

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

**ЩЕРБАКОВА ЮЛІЯ ВОЛОДИМИРІВНА**



УДК 582.282(477.85/.86/.87)

**ОПЕРКУЛЯТНІ ДИСКОМІЦЕТИ РОДИНИ РYRONEMATACEAE  
ПОЛОНІНСЬКО-ЧОРНОГІРСЬКИХ КАРПАТ**

03.00.21 – мікологія

Автореферат  
дисертації на здобуття наукового ступеня  
кандидата біологічних наук

Київ – 2019

Дисертацією є рукопис.

Роботу виконано на кафедрі біології рослин Навчально-наукового центру «Інститут біології та медицини» Київського національного університету імені Тараса Шевченка МОН України

**Науковий керівник:** кандидат біологічних наук, доцент  
**Джаган Вероніка Володимирівна,**  
ННЦ «Інститут біології та медицини» Київського національного університету імені Тараса Шевченка, доцент кафедри біології рослин

**Офіційні опоненти:** доктор біологічних наук, старший науковий співробітник  
**Курченко Ірина Миколаївна,**  
Інститут мікробіології і вірусології ім. Д. К. Заболотного НАН України, завідувач відділу фізіології та систематики мікроміцетів

кандидат біологічних наук,  
старший науковий співробітник  
**Круподьорова Тетяна Анатоліївна,**  
ДУ «Інститут харчової біотехнології та геноміки НАН України»,  
старший науковий співробітник лабораторії екстракції рослинної сировини та біоконверсії

Захист відбудеться «18» березня 2019 р. о 10 годині на засіданні спеціалізованої вченої ради Д 26.211.01 Інституту ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України за адресою: 01004, м. Київ, вул. Терещенківська, 2.

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

Автореферат розісланий «15» лютого 2019 р.

Вчений секретар  
спеціалізованої вченої ради,  
канд. біол. наук



С. О. Нипорко

## ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОБОТИ

**Актуальність теми.** Піронемові гриби (Pyrenomataceae) належать до групи оперкулятних дискоміцетів і є найбільшою родиною у класі Pezizomycetes. Її представники надзвичайно різноманітні за будовою плодових тіл, морфологією фертильних та стерильних елементів гіменію, за формою та характером інкрустації аскоспор тощо. Як наслідок, таксони родини важко об'єднати за певною унікальною комбінацією макро- або мікроскопічних характеристик. Саме відсутність чітких синапоморфій зазвичай відображена у багатьох класифікаційних схемах, що включають піронемові таксони. Об'єм родини був і залишається предметом дискусій не одного покоління мікологів. Деякі автори наголошували на монотипності родини (Arpin, 1969; Rifai, 1968), тоді як інші розглядали в її межах від 2 до 82 родів (Corda, 1842; Eckblad, 1968; Jaklitsch, 2016; Kimbrough, 1967, 1989; Kirk et al., 2008; Korf 1972, 1973; Trappe, 1979). З іншого боку, представники родини характеризуються широкою екологічною амплітудою, зростають на різноманітних типах ґрунтів, екскрементах тварин, значна кількість видів першими освоюють ділянки, порушені внаслідок дії пожеж та готують їх до заселення іншими грибами або рослинами, а також беруть участь у процесах ґрунтоутворення, первинних стадіях деструкції деревини та багатьох інших процесах. Отже, піронемові гриби є невід'ємним та надзвичайно важливим компонентом біогеоценозів. В Україні родина Pyrenomataceae представлена 76 видами з 28 родів, що становить близько 10% від її загального об'єму (Акулов та ін., 2010, 2016; Бабенко та ін., 2011; Бобяк, 1907; Бублик, 2017; Гелюта та ін., 2011; Голубцова, 2008; Джаган та ін., 2008, 2009; Зикова, 2011, 2015; Корольова, 2002; Кузуб, 2003; Сміцька, 1975, 1980; Яцюк, 2017; Fungi of Ukraine, 2006). Для багатьох регіонів, включаючи високогір'я Українських Карпат, відомості про склад родини поодинокі, а в окремих випадках – взагалі відсутні; описи деяких видів, наведених у вітчизняних джерелах, не відповідають оригінальним діагнозам та потребують критичного перегляду. Крім того, межі деяких таксонів родини останнім часом зазнали значних змін (Jaklitsch, 2016), тому важливим є уточнення вже існуючих регіональних списків дискоміцетів. Отже, вивчення цієї родини грибів є актуальним і становить значний науковий та практичний інтерес.

**Зв'язок роботи з науковими програмами, планами, темами.** Дисертаційна робота виконувалася у відповідності з планами фундаментальних робіт у межах науково-дослідних тем кафедри біології рослин ННЦ «Інститут біології та медицини» Київського національного університету імені Тараса Шевченка №11BF036-02 «Збереження біорізноманіття та комплексне дослідження стратегій адаптації фіто-, зоо- та віробіоти України з використанням біоінформаційних технологій» (2011-2015 рр.) та №16 КФ036-07 «Інноваційні підходи вирішення проблемних питань різноманітності флори та мікобіоти України» (2016-2019 рр.).

**Мета і завдання дослідження.** Мета роботи – встановити видовий склад оперкулятних дискоміцетів родини Pyrenomataceae Полонинсько-Чорногірських Карпат та провести його всебічний аналіз.

Відповідно до вказаної мети були сформульовані такі **завдання**:

1. Дослідити видовий склад дискоміцетів зазначеної території з подальшим аналізом їх анатомо-морфологічних особливостей та флористичної новизни.

2. Охарактеризувати трофічні групи дискоміцетів на території Полонинсько-Чорногірських Карпат та проаналізувати їхню субстратну приуроченість.

3. Встановити вертикально-зональний розподіл дискоміцетів на дослідженій території та виявити його закономірності.

4. Проаналізувати різноманітність дискоміцетів об'єктів природно-заповідного фонду, розташованих на території досліджень.

5. Виявити критичні у систематичному відношенні таксони дискоміцетів та уточнити їх таксономічні межі, застосовуючи порівняльно-морфологічні та молекулярно-генетичні дослідження.

6. Скласти узагальнений конспект видового складу *Ryugonemataceae* Полонинсько-Чорногірських Карпат.

*Об'єкт дослідження* – оперкулятні дискоміцети родини *Ryugonemataceae* Полонинсько-Чорногірських Карпат.

*Предмет дослідження* – видовий склад, таксономічна структура, морфологія, екологія та особливості поширення дискоміцетів родини *Ryugonemataceae* Полонинсько-Чорногірських Карпат.

*Методи дослідження* – класичні мікологічні (польові дослідження, світлова мікроскопія, методи прижиттєвої таксономії, флористичний аналіз, метод чистих культур) та молекулярно-генетичні.

**Наукова новизна отриманих результатів.** На основі власних та літературних даних складено узагальнений список дискоміцетів родини *Ryugonemataceae* Полонинсько-Чорногірських Карпат, що включає 57 видів та 28 родів. Сорок вісім видів вперше наводяться для території досліджень, з них 39 – для Українських Карпат, а 5 родів та 23 види вперше зареєстровані в Україні. Надано оригінальний опис представника роду *Trichophaea* (*T. aff. woolhopeia*), що, імовірно, є новим для світової мікобіоти видом. Уточнено діагноз *Scutellinia pseudotrechispora*, наведений у літературних джерелах (Schumacher, 1990), встановлено факт біфуркації апексів ексципулярних волосків апотецію. Описи ряду видів доповнені новими даними, отриманими за допомогою прижиттєвої мікроскопії.

Вперше проведено аналіз еколого-субстратних особливостей дискоміцетів родини *Ryugonemataceae* на території Полонинсько-Чорногірських Карпат, виокремлено основні трофічні (сапротрофи, симбіотрофи та біотрофи) та субстратні (карботрофи, копротрофи, ксилотрофи, гумусові та підстилкові сапротрофи) групи. Проведено цілеспрямоване дослідження дискоміцетів постпірогенних ділянок. Досліджено морфологічні характеристики вегетативного міцелію карботрофного дискоміцета *Anthracobia maurilabra* на різних поживних середовищах та вперше отримано його плодоношення в умовах чистої культури. Вперше проаналізовано розподіл дискоміцетів за висотними рослинними поясами регіону досліджень та територіями природно-заповідного фонду, окреслено комплекс монтанних видів.

Вперше отримано та задепоновано у генбанку послідовності ITS1-5.8S-ITS2 регіону кластеру рибосомальних генів для *Anthracobia macrocystis* (MH844571), *A. maurilabra* (MH844570), *Trichophaea gregaria* (MH844568), *T. hemisphaerioides* (MH844567), *T. pseudogregaria* (MH844564) та *T. aff. woolhopeia* (MH844566). З урахуванням сучасних молекулярно-генетичних даних виявлено філогенетичну

гетерогенність всередині роду *Wilcoxina* та підтверджено її для родів *Trichophaea* і *Anthracobia*.

**Практичне значення одержаних результатів.** Результати досліджень є внеском у сучасне розуміння таксономії, біології та екології оперкулятних дискоміцетів родини *Rugonemataceae*. Складені інвентаризаційні списки дискоміцетів передані до адміністрацій об'єктів природно-заповідного фонду Українських Карпат для використання у «Літописах природи». Отримані дані слугують справі збереження біорізноманіття на різних рівнях. Матеріали дисертації можуть бути використані при підготовці чергових випусків «Флори грибів України», отримані фотоматеріали використовуються при підготовці атласів та визначників грибів. Зібрана колекція дискоміцетів нараховує 680 зразків, що зберігаються в гербарії Київського національного університету імені Тараса Шевченка (KWU). Гербарні зразки та фотоматеріали, отримані автором, використовуються при проведенні занять з ботаніки та мікології в ННЦ «Інститут біології та медицини».

**Особистий внесок здобувача.** Дисертація є самостійною науковою працею, у якій висвітлені власні ідеї та розробки, що дозволили вирішити поставлені завдання. Здобувачем здійснено літературний скринінг з метою інформаційного пошуку та оцінки сучасного стану проблематики досліджень, протягом 2009-2018 років проведено польові та лабораторні дослідження. Використані в дисертації ідеї, положення чи гіпотези інших авторів мають відповідні посилання і залучені лише для підкріплення власних ідей. Узагальнення та інтерпретація отриманих даних були проведені із науковим керівником і висвітлені у спільних друкованих працях. Матеріали, опубліковані у співавторстві, містять пропорційний внесок здобувача.

**Апробація результатів дисертації.** Результати дисертаційної роботи доповідалися на засіданнях секції мікології та фітопатології Українського ботанічного товариства в Інституті ботаніки ім. М. Г. Холодного НАНУ (2016-2017 рр.), а також були представлені на міжнародних конференціях молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Ужгород, 2012; Щолкіне, 2013; Полтава, 2015; Луцьк, 2017, Кирилівка, 2018), V та VI міжнародних наукових конференціях «Актуальні проблеми дослідження довкілля» (Суми 2013; 2015), Підсумкових науково-практичних конференціях всеукраїнського конкурсу студентських наукових робіт за галуззю «Біологічні науки» (Запоріжжя, 2012; 2014), Всеукраїнській науково-практичній конференції «Біорізноманіття України в світлі ноосферної концепції академіка В. І. Вернадського» (Полтава, 2013), Всеукраїнській науковій конференції з міжнародною участю «Бессерівські природознавчі студії» (Кременець, 2014), Науковій конференції «Історичні і сучасні аспекти вивчення біоти Карпат» (Львів, 2015), IV Міжнародній конференції «Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих території: реалізація природоохоронних стратегій» (Київ, 2016), Всеукраїнській науково-практичній конференції «Підвищення іміджу природозаповідання» (Кременець, 2016), Міжнародній науково-практичній конференції «Природоохоронні, історико-культурні та екоосвітні аспекти збалансованого розвитку Українських Карпат» (Косів, 2017), IV Міжнародній науково-практичній конференції «Регіональні аспекти флористичних та фауністичних досліджень» (Путило, 2017).

**Публікації.** За темою дисертації опубліковано 27 наукових робіт, що відображають основний зміст дисертаційної роботи. Серед них 8 статей у фахових виданнях, рекомендованих МОН України («Український ботанічний журнал», Вісник Львівського університету. Серія біологічна», «Вісник Київського національного університету ім. Тараса Шевченка, серія: Біологія», «Заповідна справа»), дві статті у міжнародних рецензованих журналах «Nova Hedwigia» та «Czech Mycology», що входять до Scopus, а також 6 статей і 11 тез у матеріалах вітчизняних та міжнародних конференцій і з'їздів.

**Структура та обсяг дисертації.** Дисертація складається зі вступу, 7 розділів, висновків, списку використаних джерел, який містить 342 найменування, та трьох додатків. Загальний обсяг роботи становить 253 сторінки, з них основний зміст викладений на 143 сторінках, ілюстрований 29 рисунками та 21 таблицею. Обсяг додатків – 76 сторінок.

## ОСНОВНИЙ ЗМІСТ РОБОТИ

### ЗАГАЛЬНА ХАРАКТЕРИСТИКА РОДИНИ *Pyronemataceae* ТА СТАН ЇЇ ДОСЛІДЖЕННЯ НА ТЕРИТОРІЇ УКРАЇНИ

**Загальна характеристика та номенклатурна історія родини *Pyronemataceae*.** *Pyronemataceae* є найбільшою та найрізноманітнішою родиною порядку *Pezizales*. Її представники мають, головним чином, помірно-широтне та аркто-альпійське поширення, значна кількість видів приурочені до монтанних регіонів, проте деякі таксони відомі виключно з тропіків. Родина дуже різноманітна як у морфологічному, так і екологічному відношенні. В одному з останніх оглядів аскоміцетів (Jaklitsch et al., 2016) родина розглядається у широкому розумінні (*Pyronemataceae* s.l.) та охоплює 82 роди та 740 видів. Проте зазначається, що в її межах є вісім чітко відокремлених груп таксонів. Отже, родина *Pyronemataceae* потребує подальшої значної таксономічної ревізії, але на даний момент переконливого рішення даної проблеми не існує.

**Стан дослідження родини *Pyronemataceae* в Україні.** Аналіз історії вивчення оперкулятних дискоміцетів родини *Pyronemataceae* засвідчив, що мікологічними дослідженнями було охоплено окремі адміністративні території України, натомість цілісне вивчення грибів цієї таксономічної групи не здійснювалось. Отже, до початку наших досліджень в Україні було зареєстровано 28 родів та 76 видів, що становить близько 10 відсотків від усього різноманіття цієї родини.

**Історія вивчення родини *Pyronemataceae* в Українських Карпатах.** Дотепер цілеспрямованих досліджень родини *Pyronemataceae* в Українських Карпатах не проводилось, в літературних джерелах (Бублик, 2017; Гелюта та ін., 2011; Зикова та ін., 2016; Сміцька, 1975, 1980; *Fungi of Ukraine*, 2006; Pilát, 1940; Yang, Korf, 1985) є відомості щодо поширення 24 видів з 13 родів у межах даного регіону. На території Полонинсько-Чорногірської фізико-географічної області до початку наших досліджень було зареєстровано лише 9 видів (Дудка, Джаган, 2011; Сміцька, 1975; Namysłowski, 1909; Petrak, 1925; Svrcek, 1972, Wróblewski, 1916).

## ПРИРОДНІ УМОВИ РАЙОНУ ДОСЛІДЖЕННЯ

Внутрішні або Полонинсько-Чорногірські Карпати (Полонинсько-Чорногірська фізико-географічна область) є найвищою та найбільш масивною частиною Українських Карпат, яка простягається на 210 км від кордону з Румунією через Чернівецьку, Івано-Франківську та Закарпатську області аж до кордону з Польщею та Словаччиною. Дана територія є найменш освоєною та заселеною частиною Українських Карпат, близько 15% її площі знаходяться під охороною в межах шести об'єктів природно-заповідного фонду (Карпатський біосферний заповідник та НПП «Верховинський», НПП «Черемоський», НПП «Синевир», Карпатський НПП та Ужанський НПП) (Петрова, Третяк, 2003; Фіторізноманіття ..., 2012). Даний регіон становить значний інтерес для проведення наукових досліджень, оскільки характеризується високим різноманіттям рослинності, в тому числі великими масивами територій, які майже не зазнали впливу діяльності людини. Екологічні, едафічні та кліматичні умови Полонинсько-Чорногірських Карпат суттєво відрізняються від інших територій України, що дає підстави прогнозувати величезні перспективи у вивченні видового різноманіття дискосмітетів, зокрема представників родини *Rugonemataceae*, в числі яких, значна кількість видів приурочені до монтанних регіонів.

## МАТЕРІАЛИ ТА МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ

Об'єктом дослідження стали 680 зразків оперкулятних дискосмітетів родини *Rugonemataceae*, які були зібрані під час комплексного дослідження мікобіоти на території Українських Карпат протягом 2010-2016 років. Пріоритетним при проведенні польових робіт був маршрут-експедиційний метод. Камеральна обробка зібраного матеріалу проводилася згідно загальноприйнятих методик мікологічних досліджень (Дудка, Вассер, 1987; Baral, 1992; Huhtinen, 1987).

Міцеліальні культури пірофільних дискосмітетів отримували за стандартним методом (Бухало, 1988; Методы ..., 1982). Морфолого-культуральні особливості досліджували на різних поживних середовищах (КГА, Чапека-Докса, Сусло-агар, за ГОСТ з певними модифікаціями та SNA (Samson et. al, 2004)).

Для деяких зразків було встановлено послідовність ITS1-5.8S-ITS2 регіону кластеру рибосомальних генів. Виділення ДНК проводилося у відповідності зі стандартним СТАВ методом (Doyle, 1991) із незначними змінами (Alvarado et. al, 2012). Ампліфікацію маркерної послідовності проводили з використанням праймерів ITS1 (Gardes, Bruns, 1993) та ITS4 (White et. al, 1990). Секвенування ампліконів здійснене на комерційній основі компанією ALVALAB (Іспанія). Для філогенетичного аналізу було обрано три основні маркери, які традиційно використовуються у філогенії грибів, а саме послідовності великої (LSU) та малої (SSU) субодиниць рибосомальної ДНК, а також послідовності кластеру рибосомальних генів ITS1-5.8S-ITS2 представників родини *Rugonemataceae*, депонованих у генбанку. Реконструкцію філогенетичних дерев здійснено на основі Байєсівського методу з використанням класу алгоритмів Монте-Карло для ланцюгів Маркова з гамма розподілом зваженої моделі (GTR+G+I). Кількість ітерацій для філогенетичних реконструкцій становила 2000000. Філогенія на основі баєсівського аналізу була обчислена з використанням MrBayes 3.2.

Зразки знайдених на території Полонинсько-Чорногірських Карпат видів грибів передані до гербарію кафедри біології рослин ННЦ «Інститут біології та медицини» Київського національного університету імені Тараса Шевченка (KWU).

## АНАЛІЗ ВИДОВОГО СКЛАДУ РОДИНИ PYRONEMATACEAE ПОЛОНИНСЬКО-ЧОРНОГІРСЬКИХ КАРПАТ

**Таксономічна структура.** В результаті власного дослідження на території Полонинсько-Чорногірських Карпат було зареєстровано 55 видів та 27 родів оперкулятних дискоміцетів, що належать до родини Pyronemataceae. Вперше для регіону дослідження наведено 48 видів дискоміцетів, з яких 39 є новими для території Українських Карпат, а 23 види вперше зареєстровані в Україні. Аналіз таксономічної структури показав, що провідним родом виявився рід *Scutellinia* (табл. 1), в межах якого було зареєстровано 15 видів (26% від загальної кількості зареєстрованих таксонів).

Таблиця 1. Таксономічна структура родини Pyronemataceae на території досліджень

Рід	Вид
<i>Aleuria</i>	<i>A. aurantia</i>
<b><i>Aleurina</i>*</b>	<b><i>A. subvirescens</i></b>
<i>Anthracobia</i>	<i>A. maurilabra</i>
<i>Byssonectria</i>	<i>B. fusispora</i> , <i>B. terrestris</i>
<i>Cheilymenia</i>	<i>C. granulata</i> , <i>C. stercorea</i> , <i>C. vitellina</i>
<b><i>Cupulina</i></b>	<b><i>C. ascophanoides</i></b>
<i>Geopora</i>	<b><i>G. cervina</i></b> , <i>G. tenuis</i>
<i>Geopyxis</i>	<i>G. carbonaria</i>
<i>Humaria</i>	<i>H. hemisphaerica</i>
<i>Lamprospora</i>	<b><i>L. dicranellae</i></b>
<i>Leucoscypha</i>	<i>L. leucotricha</i>
<i>Melastiza</i>	<b><i>M. chateri</i></b> , <i>M. flavorubens</i>
<i>Miladina</i>	<i>M. lecithina</i>
<i>Neottiella</i>	<i>N. rutilans</i>
<i>Octospora</i>	<i>O. humosa</i> , <b><i>O. rubens</i></b>
<b><i>Octosporella</i></b>	<b><i>O. jungermanniarum</i></b>
<i>Paratrichophaea</i>	<i>P. boudieri</i>
<i>Pseudombrophila</i>	<b><i>P. theioleuca</i></b>
<i>Pulvinula</i>	<i>P. convexella</i>
<i>Pyronema</i>	<i>P. domesticum</i> , <i>P. omphalodes</i>
<b><i>Ramsbottomia</i></b>	<b><i>R. asperior</i></b> , <b><i>R. crechqueraultii</i></b>
<i>Scutellinia</i>	<i>S. cejpaii</i> , <i>S. crinita</i> , <i>S. crucipila</i> , <i>S. decipiens</i> , <i>S. nigrohirtula</i> , <i>S. olivascens</i> , <i>S. pseudotrechispora</i> , <i>S. scutellata</i> , <i>S. setosa</i> , <i>S. subhirtella</i> , <i>S. superba</i> , <i>S. torrentis</i> , <i>S. trechispora</i> , <i>S. umbrorum</i> , <i>S. vitreola</i>
<b><i>Smardaea</i></b>	<b><i>S. purpurea</i></b>
<i>Sowerbyella</i>	<b><i>S. fagicola</i></b>
<i>Sphaerosporella</i>	<i>S. brunnea</i>
<i>Tarsetta</i>	<i>T. catinus</i> , <i>T. cupularis</i> , <b><i>T. spurcata</i></b>
<i>Tricharina</i>	<i>T. gilva</i> , <b><i>T. ochroleuca</i></b>
<i>Trichophaea</i>	<i>T. gregaria</i> , <b><i>T. hemisphaerioides</i></b> , <i>T. pseudogregaria</i> , <i>T. woolhopeia</i> , <b><i>T. aff. woolhopeia</i></b>
Всього: 28	57

\*Напівжирним шрифтом виділено нові для мікобіоти України таксони



Висока видова репрезентативність даного роду пов'язана, в першу чергу, із загальним об'ємом таксону, а також зі значною кількістю доступних субстратів та різноманітними типами екоотопів, які представлені в межах високогірної частини Українських Карпат. Решта 26 родів характеризувалися значно меншим об'ємом (від 1 до 5 видів) і частотою трапляння.

**Нові для мікобіоти України таксони.** В результаті проведених досліджень список родини *Rugonemataceae* в Україні доповнено 5 родами (рис. 1) та 23 видами (рис. 2, 3). Наводяться коментарі, примітки і зауваження відносно морфологічних та субстратних особливостей цих видів, загального поширення, а також фотографії плодових тіл та мікроструктур. Для *Scutellinia pseudotrechispora* поточнено діагноз, наведений в літературних джерелах, зокрема встановлено факт біфуркації апексів волосків ексципулу, не зазначений раніше у жодному спеціалізованому джерелі.



Рис. 1. Представники нових для мікобіоти України родів: а – *Aleurina subvirescens*, б – *Cupulina ascophanoides*, в – *Octosporella jungermanniarum*, г – *Ramsbottomia asperior*, ґ – *R. crechqueraultii*, ґ – *Smardaea purpurea*. Довжина штриха – 1 мм

***Trichophaea* aff. *woolhopeia*** – потенційно новий для світової мікобіоти вид. На території НПП Синевир нами було виявлено асками представника роду *Trichophaea* (рис. 2), що за комплексом макро- та мікроморфологічних характеристик виявляв деякі риси схожості із *T. woolhopeia*. Проте даний вид зростав у досить незвичних для оперкулятних дискоміцетів умовах, його асками були виявлені на камінні, практично без доступу сонячних променів, що є абсолютно нетиповим не тільки для представників родини *Rugonemataceae*, а і загалом для дискоміцетів.



Рис. 2. Загальний вигляд аском *Trichophaea* aff. *woolhopeia* на каменістому субстраті. Довжина штриха – 10 мм





Рис. 3. Нові для мікобіоти України види: а – *Geopora cervina*, б – *Lamprospora dicranellae*, в – *Melastiza chateri*, г – *Octospora rubens*, ґ – *Pseudombrophila theioleuca*, ґ – *Scutellinia crinita*, е – *S. crucipila*, є – *S. pseudotrechispora*, ж – *S. subhirtella*, з – *S. superba*, и – *S. torrentis*, і – *S. vitreola*, і – *Sowerbyella fagicola*, ґ – *Tarzettia spurcata*, к – *Tricharina ochroleuca*, л – *Trichophaea hemisphaerioides*. Довжина штриха – 1 мм

В результаті анатомо-морфологічного дослідження створено оригінальний діагноз даного представника та проведено порівняння морфологічних ознак *Trichophaea* aff. *woolhopeia* та *T. woolhopeia*. В подальшому було отримано сіквенс дослідженого зразка (MH844566). Пошук у NCBI на основі megablast алгоритму із

виключенням метагеномних сіквенсів показав, що отримана нами послідовність унікальна і не є ідентичною до жодного ідентифікованого виду. Найбільш подібними до даного сіквенсу виявились кілька послідовностей *Trichophaea woolhopeia*. Узагальнюючи отримані результати можна припустити, що досліджений нами зразок є новим для світової мікобіоти видом, проте дане питання потребує подальшого вивчення.

**Рідкісні та маловідомі для України види.** Наведено відомості про 18 видів, поширення яких в Україні обмежене лише одним або кількома локалітетами. Тридцять чотири зареєстрованих на території Полонинсько-Чорногірських Карпат види мають певний созологічний статус та занесені до Червоних списків різних країн Європи, проте жоден з них не зазначений у регіональних червоних списках нашої країни. З числа їх *Scutellinia pseudotrechispora* та *Paratrichophaea boudieri* занесені у «Global Sampled Red List Index of Ascomycota» (<http://www.cybertruffle.org.uk/redlidat/index.htm>).

**Порівняльний аналіз видового складу родини Рунематасеє Полонинсько-Чорногірських Карпат та інших регіонів України.** Полонинсько-Чорногірські Карпати характеризуються досить унікальним видовим складом дискоміцетів у порівнянні з іншими регіонами України, коефіцієнти подібності Кульчинського (у модифікації С. П. Жукова (1998)) варіюють від 0,34 до 0,56. Вертикальна зональність, кліматичні особливості, ґрунтові та гідрологічні умови високогір'я Українських Карпат зумовлюють формування різноманітних екотопів, з якими тісно пов'язані видовий склад та продуктивність екосистем. Крім того, на дослідженій території було зареєстровано 5 родів та 18 видів, що не наводились для жодного іншого природно-географічного регіону України. Встановлено, що найбільш подібними за видовим складом до Полонинсько-Чорногірських Карпат виявились Ростоцько-Опільські ліси ( $C_k = 0,56$ ) та Західне Полісся України ( $C_k = 0,50$ ).

Узагальнюючи отримані дані, на сьогодні родина Рунематасеє представлена на території Полонинсько-Чорногірських Карпат 57 видами, в Українських Карпатах 63 видами, а в Україні – 97 видами. Отже, нам вдалося збільшити кількість відомих на сьогодні видів родини Рунематасеє дослідженої території в понад шість разів, для Українських Карпат – практично у три рази та майже на чверть для України.

## **ОСОБЛИВОСТІ ЕКОЛОГІЇ ТА ПОШИРЕННЯ ПРЕДСТАВНИКІВ РОДИНИ РУНОМАТАСЕАЄ НА ТЕРИТОРІЇ ПОЛОНИНСЬКО- ЧОРНОГІРСЬКИХ КАРПАТ**

**Основні трофічні та субстратні групи дискоміцетів.** На основі аналізу літературних даних та власних спостережень виявлені таксони було розподілено в межах трьох трофічних груп – сапротрофів, симбіотрофів та біотрофів. Переважали на дослідженій території сапротрофи (70% від загальної кількості зареєстрованих видів), що обумовлено сприятливими едафічними умовами та наявністю значної кількості відмерлої деревини. Значно меншою кількістю видів представлені симбіотрофи (21%), що в більшості випадків були асоційовані з *Picea abies*, *Fagus sylvatica* та *Abies alba*. Для біотрофів виявлена найменша кількість видів (9%), всі

вони зростали в асоціації з мохоподібними. Сапротрофний блок представлений 5 субстратними групами. Зокрема, це гумусові сапротрофи (22 види), карботрофи (13 видів), що приурочені до постпірогенних ділянок різного віку, копротрофи (4 види), які відмічалися на екскрементах тварин, ксилотрофи (11 видів), що в основному зростали на деревині ялини, бука та ялиці, а також 5 видів були віднесені до групи підстилкових сапротрофів, які зростали на опалих гілочках, плісках бука та шишках ялини.

**Дискоміцети постпірогенних ділянок.** При дослідженні дискміцетів на невеликих за площею ділянках порушеної вогнем поверхні, які є залишками вогнищ, було відмічено 13 сапротрофних, 4 симбіотрофних та 1 біотрофний вид, асоційований з пірофітним мохом *Ceratodon purpureus*. Оскільки пірофільні гриби є надзвичайно важливою групою організмів у перебігу постпірогенних сукцесійних процесів, отримання їхньої біомаси для подальшого внесення у трансформовані внаслідок дії вогню екосистеми та прискорення процесів їх відновлення є актуальним. З огляду на це, нами було отримано чисту культуру пірофільного гриба *Anthracobia maurilabra* та вперше отримано його плодоношення на агаризованому картопляно-глюкозному середовищі.

**Розподіл виявлених таксонів за висотними рослинними поясами.** Найбільшим видовим різноманіттям дискміцетів родини *Ryongemataceae* представлені ялинові (смерекові) ліси та мішані хвойно-широколистяні, що пов'язано із значною кількістю доступних для дискміцетів субстратів в цих зонах. Ці зони виявились досить подібними і за видовим складом (18 таксонів виявились спільними). Виокремлено комплекс видів, приурочених до гірських регіонів, які зазвичай відносять до категорії монтанних. Це такі види, як *Cupulina ascophanoides*, *Lamprospora dicranellae*, *Ramsbottomia crechqueraultii*, *Scutellinia pseudotrechispora*, *S. superba*, *S. torrentis*, *Smardaea purpurea*, *Octospora rubens*, *Octosporaella jungermanniarum* та *Tricharina ochroleuca*. У верхню межу розподілу родини, пояси криволісся та субальпіки, потрапили не монтанні види, а представники, що є типовими для рівнинних територій, отже, вони здатні витримувати високий рівень ультрафіолетового опромінення та досить посушливі умови карпатських полонин.

## **РІЗНОМАНІТТЯ РОДИНИ RYONGEMATACEAE НА ТЕРИТОРІЇ ОБ'ЄКТІВ ПРИРОДНО-ЗАПОВІДНОГО ФОНДУ ПОЛОНІНСЬКО- ЧОРНОГІРСЬКИХ КАРПАТ**

Дослідження видового складу та поширення дискміцетів родини *Ryongemataceae* у Полонинсько-Чорногірських Карпатах проводились в основному на територіях Свидовецького, Чорногірського та Угольсько-Широколужанського заповідних масивів Карпатського біосферного заповідника (КБЗ), Ужанського НПП, НПП «Синевир», НПП «Черемоський» та Карпатського НПП.

Найбільше видове різноманіття дискміцетів родини *Ryongemataceae* було відмічене у КБЗ, який охоплює майже всі висотні рослинні пояси, представлені в Українських Карпатах, а його територія характеризується різними кліматичними умовами та великою кількістю доступних субстратів для утворення плодоношення дискміцетів саме даної групи. Знайдені тут *Aleurina subvirescens*, *Octospora*



*rubens*, *Octosporaella jungermanniarum*, *Scutellinia crinita*, *S. crucipila*, *S. pseudotrechispora*, *S. torrentis*, *S. vitreola*, *Sowerbyella fagicola*, *Tarzetta spurcata* та *Trichophaea hemisphaerioides* були вперше зареєстровані на території України. Найбільшою частотою трапляння (фонові види) на даній території характеризувалися *Humaria hemisphaerica*, *Pulvinula convexella*, *Ramsbottomia asperior*, *Scutellinia crinita* і *Trichophaea gregaria*. Серед рідкісних та маловідомих для території України видів тут були відмічені місцезростання *Octospora humosa*, *Scutellinia olivascens*, *S. setosa*, *Trichophaea pseudogregaria*. *Cheilymenia vitellina* та *Leucoscypha leucotricha*. Лише на даній території було зареєстровано локалітет *Scutellinia pseudotrechispora* – рідкісного для світової мікобіоти виду. Загалом, враховуючи літературні дані (Акулов, 2016; Pilat, 1940; Svrček, 1976; Velenovský, 1939; Yang, Korf, 1985), об'єм дослідженої родини на території КБЗ на сьогодні представлений 21 родом та 39 видами.

Відомості про різноманіття піронемових дискоміцетів НПП «Синевир» було доповнено 3 родами та 11 видами, серед яких вперше для території України відмічено *Pseudombrophila theioleica*, *Ramsbottomia crechqueraultii*, *Scutellinia superba* та *Trichophaea* aff. *woolhopeia*. Крім того, тут було виявлено третій локалітет *Ramsbottomia asperior* на території України, а також відмічено рідкісні для мікобіоти нашої країни види роду *Scutellinia*, а саме *S. decipiens* та *S. olivascens*. Отже, на сьогодні родина Pyronemataceae на території НПП «Синевир» представлена 5 родами та 14 видами.

Було вперше здійснено дослідження видового складу дискоміцетів НПП «Черемоський». На території парку зареєстровано 7 родів та 14 видів, що належать до родини Pyronemataceae. Два види, *Cupulina ascophanoides* та *Tricharina ochroleuca*, виявились новими для мікобіоти України, а також відмічені нові місцезростання *Melastiza chateri*, *Scutellinia torrentis*, *Trichophaea hemisphaerioides*. Крім того, було зареєстроване друге місцезростання на території України рідкісного для світової мікобіоти виду – *Paratrachophaea boudieri*. Вперше для території Українських Карпат було виявлено *Tarzetta catinus*. Серед рідкісних та маловідомих для нашої країни видів тут були відмічені місцезростання *T. pseudogregaria*.

Відомості про різноманіття родини Pyronemataceae Карпатського НПП було доповнено 3 родами та 5 видами (*Geopyxis carbonaria*, *Pyronema domesticum*, *Scutellinia crinita*, *Trichophaea gregaria*, *T. hemisphaerioides*), що є типовими для Українських Карпат. Із найбільшою частотою трапляння на території парку реєструвався лише один вид – *Trichophaea gregaria*, всі інші відмічені види характеризувалися поодинокими знахідками. Отже, на сьогодні родина Pyronemataceae на території Карпатського НПП, з урахуванням літературних даних (Смицкая, 1980; Fungi of Ukraine, 2006; Namysłowski, 1909, 1914; Petrak, 1925; Wróblewski, 1916), представлена 7 родами та 10 видами.

Таксономічний список родини Pyronemataceae Ужанського НПП було доповнено 4 родами та 7 видами. Фоновим видом на даній території виявився *Humaria hemisphaerica*, відомості про інших представників поки що обмежуються поодинокими знахідками. Також варто зазначити, що в Ужанському НПП нами було відмічене нове місцезростання *Scutellinia subhirtella*, інші види виявились

типovими для карпатського регіону. Отже, родина Pyrenomataceae в Ужанському НПП, враховуючи літературні дані (Fungi of Ukraine, 2006), на сьогодні представлена 5 родами та 9 видами.

### МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧНІ МЕТОДИ ДОСЛІДЖЕНЬ ЯК ДОДАТКОВИЙ КРИТЕРІЙ У ТАКСОНОМІЇ ДИСКОМІЦЕТІВ

Рід *Trichophaea* є складним у таксономічному відношенні, на сьогодні немає єдиної думки щодо розуміння об'єму даного роду, що пояснюється відсутністю чітких розмежувальних ознак між його видами. Ми вирішили переглянути існуючі дані, доповнивши їх власними результатами анатомо-морфологічних та молекулярно-генетичних досліджень.

У результаті аналізу отриманих філогенетичних конструктів було підтверджено філогенетичну гетерогенність всередині роду *Trichophaea* (Perry, 2007), та встановлено, що його представники потрапляють у дві стійкі філогенетично віддалені клади (групи ATS та TW, представлені на рис. 4).

У групі *Anthracobia-Trichophaea-Sphaerosporella* (група ATS), яка представляє собою окрему кладу, виділяються три кластери (рис. 4). До першого потрапляють більшість представників роду *Anthracobia*, для яких характерні аскоми оранжєвих відтінків. До другого – *A. rehmii*, що утворює стійку відокремлену кладу та відрізняється від інших представників переважанням блідо-коричневих відтінків у забарвленні плодових тіл, веретеноподібними аскоспорами і, зазвичай, загостреними на верхівках ексципулярними волосками часто із потовщеною бульбоподібною основою (морфологія волосків наближає цей вид до роду *Trichophaea*). До третього кластера потрапляють *Anthracobia subatra*, *Trichophaea woolhopeia*, *T. aff. woolhopeia*, *T. abundans*, *T. minuta*, *T. saccata*, *Sphaerosporella brunnea* та *S. hinnulea*. Варто також зазначити, що єдиною сталою ознакою для всіх досліджених представників *Anthracobia-Trichophaea-Sphaerosporella*-групи є поява тілець де Барі у регідратованих аскоспорах.

Щодо другої групи таксонів, до яких потрапляють представники родів *Trichophaea*, та *Wilcoxina* (група TW), то в ній спостерігається відокремлена кладу *Trichophaea-Wilcoxina*, до якої належать *T. gregaria*, *T. hybrida*, *T. pseudogregaria* та представники роду *Wilcoxina*, а також *T. hemisphaerioides* та *T. flavobrunnea*, положення яких поки що залишається не зрозумілим. Рід *Wilcoxina* утворює два стійкі кластери *Wilcoxina mikolae* та *W. rehmii*, які, імовірно, є комплексами видів. Окремий кластер, близькоспоріднений із *Wilcoxina mikolae*, утворюють *Trichophaea gregaria*, *T. hybrida* та *T. pseudogregaria*. Ці види характеризуються вузько- або витягнуто-еліпсоїдними бородавчастими аскоспорами, інкрустація яких добре помітна у світловому мікроскопі. Окрему групу утворюють *T. hemisphaerioides* та *T. flavobrunnea*, ці два види значно відрізняються як за морфологічними, так і за екологічними характеристиками. Єдиний представник *Trichophaea* s.l. з гладеньким периспорієм аскоспор, *T. flavobrunnea*, не потрапив до *Anthracobia-Trichophaea-Sphaerosporella*-клади, що деякою мірою спростовує гіпотезу Б. Перрі зі співавторами (2007)–щодо спорідненості гладенько-спорових представників роду *Trichophaea* s.str.

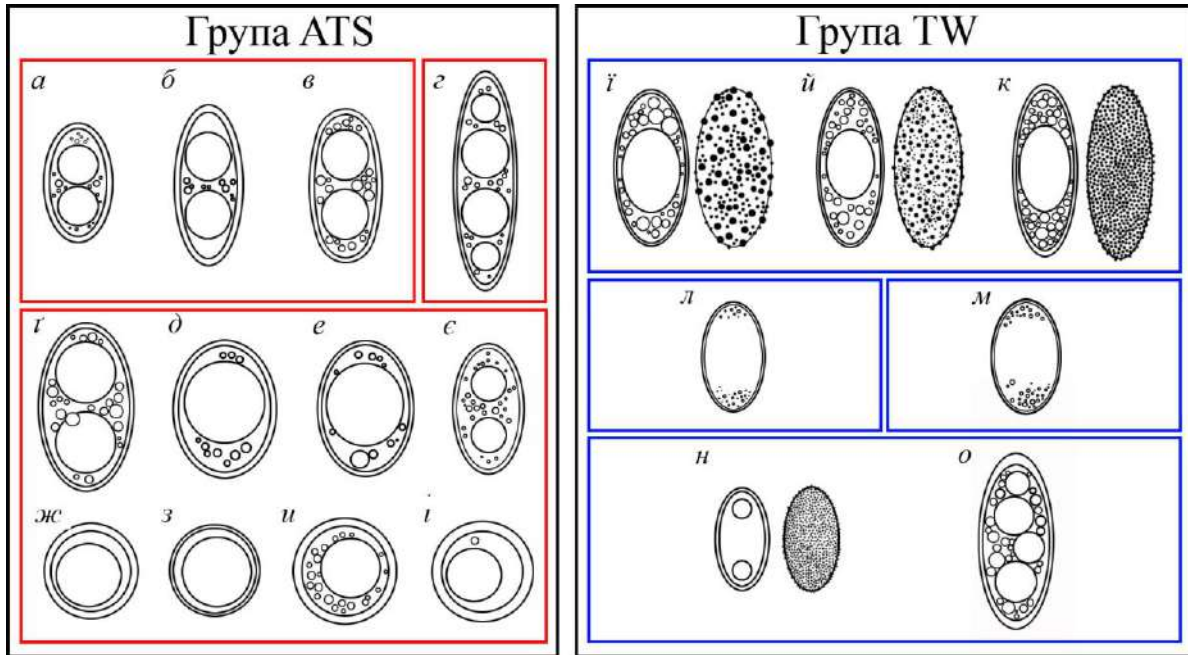


Рис. 4. Аскоспори: а – *Anthracobia macrocystis*, б – *A. maurilabra*, в – *A. tristis*, г – *A. rehmi*, д – *A. subatra*, е – *Trichophaea woolhopeia*, ж – *T. aff. woolhopeia*, з – *T. abundans*, и – *T. minuta*, к – *T. saccata*, л – *Sphaerosporella brunnea*, м – *S. hinnulea*, н – *T. gregaria*, о – *T. hybrida*, п – *T. pseudogregaria*, р – *Wilcoxina mikolae*, с – *W. rehmi*, т – *T. hemisphaerioides*, у – *T. flavobrunnea*. Умовні позначення: ATS – *Anthracobia-Trichophaea-Sphaerosporella*-група, TW – *Trichophaea-Wilcoxina*-група

У результаті аналізу філогенетичних взаємовідносин роду *Trichophaea* та близьких до нього таксонів за трьома генетичними маркерами рибосомального кластеру генів ядерної ДНК (ITS1-5.8S-ITS2, LSU та SSU) виявлено філогенетичну неоднорідність всередині роду *Wilcoxina*, та підтверджено гетерогенність родів *Trichophaea* та *Anthracobia*. Проте, для остаточного таксономічного рішення ще недостатньо даних, а тому подальше дослідження передбачає розширення вибірки та здійснення аналізу з використанням додаткових генетичних маркерів, таких як, наприклад, послідовності мітохондріальної ДНК.

## ВИСНОВКИ

Узагальнено та систематизовано відомості про різноманіття, екологію та поширення оперкулятних дискоміцетів родини *Ryongemataceae* на території Полонинсько-Чорногірських Карпат.

1. В результаті проведених досліджень встановлено, що родина *Ryongemataceae* на території Полонинсько-Чорногірських Карпат представлена 57 видами та 28 родами. З числа ідентифікованих видів 48 виявились новими для території досліджень.

2. Вперше для території Українських Карпат наводиться 39 видів дискоміцетів, а список родини *Ryongemataceae* в Україні поповнено 5 родами (*Aleurina*, *Cupulina*, *Octosporella*, *Ramsbottomia*, *Smardaea*) та 23 видами (*Aleurina subvirescens*, *Cupulina ascophanoides*, *Geopora cervina*, *Lamprospora dicranellae*, *Melastiza chateri*, *Octospora rubens*, *Octosporella jungermanniarum*, *Pseudombrophila theioleuca*, *Ramsbottomia asperior*, *R. crechqueraultii*, *Scutellinia crinita*, *S. crucipila*, *S. pseudotrechispora*, *S. subhirtella*, *S. superba*, *S. torrentis*, *S. vitreola*, *Smardaea*

*purpurea*, *Sowerbyella fagicola*, *Tarzetta spurcata*, *Tricharina ochroleuca*, *Trichophaea hemisphaerioides* та *T. aff. woolhopeia*). Отже, родина Рунематасеае в Українських Карпатах на сьогодні представлена 63 видами, а в Україні – 97 видами.

3. Найбільшим за кількістю видів родом виявився *Scutellinia* (15 видів, 26% від загальної кількості зареєстрованих видів), висока видова представленість якого пов'язана із загальним об'ємом таксону, значною кількістю доступних субстратів та різноманітними типами екоотопів, які представлені в межах високогірної частини Українських Карпат. Для виду *S. pseudotrechispora* уточнено діагноз, наведений в літературних джерелах, зокрема, встановлено факт біфуркації апексів ексципулярних волосків апотецію, що може використовуватись як додатковий морфологічний критерій при визначенні видів роду *Scutellinia*.

4. Надано оригінальний опис представника роду *Trichophaea* (*T. aff. woolhopeia*), який, за результатами анатомо-морфологічного та молекулярно-генетичного досліджень, імовірно, є новим для світової мікобіоти видом.

5. Виявлені дискоміцети розподілені в межах трофічних груп сапротрофів (40 видів), симбіотрофів (12) та біотрофів (5). Сапротрофи представлені 5 субстратними групами: гумусові (22 види), карботрофи (13), ксилотрофи (11), копротрофи (4), підстилкові (5). Переважання гумусових сапротрофів цілком узгоджується із стратегією живлення представників родини Рунематасеае, серед яких більшість спеціалізовані до лісових ґрунтів.

6. Проведено спеціалізовані дослідження пірофільних дискоміцетів, виявлено 18 видів, приурочених до порушених вогнем ділянок. Значна кількість пірофільних таксонів може свідчити про зростаюче антропогенне навантаження на природні екосистеми Українських Карпат. Уперше отримано плодоношення облігатного пірофіла *Anthracobia maurilabra* в умовах чистої культури.

7. Розподіл дискоміцетів за висотними рослинними поясами показав, що найбільшим видовим різноманіттям представлені ялинові та мішані хвойно-широколистяні ліси. Окреслено комплекс монтанних видів (*Cupulina ascophanoides*, *Lamprospora dicranellae*, *Ramsbottomia crechqueraultii*, *Scutellinia pseudotrechispora*, *S. superba*, *S. torrentis*, *Smardaea purpurea*, *Octospora rubens*, *Octosporaella jungermanniarum* та *Tricharina ochroleuca*), зареєстрованих в Українських Карпатах. У верхню межу розподілу родини, пояси криволісся та субальпіки, потрапили не монтанні види, а представники, що найчастіше були асоційовані з мохоподібними, екскрементами тварин чи зростали на постпірогенних ділянках, та є типовими для рівнинних територій.

8. Встановлено видове різноманіття дискоміцетів родини Рунематасеае на територіях природно-заповідного фонду Полонинсько-Чорногірських Карпат. Найбільшу кількість (39 видів) виявлено на території Карпатського біосферного заповідника, основні масиви якого охоплюють майже всі висотні рослинні пояси Українських Карпат і характеризуються різними кліматичними умовами та великою кількістю доступних субстратів для утворення плодоношення дискоміцетів. Досить бідний видовий склад Ужанського НПП та Угольсько-Широколужанського масиву КБЗ обумовлений переважанням букових лісів із стійким та спеціалізованим видовим складом дискоміцетів.



9. В результаті анатомо-морфологічних та молекулярно-генетичних досліджень переглянуто таксономічні межі роду *Trichophaea* та філогенетично близьких до нього таксонів. Аналіз філогенетичних взаємовідносин операційних таксономічних одиниць за трьома генетичними маркерами рибосомального кластеру ядерної ДНК (ITS1-5.8S-ITS2, LSU та SSU) показав філогенетичну гетерогенність всередині роду *Wilcoxina*, та підтвердив неоднорідність родів *Trichophaea* та *Anthracobia*. Отримані дані узгоджуються з морфологічними характеристиками досліджених таксонів, зокрема за структурою аскоспор.

## СПИСОК ОПУБЛІКОВАНИХ ПРАЦЬ ЗА ТЕМОЮ ДИСЕРТАЦІЇ

### Статті в іноземних рецензованих журналах, що індексуються Scopus та Web of Science

1. Dzhagan V. *Hydnotrya bailii* Soehner (Ascomycota, Pezizales), a new hypogeous fungus for the Ukraine / V. Dzhagan, P. Alvarado, Yu. Shcherbakova // *Nova Hedwigia*. – 2015. – Vol. 100. – №1 2. – P. 259-263.
2. Lytvynenko Y. I. Dung-inhabiting ascomycetes from the Ukrainian Carpathians / Y. I. Lytvynenko, V. V. Dzhagan, I. V. Topchii, Yu. V. Shcherbakova // *Czech Mycol.* – 2018. – Vol. 70, №2. – P. 145-167.

### Статті, що входять до фахових видань України

3. Джаган В. В. Нові для України види сумчастих грибів (Ascomycota) зі Свидовецького масиву Карпатського біосферного заповідника / В. В. Джаган, Ю. В. Щербакова // *Укр. ботан. журн.* – 2012. – Т. 69, №5. – С. 721-728.
4. Щербакова Ю. В. Ранньолітні гриби Свидовецького масиву Карпатського біосферного заповідника / Ю. В. Щербакова, В. В. Джаган // *Вісн. КНУ ім. Тараса Шевченка, серія: Біологія.* – 2012. – №61. – С. 12-15.
5. Dzhagan V. V. New for Ukraine species of *Scutellinia* (Pyronemataceae, Pezizales) from the Svydovets mountain range (Carpathian biosphere reserve) / V. V. Dzhagan, Yu. V. Scherbakova // *Укр. ботан. журн.* – 2013. – Т. 70, №3. – С. 405-410.
6. Щербакова Ю. Карботрофні дискоміцети Українських Карпат / Ю. Щербакова, В. Джаган // *Вісн. Львів. ун-ту. Серія: біологічна.* – 2013. – №63. – С. 118-126.
7. Щербакова Ю. В. Інвентаризація видового складу грибів та грибоподібних організмів національного природного парку Кременецькі гори (2013–2014) / Ю. В. Щербакова, Д. О. Бороменський, В. В. Джаган // *Заповідна справа.* – 2015. – №1(21). – С. 43-46.
8. Щербакова Ю. Перші відомості про гриби та грибоподібні організми природного заповідника Древянський / Ю. Щербакова, В. Джаган // *Вісн. КНУ ім. Тараса Шевченка, серія: Біологія.* – 2015. – Т. 70, №2. – С. 27-29.
9. Shcherbakova Yu. V. *Scutellinia torrentis* (Pyronemataceae, Pezizales), a new for Ukraine species from Carpathian biosphere reserve / Shcherbakova Yu. V., V. V. Dzhagan // *Укр. ботан. журн.* – 2015. – Т. 72, №1. – С. 50-54.
10. Щербакова Ю. В. Перші знахідки в Україні *Thecotheus rivicola* (Ascobolaceae) / Ю. В. Щербакова, В. В. Джаган, М. О. Зикова, Д. О. Бороменський, О. С. Коломоєць // *Укр. ботан. журн.* – 2017. – Т. 74, №3. – С. 288-292.

### Тези доповідей та матеріали конференцій

11. Щербакова Ю. В. Гриби основних рослинних угруповань північного макросхилу Свидовця (Українські Карпати) / Ю. В. Щербакова, В. В. Джаган // Матеріали міжнародної конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Ужгород, 19-23 вересня, 2012). – Ужгород : Видавництво ФОП Бреза А. Е., 2012. – С. 57-58.
12. Щербакова Ю. В. Мікобіота Свидовецького заповідного масиву Карпатського біосферного заповідника / Ю. В. Щербакова // Збірник тез підсумкової науково-практичної конференції всеукраїнського конкурсу студентських наукових робіт за галуззю «Біологічні науки» (Запоріжжя, 13-16 березня, 2012). – Запоріжжя : ЗНУ, 2012. – С. 123-124.
13. Щербакова Ю. В. Карботрофні дискоміцети Українських Карпат / Ю. В. Щербакова, В. В. Джаган // Матеріали міжнародної конференції молодих учених (Щолкіне, 18-22 червня, 2013). – Київ : Фітосоціоцентр, 2013. – С. 58-59.
14. Щербакова Ю. В. Новые местонахождения редких видов дискомицетов (Rugonemataceae) с территории Украины / Ю. В. Щербакова, В. В. Джаган // Сборник статей II международной научно-практической конференции «Актуальные проблемы изучения и сохранения фито- и микобиоты» (Минск, 12-14 ноября, 2013). – Минск : Изд. Центр БГУ, 2013. – С. 128-130.
15. Щербакова Ю. В. Видове різноманіття роду *Scutellinia* (Cooke) Lambotte в Українських Карпатах / Ю. В. Щербакова, В. В. Джаган // Матеріали всеукраїнської науково-практичної конференції «Біорізноманіття України в світлі ноосферної концепції академіка В.І. Вернадського» (Полтава, 18-19 квітня, 2013). Полтава : Астроя, 2013. – С. 130-133.
16. Щербакова Ю. В. Бріотрофні дискоміцети з території Українських Карпат / Ю. В. Щербакова, В. В. Джаган // Матеріали V міжнародної наукової конференції «Актуальні проблеми дослідження довкілля» (Суми, 23-25 травня, 2013). – Суми : СумДПУ ім. А. С. Макаренка, 2013. – С. 296-300.
17. Горун А. А. Гіпогейні макроміцети України / А. А. Горун, Ю. В. Щербакова // Збірник тез підсумкової науково-практичної конференції всеукраїнського конкурсу студентських наукових робіт за галуззю «Біологічні науки» (Запоріжжя, 12-14 березня, 2014). – Запоріжжя : ЗНУ, 2014. – С. 17-18.
18. Коломоець О. С. Попередні відомості про різноманіття мікобіоти НПП «Кременецькі гори» / О. С. Коломоець, Л. В. Регеда, Ю. В. Щербакова, В. В. Джаган // Збірник тез всеукраїнської наукової конференції з міжнародною участю «Бессерівські природознавчі студії» (Кременець, 1-3 жовтня, 2014). – Кременець : ВЦ КОГП, 2014. – С. 98-99.
19. Бороменський Д. Мікобіота національного природного парку «Кременецькі гори» / Д. Бороменський, О. Коломоець, Л. Регеда, Ю. Щербакова, В. Джаган // Збірник наукових праць VI міжнародної наукової конференції «Актуальні проблеми дослідження довкілля» (Суми, 20-22 травня, 2015). – Т. 1. – Суми : СумДПУ імені А.С. Макаренка, 2015. – С. 11-16.
20. Щербакова Ю. Використання методів молекулярно-генетичного аналізу для ідентифікації проблемних таксонів та підтвердження видового статусу

- Hydnotrya bailii* Soehner / Ю. Щербакова, В. Джаган // Збірник наукових праць VI міжнародної наукової конференції «Актуальні проблеми дослідження довкілля» (Суми, 20-22 травня, 2015). – Т. 1. – Суми : СумДПУ імені А.С.Макаренка, 2015. – С. 128-133.
21. Щербакова Ю. Попередні відомості про різноманіття родини *Rugonemataceae* Corda в Українських Карпатах / Ю. Щербакова, В. Джаган // Матеріали наукової конференції «Історичні і сучасні аспекти вивчення біоти Карпат» (Львів, 26-30 липня, 2015). – Львів : Львівський національний університет імені Івана Франка, 2015. – С. 67-68.
  22. Щербакова Ю. В. Перші відомості про мікобіоту Древланського природного заповідника / Ю. В. Щербакова, В. В. Джаган // Матеріали міжнародної конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Полтава, 15–20 вересня, 2015). – Полтава, 2015. – С. 38.
  23. Джаган В. В. Знахідка рідкісного гіпогейного гриба *Hydnotrya bailii* (Ascomycota, Pezizales) на території України / В. В. Джаган, Ю. В. Щербакова // Матеріали IV Міжнародної конференції «Рідкісні рослини і гриби України та прилеглих території: реалізація природоохоронних стратегій» (Київ, 16-20 травня, 2016). – Київ: Паливода А. В., 2016. – С. 184-185.
  24. Блащак І. О. Перші відомості про різноманіття дискосмітетів національного природного парку «Черемоський» / І. О. Блащак, Ю. В. Щербакова, В. В. Джаган // Матеріали IV міжнародної науково-практичної конференції «Регіональні аспекти флористичних та фауністичних досліджень» (Путила, 28-29 квітня, 2017). – Чернівці : «Друк Арт», 2017. – С. 184-185.
  25. Снежик А. І. Знахідка рідкісного дискосміцета *Peziza saniosa* Schrad. в Україні / А. І. Снежик, Ю. В. Щербакова, В. В. Джаган // Матеріали міжнародної конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Луцьк, 5-10 вересня, 2017). – Луцьк : Вежа-Друк, 2017. – С. 18.
  26. Dzhagan V. New records of *Tuber* species (Pezizales, Ascomycota) in the Ukrainian Carpathians / V. Dzhagan, Y. Shcherbakova // *Studia universitatis Babeş-Bolyai, Biologia*. – 2017. – Vol. 62, Sp. Iss. – P. 107-108.
  27. Атаманчук А. Р. *Tricharina gilva* (Boud. ex Cooke) Eckblad в Україні: поширення та екологія / А. Р. Атаманчук, Ю. В. Щербакова, В. В. Джаган, М. О. Зикова // Матеріали міжнародної конференції молодих учених «Актуальні проблеми ботаніки та екології» (Кирилівка, 2-5 вересня, 2018). – Київ, 2018. – С. 9.

**Щербакова Ю. В. Оперкулятні дискосміцети родини *Rugonemataceae* Полонинсько-Чорногірських Карпат. – Рукопис.**

Дисертація на здобуття наукового ступеня кандидата біологічних наук (доктора філософії) за спеціальністю 03.00.21 – мікологія. – Інститут ботаніки ім. М. Г. Холодного НАН України, Київ, 2019.

У дисертаційній роботі досліджено видовий склад, систематичну структуру, морфологію, екологічні особливості та поширення дискосмітетів родини *Rugonemataceae* Полонинсько-Чорногірських Карпат.

У результаті власного дослідження на території Полонинсько-Чорногірських Карпат було зареєстровано 55 видів з 27 родів, що належать до родини

Ryugonemataceae. Вперше для регіону дослідження наведено 48 видів дискоміцетів, з яких 39 є новими для території Українських Карпат, а 5 родів та 23 види вперше зареєстровані в Україні. Виявлено представника роду *Trichophaea*, який, з огляду на анатомо-морфологічні та екологічні особливості, а також результати молекулярно-генетичних досліджень, імовірно, є новим для світової мікобіоти видом, та надано його оригінальний опис. Встановлено, що з урахуванням літературних даних, родина Ryugonemataceae в межах Полонинсько-Чорногірських Карпат на сьогодні представлена 28 родами і 57 видами, в Українських Карпатах 63 видами, в Україні загалом – 97 видами. Аналіз таксономічної структури родини показав, що провідним родом на дослідженій території є *Scutellinia*, у межах якого зареєстровано 15 видів. Інші роди представлені 1-5 видами. Було детально вивчено та проаналізовано анатомо-морфологічні особливості зареєстрованих представників, досліджено їх поширення в Українських Карпатах та загалом в Україні. Встановлено, що видовий склад родини Ryugonemataceae Полонинсько-Чорногірських Карпат є досить унікальним у порівнянні з іншими регіонами України. Найбільш подібними за видовим складом до даної території виявились Ростоцько-Опільські ліси та Західне Полісся України.

Здійснено розподіл виявлених таксонів в межах трьох трофічних груп – сапротрофів, симбіотрофів та біотрофів. Переважали на дослідженій території сапротрофи, що обумовлено сприятливими едафічними умовами та наявністю значної кількості відмерлої деревини. Сапротрофний блок представлений 5 субстратними групами (карботрофи, копротрофи, ксилотрофи, гумусові та підстилкові сапротрофи). Особлива увага була приділена дослідженню дискоміцетів постпірогенних ділянок. Вперше було отримано плодоношення пірофільного гриба *Anthracobia maurilabra* в умовах чистої культури.

Проаналізовано особливості розподілу представників родини за висотними рослинними поясами.

Досліджено видовий склад дискоміцетів на території п'яти об'єктів природно-заповідного фонду (Карпатський біосферний заповідник, Ужанський НПП, НПП «Синевир», НПП «Черемоський» та Карпатський НПП).

В результаті аналізу філогенетичних взаємовідносин роду *Trichophaea* та близьких до нього таксонів за трьома генетичними маркерами рибосомального кластеру генів ядерної ДНК (ITS1-5.8S-ITS2, LSU та SSU) було виявлено філогенетичну неоднорідність всередині роду *Wilcoxina*, та підтверджено гетерогенність родів *Trichophaea* та *Anthracobia*.

**Ключові слова:** дискоміцети, Полонинсько-Чорногірські Карпати, морфологія, біорізноманіття, таксономія, екологічні особливості.

### **Щербакова Ю. В. Оперкулятные дискомицеты семейства Ryugonemataceae Полонинско-Черногорских Карпат. – Рукопись.**

Диссертация на соискание ученой степени кандидата биологических наук по специальности 03.00.21 – микология. – Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины, Киев, 2019.

В диссертационной работе исследованы видовой состав, систематическая структура, морфология, экологические особенности и распространение дискомицетов семейства Ryugonemataceae Полонинско-Черногорских Карпат.

В результате собственного исследования на территории Полонинско-Черногорских Карпат зарегистрировано 55 видов из 27 родов, относящихся к семейству Pyronemataceae. Впервые для региона исследования приведены 48 видов дискомицетов, из которых 39 являются новыми для территории Украинских Карпат, а 5 родов и 23 вида впервые зарегистрированы в Украине. Выявлен представитель рода *Trichophaea*, который, с учетом его анатомо-морфологических и экологических особенностей, а также результатов молекулярно-генетических исследований, вероятно, является новым для мировой микобиоты видом, а также предоставлен его оригинальный диагноз. Установлено, что с учетом литературных данных, семейство Pyronemataceae в пределах Полонинско-Черногорских Карпат на сегодня представлено 28 родами и 57 видами, в Украинских Карпатах 63 видами, а в Украине – 97 видами. Анализ таксономической структуры семейства показал, что ведущим родом на исследованной территории является *Scutellinia*, в составе которого зарегистрировано 15 видов. Другие рода представлены 1-5 видами. Детально изучены и проанализированы анатомо-морфологические особенности зарегистрированных представителей, исследовано их распространение в Украинских Карпатах и Украине. Установлено, что видовой состав семейства Pyronemataceae Полонинско-Черногорских Карпат является достаточно уникальным по сравнению с другими регионами Украины. Наиболее подобными за видовым составом с данной территорией оказались Ростоцко-Опольские леса и Западное Полесье Украины.

Осуществлено распределение выявленных таксонов в пределах трех трофических групп – сапротрофов, симбиотрофов и биотрофов. Преобладали на исследованной территории сапротрофы, что обусловлено благоприятными эдафическими условиями и наличием значительного количества гниющей древесины. Сапротрофный блок представлен 5 субстратными группами (карботрофы, копротрофы, ксилотрофы, гумусовые и подстилочные сапротрофы). Особое внимание было уделено исследованию дискомицетов постпирогенных участков. Впервые было получено плодonoшение пирофильного гриба *Anthracobia maurilabra* в условиях чистой культуры.

Проанализированы особенности распределения представителей семейства за высотными растительными поясами.

Исследовано видовой состав дискомицетов на территории объектов природно-заповедного фонда (Карпатский биосферный заповедник, Ужанский НПП, НПП «Синевир», НПП «Черемоский» та Карпатский НПП).

В результате анализа филогенетических взаимоотношений рода *Trichophaea* и близких к нему таксонов по трем генетическим маркерам рибосомального кластера генов ядерной ДНК (ITS1-5.8S-ITS2, LSU и SSU) была обнаружена филогенетическая неоднородность внутри рода *Wilcoxina*, а также подтверждена гетерогенность родов *Trichophaea* и *Anthracobia*.

**Ключевые слова:** дискомицеты, Полонинско-Черногорские Карпаты, морфология, биоразнообразие, таксономия, экологические особенности.

**Shcherbakova Yu. V. Discomycetes of the family Pyronemataceae of the Poloninsky-Chornohirsky Carpathians. – Manuscript.**

Thesis for the degree of Doctor of Philosophy in Biology, specialty 03.00.21 – mycology. – M. G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv, 2019.

The species composition, systematic structure, morphology, ecological features and distribution of discomycetes of the family Pyronemataceae of the Poloninsky-Chornohirsky Carpathians are investigated at this dissertation work.

As a result of our own research, 55 species of 27 genera that belong to the family Pyronemataceae were registered on the territory of the Poloninsky-Chornohirsky Carpathians. For the first time in the studied area, 48 species of discomycetes were presented, 39 of them are new for the Ukrainian Carpathians. Five genera and 23 species were registered in Ukraine for the first time as well. There was identified the representative of the genus *Trichophaea*, given into analyses its anatomical-morphological and environmental features and the results of molecular genetic studies, it is likely to be a new species for the world mycobiota; its original description is provided. Taking into account the literature data, it was established that the family Pyronemataceae within the Poloninsky-Chornohirsky Carpathians is currently represented by 28 genera and 57 species; 63 species – in the Ukrainian Carpathians and 97 species – in Ukraine in total. The analysis of the taxonomic structure of the family showed that *Scutellinia* was the dominating genus in the Poloninsky-Chornohirsky Carpathians region, comprising 15 species. Also, from 1 to 5 species were noted for other genera found on the investigated territory. The anatomical and morphological features of the registered representatives, their distribution in the Ukrainian Carpathians and Ukraine were studied and analyzed in details. It showed that the species composition of the family Pyronemataceae in the Poloninsky-Chornohirsky Carpathians are quite unique in comparison with other regions of Ukraine. The species composition of Rostotsky-Opilski forests and Ukraine Western Polissya appeared to be the most similar to the Poloninsky-Chornohirsky Carpathians.

The distribution of detected species within the three trophic groups (saprotrophic, symbiotrophic and biotrophic) was proposed. The prevalence of saprotrophic species in the studied area was due to favorable edaphic conditions and the presence of a significant amount of dead wood. The saprotrophic discomycetes are represented by 5 groups according to the substrate type (carbrotrophic, coprotrophic, xylotrophic, humus and litter saprotrophic fungi). Particular attention was paid to the study of discomycetes in fire-affected areas. The fruiting of the pyrophilic fungus *Anthracobia maurilabra* in a pure culture was obtained for the first time. The distribution of discomycetes in highland vegetation zones were analyzed.

The species composition of discomycetes on the five protected areas (Carpathian Biosphere Reserve, Uzhansky NNP, NNP "Synevyr", NNP "Cheremosky" and Carpathian NNP) were investigated.

As a result of the analysis of the phylogenetic relationships of the genus *Trichophaea* and related taxa based on the three genetic markers of the ribosomal cluster of nuclear DNA genes (ITS1-5.8S-ITS2, LSU and SSU), phylogenetic heterogeneity within the genus *Wilcoxina* was established and the heterogeneity of the genera *Trichophaea* and *Anthracobia* was confirmed.

**Key words:** *discomycetes, Poloninsky-Chornohirsky Carpathians, morphology, biodiversity, taxonomy, ecological features.*