

С.Д. ЗЕЛЕНКО

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська 2, Київ, 01001, Україна
Zelenko_S@ukr.net, Zelenko_S@mail.ru

**TONINIA TALPARUM TIMDAL
(LECIDACEAE, ASCOMYCETES) —
НОВИЙ ДЛЯ ЛІХЕНОБІОТИ ЄВРАЗІЇ
ВИД З ПОДІЛЬСЬКОЇ ВИСОЧИНИ**

Ключові слова: лишайники, ліхенофільні гриби, рід *Toninia*, еволюція видів

Під час ліхенологічних досліджень у НПП «Подільські Товтри» у 2001—2003 рр. ми знайшли новий для ліхенофлори Євразії вид ліхенофільного гриба із роду *Toninia* Massal. — *T. talparum* Timdal. Перш ніж перейти безпосередньо до результатів дослідження, вважаємо за доцільне розповісти про історію вивчення цього роду.

У 1852 р. відомий італійський ліхенолог А. Массалонго описав роди *Toninia* і *Thalloidima*. Це було одним із перших досліджень, в якому важливе таксономічне значення надавалося ознакам спор. Водночас при описі таксонів Массалонго приділяв багато уваги морфології апотеціїв і формі росту сланей. Він опрацював незначну кількість видів, тому для роду *Thalloidima* наводилося чотири, а для роду *Toninia* — лише три види. У 1874 р. Т. Фріз приєднав до роду *Toninia* рід *Thalloidima* як секцію. Широке застосування у таксономії лишайників методів мікроскопії сприяло збільшенню кількості нових таксонів. Так, у каталозі лишайників А. Цальбрукнера для роду *Toninia* наводиться 102 види. Слід зазначити, що за рядом ознак, зокрема морфологією слані, особливостями спор, даний рід є гетерогенним. Тому окремі види різні автори розглядали у складі інших родів родини *Lecideaceae* s. lat. Отже, постала необхідність чіткого визначення роду та інвентаризації видового складу роду *Toninia* [1, 7].

Норвезьким ліхенологом Е. Тімдалом [7] за результатами детального вивчення морфологічних ознак та даними з хімії, екології, географічного поширення було проведено ревізію лишайників роду *Toninia*. Тімдал включив до його складу 48 видів і 9 підвидів. Це накипні і лусочкоподібні ліхенізовані види, поширені переважно на скелях і ґрунті у більш-менш сухих відкритих місцезростаннях в різних регіонах Землі, а також неліхенізовані види (ліхенофільні гриби).

За Е. Тімдалом, видам роду *Toninia* властиві: лецидееві апотеції, більш-менш безбарвний, за винятком епітецію, амілоїдний гіменіальний шар. Прямі, слабко розгалужені, тонкостінні, дещо склеєні парафізи з помітно потовщеною верхівковою клітиною, обгорнутою желатинізованим пігментованим чо-

© С.Д. ЗЕЛЕНКО, 2005

ликом. Сумки булавоподібні з неамілоїдними стінками, але вкриті амілоїдною, желатиноподібною обгорткою. Толус (верхівковий купол) повністю амілоїдний, у розчині KJ помітно забарвлюється зона навколо верхівкової подушечки (сумки *Bacidia*-типу). Сумки 8-спорові. Спори від простих до багатоклітинних, безбарвні, овальні, овальноверетеноподібні до видовженоверетеноподібних або паличкоподібних. До інших ознак, які відрізняють види роду *Toninia* і представлені в усіх або майже в усіх видах, слід віднести відсутність підслані, чорні апотеції, паразитизм (ціанотрофію) на ранніх стадіях розвитку, зокрема паразитизм на лишайниках із синьо-зеленим фікобіонтом.

Важливою діагностичною ознакою при камеральній обробці видів роду *Toninia* є пігментація епітеція. Вперше на цю особливість звернув увагу Бахман у 1890 р. [3]. У монографічній праці, присвяченій ревізії роду *Toninia* Massal., Тімдал виділяє п'ять типів пігментації епітецію.

1. Сірий пігмент (від K+ та N+ змінює забарвлення на фіолетове) містять 20 видів, зокрема *T. candida* (Weber) Th. Fr., *T. sedifolia* (Scop.) Timdal. Бахман назвав його «Thalloidimargrün» (талоїдимозеленим). Крім епітецію, він трапляється по краю ексципулу, у верхній частині корового шару слані та в межах остіол пікнід. Ніколи не трапляється в епітеції разом із іншими пігментами, лише іноді — разом із червонувато-коричневим пігментом по краю ексципулу.

2. Яскраво-зелений пігмент (від K- не змінює забарвлення, від N+ — змінює на фіолетове) відмічено у 16 видів, зокрема у *T. aromatica* (Sm.) A. Massal. та *T. cinereovirens* (Schaer.) A. Massal. Бахман описав його в *Arthrosporium accline* (= *Arthrosporium populorum* Massal.)¹ і *Bacidia muscorum* (= *B. bagliettoana* (A. Massal. & De Not.) Jatta) і назвав «Bacidiagrün» — бацидіозеленим. Він відмічав, що даний пігмент відрізняється від подібних багатьох інших видів родини *Lecideaceae* за зміною забарвлення на фіолетове при низьких концентраціях HNO₃. Крім епітецію, яскраво-зелений пігмент трапляється по краю ексципулу і в межах остіол пікнід, а також, іноді, разом із коричневим пігментом. На думку Тімдала, він, можливо, є показником тісної філогенетичної спорідненості згаданих видів родів *Arthrosporium* і *Bacidia* та видів *Toninia*.

3. Оливково-зелений пігмент (від K+ змінює забарвлення на фіолетове/коричнєве; від N- — не змінює) відмічено у двох видів — зокрема, у *T. poeltii* Timdal і *T. corallina* Timdal. Крім епітецію, він трапляється по краю ексципулу.

4. Червонувато-коричневий пігмент (від K+ змінює забарвлення на червоне; від N- — не змінює) містять вісім видів, зокрема *T. auriculata* Timdal, *T. rigunosa* (Tuck.) Neegge. Трапляється також по краю ексципулу і в межах остіол пікнід.

5. Темно-коричневий пігмент (від K- і N- не змінює забарвлення) зафіксовано у п'яти видів, зокрема у *T. verrucarioides* (Nyl.) Timdal. Можли-

¹ У дужках наводяться сучасні назви видів.

во, його також містять кілька інших видів з яскраво-зеленим пігментом, що надає епітецію варіабельний коричнево-зелений відтінок. Очевидно, темно-коричневий пігмент трапляється ще у багатьох видів по краю ексципулу, у верхній частині корового шару слани і в межах остіол пікнід [7].

Ми не випадково вирішили навести загальну характеристику роду та його окремі діагностичні ознаки. Останнє зведення, присвячене роду *Toninia* в Україні, опублікував А.М. Окснер ще у 1968 р. [1], а тому потребує детальної ревізії. Нижче ми наводимо опис *Toninia talparum* Timdal за зразком, прийнятим у «Флорі лишайників України» [2].

Toninia talparum Timdal, Opera Botanica, 110: 103—105, 1991.

Апотеції до 1 мм у діаметрі, сидячі, при основі дещо звужені. Край добре помітний у молодих апотеціях і зникає, коли апотеції стають опуклими. Диск апотеціях не вкритий поволокою, як і край, чорний. Ексципу 35—55 μm завтовшки, темно-коричневий із пурпуровим відтінком, у внутрішній частині помітний зелений пігмент, від К-, N+ набуває фіолетового забарвлення, не містить кристали оксалату кальцію. Гіменіальний шар 60—80 μm , парафізи дещо склеєні, прості, іноді слабо розгалужені, 1,0—1,5 μm завтовшки, верхівки деяких до 2,7 μm завтовшки. Верхівки парафіз безбарвні, вкриті желатиноподібним пігментованим чохлаком, внаслідок чого епітецій і гіменіальний шар мають дифузне оливково-зелене забарвлення різної інтенсивності. Епітецій від К-, N+, набуває фіолетового забарвлення, не містить кристали оксалату кальцію. Гіпотеціях безбарвний, ~ 40—45 μm . Сумки видовженобулавоподібні. Спори одно- і двоклітинні, еліпсоїдні (9-)10,0—12,6(-14,4) \times 3,2—3,6(-5,5) μm , по вісім у сумках.

На сланях *Lecania erysibe* (Ach.) Mudd., *L. inundata* (Hepp ex Kurbert) M. Maughofer з вапнякових відслонень.

Поширення в Україні. Західний Лісостеп, Хмельницька обл., м. Кам'янець-Подільський, у каньйоні р. Смотрич, (25.09.01, 27.06.03, С.Д. Зеленко (KW)).

Загальне поширення. Північна Америка: США (Каліфорнія), Мексика (п-ів Каліфорнія). Для Європи наводиться вперше.

Про паразитизм видів роду *Toninia* було відомо здавна. Так, про окремі види, які зростають на лишайниках із синьо-зеленим фікобіонтом, повідомлялося у ліхенологічних працях минулих століть, зокрема, про *T. nordlandica* Th. Fr. писав Т. Фріз [4], а *T. pennina* (Schaeerer) Gyelnik — В. - Дельнік [5]. Проте справжній паразитизм відмічено у трьох видів, описаних на підставі цієї особливості, зокрема *T. kolax* Poelt (= *T. verrucarioides* (Nyl.) Timdal), *T. steineri* Poelt & Vězda (= *T. nordlandica* Th. Fr.), *T. affinis* Vězda (*T. aromatica* (Sm.) Massal.) [7].

У результаті детального опрацювання роду *Toninia* Е. Тімдал дійшов висновку, що більшість видів починають розвиватися на інших лишайниках і це об'єднує лусочкуваті, накипні і неліхенізовані види в один рід. Паразитична

стадія може бути дуже короткою і в більшості видів, зазвичай, не помітна у гербарному матеріалі. У п'яти видів ще ніколи не було відмічено стадію паразитизму, зокрема це *T. athallina* (Hepp) Timdal, *T. cretica* Timdal, *T. mesoidea* (Nyl.) Zahlbr., *T. philippea* (Mont.) Timdal і *T. weberi* Timdal. На думку Е. Тімдала, це засвідчує, що вони від початку є автономними або ж стадія паразитизму у них надзвичайно коротка і поки не відома.

Найпоширенішим хазяїном видів роду *Toninia* є лишайники із синьозеленим фікобіонтом. Й. Пельт і М. Майєрхофер [6] запровадили термін «ціанотрофія» для симбіотичних відносин між лишайниками, які містять зелений фікобіонт, і вільноіснуючими ціанобактеріями. Автори наводять багато прикладів подібних відносин, у тому числі для 4 видів роду *Toninia*: *T. kolax*, *T. steineri*, *Lecidella pennina* (*T. pennina*) і *T. cinereovirens* [7].

Е. Тімдал, на основі забарвлення епітецію, неліхенізовані види роду *Toninia* включив до двох груп: з сірим (Thalloidimargrün) і яскраво-зеленим (Bacidiagrün) епітецієм. Далі автор припускає, що неліхенізовані (ліхенофільні) види еволюціонують із ліхенізованих по двох паралельних лініях. Зокрема, із групи видів з сірим епітецієм еволюціонували види *T. collematicola* Timdal, *T. leptogii* Timdal, а з яскраво-зеленим — *T. episema* (Nyl.) Timdal, *T. plumbina* Timdal, *T. subfuscae* (Arnold) Timdal і *T. talparum*.

На нашу думку, ідея Е. Тімдала є цілком логічною і надзвичайно важливою для подальшого розвитку питань еволюції окремих представників ліхенобіоти, зокрема ліхенофільних видів роду *Toninia*.

Ми спробували розвинути ідею Е. Тімдала. Аналіз діагностичних ознак ліхенофільних видів роду *Toninia*, а також їх приуроченість до певного господаря дали змогу виявити цікаві корелятивні зв'язки. Зокрема, у ліхенофільних видів, які паразитують на лишайниках із синьозеленим фікобіонтом, довжина спор значно перевищує ширину. Відповідно, їм властиві вузьковеретенноподібні, голкоподібні або паличкоподібні форми спор. Ліхенофільні види, що паразитують на лишайниках із зеленим фікобіонтом, мають еліпсоїдні спори. На основі наведених вище ознак, а також забарвлення епітецію [7] ми побудували ключ для визначення ліхенофільних видів роду *Toninia*.

1. Паразитують на лишайниках із синьозеленим фікобіонтом, спори паличкоподібні, вузьковеретенноподібні (бацилоподібні), $14,5\text{--}39,5 \times 3,0\text{--}4,5 \mu\text{m}$ 2
 — Не паразитують на лишайниках із синьозеленим фікобіонтом, спори еліпсоїдні, $9,0\text{--}16,0 \times 3,5\text{--}5,5 \mu\text{m}$ 4
2. Епітецій сірий, від K+/N+ набуває фіолетового забарвлення 3
 — Епітецій темно-оливково-зелений або яскраво-зелений, від K- не змінює забарвлення, від N+ стає фіолетовим, спори $18,5\text{--}29,0 \times 3,0\text{--}4,5 \mu\text{m}$ *T. plumbina*
3. Спори двоклітинні, $14,5\text{--}21,0 \times 3,0\text{--}4,5 \mu\text{m}$ *T. leptogii*
 — Спори чотириклітинні, $26,5\text{--}39,5 \times 3,0\text{--}4,5 \mu\text{m}$ *T. collematicola*
4. Спори виключно двоклітинні 6
 — Спори (2-) 4 (-6) клітинні, $9,5\text{--}16,0 \times 4,5\text{--}5,5 \mu\text{m}$, на *Lecanora* sp., *Lecidella* sp.
 *T. subfuscae*

5. Гіпотечій червонувато-коричневий, спори 10,0—13,0 × 3,5—5,5 μm, на *Aspicilla calcarea* *Toninia episema*
 — Гіпотечій безбарвний, спори 10,0—14,5 × 4,0—5,5 μm, на *Lecania* sp. *T. talparum*

Оскільки за Е. Тімдалом стадія паразитизму є характерною для більшості ліхенізованих видів роду і її можна розглядати як етап їхнього життєвого циклу, то виникнення ліхенофільних видів роду *Toninia* слід розглядати як початок видоутворення у його межах. Корелятивний зв'язок між формою і розмірами спор та господарем, на нашу думку, є явищем еволюційним. Тому ми вважаємо, що саме на основі цього зв'язку можна виділити дві лінії еволюції в межах роду *Toninia*. До першої належать види, які паразитують на лишайниках із синьозеленим фікобіонтотом (*Toninia collematicola* Timdal, *T. leptogii* Timdal, *T. plumbina* Timdal), до другої — види, що паразитують на лишайниках із зеленим фікобіонтотом (*Toninia episema* (Nyl.) Timdal, *T. subfuscae* (Arnold) Timdal, *T. talparum* Timdal).

1. Окснер А.М. Флора лишайників України: в 2-х т. — Т. 2, вип. 1. — К.: Наук. думка, 1968. — 500 с.
2. Окснер А.М. Флора лишайників України: в 2-х т. — Т. 2, вип. 2. — К.: Наук. думка, 1993. — 544 с.
3. Bachmann E. Ueber nichtkrystallisierte Flechtenfarbstoffe // Jb. Wiss. Bot. — 1890. — 21. — P. 1—61.
4. Fries T.M. Lichenographia Scandinavica 2. — Uppsala, 1874.
5. Gyelnik V. Fragmenta Lichenologica I // Lilloa. — 1938. — 3. — P. 49—80.
6. Poelt J. & Mayrhofer H. Über Cyanotrophie bei Flechten // Pl. Syst. Evol. — 1988. — 158. — S. 265—281.
7. Timdal E. A monograph of the genus *Toninia* (*Lecideaceae*, *Ascomycetes*) // Opera Botanica. — 1991. — 110. — 137 p.

Рекомендує до друку
 С.Я. Кондратюк

Надійшла 16.11.2004

С.Д. Зеленко

Інститут ботаніки ім. Н.Г. Холодного НАН України, г. Київ

**TONINIA TALPARUM TIMDAL (LECIDEACEAE, ASCOMYCETES) — НОВЫЙ
 ДЛЯ ЛИХЕНОБИОТЫ ЕВРАЗИИ ВИД С ПОДОЛЬСЬКОЙ
 ВОЗВЫШЕННОСТИ**

В результате лихенологических исследований, проведенных в НПП «Подольские Товтры», найден новый для Евразии вид *Toninia talparum* Timdal. На основе анализа литературных данных о лихенофильных видах рода *Toninia* Massal. отмечена корреляционная связь между формой, размерами спор и лишайником-хозяином, что позволяет предположить существование двух линий эволюции лихенофильных видов рода *Toninia*.

S.D. Zelenko

M.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine, Kyiv

**TONINIA TALPARUM TIMDAL (LECIDEACEAE, ASCOMYCETES) — NEW
 SPECIES FOR LICHENBIOTA EURASIA FROM PODOLIYA HEIGHTS**

Toninia talparum Timdal is found for the first time for Eurasia during the lichenological investigation in NNP «Podilsky Tovtry». On the basis of the analysis of the literary data about lichenicolous species of genus *Toninia* Massal. are marked correlative causations between the form, the sizes spores and a lichen—host. The revealed causations allow to put forward the assumption of existence of two lines evolution among lichenicolous species of a genus *Toninia*.