняння обрали країни, найбільш близькі за площею та різноманітністю біоценозів до України, віддаючи перевагу тим, де гриби вказаних родин добре досліджені. Цим критеріям відповідають шість країн (Велика Британія, Італія, Німеччина, Польща, Фінляндія і Франція). За ступенем вивченості (кількістю зареєстрованих видів) склад обох родин в Україні загалом поступається всім наведеним у ній країнам, і найбільш близький до такого у Польщі (63 види). Найбільшою кількістю зареєстрованих представників родини *Bolbitiaceae* відрізнялися Німеччина (113), Італія (106) та Фінляндія (90), а особливо багато видів *Psathyrellaceae* було знайдено у Німеччині (167), Франції (147) та Великій Британії (134). Враховуючи, що за площею Україна перевищує вказані країни, а за різноманіттям ландшафтів та рослинних угруповань щонайменше не поступається їм, нинішню величину видового складу обох родин не можна вважати фінальною. Видовий склад цих родин можна вважати дослідженим на 70–75%, очікувану кількість видів для *Bolbitiaceae* в Україні можна приблизно оцінити в 80–100 видів, а для *Psathyrellaceae* – в 110–130. При цьому порівняння вивченості різних родів вказує на те, що особливу увагу в майбутніх дослідженнях варто віділити родам *Conocybe* та *Psathyrella*.

Попарне порівняння видових складів обох родин вищеназваних країн з



Рис. 1. Деякі нові для території України представники родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae*: а – *Conocybe inocybeoides*; б – *C. lobauensis*; в – *C. semidesertorum*; г – *Panaeolus antillarum*; ґ – *Pholiotina sulcata*; д – *Coprinellus curtus*; е – *C. deminutus*; є – *C. bisporus*; ж – *Coprinosis cortinata*; з – *C. pachysperma* var. *tetraspora*; и – *C. pannucioides*; і – *Lacrymaria pyrotricha*; ї – *Mythicomycetes corneipes*; ѱ – *Psathyrella ammophila*; к – *P. thujina*

використанням коефіцієнта Кульчинського (C_k) дало цікаві результати. Видовий склад *Bolbitiaceae* України демонструє досить слабку подібність до таких решти шести країн. Максимальне значення C_k зареєстроване для пари Німеччина–Фінляндія (0,80), а для України воно найбільше в парі Україна–Франція (0,72). Для родини *Psathyrellaceae* ситуація в цілому аналогічна. Максимальне значення C_k спостерігається в парі Франція–Італія (0,77), в той час як для України максимальне значення C_k (0,71) відзначене у парі з Францією. При цьому прилегла Польща має з Україною помітно менші значення C_k (0,63 для *Bolbitiaceae* та 0,68 – для *Psathyrellaceae*). На нашу думку, це можна пояснити основною відмінністю природних умов України від таких у решти розглянутих країн – практично рівнозначною представленістю (за зайнятими площами) вологих (в першу чергу лісових) та сухих (степів та остепнених угруповань) ценозів на її території (Terrestrial Ecoregions, 2018). Для інших європейських країн, що порівнювалися, як правило характерне явне переважання одного типу ценозів. Слід зазначити, що на території Франції, де в цілому переважають широколистяні ліси (більш вологі), достатньо значні площі зайняті і сухішими середземноморськими угрупованнями, що дещо нагадує ситуацію в Україні. На нашу думку, саме тому видові склади *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України близькіші до таких Франції.

ОСОБЛИВОСТІ ЕКОЛОГІЇ ТА ПОШИРЕННЯ ГРИБІВ РОДИН *BOLBITIACEAE* ТА *PSATHYRELLACEAE* В УКРАЇНІ

Еколого-трофічний аналіз. Для кращого розуміння особливостей поширення видів обох родин в Україні вкрай необхідний комплексний поетапний аналіз їх видового складу. Першим, і вкрай важливим з них є вивчення еколого-трофічних уподобань цих грибів. Для обох досліджених родин характерне абсолютне домінування чистих сапротрофів в еколого-трофічному спектрі, проте на рівні окремих груп є відчутні відмінності (рис. 2). В той час як для *Bolbitiaceae* характерне переважання гумусових сапротрофів (79,6%), серед видів *Psathyrellaceae* переважають ксилотрофи (48,4%) і копротрофи (22,6%), а гумусові сапротрофи лише на третьому місці (21,5%). Такі помітні відмінності в еколого-трофічних спектрах різних родів мають зумовлювати певні відмінності у розповсюдженні родів *Psathyrellaceae* України за рослинними угрупованнями, наприклад, види роду *Psathyrella* (як і решта родів, де переважають ксилотрофи) мають бути сильніше пов'язані з лісовими ценозами. Безумовно і розподіл представників вказаних родів за регіонами України теж значною мірою зумовлений їх субстратними уподобаннями. Варто також відзначити, що представники родини *Psathyrellaceae* у своєму

розповсюдженні більшою мірою залежать від складу рослинності (особливо деревної) аніж види *Bolbitiaceae*. Отже метою наступних етапів аналізу є вивчення безпосереднього впливу різниці в еколого-трофічних спектрах на закономірності поширення представників обох родин в Україні.

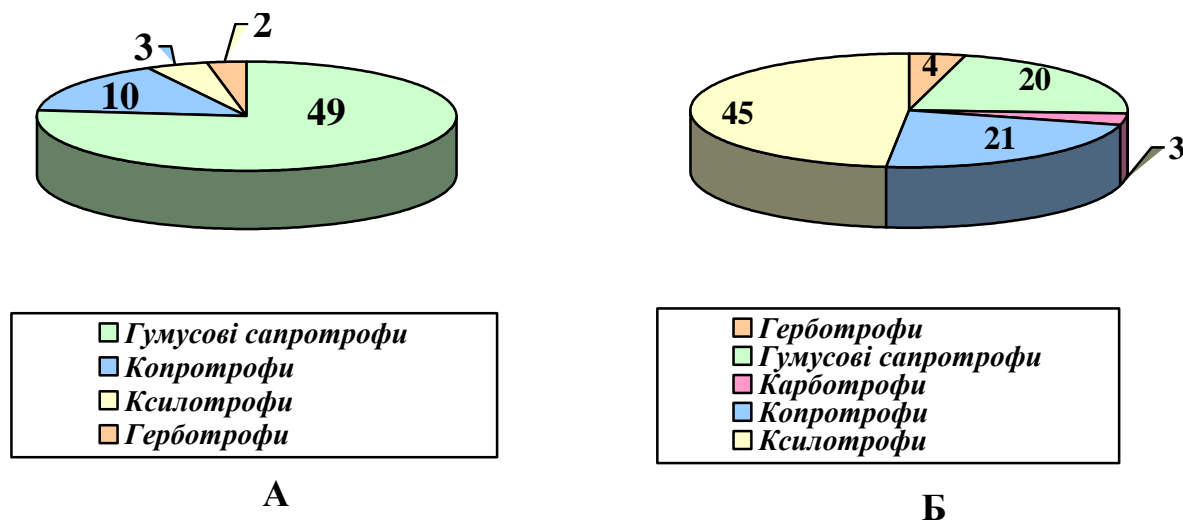


Рис. 2. Розподіл за еколого-трофічними групами представників родин *Bolbitiaceae* (А) та *Psathyrellaceae* (Б) України (цифрами вказано кількість видів)

Розподіл за рослинними угрупованнями. Аналіз розподілу видів родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* за фітоценозами України продемонстрував цікаві тенденції. Загалом на даний момент ті рослинні угруповання України, в яких були зареєстровані представники родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* можна розділити на 22 групи (рис. 3 та 4). Як наслідок тотального переважання гумусових сапротрофів у видовому складі, для родини *Bolbitiaceae* характерна

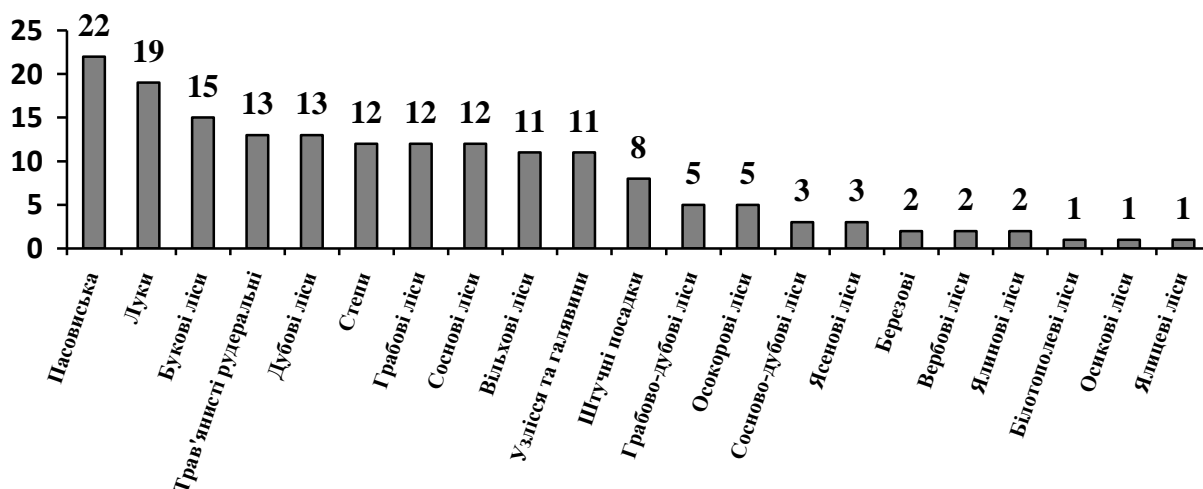


Рис. 3. Розподіл видів родини *Bolbitiaceae* України за рослинними угрупованнями

практично однакова представленість у лісових та трав'янистих ценозах, що особливо виразно помітно на прикладі рослинних угруповань з найбагатшим видовим складом грибів (пасовиська – 22 види, луки – 19, букові ліси – 15, дубові ліси та рудеральні трав'янисті угруповання – по 13, степи, соснові та грабові ліси – по 12, вільхові ліси та лісові узлісся – по 11) (рис. 3).

В той же час види родини *Psathyrellaceae*, серед яких найбільше ксилотрофів, віддають перевагу насамперед лісовим угрупованням (дубові ліси – 42 види, грабові – 30, букові – 29, осокорові – 27, соснові – 26, штучні деревні насадження – 26, сосново-дубові – 25) (рис. 4). Лише два типи трав'янистих рослинних угруповань (пасовиська та степи) характеризуються достатньо багатим видовим складом грибів родини. Таким чином види *Psathyrellaceae* явно тяжіють перш за все до деревної та чагарникової рослинності оскільки майже половина відомих у нас видів родини (48,4%) є ксилотрофами, які для розвитку потребують деревних субстратів.

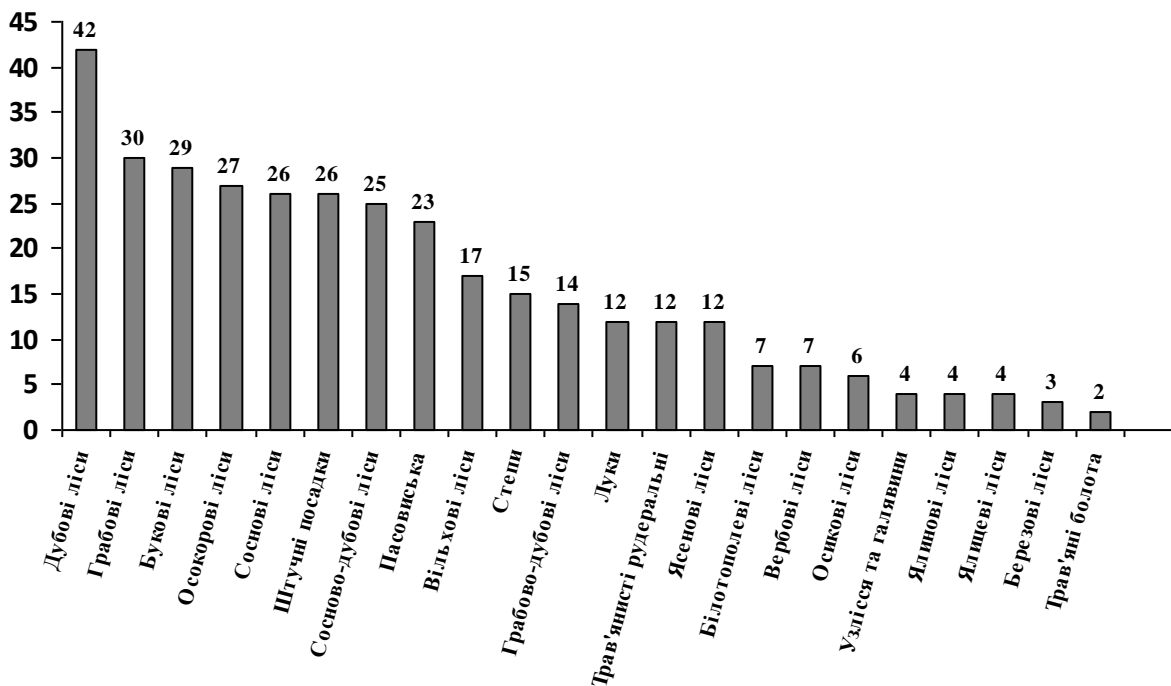
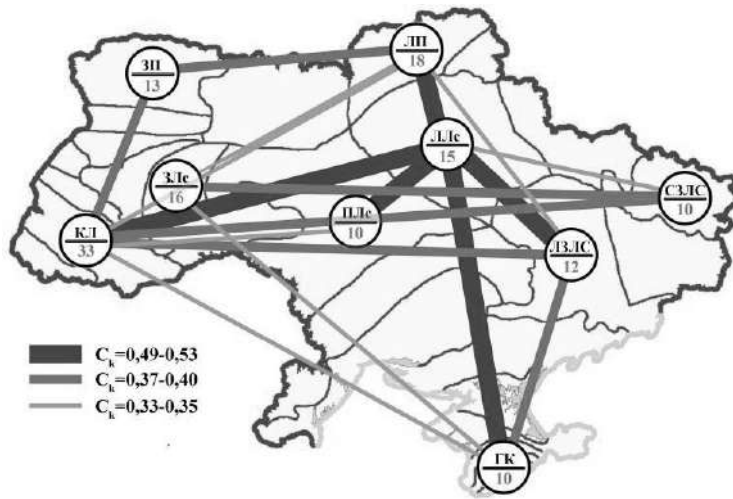


Рис. 4. Розподіл видів родини *Psathyrellaceae* України за рослинними угрупованнями

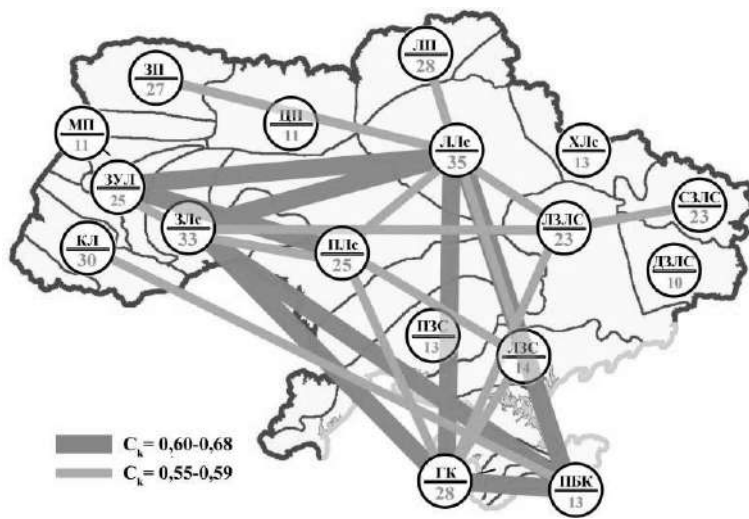
Загалом отримані результати свідчать про визначальний вплив саме еколого-трофічних уподобань видів обох родин на розподіл їх видів за рослинними угрупованнями України. Очевидно цей фактор відіграє значну роль і для закономірностей поширення видів вказаних родин

Розподіл за ботаніко-географічними районами. Наступним етапом комплексного аналізу стало вивчення особливостей поширення грибів родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* по території України. Для цього було застосоване районування, використане у випусках «Флори грибів України», починаючи з 1989 р. (Гелюта, 1989). Виявилось, що серед усіх ботаніко-географічних районів України найбагатший видовий склад грибів родини *Bolbitiaceae* мають Карпатські ліси (33 видів), Лівобережне Полісся (18), Західний Лісостеп (16), Лівобережний Лісостеп (15), Західне Полісся (13), Лівобережний злаково-лучний Степ (12), а також Гірський Крим, Правобережний Лісостеп та Старобільський злаково-лучний Степ (по 10 видів). Родина *Psathyrellaceae* найкраще представлена у Лівобережному Лісостепу (35 видів), Західному Лісостепу (33), Карпатських лісах (30), Гірському Криму та Лівобережному Поліссі (по 28), Західному Поліссі (27), Західноукраїнських лісах та Правобережному Лісостепу (по 25), а також Лівобережному та Старобільському злаково-лучному Степу (по 23).

Аналіз подібності видових складів *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* різних ботаніко-географічних районів з використанням коефіцієнта Кульчинського (C_k) продемонстрував низку розбіжностей між цими родинами у розподілі їхніх представників по території країни (рис. 5). У *Bolbitiaceae* як центральний виділився видовий склад Лівобережного Лісостепу, виявляючи максимальні рівні подібності з Карпатськими лісами ($C_k = 0,53$), Гірським Кримом ($C_k = 0,50$), Правобережним Лісостепом ($C_k = 0,50$), а також Лівобережним Поліссям та злаково-лучним степом ($C_k = 0,49$). Натомість у *Psathyrellaceae* найбільші значення C_k характерні для цілої групи ботаніко-географічних районів (Лівобережний Лісостеп, Західний Лісостеп, Західноукраїнські ліси, Гірський Крим та Південний берег Криму). Значення коефіцієнта (C_k) між учасниками групи коливається від 0,68 (Гірський Крим – Південний берег Криму) до 0,61 (Гірський Крим – Лівобережний Лісостеп). При цьому для *Bolbitiaceae* характерне деяке переважання довготних (горизонтальних) зв'язків між ботаніко-географічними районами, а у *Psathyrellaceae* широтні та довготні зв'язки приблизно рівноцінні. Основна причина вказаних відмінностей – очевидно різниця в еколого-трофічних уподобаннях грибів досліджених родин, оскільки більшість *Bolbitiaceae* є гумусовими сапротрофами (поширення яких більше зумовлене зональними кліматичними особливостями, ніж складом рослинності), а серед *Psathyrellaceae* переважають ксилотрофи, і для них важливіший склад лісових угруповань, в той час як клімат грає другорядну роль. В цілому, підсумовуючи все викладене у цьому підрозділі, можна



А



Б

Рис 5. Графи подібностей (C_k) видових складів грибів родин *Bolbitiaceae* (А) та *Psathyrellaceae* (Б) найкраще досліджених ботанико-географічних районів України на різних рівнях зв'язку. Умовні скорочення: Гк – Гірський Крим; ЗЛс – Західний Лісостеп; ЗП – Західне Полісся; ЗУЛ – Західноукраїнські Ліси; КЛ – Карпатські Ліси; ЛЗЛс – Лівобережний злаково-лучний Степ; ЛЗС – Лівобережний злаковий Степ; ЛЛс – Лівобережний Лісостеп; ЛП – Лівобережне Полісся; ПБК – Південний берег Криму; ПЛс – Правобережний Лісостеп; СЗЛс – Старобільський злаково-лучний Степ.

константувати, що еколого-трофічні особливості грибів родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* безпосередньо впливають на їх розповсюдження за ботанико-географічними районами України. Безумовно, решта факторів (наприклад, склад ґрунтів) у кожному з випадків теж діють, але меншою мірою і часто опосередковано.

Географічний аналіз. Для географічного аналізу у якості основної одиниці був використаний зональний географічний елемент, виділений в залежності від рослинно-кліматичної зони, де види вказаного елемента найбільш розповсюджені (Макаревич, 1963; Трасс, 1970; Окснер, 1974; Голубкова, 1983). За результатами цього аналізу виявлені деякі нові тенденції, зокрема очевидна різниця між родинами у співвідношенні видів різних географічних елементів. Так, для видового складу родини *Bolbitiaceae* характерне переважання представників мультizonального (42,2%) та неморального (29,7%) геоелементів зі значною участю ксеромеридіонального (12,5%) (табл. 3), а для *Psathyrellaceae* – неморального (46,2%),

Таблиця 3. Розподіл представників родини *Bolbitiaceae* України за географічними елементами та типами ареалів (кількість видів/відсоток від загальної кількості видів родини)

Географічний елемент	Тип ареалу
Мультизональний (27/42,2%)	Мультирегіональний (12/18,8%)
	Євразійсько-американо-африканський (8/12,5%)
	Євразійсько-африканський (3/4,7%)
	Євразійсько-американо-австралійський (2/3,1%)
	Європейсько-американо-африканський (2/3,1%)
Неморальний (19/29,7%)	Європейсько-азіатський (6/9,4%)
	Європейський (5/7,8%)
	Євразійсько-американський (4/6,3%)
	Євразійсько-африканський (2/3,1%)
	Європейсько-американський (1/1,6%)
	Європейсько-американо-африканський (1/1,6%)
Ксеромеридіональний (8/12,5%)	Європейсько-азіатський (3/4,7%)
	Європейський (2/3,1%)
	Євразійсько-африканський (2/3,1%)
	Євразійсько-американо-африканський (1/1,6%)
Евриголарктичний (6/9,4%)	Євразійсько-американський (2/3,1%)
	Європейсько-азіатський (2/3,1%)
	Європейсько-американський (1/1,6%)
	Євразійсько-американо-африканський (1/1,6%)
Бореальний (3/4,7%)	Європейський (1/1,6%)
	Європейсько-азіатський (1/1,6%)
	Євразійсько-африканський (1/1,6%)
Монтанний (1/1,6%)	Європейсько-азіатський (1/1,6%)

евриголарктичного (28%) та мультизонального (22,6%) при повній відсутності ксеромеридіонального (табл. 4). Очевидно, що ці відмінності між родинами значною мірою зумовлені їх еколого-трофічними особливостями. Зокрема для родини *Bolbitiaceae* саме тому характерне переважання видів азональних за характером географічних елементів, що її представники в основному є гумусовими сапротрофами, слабо приуроченими до певних рослинних зон. У *Psathyrellaceae*, навпаки, більшу вагу мають види зонального за характером неморального географічного елемента, оскільки ксилотрофи найтісніше пов'язані саме з листяними лісами. Що стосується типів ареалів, то в обох родинах в Україні переважають види з космополітним або циркумполярними ареалами. Останній факт свідчить про міграційний характер формування нинішнього видового складу обох родин в Україні. При цьому найдревнішими є, очевидно, види мультизонального та евриголарктичного геоелементів, які почали заселяти територію нинішньої України скоро після відступу моря, в міоцені.

Таблиця 4. Розподіл представників родини *Psathyrellaceae* України за географічними елементами та типами ареалів (кількість видів/процент від загальної кількості видів родини)

Географічний елемент	Тип ареалу
Неморальний (43/46,2%)	Європейський (12/12,9%)
	Європейсько-американський (11/11,8%)
	Європейсько-азіатський (7/7,5%)
	Євразіатсько-американо-африканський (5/5,4%)
	Євразіатсько-американський (4/4,3%)
	Європейсько-африканський (2/2,2%)
	Європейсько-американо-африканський (2/2,2%)
Евриголарктичний (26/28%)	Європейсько-американський (8/8,6%)
	Євразіатсько-американський (6/6,5%)
	Європейський (4/4,3%)
	Євразіатсько-американо-африканський (4/4,3%)
	Євразіатсько-африканський (2/2,2%)
	Європейсько-австралійський (1/1,1%)
Мультизональний (21/22,6%)	Європейсько-американо-африканський (1/1,1%)
	Мультирегіональний (9/9,7%)
	Євразіатсько-американо-африканський (3/3,2%)
	Європейсько-американо-африканський (2/2,2%)
	Європейсько-американо-австралійський (2/2,2%)
	Євразіатсько-американо-австралійський (2/2,2%)
	Євразіатсько-австралійський (2/2,2%)
Євразіатсько-африкано-австралійський (1/1,1%)	
Бореальний (2/2,2%)	Європейсько-американський (2/2,2%)
Монтанний (1/1,1%)	Європейсько-американський (1/1,1%)

Представники неморального та ксеромеридіонального географічних елементів натомість представляють значно молодшу групу, види якої почали проникати в Україну вже після відступу льодовиків одночасно з виникненням біогеоценозів сучасного типу. Остаточне формування нинішнього видового складу родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України закінчилося після відступу льодовиків. Враховуючи географічне положення України, більшість мігрантів очевидно проникали на її територію з заходу (через південну та центральну Європу) і сходу (через Центральну Азію). На користь цього свідчить велика кількість видів з європейським та європейсько-азіатським типами ареалів у складі обох родин. Слід зауважити, що й зараз продовжується проникнення на територію нашої країни нових видів. Найбільш вірогідними недавніми поселенцями можна вважати *Conocybe intrusa*, *C. semidesertorum* та *Panaeolus antillarum*, причому *Conocybe intrusa* та *Panaeolus antillarum* проникли в Україну з Західної Європи, а *Conocybe semidesertorum* – зі сходу, з Центральної Азії.

ТРЕНДИ ЕВОЛЮЦІЇ ПЛОДОВИХ ТІЛ АГАРИКОМІЦЕТІВ У ЦІЛОМУ ТА ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИН *BOLBITIACEAE* І *PSATHYRELLACEAE* ЗОКРЕМА

Сучасні уявлення щодо еволюції плодових тіл агарикоміцетів. Для якнайкращого розуміння особливостей еволюційних шляхів саме родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* було поставлене завдання всебічного аналізу відомої на сьогодні інформації щодо еволюції представників класу *Agaricomycetes* куди вони обидві належать. Як наслідок, встановлено, що вихідним, найпримітивнішим типом плодових тіл базидіальних макроміцетів були розпростерті кіркоподібні карпофори з гладеньким гіменієм. Надалі, хоча в цілому еволюційні процеси були спрямовані на ускладнення карпофорів, вторинне спрощення плодових тіл теж мало місце (Hibbett, Binder, 2002). Цим пояснюється наявність розпростертих форм у різних неспоріднених групах гомобазидіоміцетів, зокрема у складі порядку *Agaricales*, де загалом абсолютно переважають агарикоїдні представники. Ще одним недвозначним фактом є широке розповсюдження явищ паралелізму та конвергенції серед вищих грибів, про що свідчить наявність схожих за будовою карпофорів у різних, неспоріднених кладах грибів. Зокрема в межах порядку *Agaricales* окрім типових агарикоїдних таксонів (мають плодові тіла, що складаються з ніжки та шапинки) відомі і численні таксони з карпофорами відмінної будови. Все це різноманіття карпофорів у даному порядку в цілому та родинах *Bolbitiaceae* і *Psathyrellaceae* зокрема зумовлене дією трьох основних еволюційних трендів. Першим та найпоширенішим з них є гастероміцетизація (тобто утворення закритих плодових тіл). Значно менш розповсюджена цифелізація (вторинне спрощення агарикоїдних карпофорів). Третій тренд, копріноїдизація (спеціалізація плодових тіл, спрямована на надшвидкий онтогенез та практично одномоментне визрівання спор), теж відносно малорозповсюджена. Як показав аналіз доступної інформації, із цих трьох трендів для досліджених родин характерні лише гастероміцетизація та копріноїдизація; причому остання заслуговує докладнішої характеристики як специфічна саме для обох названих родин.

Коприноїдизація – це спосіб адаптації агарикоїдних грибів до суворих (зокрема посушливих) природних умов шляхом екстремального прискорення онтогенезу карпофорів. Він включає цілу низку характерних змін як в морфології, так і у фізіології цих грибів.

Дослідники (Nagy et al., 2010, 2011) виділили цілу низку характерних для копріноїдних грибів морфологічних ознак (рис. 6а–г). До них належать:

а) поліморфічні базидії (тобто базидії двох чи трьох розмірних класів, які сильно відрізняються своєю довжиною);

б) утворення в гіменії замість типових базидіолей об'ємних псевдопарафіз, які відділяють базидії одна від одної;

в) об'ємні тонкостінні гіменіальні цистиди;

г) тендітні карпофори з тонкою радіально-складчастою шапінкою.

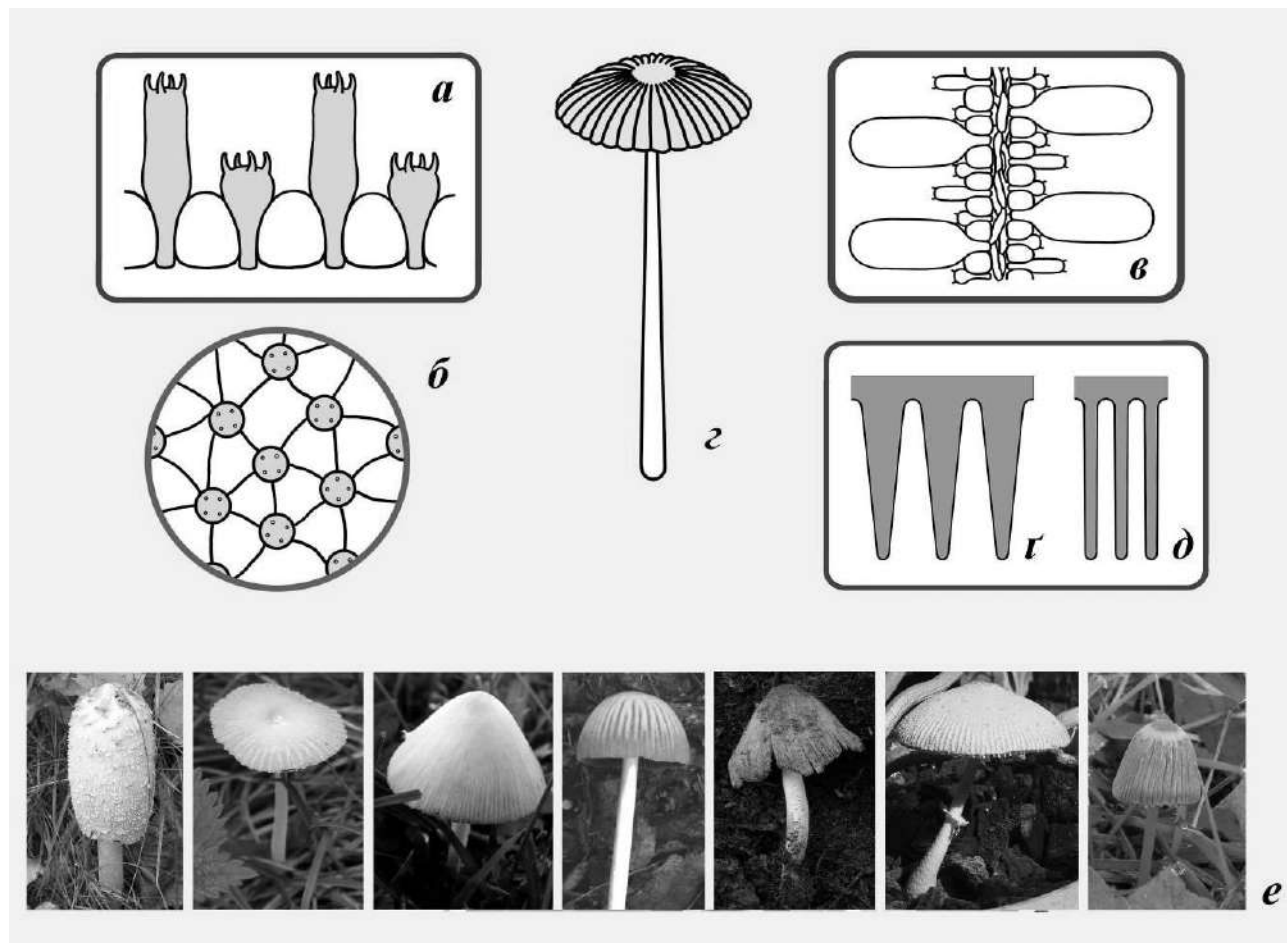


Рис. 6. Характерні морфологічні ознаки копріноїдних таксонів: а – біморфічні базидії; а, б – псевдопарафізи; в – великі тонкостінні гіменіальні цистиди; г – плодове тіло з тендітною радіально-складчастою шапінкою; д – поперечний зріз через пластинки некопріноїдного карпофора; е – поперечний зріз через пластинки копріноїдного карпофора; ф – приклади видів з копріноїдними карпофорами (зліва направо) – *Coprinus comatus*, *Bolbitius titubans*, *Conocybe albipes*, *Coprinellus impatiens*, *Coprinopsis insignis*, *Leucocoprinus birnbaumii*, *Parasola leiocephala*

Нам, за результатами власних комплексних досліджень будови копріноїдних карпофорів, вдалося доповнити та розширити перераховані вище риси ще двома специфічними ознаками. Перша з них – це будова трами пластинок. У копріноїдних грибів остання редукована до крайньої можливої межі – фактично лише вузького прошарку між гіменіальними поверхнями (рис. 6в). Редукція трами має наслідком також характерний вигляд

коприніодних пластинок на поперечному зрізі – сторони пластинок практично паралельні (рис. 6д). У некоприніодних таксонів пластинки на зрізі мають більш-менш виразну клиноподібну форму (рис. 6г). Сенс редукції трами, окрім менших затрат на формування пластинок, у тому, що гриби з тонкими пластинками в середньому мають вигідніше відношення площі гіменію до маси плодового тіла, ніж гриби з товстими пластинками при однаковому діаметрі шапинки (Halbwachs et al., 2016), отже зростає і продукція спор.

Друга риса – більша рихлість їх «тканин». Порівнюючи будову плектенхіми коприніодних та некоприніодних таксонів вдалося помітити, що у перших вона складається головним чином із великих балоніподібних клітин, на відміну від видів грибів, не схильних до автолізу (рис. 7). Така особливість анатомічної будови дозволяє коприніодним карпофорам швидше досягати достатніх для утворення спор розмірів, причому з меншими енергетичними затратами. Водночас це робить вигіднішим співвідношення між масою спор та масою решти плодового тіла у коприніодних видів.

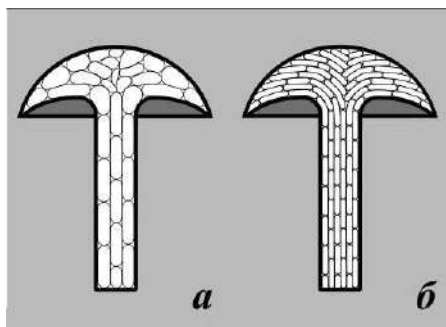


Рис. 7. Порівняння особливостей анатомічної будови карпофорів у коприніодних (а) та звичайних (б) таксонів

Судячи з досить локального поширення цього феномену серед агарикоїдних грибів, він стає можливим лише на певному (і досить високому) ступені еволюційного розвитку агарикоміцетів. Показово, що всі коприніодні таксони мають товстостінні та (здебільшого) темнозбарвлені спори, а появу такого роду спор вважають ключовою еволюційною подією для агарикоїдних грибів (Garnica et al., 2007). Є вагомі підстави вважати, що, як мінімум, значна частина коприніодних таксонів розвинулися в ході пристосування агарикоїдних грибів до розвитку на екскрементах трав'яних тварин, оскільки їх адаптації особливо ефективні для росту на субстратах невеликих об'ємів, з відносно незначним строком існування та з дуже мінливим вмістом вологи.

Час та місце появи коприніодних таксонів. Найстаріші безсумнівні викопні залишки плодових тіл агарикоїдних базидіоміцетів походять із середини крейдового періоду, але сама група, найімовірніше, існувала вже в пізньому триасі (Verbee, Taylor, 1993; Hibbett et al., 1997a). Що стосується коприніодних грибів, то до їх числа можна віднести лише одну знахідку, відому

як *Coprinites dominicana* (Poinar, Singer, 1990), яка походить з верхнього еоцену Домініканської Республіки. Для родини *Psathyrellaceae* є дані щодо відносного віку її копріноїдних таксонів. Найстарішим з них є рід *Coprinopsis*, пізніше з'явилися роди *Parasola* та *Coprinellus*, в той час як *Coprinus patouillardii* є останнім (Nagy et al., 2011). Крім того, є свідчення (Nagy et al., 2012), що найбільш інтенсивна радіація видів роду *Coprinellus* мала місце в міоцені. Науковці пов'язали це з кардинальними змінами у складі рослинності та фауни в той період. Саме тоді почали набувати широкого поширення відкриті сухі трав'янисті ценози (саванного та степового типу), що супроводжувалося збільшенням видового різноманіття великих трав'яних ссавців (Janis et al., 2000; Дідух та ін., 2016). Останнє сприяло накопиченню великої кількості придатних для розвитку грибів-копротрофів субстратів. Точне місце появи копріноїдних родів залишається загадкою. Оскільки практично всі вони мають представників з мультирегіональним типом ареалу, їх поява мала місце ще при наявності сухопутних мостів між більшістю сучасних материків. Територія якого саме з них була «колискою» видів родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* в цілому та їх копріноїдних представників зокрема, все ще невідомо.

ЕВОЛЮЦІЯ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИН *BOLBITIACEAE* ТА *PSATHYRELLACEAE*

Одним із найважливіших завдань цього дослідження був синтез результатів аналізу морфологічних особливостей нині відомих представників родин *Bolbitiaceae* і *Psathyrellaceae* та даних молекулярно-філогенетичних досліджень грибів цих родин (Larsson, Örstadius, 2008; Padamsee et al., 2008; Nagy et al., 2009, 2010, 2011, 2012a, b, 2013a, b; Tóth et al., 2013; Örstadius et al., 2015). Слід зауважити, що досі більшість дослідників *Bolbitiaceae* і *Psathyrellaceae* концентрувалися на представниках їхніх окремих родів (чи навіть секцій), а синтез морфологічних та молекулярно-філогенетичних даних застосовували дуже обмежено, а тому наша спроба є першою такого роду реконструкцією еволюційних шляхів цих родин порядку Agaricales.

Родина *Bolbitiaceae*. Аналіз молекулярних (Garnica et al., 2007; Tóth et al., 2013) та морфологічних даних дає підстави зробити припущення, що предок грибів цієї родини мав агарикоїдні карпофори з гіменоподібною кутикулою шапинки, негустим волокнистим покривалом на поверхні шапинки та ніжки, світло-коричневими товстостінними спорами з гладенькою поверхнею та порою проростання, а також з веретено- або мішкоподібними цистидами. За способом живлення він був сапротрофом.

Від предкової форми досить рано відділилися дві гілки, одна з яких дала початок гастероїдному роду *Galeropsis*, а друга – родам *Panaeolus* та *Panaeolina* (рис. 8). Останні набули низку дуже специфічних рис (дуже темні спори, кластерне дозрівання останніх), які відрізняють їх від решти представників родини. Надалі основна еволюційна лінія привела до появи родів *Bolbitius*, *Conocybe*, *Galerella* та *Pholiotina*. Рід *Galerella* насправді є штучною поліфілетичною групою, що складається з таксонів, які конвергентно розвинули коприноїдні карпофори. Поліфілетичним виявився і рід *Pholiotina* (Tóth et al., 2013), який можна поділити на три групи. Перша з них (*Pholiotina* 1) разом з родом *Bolbitius* відділилася від решти *Bolbitiaceae* порівняно рано. Представники другої (*Pholiotina* 2) відділилися від решти *Bolbitiaceae* пізніше і в багатьох відношеннях нагадують першу (відсутність покривала, наявність цистид на поверхні шапинки), проте мають тендітніші міценоїдні карпофори. Остання група на схемі позначена як *Pholiotina* s.str., оскільки містить типовий вид роду. Вона об'єднує види з колибіоїдними карпофорами та добре розвиненим покривалом. Рід *Descolea* безсумнівно має спільних предків з *Pholiotina* s.str., що знайшло чітке відображення в морфології його карпофорів. Головна відмінність *Descolea* від решти *Bolbitiaceae* – ектомікоризний спосіб живлення (Bougher, Malajczuk, 1985; Horak et al., 1996). Очевидно, саме розвиток здатності до мікоризоутворення сприяв відособленню цього роду від предків, близьких до *Pholiotina* s.str. Ектомікоризність сприяла утворенню скульптурованих спор та зникненню ростової пори на них (Halbwachs et al., 2015). Ще одним наслідком стала гастероміцетизація частини представників роду, які розвинули секотіоїдні та трюфелеподібні карпофори. Останні відомі виключно серед мікоризних грибів. Судячи з особливостей географічного поширення представників роду *Descolea*, він має гондванське походження і з'явився щонайменше у верхній крейді, в той час як решта вищеназваних родів мали сформуватися ще до остаточного розділення Лавразії та Гондвани, принаймні в юрському періоді. Це справедливо і для найбільшого за кількістю видів та широтою розповсюдження серед усіх *Bolbitiaceae* роду *Conocybe*. Основними ознаками останнього є цистиди специфічної кеглеподібної форми та міценоїдні плодові тіла без покривала. Саме поява цистид такого типу стала основним ароморфозом для цього роду. Останні мають, очевидно, видільну функцію (Cléménçon, 2004), і їхнє розповсюдження з країв пластинок на поверхню ніжки і навіть шапинки (в той час як предкова форма *Conocybe* мала на ніжці лише волоски (Tóth et al., 2013)) є вочевидь прогресивною ознакою.

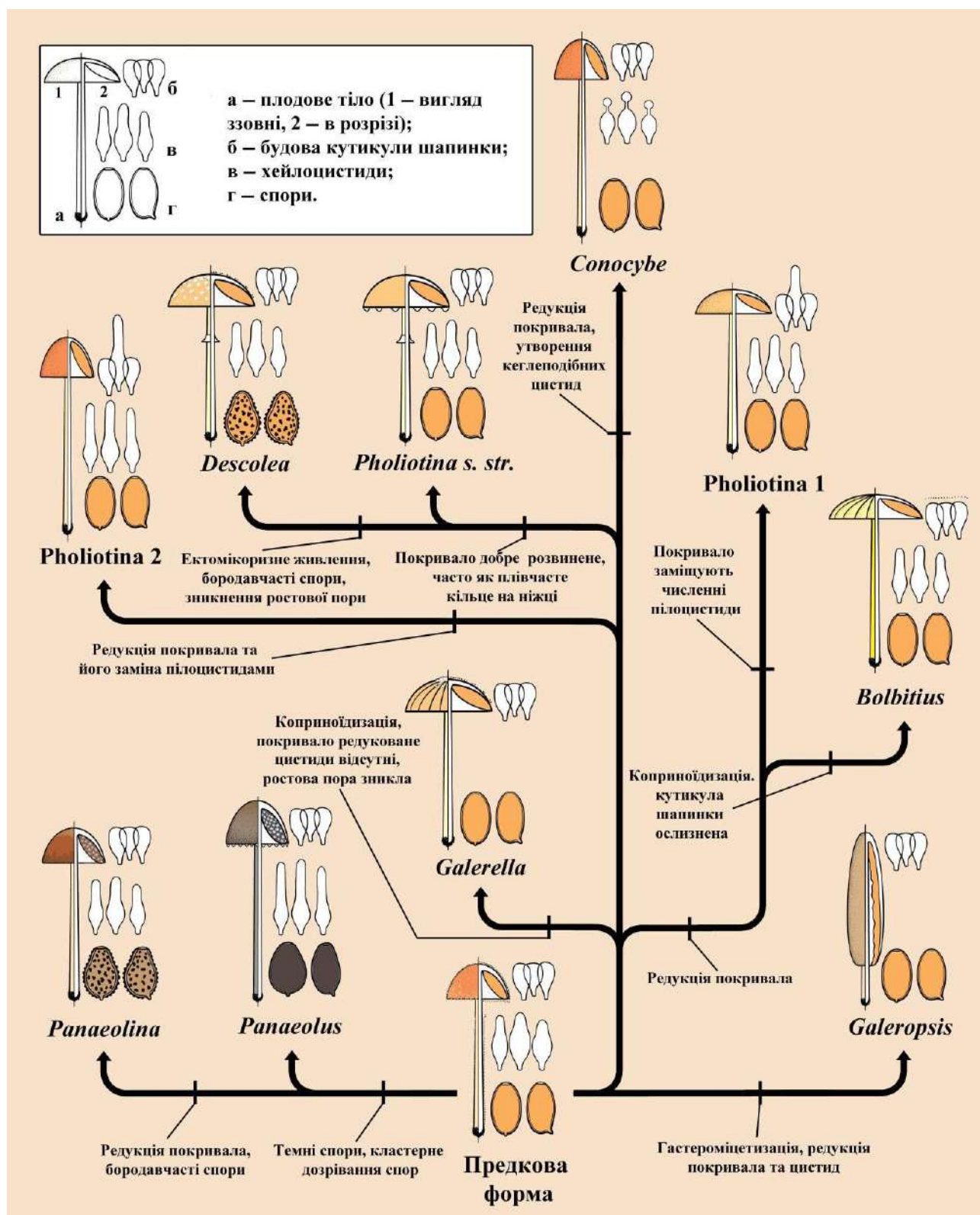


Рис. 8. Гіпотетична схема шляхів еволюції нині існуючих родів *Bolbitiaceae*. Поперечні риси позначають ключові еволюційні події

Родина *Psathyrellaceae*. Узагальнивши наявні наукові дані (Walther et al., 2005; Garnica et al., 2007; Padamsee et al., 2008; Nagy et al., 2010, 2011, 2013b; Örstadius et al., 2015), ми зробили висновок, що спільний предок *Psathyrellaceae* мав агарикоїдні (міценоїдні) карпофори з гіфальною кутикулою шапинки,

волокнистим покривалом на шапинці та ніжці, забарвленими товстостінними та гладенькими спорами (можливо, без пори проростання), а також з веретено- або мішкоподібними цистидами. Живився він вочевидь сапротрофно.

Від предкової форми першою відділилася гілка, що дала початок родам *Mythicomycetes* та *Stagnicola* (рис. 9). Обидва роди зберегли деякі архаїчні риси в будові карпофорів (гіфальна кутикула шапинки) та спор (відсутність ростової пори, слабка пігментація), проте мають і ознаки спеціалізації (ослизненість кутикули шапинки в обох, відсутність плевроцистид у *Stagnicola*, бородавчасті спори та цистиди-метулоїди у *Mythicomycetes*). Хоча предки цих родів від решти *Psathyrellaceae* мали відділитися дуже давно, походження їх самих приурочене вже до періоду зледеніння у плейстоцені. Решта *Psathyrellaceae* пішла по шляху адаптації до порівняно сухих та жарких місцин, що зумовило утворення темнозабарвлених спор з потовщеними стінками і ростовою порою. Вже після вказаного еволюційного етапу відділилася лінія, яка привела до появи трьох досить відмінних морфологічно родів, а саме *Coprinopsis*, *Homophron* та *Lacrymaria*. Рід *Coprinopsis* є найдавнішим (а також найбільшим за кількістю видів) із нині існуючих коприніодних *Psathyrellaceae* (Nagy et al., 2011) і в багатьох відношеннях є архаїчнішим, ніж решта з них. Він, зокрема, зберігає гіфальну кутикулу шапинки і має досить масивне покривало (в інших коприніодних родів значно слабше розвинене або повністю відсутнє). Рід *Lacrymaria* в процесі еволюції набув цілої низки дуже своєрідних ознак (бородавчасті спори та кластерне дозрівання останніх, плевроцистиди в пучках). Єдине, що у нього залишилося спільного з *Coprinopsis*, – гіфальна кутикула шапинки та добре розвинене покривало, яке повністю покриває шапинку та більшу частину ніжки. Рід *Homophron* за морфологічними особливостями різко відрізняється від обох вищеназваних. Габітусом карпофорів та гіменоподібною кутикулою шапинки він подібний до *Psathyrella*, проте набув цих ознак самостійно. Його специфічні риси – масивні плодові тіла, повна відсутність покривала та наявність метулоїдів. Наступним еволюційним етапом стала поява гіменоподібною кутикули шапинки замість гіфальної. Решта нині відомих видів родини *Psathyrellaceae* має саме таку будову покривів шапинки. Вже після цієї еволюційної події виділився як самостійний другий за давністю коприніодний рід родини – *Parasola*. Для нього характерні повна втрата покривала та приплюснуті округло-трикутні анфас спори. Вже після цього відбулася така еволюційна подія, як формування так званого псатирелоїдного габітусу плодових тіл, який (за декількома винятками) властивий більшості представників родини. Його специфічні риси – гігрофанні

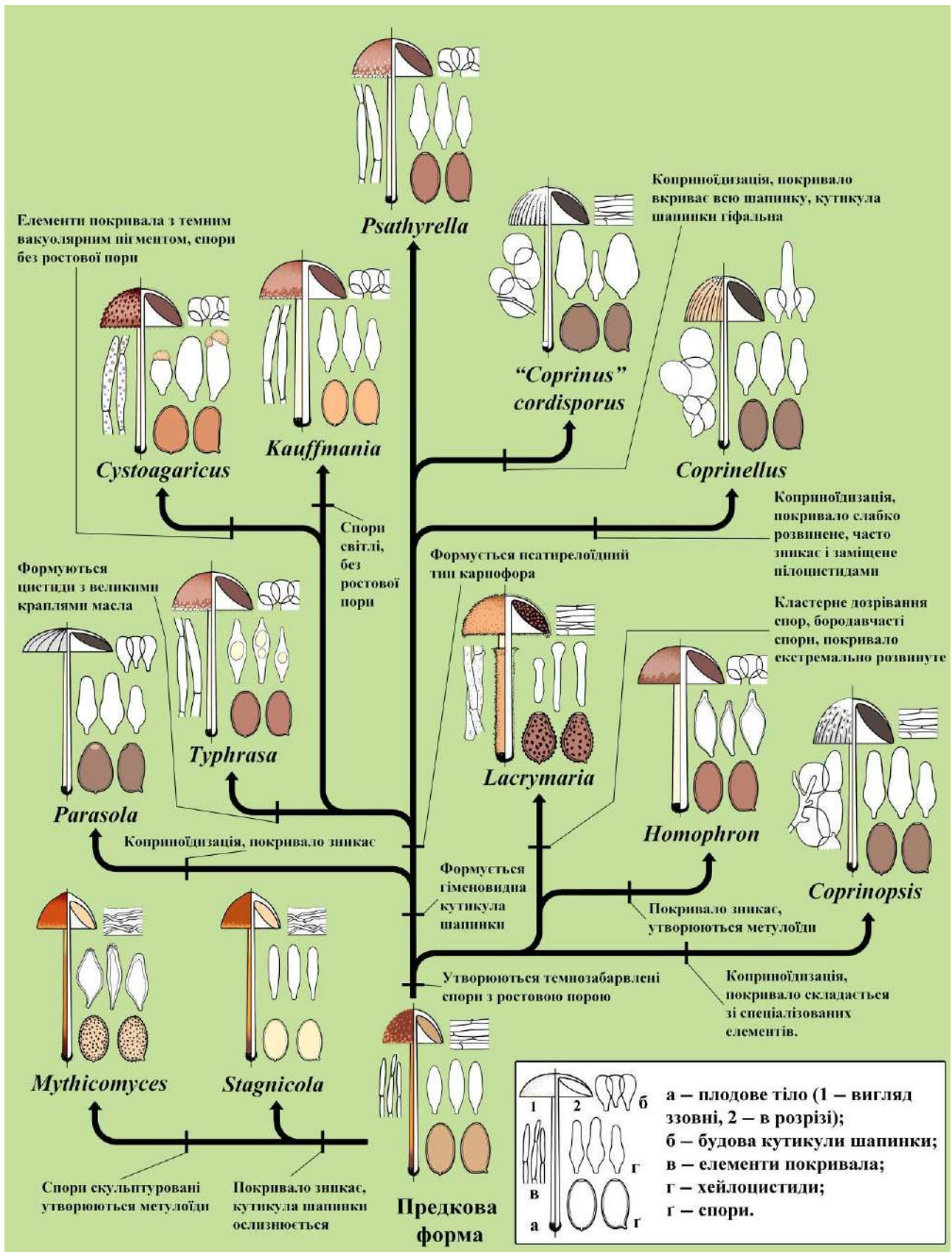


Рис. 9. Гіпотетична схема шляхів еволюції нині існуючих родів *Psathyrellaceae*. Поперечні риси на схемі позначають ключові еволюційні події

колібіоїдні плодове тіла з більш-менш помітним волокнистим покривалом та гіменіальною кутикулою шапинки. На цьому етапі відділилися роди *Typhrasa*,

Cystoagaricus та *Kauffmania* (Örstadius et al., 2015). Всі вони поділяють псатирелоїдний габітус за винятком деяких специфічних рис у кожного з трьох родів (плевро- та хейлоцистиди з однією-двома великими краплями олії всередині у *Typhrasa*; темнозабарвлене покривало, приплюснуті спори та цистиди з аморфними «шапочками» у *Cystoagaricus*; масивні карпофори та світлозабарвлені спори без ростової пори у *Kauffmania*). На наступному етапі від чисто псатирелоїдних предків внаслідок копріноїдизації відділилися ще два копріноїдних таксони, одним з яких є рід *Coprinellus*. Характерною для останнього еволюційною тенденцією є поступове зникнення покривала та заміщення його численними пілоцистилами. Наймолодшим із копріноїдних *Psathyrellaceae* є таксон непевного статусу «*Coprinus*» *cordisporus* (Nagy et al., 2011), який, очевидно, походить від близьких до роду *Psathyrella* предків (Örstadius et al., 2015). При цьому за комплексом морфологічних ознак (густе борошнисто-волокнисте покривало, яке складається з кулястих елементів, гіфальна кутикула шапинки, сплюснуті, округло-трикутні анфас спори) він надзвичайно подібний до представників секції *Nivei* роду *Coprinopsis*, що вочевидь є наслідком конвергенції. Він є одним із наймолодших таксонів родини і з'явився, найімовірніше, на початку третинного періоду. Ще пізніше походження очевидно мали лише роди *Kauffmania*, *Mythicomycetes* та *Stagnicola*, які мабуть відділилися від решти *Psathyrellaceae* десь в епоху зледеніння. В той же час більшість інших родів мали виділитися як окремі таксони раніше, в період від кінця юри до другої половини крейдового періоду. Це справедливо і для роду *Psathyrella*, який зберіг класичний псатирелоїдний характер плодових тіл (колібіоїдні, рідше міценоїдні плодові тіла з гігрофанними шапинками та більш-менш розвинутим волокнистим покривалом). Цей тип будови, хоча й менш спеціалізований, аніж у більшості *Psathyrellaceae*, все ж виявився достатньо еволюційно успішним, щоб забезпечити вказаному роду найбільше видове багатство в родині. Значною мірою це пояснюється великою екологічною пластичністю цього роду, представники якого здатні пристосовуватися до досить широкого спектру умов існування (зокрема живлення), адже окрім класичних наземних сапротрофів (хоча й здатних колонізувати найрізноманітніші субстрати) у його складі відомі навіть паразити на інших макроміцетах (*Psathyrella epimyces*) та види, які розвиваються під водою (*P. aquatica*).

Підсумувавши вказані схеми еволюції *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae*, вдалося помітити низку закономірностей. Перш за все, важливу роль у формуванні нині існуючих таксонів обох родин зіграли гастероміцетизація

(*Bolbitiaceae*) та коприніодизація (меншою мірою *Bolbitiaceae*, більшою – *Psathyrellaceae*). Зокрема, гастероміцетизація привела до появи роду *Galeropsis* та гастероїдних представників роду *Descolea* (колишні *Descomyces* та *Settchelliogaster*). Коприноїдизація, у свою чергу сприяла появі родів *Bolbitius*, *Galerella*, *Coprinellus*, *Coprinopsis*, *Parasola*, коприніодних представників роду *Conocybe*, а також таксона невизначеного систематичного статусу «*Coprinus*» *cordisporus*. При цьому, за нашим припущенням, шляхи еволюції значною мірою були зумовлені біологічними особливостями представників цих родин, особливо стратегіями живлення. Наприклад, всі нині відомі таксони з підземними трюфелеподібними підземними карпофорами є ектомікоризоутворювачами, і неспроста саме в межах єдиного мікоризного роду родини *Bolbitiaceae* (*Descolea*) зформувалися види з аналогічною будовою плодових тіл. Що стосується коприніодних таксонів, то вони всі без винятку є виключно сапротрофами з великим перекосом у сторону копротрофності. Крім того, проаналізувавши особливості сучасного видового складу обох родин, можна зробити припущення, що еволюція видів *Bolbitiaceae* йшла переважно у напрямку пристосування до широкого кола рослинних угруповань зі слабо вираженою субстратною спеціалізацією. Хоча більшість видів родини прийнято відносити до гумусових сапротрофів, насправді, судячи з особливостей їх розповсюдження, окрім використання ґрунту в якості основного поживного субстрату вони здатні в незначній мірі розкладати й інші. В той же час для родини *Psathyrellaceae* характерна тісніша приуроченість до конкретних поживних субстратів, зокрема деревних, а отже і до чіткіше окресленого набору фітоценозів. Саме тому, згідно нашої гіпотези, еволюція *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* пішла дещо відмінними шляхами. Так, гастероміцетизація не зареєстрована серед *Psathyrellaceae*, натомість коприніодизація мала на порядок більший вплив, аніж у *Bolbitiaceae*.

Наступна помічена закономірність – явна схильність представників обох родин у процесі еволюції розподілятися за кількома габітуальними типами згідно морфологічних особливостей плодових тіл. Наприклад, у родині *Bolbitiaceae* це *Panaeolus*-тип (роди *Panaeolina* та *Panaeolus*), *Bolbitius*-тип (*Bolbitius* та *Galerella*), *Pholiotina*-тип (*Descolea*, *Pholiotina 1* та *Pholiotina s.str.*), і *Conocybe*-тип (*Conocybe* та *Pholiotina 2*). У родині *Psathyrellaceae* це *Stagnicola*-тип (*Mythicomycetes* та *Stagnicola*), *Coprinus*-тип (*Coprinellus*, *Coprinopsis*, *Parasola* та «*Coprinus*» *cordisporus*) і *Psathyrella*-тип (*Cystoagaricus*, *Homophron*, *Kauffmania*, *Psathyrella* та *Typhrasa*). Нами зроблене припущення, що еволюційні процеси в межах вказаних родин при зовнішній хаотичності

можна вкласти у межі кількох досить виразних русел. Останні згідно нашого припущення відповідають певним особливо вигідним еволюційним стратегіям у межах досліджених родин, які не обмежуються виключно гастероміцетизацією та копріноїдизацією. Очевидно, кожен з вказаних габітуальних типів відповідає певному, відносно обмеженому набору умов навколишнього середовища. Поки що невідомо достеменно, які конкретно співвідношення природних факторів найсприятливіші для кожного з названих габітуальних типів. Також видається ймовірним, що паралелізмам у морфології відповідає і певна подібність у фізіології цих типів (наприклад, схожість ферментної активності), проте це вочевидь має стати предметом окремого дослідження.

ВИСНОВКИ

У дисертації представлені результати комплексного вивчення видової різноманітності, еколого-трофічної структури, поширення та еволюції грибів родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України. На основі літературних даних та великої кількості власних знахідок встановлено сучасний видовий склад обох родин в Україні та проаналізовано розподіл зареєстрованих видів за еколого-трофічними групами, рослинними угрупованнями і ботаніко-географічними районами нашої країни. Вперше проведено географічний аналіз грибів цих родин в Україні. Проаналізовані сучасні еволюційні тенденції у межах досліджених родин, вперше на основі узагальнення наявних морфологічних та молекулярно-філогенетичних даних створені схеми внутрішньородинної еволюції для кожної з них.

Основні результати роботи подані у таких висновках.

1. На території України зареєстровано 62 види родини *Bolbitiaceae* та 93 – *Psathyrellaceae*. Вперше в Україні виявлено 48 видів родини *Bolbitiaceae* (77% видового складу) та 43 види родини *Psathyrellaceae* (45%). Один вид (*Conocybe semidesertorum*) знайдений вперше в Європі. Представники родів *Cystoagaricus* та *Mythicomycetes* виявлені вперше в нашій країні, а *Coprinopsis pachysperma* var. *tetrasporus* описаний як новий для науки таксон.

2. Порівняння видового складу родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України з такими шести найкраще вивчених у мікологічному відношенні країн Європи показало, що він досить слабо подібний до таких решти розглянутих країн. Максимальна подібність зареєстрована між Україною та Францією (натомість сусідня Польща за цим показником помітно віддаленіша). Це можна пояснити основною відмінністю природних умов України від таких у решти

розглянутих країн – практично рівнозначною представленістю (за зайнятими площами) вологих (в першу чергу лісових) та сухих (степів та остепнених угруповань) ценозів на її території.

3. Встановлено, що за еколого-трофічними групами в кожній з вказаних родин гриби розподіляються своїм специфічним чином. Так, для *Bolbitiaceae* характерне значне переважання гумусових сапротрофів (79,6%), а для *Psathyrellaceae* – співдомінування ксилотрофів (48,4%), копротрофів (22,6%) та гумусових сапротрофів (21,5%). Вказані відмінності є причиною і різниці між родинами у розподілі видів видів за рослинними угрупованнями: види родини *Bolbitiaceae* приблизно однаково розповсюджені в трав'янистих та деревних ценозах, а представники родини *Psathyrellaceae* виявляють явну схильність до лісових угруповань.

4. Максимальна видова різноманітність обох родин зосереджена в Лісостеповій зоні та гірських регіонах України. Порівняння з використанням коефіцієнта Кульчинського (C_k) продемонструвало помітну різницю у розподілі їхніх представників за ботаніко-географічними районами країни. У *Bolbitiaceae* за рівнями подібності з іншими районами центральну позицію займає Лівобережний Лісостеп ($C_k = 0,50-0,53$). У *Psathyrellaceae* найбільшу схожість між собою ($C_k = 0,61-0,68$) мають Лівобережний Лісостеп, Західний Лісостеп, Західноукраїнські ліси, Гірський Крим та Південний берег Криму без вираженого центра.

5. Порівняння побудованих на основі значень коефіцієнта Кульчинського графів подібностей двох досліджених родин продемонструвало значний вплив еколого-трофічних особливостей грибів цих родин на архітектуру вказаних графів. Оскільки серед *Bolbitiaceae* переважають гумусові сапротрофи, слабо прив'язані до певних рослинних угруповань, на поширення грибів родини більше впливають кліматичні фактори. Для графа вказаної родини характерне переважання довготних (горизонтальних) зв'язків між ботаніко-географічними районами. У складі *Psathyrellaceae* домінують ксилотрофи, приурочені до дерев'янистих субстратів, і на їх поширення впливає насамперед склад лісової рослинності. Архітектура графа вказаної родини демонструє рівноцінність широтних та довготних зв'язків.

6. Аналіз розподілу видових складів родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України за зональними географічними елементами дозволив виявити помітну різницю між родинами, яка корелює з особливостями еколого-трофічних спектрів кожної з них. У складі *Bolbitiaceae* переважають представники мультизонального географічного елемента (42,2%), оскільки серед них

домінують гумусові сапротрофи, слабо приурочені до конкретних рослинних зон. Серед *Psathyrellaceae* домінують види неморального геоелемента (46,2%), оскільки саме з зоною широколистяних лісів тісно пов'язані ксилотрофи, які переважають у складі цієї родини.

7. Результати географічного аналізу вказують на міграційний характер видових складів обох родин в Україні. Найдревнішу їх частину складають види мультизонального та евриголарктичного географічних елементів. На це вказує велика кількість видів з мультирегіональним та циркумполярними (євразіатсько-американським, євразіатсько-американо-африканським тощо) ареалами, для формування яких були необхідні сухопутні мости з іншими континентами. Остаточне формування нинішнього видового складу родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України мало місце після відступу льодовиків та формування екосистем, близьких до сучасних. Цю фазу міграції представляють переважно види неморального та ксеромеридіонального географічних елементів.

8. Враховуючи географічне положення України, більшість мігрантів очевидно проникали на її територію з заходу (через південну та центральну Європу) і сходу (через Центральну Азію). На користь цього свідчить велика кількість видів з європейським та європейсько-азіатським типами ареалів у складі обох родин. Міграція нових видів в Україну продовжується і зараз, зокрема через Західну Європу проникли *Conocybe intrusa* та *Panaeolus antillarum*, а з Центральної Азії – *Conocybe semidesertorum*.

9. Специфічним для *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* типом еволюції агарикоїдних карпофорів є копріноїдизація – спосіб адаптації грибів до існування в умовах різких флюктуацій температури та зволоження шляхом екстремального прискорення онтогенезу карпофорів. Коприноїдні карпофори, мають низку характерних рис у будові (поліморфічні базидії, наявність псевдопарафіз, об'ємні тонкостінні цистиди, тендітні карпофори з тонкою радіально-складчастою шапінкою), список доповнений нами двома новими ознаками (редукована трама пластинок та значна рихлість псевдотканин).

10. В еволюційних процесах, які привели до формування родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* у нинішньому вигляді найбільшу роль зіграли гастероміцетизація (*Bolbitiaceae*) та копріноїдизація (*Psathyrellaceae*, меншою мірою *Bolbitiaceae*). Результатом гастероміцетизації є роди *Galeropsis* та *Descolea* (точніше гастероїдні представники останньої). Коприноїдизація привела до появи родів *Bolbitius*, *Galerella*, *Coprinellus*, *Coprinopsis*, *Parasola*, а також копріноїдних видів роду *Conocybe*.

11. Напрямки еволюції таксонів обох родин значною мірою зумовлені стратегіями їх живлення. Так, еволюція видів *Bolbitiaceae* йшла переважно у напрямку пристосування до широкого кола рослинних угруповань, з використанням ґрунту в якості основного поживного субстрату, тому копріноїдизація мала в межах родини незначний вплив. Для родини *Psathyrellaceae* характерна приуроченість до деревних субстратів та копром травоїдних, що зумовило більший вплив копріноїдизації.

12. Для обох родин характерна конвергентна еволюція, напрямки якої можна укласти у кілька досить чітко окреслених морфологічно габітуальних типів. В межах родини *Bolbitiaceae* їх чотири (Panaeolus-тип, Volbitius-тип, Pholiotina-тип і Conocybe-тип). У родині *Psathyrellaceae* три (Stagnicola-тип, Coprinus-тип, а також Psathyrella-тип). Існування вказаних типів свідчить про наявність певних особливо вигідних еволюційних стратегій у межах досліджених родин, які не обмежуються виключно гастероміцетизацією та копріноїдизацією.

СПИСОК РОБІТ, ОПУБЛІКОВАНИХ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

Монографії

1. Дудка І.О., Гелюта В.П., Тихоненко Ю.Я., Андріанова Т.В., Гайова В.П., Придюк М.П., Джаган В.В., Ісіков В.П. Гриби природних зон Криму. Ред. І.О. Дудка. Київ: Фітосоціоцентр, 2004. 452 с. (*Особистий внесок дисертанта: збір та ідентифікація зразків базидієвих макроміцетів Криму, аналіз літературних даних по цій групі грибів, написання розділів, присвячених видовому різноманіттю цих грибів у різних об'єктах природно-заповідного фонду півострова, участь у складанні загального списку грибів*).
2. Дудка І.О., Гелюта В.П., Андріанова Т.В., Гайова В.П., Тихоненко Ю.Я., Придюк М.П., Голубцова Ю.І., Кривомаз Т.І., Джаган В.В., Леонт'єв Д.В., Акулов О.Ю., Сивоконь О.В. Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України. К.: Арістей, 2009. Т. 1. 306 с. (*Особистий внесок дисертанта: збір та ідентифікація зразків базидієвих макроміцетів дослідженої території, аналіз літературних даних по вказаній групі грибів, написання частин розділів, присвячених видовому різноманіттю базидієвих макроміцетів об'єктів природно-заповідного фонду Лівобережної України*).
3. Дудка І.О., Гелюта В.П., Андріанова Т.В., Гайова В.П., Тихоненко Ю.Я., Придюк М.П., Голубцова Ю.І., Кривомаз Т.І., Джаган В.В., Леонт'єв Д.В., Акулов О.Ю., Сивоконь О.В. Гриби заповідників та національних природних парків Лівобережної України. К.: Арістей, 2009. Т. 2. 427 с. (*Особистий внесок дисертанта: створення частин загальної таблиці,*

присвячених видовому складу базидієвих макроміцетів об'єктів природно-заповідного фонду Лівобережної України та їх розподілу за ними).

4. Дудка І.О., Придюк М.П., Голубцова Ю.І., Андріанова Т.В., Карпенко К.К. Гриби та грибоподібні організми Національного природного парку «Деснянсько-Старогутський». Суми: Університетська книга, 2009. 224 с. (Особистий внесок дисертанта: збір та ідентифікація зразків агарикоїдних грибів на території парку, аналіз літературних даних по цій групі грибів, участь у написанні розділів 2, 3, 4, 5 та 6, участь у складанні загального списку грибів парку, участь у загальному редагуванні рукопису).
5. Придюк Н.П. Флора грибів України. Больбитиевые и коприновые грибы. Киев: ООО НПП Интерсервис, 2015. 598 с.

Статті у наукових фахових виданнях

6. Придюк М.П. Рідкісні знахідки базидіальних макроміцетів (Agaricales s.l., Lycoperdales) у Дніпропетровській області. *Укр. ботан. журн.* 2003. **60**(2). С. 138–145.
7. Придюк М.П. Рідкісні макроміцети (Agaricaceae, Bolbitiaceae) Кримського природного заповідника. *Укр. ботан. журн.* 2003. **60**(3). С. 305–313.
8. Придюк Н.П. Базидиальні макроміцети Дніпровско-Орельського природного заповідника. II. *Микол. и фитопатол.* 2005. **39**(2). С. 34–40.
9. Придюк М.П. Нові та рідкісні для України види роду *Coprinus* (Pers.: Fr.) Gray, *Укр. ботан. журн.*, 2004, **61**(6): С. 41–51.]
10. Придюк М.П. Базидіальні макроміцети Луганського природного заповідника. *Біорізноманітність Луганського природного заповідника НАН України*. Відп. ред. В.Г. Ткаченко. Луганськ: Елтон-2, 2005. С. 69–92.
11. Придюк М.П. Нові та рідкісні для України види роду *Coprinus* (Pers.: Fr.) Gray. 2. Представники секції *Coprinus*. *Укр. ботан. журн.* 2007. **64**(4). С. 581–591.
12. Придюк М.П. Нові та рідкісні для України види роду *Coprinus* (Pers.: Fr.) Gray. 3. Представники секцій *Pseudocoprinus* (Kühner) P.D. Orton et Watling та *Veliformes* (Fr.) Penn. *Укр. ботан. журн.* 2007. **64**(5). С. 703–712.
13. Придюк М.П. Нові та рідкісні для України види родини *Bolbitiaceae*. 1. Роди *Bolbitius* Fr. та *Pholiotina* Fayod. *Чорноморськ. бот. ж.* 2013. **9**(3). С. 362–378.
14. Придюк М.П. Нові та рідкісні для України види родини *Coprinaceae*. 1. Роди *Lacrymaria* та *Panaeolus*. *Укр. ботан. журн.* 2014. **71**(1). С. 71–77.
15. Придюк М.П. Нові та рідкісні для України види родини *Coprinaceae*. 2. Рід *Coprinus* (секція *Pseudocoprinus*). *Укр. ботан. журн.* 2014. **71**(2). С. 228–234.

16. Придюк М.П. Нові та рідкісні для України види родини *Coprinaceae*. 3. Рід *Coprinus* (секція *Coprinus*). *Укр. ботан. журн.* 2014. **71**(3). С. 357–363.
17. Придюк М.П. Нові та рідкісні для України види родини *Coprinaceae*. 4. Рід *Coprinus* (секція *Veliformes*). *Укр. ботан. журн.* 2014. **71**(4). С. 496–501.
18. Придюк М.П. *Mythicomyces* (*Psathyrellaceae*) – новий для України рід грибів. *Укр. ботан. журн.* 2015. **72**(1). С. 55–60.
19. Придюк М.П. Нагрунтові базидіальні макроміцети Національного природного парку «Карпатський». *Ботаніка і мікологія: сучасні горизонти*. Збірка праць, присвячених 90-річчю з дня народження академіка АН України А.М. Гродзинського (1926–1988). Відп. ред. Н.В. Заіменко. Київ, 2016. С. 478–507.
20. Придюк М.П. Деякі тренди еволюції плодових тіл агарикоміцетів та копріноїдизація як один із них. *Укр. ботан. журн.* 2017. **74**(2). С. 131–147.
21. Саркіна І.С., Придюк Н.П. Аннотированный список сумчатых и базидиальных макромицетов Ялтинского горно-лесного природного заповідника. *Научн. зап. природ. запов. «Мыс Мартьян»*. 2012. **3**. С. 45–82. (*Особистий внесок дисертанта: збір та ідентифікація зразків агарикоїдних грибів на території заповідника, участь у підготовці рукопису та складанні загального списку грибів заповідника*).
22. Prydiuk M.P. New records of *Pholiotina* species in Ukraine. *Czech Mycology*. 2006. **58**(3–4). P. 273–285.
23. Prydiuk M.P. New records of *Conocybe* species from Ukraine. I. The sections *Mixtae* and *Pilosellae*. *Czech Mycol.* 2007. **59**(1). P. 25–38.
24. Prydiuk M.P. New records of *Conocybe* species from Ukraine. II. The section *Conocybe*. *Czech Mycol.* 2007. **59**(1). P. 39–50.
25. Prydiuk M.P. New records of dung-inhabiting *Coprinus*-species in Ukraine I. Section *Pseudocoprinus*. *Czech Mycol.* 2010. **62**(1). P. 43–58.
26. Prydiuk M.P. New records of dung-inhabiting *Coprinus*-species in Ukraine II. Section *Coprinus*. *Czech Mycol.* 2011. **63**(1). P. 13–32.
27. Prydiuk M.P. Some rare and interesting *Conocybe* found in Vyzhnytsia National Nature Park (Ukrainian Carpathians). *Mycobiota*. 2014. **4**. P. 1–24.
28. Prydiuk M.P. Some *Conocybe* species rare or new for Ukraine. 1. Section *Conocybe*. *Österr. Z. Pilzk.* 2014. **23**. P. 1–19.
29. Prydiuk M.P. Some *Conocybe* species rare or new for Ukraine. 2. Sections *Mixtae* and *Pilosellae*. *Österr. Z. Pilzk.* 2016. **25**. P. 51–67.

Тези доповідей і матеріали конференцій

30. Придюк М.П. Нові дані про нагрунтові гриби Ялтинського гірсько-лісового заповідника. *Еколого-біологічні дослідження на природних та антропогенно-змінених територіях*: Мат. наук. конф. молодих учених (13–16 травня 2002 р., Кривий Ріг). Кривий Ріг, 2002. С. 320–322.

31. Придюк М.П. Гриби родини *Bolbitiaceae* України – історія досліджень та сучасний стан вивченості. *Й. Пачоський та сучасна ботаніка*. Відп. редактор М.Ф. Бойко. Херсон, Айлант, 2004. С. 441–444.
32. Придюк Н.П. Род *Coprinus* в Україні. *Грибы в природных и антропогенных экосистемах: Труды международной конференции, посвященной 100-летию начала работ профессора А.С. Бондарцева в Ботаническом Институте им. В.Л. Комарова РАН (Санкт-Петербург, 24–28 апреля 2005 г.)*. Том 2. СПб, 2005. С. 109–113.
33. Придюк М.П. Нагрунтові макроміцети Мезинського національного природного парку. *Фальцфейнівські читання*. Відп. ред. С.В. Шмалей. Херсон: ПП Вишемирський, 2007. С. 256–259.
34. Придюк Н.П. Базидиальні макроміцети природного заповідника «Медобори» (Тернопольська обл., Україна). *Теоретические и прикладные аспекты рационального использования и воспроизводства недревесной продукции леса: Мат. международной научно-практической конференции (10–12 сентября 2008 г., Гомель, Белоруссия)*. Гомель: Ин-т леса НАН Беларуси, 2008. С. 168–172.
35. Придюк М.П. Рід *Copocybe* Fayod в Україні, *Мат. XIII з'їзду Українського ботанічного товариства (19–23 вересня 2011 р., Львів)*. Львів, 2011. С. 316.
36. Придюк М.П. Нові та рідкісні для України види грибів (родини *Bolbitiaceae* та *Coprinaceae*) з національного природного парку «Вижницький». *Рослинний світ у Червоній книзі України: впровадження Глобальної стратегії збереження рослин: Мат. III міжнар. наук. конф. (4-7 червня 2014 р., м. Львів)*. Львів, 2014. С. 183-187.
37. Придюк М.П. Базидіальні макроміцети національного природного парку «Верховинський». *Регіональні аспекти флористичних і фауністичних досліджень: Мат. 2-ї міжнар. наук.-практ. конф. (24–25 квітня 2015 р., смт Путила)*. Чернівці: Друк Арт, 2015. С. 435–438.
38. Prydiuk M.P. The genus *Pholiotina* in Ukraine. *Biodiversity. Ecology. Adaptation. Evolution: Proceedings of the III International Young scientist conference, dedicated to 100 anniversary from birth of famous Ukrainian lichenologist Maria Makarevych (15–18 May 2007, Odesa, Ukraine)*, Odesa: Pechatniy dom, 2007. P. 97.

Придюк М.П. Гриби родин *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* України: видовий склад, поширення, еволюція. – Рукопис.

Дисертація на здобуття наукового ступеня доктора біологічних наук за спеціальністю 03.00.21 “Мікологія”. – Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України, Київ, 2018.

Дисертація присвячена дослідженню двох близьких у багатьох відношеннях родин порядку Agaricales, а саме *Bolbitiaceae* і *Psathyrellaceae*. Вказані родини є гарним прикладом груп грибів, видовий склад, таксономія та

географія яких на території України (і, значною мірою, у світі) усе ще потребують спеціального вивчення.

В результаті власних зборів, аналізу літературних даних та опрацювання гербарних колекцій в Україні виявлено 62 види родини *Bolbitiaceae* та 93 – *Psathyrellaceae*. Із нинішнього видового складу *Bolbitiaceae* понад 77% були виявлені у нас вперше, а для родини *Psathyrellaceae* ця цифра становить 45%. Новими для нашої країни виявилися роди *Cystoagaricus* та *Mythicomycetes*, а *Coprinopsis pachysperma* var. *tetrasporus* описаний як новий для науки. Показано, що ступінь вивченості грибів обох родин в Україні близький до такого в Польщі, а за їхнім видовим складом наша країна займає досить відособлене положення по відношенню до інших країн Європи.

Досліджені родини відчутно відрізняються складом еколого-трофічних груп. Для *Bolbitiaceae* характерне переважання гумусових сапротрофів (79,6%), а для *Psathyrellaceae* – ксилотрофів (48,4%), копротрофів (22,6%) та гумусових сапротрофів (21,5%). Як наслідок, для *Bolbitiaceae* властива практично однакова представленість в лісових та трав'янистих ценозах, в той час як види родини *Psathyrellaceae* віддають перевагу лісовим угрупованням. За ботаніко-географічними районами України представники обох родин теж розподіляються по-різному. Якщо поширення більшості *Bolbitiaceae* зумовлене переважно зональними кліматичними особливостями, то для *Psathyrellaceae* важливіший склад лісових угруповань, а клімат грає другорядну роль.

Результати географічного аналізу показали, що для родини *Bolbitiaceae* характерне переважання видів, азональних за характером географічних елементів, оскільки її представники в основному є гумусовими сапротрофами і слабо приурочені до певних рослинних зон. У *Psathyrellaceae*, навпаки, більшу вагу мають види зонального неморального геоелемента оскільки серед них переважають ксилотрофи, тісно пов'язані саме з листяними лісами. При цьому в обох родин в Україні переважають види з космополітним або циркумполярними ареалами, що свідчить про міграційний характер їхнього нинішнього видового складу в нашій країні.

Дослідження еволюційних процесів у межах обох родин продемонструвало, що однією з найхарактерніших для еволюції карпофорів *Bolbitiaceae* та *Psathyrellaceae* рис є копріноїдизація, яка поза ними зареєстрована лише у *Agaricaceae*. Це спосіб адаптації до суворих природних умов шляхом екстремального прискорення онтогенезу карпофорів. Судячи з досить локального поширення цього феномену, він стає можливим лише на певному, досить високому ступені еволюційного розвитку агарикоміцетів. Саме копріноїдизація зіграла особливо велику роль в еволюції *Psathyrellaceae*, в той час як для *Bolbitiaceae* дещо важливішою була гастероміцетизація. При цьому шляхи еволюції кожної з родин значною мірою були зумовлені біологічними особливостями їх представників, особливо способом живлення. В межах кожної з них спостерігався розвиток плодових тіл кількох досить чітко окреслених габітуальних типів, причому незалежно один від одного, як наслідок

конвергенції. Кожен тип, очевидно, відображає пристосування до досить чітко окресленого набору екологічних ніш.

Ключові слова: агарикоїдні гриби, *Bolbitiaceae*, *Psathyrellaceae*, Україна, різноманітність, еколого-трофічні групи, еволюційні тренди, гастероміцетизація, копріноїдизація.

Придюк Н.П. Грибы семейств *Bolbitiaceae* и *Psathyrellaceae* Украины: видовой состав, распространение, эволюция. – Рукопись.

Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук по специальности 03.00.21 “Микология”. – Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины, Киев, 2018.

Диссертация посвящена исследованию двух близких во многих отношениях семейств порядка Agaricales, а именно *Bolbitiaceae* и *Psathyrellaceae*. Указанные семейства являются хорошим примером групп грибов, видовой состав, таксономия и география которых на территории Украины (и, в значительной мере, в мире) все еще требует специального изучения.

В результате собственных сборов, анализа литературных данных и обработки гербарных коллекций в Украине обнаружено 62 вида семейства *Bolbitiaceae* и 93 – *Psathyrellaceae*. Из нынешнего видového состава *Bolbitiaceae* более 77% были найдены у нас впервые, а для семейства *Psathyrellaceae* эта цифра составляет 45%. Новыми для нашей страны оказались роды *Cystoagaricus* и *Mythicomycetes*, а *Coprinopsis pachysperma* var. *tetrasporus* был описан как новый для науки. Показано, что степень изученности грибов обеих семейств в Украине близка к таковой в Польше, а за их видовым составом Украина занимает довольно обособленное положение по отношению к другим странам Европы.

Исследованные семейства заметно отличаются составом эколого-трофических групп. Для *Bolbitiaceae* характерно преобладание гумусовых сапротрофов (79,6%), а для *Psathyrellaceae* – ксилотрофов (48,4%), копротрофов (22,6%) и гумусовых сапротрофов (21,5%). Как следствие, для *Bolbitiaceae* характерна практически одинаковая представленность в лесных и травянистых ценозах, в то время как виды *Psathyrellaceae* отдадут предпочтение лесным группировкам. По ботанико-географическим районам Украины представители обеих семейств также распределяются по-разному. Если распространение большинства *Bolbitiaceae* обусловлено преимущественно зональными климатическими особенностями, то для *Psathyrellaceae* важнее состав лесных группировок, а климат играет второстепенную роль.

Результаты географического анализа показали, что для семейства *Bolbitiaceae* характерно преобладание видов азональных по характеру географических элементов, поскольку ее представители в основном являются гумусовыми сапротрофами и слабо приурочены к определенным растительным зонам. У *Psathyrellaceae*, наоборот, большее значение имеют виды именно зонального неморального геоэлемента, поскольку среди них преобладают

ксилотрофы, тесно связанные именно с лиственными лесами. При этом в обеих семействах в Украине доминируют виды с космополитным или циркумполярными ареалами, что свидетельствует о миграционном характере их нынешнего видового состава в нашей стране.

Исследование эволюционных процессов в границах обеих семейств продемонстрировало, что одной из наиболее характерных для эволюции карпофоров *Bolbitiaceae* и *Psathyrellaceae* черт является коприноидизация, которая кроме них зарегистрирована только у *Agaricaceae*. Это способ адаптации к суровым природным условиям путем экстремального ускорения онтогенеза карпофоров. Судя по довольно локальному распространению этого феномена, он стает возможным только на определенной, довольно высокой степени эволюционного развития агарикомицетов. Именно коприноидизация сыграла особенно большую роль в эволюции *Psathyrellaceae*, в то время как для *Bolbitiaceae* несколько важнее была гастеромицетизация. При этом пути эволюции в границах каждого семейства значительной мерой были обусловлены биологическими особенностями их представителей, особенно способом питания. В каждом из семейств наблюдалось развитие плодовых тел нескольких довольно отчетливо очерченных габитуальных типов, причем независимо друг от друга, как следствие конвергенции. Каждый тип, очевидно, отображает приспособление к довольно отчетливо очерченному набору экологических ниш.

Ключевые слова: агарикоидные грибы, *Bolbitiaceae*, *Psathyrellaceae*, Украина, разнообразие, эколого-трофические группы, эволюционные тренды, гастеромицетизация, коприноидизация.

Prydiuk M.P. Mushrooms of the families *Bolbitiaceae* and *Psathyrellaceae* of Ukraine: species composition, distribution, evolution. – Manuscript.

Thesis for Doctor of Science degree in Biology (Dr.Sci.Biol.), specialty 03.00.21 – Mycology. – M.G. Kholodny Institute of Botany of National Academy of Sciences of Ukraine. – Kyiv, 2018.

The dissertation is devoted to investigation of two very close in some respects families of the order Agaricales, namely *Bolbitiaceae* and *Psathyrellaceae*. The indicated families are a good example of the mushroom groups, the species composition, ecology and geography of which still require special research on the territory of Ukraine (and, to a large extent, in the world).

As result of study of own specimens, analysis of published data and treatment of herbarium collections there were found generally 62 species of the family *Bolbitiaceae* and 93 – *Psathyrellaceae* in Ukraine. More than 77% of current species composition of the family *Bolbitiaceae* was found for the first time in our country, and for the family *Psathyrellaceae* this figure is respectively 45%. The genera *Cystoagaricus* and *Mythicomycetes* were collected for the first time in our country, and *Coprinopsis pachysperma* var. *tetrasporus* was described as the new taxon. It has been showed that the degree of study of the mushrooms of both families in Ukraine is

rather close to that in Poland, and by their species composition our country occupies fairly isolated position among other European countries.

Both investigated families noticeably differ by their composition of ecological-trophic groups. There is typical the predominance of humus saprotrophs for *Bolbitiaceae* (79.6%), and among *Psathyrellaceae* prevail wood-rotting mushrooms (48.4%), dung-inhabiting mushrooms (22.6%) and humus saprotrophs (21.5%). As result of this it is characteristic for *Bolbitiaceae* the practically equal distribution in forest and grass plant communities, while the species of the family *Psathyrellaceae* prefer forest communities. The representatives of both families are also distributed differently in the various botanical-geographical regions of Ukraine. While the distribution of the most of *Bolbitiaceae* is conditioned mainly by zonal climatic peculiarities, then for *Psathyrellaceae* the composition of the forest plant communities is more important, and the climate plays the secondary role.

Results of geographical analysis have shown that for the family *Bolbitiaceae* is characteristic the predominance of the species of azonal by their character geographical elements, because its representatives are mainly humus saprotrophs and weakly connected to determinate vegetable zones. At *Psathyrellaceae*, on the contrary, the species of the zonal by its character nemoral element have larger weight, because among them there are prevailing wood-rotting species being closely connected just with broadleaved forests. Simultaneously there are predominating the species with cosmopolitan or circumpolar distribution in Ukraine, that gives evidence of the migration character of the modern species composition of both families in our country.

The study of the evolutionary processes in both families demonstrated, that one of most characteristic for evolution of fruit-bodies of *Bolbitiaceae* and *Psathyrellaceae* features is the coprinoidization, which outside those families is registered only among *Agaricaceae*. It is a way of adaptation to severe natural conditions through the extreme acceleration of the ontogenesis of fruit-bodies. Judging by the rather local distribution of this phenomenon among agaricoid mushrooms it becomes possible only at a certain (and rather high) degree of evolutionary development of agaricomycetes. Just coprinoidization has played especially large role in the evolution of *Psathyrellaceae*, while the gasteromicetization was more important for *Bolbitiaceae*. It is noticeable that the evolutionary paths of each of the families were considerably conditioned by biological peculiarities of their representatives, especially by their nutrition mode. Within every of them the development of fruit-bodies of several rather clearly outlined habitual types was observed, while they appeared independently one of another as result of convergence. The every such type apparently reflects the adaptation to rather clearly outlined set of ecological niches.

Key words: agaricoid mushrooms, *Bolbitiaceae*, *Psathyrellaceae*, Ukraine, diversity, ecological-trophic groups, evolutionary trends, gasteromicetization, coprinoidization.