

БЪЛГАРСКА АКАДЕМИЯ НА НАУКИТЕ
ИНСТИТУТ ПО БИОРАЗНООБРАЗИЕ И ЕКОСИСТЕМНИ ИЗСЛЕДВАНИЯ

ВЕСЕЛИН ВАСИЛЕВ ШИВАРОВ

**ТАКСОНОМИЧНО ПРОУЧВАНЕ
НА СЕМЕЙСТВО *VERRUCARIACEAE*
(ЛИХЕНИЗИРАНИ ГЪБИ) В БЪЛГАРИЯ**

АВТОРЕФЕРАТ

на дисертация за присъждане
на образователната и научна степен „доктор”

Научна специалност
01.06.24 – Микология

Научен ръководител: проф. д-р Цветомир М. Денчев

Научен консултант: гл. ас. д-р Димитър Й. Стойков

СОФИЯ
2015

Дисертацията е разработена в рамките на редовна докторантура в Института по биоразнообразие и екосистемни изследвания, БАН.

Дисертационният труд съдържа 196 страници, включително 179 фигури и 3 таблици. Списъкът на литературата включва 161 заглавия, от които 18 на кирилица и 143 на латиница.

Дисертационният труд е обсъден и насочен за защита на разширено заседание на Научния колегиум на Отдел „Растително и гъбно разнообразие и ресурси” при Института по биоразнообразие и екосистемни изследвания, БАН, състояло се на 29.04.2015 г.

Защитата на дисертационния труд ще се състои на 29.06.2015 г. от 14:00 часа в Заседателната зала на База 3 на Института по биоразнообразие и екосистемни изследвания, БАН, ул. „Акад. Г. Бончев”, бл. 23, на открито заседание на Научното жури (назначено със Заповед на Директора на ИБЕИ, БАН № 124/12.05.2015 г.) в състав:

1. проф. д-р Цветомир Митев Денчев (ИБЕИ, БАН)
2. доц. д-р Мелания Михайлова Гьошева (ИБЕИ, БАН) — Председател на научното жури
3. чл. кор. проф. д-р Пламен Борисов Мирчев (ИГ, БАН)
4. проф. д-р Димитър Стоянов Димитров (НПМ, БАН) — рецензент
5. доц. д-р Ганка Георгиева Бакалова (пенсионер) — рецензент

ВЪВЕДЕНИЕ, ЦЕЛ И ЗАДАЧИ

Въведение

Лихенизираните гъби са симбионтни асоциации между гъби (т.нар. микобионти) и фотосинтезиращ партньор – водорасло или цианобактерия (т.нар. фотобионти). Асоциация може да възникне както с два, така и с повече партньора. Например един микобионт и два различни вида фотобионта, както и обратното. Лихенизацията дава възможност на партньорите да заемат нови екологични ниши или да се приспособят към промените в средата. Гъбният компонент се счита за основен, тъй като е отговорен за размножаването и спомага за създаването на подходящи условия за протичане на фотосинтеза във водорасловия компонент. Най-общо казано, симбиозата се счита за obligatna и като основа за успешен растеж и размножаване на хетеротрофния гъбен компонент.

В процеса на еволюция на гъбите, лихенизацията се е появявала многократно в различни, неродствени групи. Лихенизираните гъби не трябва да се разглеждат като самостоятелна таксономична група. Те са интегрирани в класификационната система на торбестите гъби, с изключение на една малка група лихенизирани видове, които са интегрирани в системата на базидиалните гъби. Обединяващ за тези видове е специфичният им начин на живот.

Лишеят в неговата цялост може лесно да бъде оприличен на миниатюрна екосистема. Фотобионтът може да бъде представен като продуцент, микобионтът като консумент и лихениколните видове като редуценти (Nash, 2008). Освен двата основни партньора, в лишейния талус съжителстват различни видове свободно живеещи водорасли и бактерии. Най-новите изследвания показват, че част от бактериалните колонии в талуса са видово специфични и имат отношение към процеса на лихенизация (Grube & Berg, 2009; Bates et al., 2011).

Ключова роля за разбирането на симбиозата имат представителите на семейство *Verrucariaceae*. Известно е, че лихенизация възниква в екстремни условия на средата, каквито има върху скалната повърхност (Gueidan et al., 2008). Представителите на това семейство заемат най-разнообразни местообитания, но предимно скални повърхности. Срещат се както на скалистите морски брегове в северните ширини, така и върху скали в пустинни

или полупустинни райони. По-голямата част от лихенизираните гъби във високопланинските потоци също са от семейство *Verrucariaceae*. Представители на това семейство са сред доминиращите видове, развиващи се както в сладки, така и в солени води. Сред всички групи лихенизирани гъби, най-голямо разнообразие от фотобионти може да бъде намерено при просто устроените корести представители на семейство *Verrucariaceae* (Thüs et al., 2011).

Задълбоченото изследване на изменчивостта и екологичните особености на представителите от семейство *Verrucariaceae* ще ни даде представа за значението на симбиозата и начина по който е възникнала.

Актуалност на темата

Досегашните проучвания на лихенизираните гъби от семейство *Verrucariaceae* в България са епизодични и недостатъчни, поради което липсват точни и пълни данни за видовия им състав, разпространението и екологичните им особености.

През последните 15 години има засилен интерес към таксономията на семейство *Verrucariaceae*. За първи път бяха приложени молекулярни методи, които показаха, че повечето родове са полифилетични (Gueidan et al., 2007; Savić et al., 2008). На базата на резултати от молекулярни изследвания бяха описани нови родове, което значително промени класическите концепции, основани само на морфологични белези. Очевидна е необходимостта от таксономична разработка на семейство *Verrucariaceae* в България, основана на съвременна таксономична схема.

Повечето таксономични разработки и описани видове са от Великобритания, Скандинавските страни, Западна и Централна Европа. Съвременната информация за видовия състав, изменчивостта и екологичните особености на представителите от семейството в Югоизточна Европа е недостатъчна.

Повечето сладководни представители от това семейство са изключително чувствителни към замърсяване и промени в средата, което ги прави добри биоиндикатори. Използването им като такива е затруднено от

липсата на достатъчно информация за видовия състав и изменчивостта им, както и от трудното определяне на видовете (Monnet et al., 2005; Nascimbene et al., 2007; Thüs et al., 2014). В обобщаващата статия на Nascimbene et al. (2013) за биомониторинг с помощта на сладководни лишеи е посочено, че сладководните видове от Средиземноморския район са пренебрегвани и няма достатъчно информация за разпространението и видовия им състав. Също така липсват целенасочени проучвания върху сладководните видове в планините на Балканския полуостров.

Цел и задачи

Цел на настоящото таксономично проучване е установяване на видовия състав, разпространението и екологичните особености на лихенизираните гъби от семейство *Verrucariaceae* в България и представянето им на базата на съвременна таксономична схема.

За постигане на целта бяха поставени следните задачи:

1. Извършване на таксономична ревизия на наличните български образци от родовете: *Agonimia*, *Bagliettoa*, *Catapyrenium*, *Dermatocarpon*, *Endocarpon*, *Hydropunctaria*, *Muellerella*, *Normandina*, *Parabagliettoa*, *Placidium*, *Placocarpus*, *Placopyrenium*, *Polyblastia*, *Staurothele*, *Thelidium*, *Verrucaria* и *Verruculopsis*, депозирани в български и чужди хербариуми.

2. Провеждане на теренни проучвания в страната за събиране на образци и установяване на нови данни за видовия състав, разпространението и субстратите на представителите на изследваните родове.

3. Представяне на установените в страната видове на база съвременна таксономична схема.

4. Изработване на морфологични описания и илюстрации на макроскопските и микроскопски белези на видовете.

5. Представяне на съвременна информация за екологичните особености и субстратите на проучваните видове.

Изследването на лихенизираните гъби от семейство *Verrucariaceae* в България е съобразено с програмата на секция „Микология“ към ИБЕИ за цялостно таксономично и екологично проучване на гъбите в страната.

ОБЩА ЧАСТ

Характеристика на семейство *Verrucariaceae*

Семейство *Verrucariaceae* Zenker включва предимно лихенизирани гъби, които се срещат в много разнообразни местообитания. Семейството включва 56 рода (Lumbsch & Huhndorf, 2010) и 931 вида (Kirk et al., 2008). Предполага се, че потенциалният брой на видовете е значително по-голям, поради наличието на много скрити видове (Orange, 2012).

Размерите и формата на талуса при видовете от това семейство варират значително. Срещат се както видове с талуси от няколко милиметра, така и такива с талуси до десетки сантиметра в диаметър. Формата на талуса може да бъде кореста, люсповидна или листовидна. Корестите видове, развиващи се върху скали, могат да бъдат ендолитни (с талус, изцяло потопен в субстрата) или епилитни (с талус, развиващ само на повърхността на субстрата). При някои видове талусът е полуендолитен (само част от него е в скалния субстрат).

Освен върху скали, представители на семейството могат да бъдат намерени и по редица други субстрати. Видовете от някои родове (например от *Agonimia* и *Normandina*) се развиват предимно върху мъхове (musci-colous). Други видове се развиват директно върху почва, растителен детрит и кора на дървета (Wirth, 1995). В екваториалните гори (по-рядко в умерените ширини) се срещат видове върху листа на растения (foliicolous), например от род *Phylloblastia* (Sérusiaux et al., 2007; McCarthy & Stajsic, 2013). Дългосрочни изследвания на сладководни видове показват, че е възможно развитието им и върху изкуствени субстрати (Keller, 2005).

Част от родовете са с видове, факултативно паразитиращи върху лишеи (например от родовете *Placocarpus*, *Placopyrenium* и *Verrucula*), но има и типично лихениколни родове, например род *Muellerella*.

Въпреки голямото разнообразие в морфологията и екологичните изисквания, видовете от семейство *Verrucariaceae* могат лесно да бъдат разпознати по комплекс от диагностични белези.

Плодните им тела са от затворен тип – перитеции. Характеризират се с апикален отвор (остиол) и наличие на перифизи и перифизоиди, разположени в горната част на перитецийната празнина (Gueidan et al., 2007). Липсата на

междуаскусни филаменти е един от най-важните белези на видовете от семейството. Още в началното развитие на плодното тяло, междуаскусните филаменти лизират и образуват пихтиесто вещество, наподобяващо желе. Така заедно с аскусите се формира химениалният слой. При третиране с Луголов разтвор (I), химениалният слой се багри в червено. При по-ниски концентрации на йод в разтвора, цветът може да варира от син до червен. След предварително третиране с 10 % калиева основа (K/I), химениалният слой се багри в синьо. Използването на цветни реакции има значение за разграничаване на видовете от това семейство от останалите пиренокарпни лихенизирани гъби.

При торбестите гъби, типът на аскусите е диагностичен белег за разграничаване на таксони от висок ранг, но определянето в светлинен микроскоп на апикалната структура и на начина, по който се отделят спорите, е практически невъзможно (Bellemère, 1994).

Всички представители на семейството имат битуникатни аскуси, като видовете от по-голямата част от родовете, според начина на отделяне на спорите, са физитуникатни (Orange, 2013b). Няма детайлни изследвания върху апикалната структура при отделните родове. Grube (1999) е провел проучване с флуоресцентен микроскоп на някои представители от разред *Verrucariales*, което е показало, че при повечето видове има дебел апикален край, който желатинира преди отделянето на спорите. Желатинирането на апикалния край е характерно само за видове от разред *Verrucariales*. Наличието на апикален пръстен е наблюдавано при някои видове от род *Verrucaria*, но при други представители на рода пръстенът напълно отсъства. Удебелен желатиниран апикален апарат липсва при някои родове, например при род *Muellerella* (Hawksworth, 1979). По тази причина, не може да бъде посочен определен тип аскус, който да е характерен за цялото семейство.

Трябва да се отбележи, че физитуникатните аскуси, в съчетание с хигроскопичния желеподобен слой, имат важно значение при разпространението на аскоспорите. При наличие на влага хигроскопичният желеподобен слой оказва значително по-голямо налягане върху аскусите в сравнение с парафизите. Така аскоспорите имат по-голям шанс да бъдат успешно разпространени в околната среда.

При три рода, *Endocarpon*, *Staurothele* и *Willeya*, има наличие на водораслови клетки в химениалния слой, които са от един вид с тези на фотобионта (Ahmadjian & Heikkilä, 1970). Предполага се, че съчетанието на химениални водорасли заедно с големи стеновидно многоклетъни аскоспори има значение за разпространението на вида. Силно релефната многоклетъчна спора може лесно да пренесе фотобионта със себе си. Така на гъбата не е нужно да „търси“ специфичния фотобионт и може директно да се развива (Hawksworth, 2000; Gueidan et al., 2007). Комбинацията между стеновидно многоклетъчни спори и химениални водорасли е характерна за представителите на семейство *Verrucariaceae*, но се среща и при род *Sporopodium* (*Pilocarpaceae*).

Аскоспорите варират значително в рамките на семейството, както по отношение на размери и цвят, така и по броя на клетките. При конкретните видове степента на изменчивост по тези белези е различна.

Степен на проученост на семейство *Verrucariaceae* в България

В първия научен труд върху лихенизираните гъби в страната, „Лишайната флора на България“ (Казанджиев, 1900), са съобщени четири таксона от семейство *Verrucariaceae*: *Dermatocarpon miniatum*, *D. miniatum* var. *complicatum*, *Placocarpus schaereri* и *Verrucaria caerulea*. Като бележка е посочено, че по варовикови скали около Враца и Черепишкия манастир се срещат кървавочервени петна от *Bagliettoa marmorea*, за които местното население е имало множество поверия.

В повечето случаи, публикуваните в българската литература видове от това семейство са съобщени само с хорологични данни или с бележки. Кратки описания са дадени само в монографията на Попниколов & Железова (1964).

По-долу е направен кратък преглед на публикациите по родове.

Вид от род *Agonimia* (*A. tristicula*) е публикуван за първи път от Vondrák (2006).

Видове от род *Bagliettoa* са съобщени от Suza (1929), Szatala (1929, 1930), Попниколов (1937а, б), Cretzoiu (1939, 1940, 1942), Kloss (1962), Железова

(1963), Попниколов & Железова (1964), Halda (2003), Mayrhofer et al. (2005), Krzewicka et al. (2007), Stoykov (2009) и Ivanov (2010).

Видове от род *Catapyrenium* са съобщени от Szatala (1930), Попниколов (1931), Железова (1956, 1960, 1963), Ламбрев и др. (1962), Попниколов & Железова (1964), Breuss (1990), Pišút (2001), Mayrhofer et al. (2005), Ivanov (2010) и др.

Видове от род *Dermatocarpon* са съобщени от Казанджиев (1900), Podpěra (1911), Suza (1929), Szatala (1929, 1930), Попниколов (1931, 1937а, б), Cretzoiu (1936, 1942), Железова (1956, 1960, 1963), Попниколов & Железова (1964), Pišút (2001), Mayrhofer et al. (2005), Stoyneva (2007) и др.

Czeczuga (1989) е публикувал изследване върху каротеноидните съставки на *Dermatocarpon miniatum* от района на Тракийската низина в България.

Видове от род *Endocarpon* са съобщени от Szatala (1929, 1930), Попниколов (1931, 1937б), Попниколов & Железова (1964) и Mayrhofer et al. (2005).

От род *Hydropunctaria* е публикуван само един морски вид – *H. maura* (Szatala, 1929; Железова, 1963; Попниколов & Железова, 1964; Mayrhofer et al., 2005; Krzewicka et al., 2007; Stoykov, 2009).

Видове от лихениколния род *Muellerella* са съобщени от Попниколов (1931, 1937б), Mayrhofer et al. (2005) и Vondrák (2006).

Род *Normandina* е представен само от един вид, *N. pulchella*, съобщен от Suza (1929), Железова (1962), Попниколов & Железова (1964), Воденичаров и др. (1993) и Mayrhofer et al. (2005).

Видове от род *Parabagliettoa* са съобщени от Szatala (1930), Попниколов (1932, 1937б), Попниколов & Железова (1964), Mayrhofer et al. (2005), Krzewicka et al. (2007).

Видове от род *Placidium* са съобщени от Podpěra (1911), Suza (1929), Szatala (1929, 1930), Попниколов (1931), Железова (1956, 1963), Попниколов & Железова (1964), Breuss (1990), Mayrhofer et al. (2005) и Ivanov (2010).

Род *Plasocarpus* е представен само от един вид *P. schaereri*, съобщен от Казанджиев (1900), Podpěra (1911), Suza (1929), Szatala (1929), Kloss (1962), Попниколов & Железова (1964) и Mayrhofer et al. (2005).

Видове от род *Placopyrenium* са съобщени от Suza (1929), Szatala (1930), Cretzoiu (1942), Попниколов & Железова (1964), Mayrhofer et al. (2005) и Krzewicka et al. (2007).

Видове от род *Polyblastia* са съобщени от Попниколов (1932, 1937), Servít & Cretzoiu (1936), Cretzoiu (1942), Kloss (1962), Попниколов & Железова (1964), Mayrhofer et al. (2005) и Ivanov (2010).

Видове от род *Staurothele* са съобщени от Szatala (1929, 1930), Попниколов (1931, 1932), Попниколов & Железова (1964), Воденичаров и др. (1993), Pišút (2001), Mayrhofer et al. (2005) и Vondrák (2006).

Видове от род *Thelidium* са публикувани от Попниколов (1932, 1935, 1937а, б), Kloss (1962), Попниколов & Железова (1964), Mayrhofer et al. (2005) и Ivanov (2010).

Представители от най-големия род *Verrucaria* са съобщени от Казанджиев (1906), Suza (1929), Szatala (1929, 1930), Servít & Cretzoiu (1936, 1937), Попниколов (1931, 1932, 1935, 1937а, б), Cretzoiu (1936, 1942), Servít (1946, 1947, 1950а, б, 1952), Железова (1956, 1963), Попниколов & Железова (1964), Pišút (2001), Mayrhofer et al. (2005), Krzewicka et al. (2007), Stoyneva (2007), Stoykov (2009), Ivanov (2010) и др.

В Националната стратегия за опазване на биологичното разнообразие (Воденичаров и др., 1993) е посочено, че лихенизираните гъби с корест талус са слабо проучени в България, като с най-малко информация за видовия състав и разпространението са родовете *Verrucaria*, *Aspicilia* и *Caloplaca*. Два вида от семейството са посочени като редки за България: *Staurothele bacilligera* и *Normandina pulchella*.

Обобщена информация за разпространението на видовете от изследваното семейство в Родопите е представена от Denchev et al. (2007). Списъкът включва общо 35 вида и 2 разновидности от родовете *Bagliettoa*, *Catapyrenium*, *Dermatocarpon*, *Placidium*, *Placocarpus*, *Placopyrenium*, *Staurothele* и *Verrucaria*.

Материали и методи

Проучването на видовия състав и разпространението на представителите на семейство *Verrucariaceae* в България се основава на **213 образеца**. Част от изследваните образци (**102 броя**) са събрани от докторанта в периода 2010–2014 г., а останалите образци се съхраняват в **6 български и чужди колекции**, както следва:

- **Микологична колекция (SOMF)** към Института по биоразнообразие и екосистемни изследвания, БАН. Изследваното семейство е представено преди всичко с образци, събрани от Б. Железова. В Микологична колекция (SOMF) са депозиран и сборове на д-р Д. Стойков, както и образците на докторанта, събрани през периода на настоящото изследване.
- **Лихенологична колекция към Националния природонаучен музей, БАН (NHM)**. В нея е депозирана основната част от сбирката на Б. Железова.
- **Лихенологична колекция към Хербариума на СУ „Св. Климент Охридски“ (SO)**. В колекцията има образци от семейство *Verrucariaceae*, събрани от проф. Стефан Георгиев, Сава Казанджиев и Атанас Попниколов. Най-старият образец от тази група е от *Dermatocarpon miniatum*, събран от С. Георгиев през 1892 г., от Родопите.
- **Лихенологичната колекция на Hungarian Natural History Museum, Будапеща, Унгария (BP)**. В нея се съхранява най-голямата сбирка с лихенизирани гъби от България. Българските образци са събрани предимно от Dr. Ödön Szatala и Атанас Попниколов.
- **Лихенологичната колекция (KRAM-L) на W. Szafer Institute of Botany, Polish Academy of Sciences, Краков, Полша**. От тази колекция са ревизирани български образци, събрани от Dr. Janusz Nowak.

- **Хербариума на University of South Bohemia (CBFS) в České Budějovice, Чехия.** От лихенологичната колекция са ревизирани български образци, събрани от Dr. Jan Vondrak.

Дубликати на част от образците, събрани от докторанта, са депозираны в **Хербариума на Natural History Museum (BM), Лондон.**

Теренните проучвания за събиране на образци и нови данни за разпространението на видовете от изследваната група, както и за изясняване на екологичните им особености са проведени в следните флористични райони на България: Черноморско крайбрежие (северно и южно), Североизточна България, Предбалкан, Стара планина (западна, средна и източна), Знеполски район, Витошки район, Долината на река Струма, Пирин, Рила, Родопите и Странджа.

Местообитанията от особен интерес, към които беше насочено вниманието при терените проучвания, са свързани с високопланински потоци и реки, както и скални местообитания в средните течения на реките.

Приготвянето на микроскопските препарати от събраните образци, измерването на микрообектите (талусни срези, аскуси, аскоспори, водораслови клетки, перитеции, пикноконидии), правенето на микроснимки и идентифицирането на лихенизираните гъби е извършено по общоприети методи (Thüs & Schultz, 2008; Smith et al., 2009; Krzewicka, 2012). Основният метод, използван при таксономичната разработка на семейството, е сравнително-морфологичния. Прерези с бръснарско ножче и скваш препарати са изследвани в светлинен микроскоп. От материалите са приготвени полутрайни микроскопски препарати във воден разтвор; всички стари материали и аскоспори със септи са изследвани в 10% разтвор на калиева основа (КОН). За по-добро визуализиране на изследваните структури е използван воден разтвор на Cotton Blue. Цветните реакции са изследвани с Луголов реактив и калиева основа, приготвени съгласно методиката на Orange (2013b). За цветната реакция при *Dermatocarpon luridum* е използван и Малцеров реактив, приготвен по описанието в Kirk et al. (2008: 441). При ендолитните видове за по-добро наблюдение на структурите и за определяне на варовиковия субстрат е използвана 2% солна киселина.

Микроскопските снимки са направени на светлинен микроскоп *Воесо* BM-180/T/SP с помощта на фотоапарат HP Photosmart M517. Макроскопските

снимки са направени с помощта на стереомикроскоп, *Windaus Labortechnik D-38678*, и монтиран фотоапарат, *Canon PowerShot A630*. За снимките на *Verrucaria bulgarica* Szatala е използван микроскоп *Olympus BX50* и стереомикроскоп *Olympus SZX9*, като за микроскопските и макроскопските снимки е използван фотоапарат *Olympus E-450*. Всички измервания са извършени със специализиран софтуер *Carnoy 2.0*. Микроскопските снимки са калибрирани по окуляр микрометър, макроскопските снимки по милиметрова хартия, за всяка отделна снимка. При изработването на цветните табла и обработката на снимките е използван софтуер *Adobe Photoshop CS5.1*.

Разпространението на видовете е представено според флористичното райониране от „Флора на Народна Република България” (Йорданов, 1966). За разработените таксони, разпространението в България и общото разпространение е дадено по литературните източници посочени след описанията. В случаите, когато видът е установен от нов за страната флористичен район, последният е подчертан.

Таксономичната схема следва Lumbsch & Huhndorf (2010) с изключение на род *Normandina*, за който е възприета концепцията на Muggia et al. (2010).

Фотобионтът при отделните родове е даден по Thüs et al. (2011), при *Placocarpus*, *Thelidium* и *Verruculopsis* не са провеждани изследвания и в описанията на родовете, фотобионтът е даден до семейство.

РЕЗУЛТАТИ И ОБСЪЖДАНЕ

Показалец на таксоните

Отдел **ASCOMYCOTA** Caval.-Sm.

Клас **Eurotiomycetes** Tehler ex O. E. Eriksson & K. Winka

Подклас **Chaetothyriomycetidae** Doweld

Разред **Verrucariales** Mattick ex D. Hawksw. & O. E. Erikss.

Сем. **Verrucariaceae** Zenker

Род **Agonimia** Zahlbr.

1(1). **A. tristicula** (Nyl.) Zahlbr.

Род **Bagliettoa** A. Massal.

1(2). **B. baldensis** (A. Massal.) Vězda

2(3). **B. calciseda** (DC.) Gueidan & Cl. Roux

3(4). **B. limborioides** A. Massal.

4(5). **B. marmorea** (Scop.) Gueidan & Cl. Roux

5(6). **B. parmigerella** (Zahlbr.) Vězda & Poelt

Род **Catapyrenium** Flot.

1(7). **C. cinereum** (Pers.) Körb.

Род **Dermatocarpon** Eschw.

1(8). **D. leptophyllodes** (Nyl.) Zahlbr.

2(9). **D. luridum** (Dill. ex With.) J.R. Laundon

3(10). **D. miniatum** (L.) W. Mann var. **miniatum**

4(11). **D. miniatum** var. **cirsodes** (Ach.) Zahlbr.

5(12). **D. miniatum** var. **complicatum** (Lightf.) Th. Fr.

6(13). **D. rivulorum** (Arnold) Dalla Torre & Sarnth

Род **Endocarpon** Hedw.

1(14). **E. adsurgens** Vain.

2(15). **E. pusillum** Hedw.

Род **Hydropunctaria** Keller, Gueidan & Thüs

1(16). **H. rheitrophila** (Zschacke) Keller, Gueidan & Thüs

Род **Muellerella** Hepp ex Müll. Arg.

1(17). **M. erratica** (A. Massal.) Hafellner & V. John

Род **Normandina** Nyl.

1(18). **N. pulchella** (Borrer) Nyl.

Род **Parabagliettoa** Gueidan & Cl. Roux

1(19). **P. dufourii** (DC.) Gueidan & Cl. Roux

Род **Placidium** A. Massal.

1(20). **P. adami-borosi** Szatala

2(21). **P. lachneum** (Ach.) B. de Lesd.

3(22). **P. michelii** A. Massal.

4(23). **P. rufescens** (Ach.) A. Massal.

5(24). **P. squamulosum** (Ach.) Breuss

Род **Placocarpus** Trevis.

1(25). **P. schaereri** (Fr.) Breuss

Род **Placopyrenium** Breuss

1(26). **P. bucekii** (Nádv. & Servít) Breuss

2(27). **P. fuscillum** (Turner) Gueidan & Cl. Roux

3(28). **P. tatrense** (Vězda) Breuss

4(29). **P. trachyticum** (Hazsl.) Breuss

Род **Polyblastia** A. Massal.

1(30). **P. cupularis** A. Massal.

2(31). **P. dermatodes** A. Massal.

Род **Staurothele** Norman

1(32). **S. areolata** (Ach.) Lettau

2(33). **S. bacilligera** (Arnold) Arnold

3(34). **S. caesia** (Arnold) Arnold

4(35). **S. clopima** (Wahlenb.) Th. Fr.

5(36). **S. clopimoides** (Anzi) J. Steiner

6(37). **S. frustulenta** Vain.

7(38). **S. hymenogonia** (Nyl.) Th. Fr.

Род **Thelidium** A. Massal.

1(39). **T. decipiens** (Nyl.) Kremp.

2(40). **T. fontigenum** A. Massal.

3(41). **T. incavatum** (Nyl.) Mudd

4(42). **T. minutulum** Körb.

5(43). **T. papulare** (Fr.) Arnold

6(44). **T. zwackhii** (Hepp) A. Massal.

Род **Verrucaria** Schrad.

- 1(45). **V. aquatilis** Mudd
- 2(46). **V. bulgarica** Szatala
- 3(47). **V. caerulea** DC.
- 4(48). **V. dolosa** Hepp
- 5(49). **V. elaeina** Borrer
- 6(50). **V. elaeomelaena** (A. Massal.) Arnold
- 7(51). **V. funckii** (Spreng.) Zahlbr.
- 8(52). **V. hochstetteri** Fr.
- 9(53). **V. hydrophila** Orange
- 10(54). **V. macrostoma** Dufour ex DC.
- 11(55). **V. muralis** Ach.
- 12(56). **V. nigrescens** Pers.
- 13(57). **V. pachyderma** (Arnold) Arnold
- 14(58). **V. polysticta** Borrer
- 15(59). **V. praetermissa** (Trevis.) Anzi
- 16(60). **V. submersella** Servit
- 17(61). **V. umbrinula** Nyl.
- 18(62). **V. viridula** (Schrad.) Ach.

Род **Verruculopsis** Gueidan, Nav.-Ros. & Cl. Roux

- 1(63). **V. lecideoides** (A. Massal.) Gueidan & Cl. Roux

Род **Wahlenbergiella** Gueidan & Thüs

- 1(64). **W. striatula** (Wahlenb.) Gueidan & Thüs

Таблица за определяне на родовете

- 1 Видове без талус, лихениколни, облигатно паразитиращи ***Muellerella***
- 1* Видове формиращи талус, свободно живеещи или факултативно паразитиращи **2**
- 2 Талусът листовиден, люсповиден или дребно люсповиден до частично гранулиран **3**
- 2* Талусът корест, плакодиоиден, ендолитен или епилитен **8**
- 3 Горната повърхност на талуса с папили, власинки или със соралии **4**
- 3* Горната повърхност на талуса без папили, власинки и соралии **5**
- 4 Соралии присъстват, дяловете с форма на ушна мида, талусният ръб извит нагоре ***Normandina* (*N. pulchella*)**
- 4* Соралии липсват, дяловете дребно люсповидни до гранулирани, талусният ръб не е извит нагоре ***Agonimia* (*A. tristicula*)**
- 5 Аскоспорите стеновидно многоклетъчни, химениални водорасли присъстват ***Endocarpon***
- 5* Аскоспорите едноклетъчни, химениални водорасли отсъстват **6**
- 6 Талусът прикрепен с един или множество гомфове; видове предимно с листовиден талус ***Dermatocarpon***
- 6* Талусът прикрепен с ризохифи, рядко с ризини; видове предимно с люсповиден талус **7**
- 7 Горният слой ясно разграничим, клетки на фотобионта липсват
..... ***Placidium***
- 7* Горният слой неразграничим от водорасловия слой, клетки на фотобионта присъстват ***Catapyrenium* (*C. cinereum*)**
- 8 Аскоспорите стеновидно многоклетъчни или частично стеновидно многоклетъчни **9**

8*	Аскоспорите едноклетъчни или напречно септирани, рядко с надлъжни септи	10
9	Химениални водорасли присъстват	Staurothele
9*	Химениални водорасли отсъстват	Polyblastia
10	Талусът изцяло плакодиоиден или само в периферията на талуса; ареолите стесняващи се към субстрата	Placopyrenium
10*	Талусът от друг тип; ареоли (когато присъстват) нестесняващи се към субстрата	11
11	Аскоспорите септирани	Thelidium
11*	Аскоспорите без септи	12
12	Епилитни видове	13
12*	Ендолитни и полуендолитни видове	17
13	Талусът прикрепен към субстрата с подобна на гомф структура, медулата I+ синьо оцветяване; често факултативно паразитиращи по <i>Protoparmeliopsis muralis</i>	Placocarpus (P. schaereri)
13*	Талусът плътно прикрепен към субстрата, без прикрепителни структури, медулата I-; непаразитиращи по <i>Protoparmeliopsis muralis</i>	14
14	Талусът с множество черно пигментирани участъци, видими на повърхността като черни точки (най-добре могат да бъдат наблюдавани при овлажняване на талуса)	Hydropunctaria
14*	Талусът без черни точки	15
15	Горният слой изцяло липсващ, фотобионтът развиващ се от повърхността до основата на талуса; видове срещащи се само по скали, обливани от морска вода	Wahlenbergiella
15*	Горният слой присъстващ или слабо развит, фотобионтът не достигащ до повърхността; предимно видове срещащи се на сладководни и сухоземни местообитания	16
16	Перитециите разположени между ареолите, понякога формиращи групи от близко разположени перитеции, по варовиков субстрат на открити слънчеви места; факултативно паразитиращи видове	Verruculopsis (V. lecideoides)

- 16* Перитециите с друго разположение; сладководни, амфибиални или сухоземни видове, по силикатни или варовикови субстрати, предимно свободно живеещи **Verrucaria**
- 17 Притециите изцяло потопени в субстрата или частично над субстрата ... **18**
- 17* Перитециите повърхностни **19**
- 18 Горният слой литокортекс; изцяло ендолитни видове; аскоспорите 14–30 µм дълги **Bagliettoa**
- 18* Без литокортекс; талусът вариращ от ендолитен до полуендолитен; аскоспорите 25–39 µм дълги **Verrucaria** (*V. hochstetteri* и *V. viridula*)
- 19 Талусът ендолитен; видове по варовиков субстрат; аскоспорите 8–23 µм дълги **Parabagliettoa** (*P. dufourii*)
- 19* Талусът предимно полуендолитен до повърхностен (в зависимост от субстрата); аскоспорите 19–27 µм дълги **Verrucaria** (*V. muralis*)

Като примери за морфологични описания са дадени описанията на род *Placocarpus* и на типовия вид на рода, *Placocarpus schaeereri*.

Род ***Placocarpus*** Trevis., Conspect. Verruc.: 19, 1860.

Талусът корест, епилитен, ареолиран, 0.5–2.5 мм дебел, прикрепен към субстрата със структура подобна на гомф. Ареолите изпъкнали или плоски, полигонални; крайните ареоли заоблени. Горната повърхност бяло до тъмносиво напрашена. Горният слой параплектенхимен; епинекаралният слой добре развит или отсъства. Фотобионтът зелени водорасли (*Trebouxiophyceae*). Медулата прозоплектенхимна, I+ синьо оцветяване, с безцветни кристали. **Перитециите** напълно потопени в талуса, кълбовидни до широко крушовидни. Екципулумът безцветен или розово-кафяв. Инволукрелум отсъства. Аскусите бухалковидни, 8-спорови. Аскоспорите тясноелипсоидални до елипсоидални, безцветни, с добре разграничим периспорий, едноклетъчни. **Пикнидите** тип-*Dermatocarpon*.

Родът обединява 4 вида, факултативно паразитиращи или свободно живеещи, развиващи се предимно върху варовиков субстрат. *Placocarpus*

schaereri, заедно с *P. melanophthalmosus*, формират монофилетична група, подкрепена с молекулярни данни (Roux & Gueidan, 2011). Освен че са подкрепени с молекулярни данни, тези два вида добре се обединяват по следните екологични особености и морфологични белези: факултаивно паразитиращи, наличие на дебел ареолиран талус, положителна реакция на медулата I+ синьо оцветяване и добре развит периспорий. *Placocarpus americanum* е описан от Северна Америка (Knudsen et al., 2009), като прازیтиращ върху *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy, който е характерен гостоприемник и на *P. schaeferi*. *Placocarpus americanum* се различава морфологично от *P. schaeferi* по липсата на реакция на медулата I-, тънкия талус, липсата на безцветни кристали в медулата и липсата на периспорий при зрелите спори. *P. americanum* не може да бъде отнесен към род *Placocarpus*, тъй като описанието се препокрива значително с това на род *Placopyrenium* s.l. Бъдещо молекулярно филогенетично изследване на *P. americanum* ще даде необходимата информация за типа на специализация на видовете от този род към гостоприемниците им и ще покаже дали положителната реакция на медулата, дебелината на талуса и наличието на периспорий са диагностични белези за този род.

Тип на рода: *Placocarpus schaeferi* (Fr.) Breuss

Литература: Breuss (1985), Gueidan (2009: 196).

Placocarpus schaeferi (Fr.) Breuss, Pl. Syst. Evol. 148: 314, 1985. — *Parmelia schaeferi* Fr., Lichen. Eur. Reform.: 106, 1831. — *Endocarpon schaeferi* (Fr.) Nyl., Bot. Not.: 156, 1853. — *Verrucaria schaeferi* (Fr.) Nyl., Mém. Soc. Imp. Natl. Acad. Cherbourg 3: 191, 1855. — *Endocarpon saxorum* Chaill., Lich. Europ. Reform.: 106, 1831. — *Placocarpus saxorum* (Chaill.) Trevis., Consp. Verruc.: 19, 1860. — *Endocarpon miniatum* var. *monstrosum* Schaer, Lich. Helvet. Spic. 7: 349, 1836. — *Placidium monstrosum* (Schaer) A. Massal., in Krempelhuber, Denkschr. Königl.-Bayer. Bot. Ges. 4: 231, 1861. — *Verrucaria monstrosa* (Schaer) Steiner, in Stizenberg, Kongl. Acad. Wiss. Wien, Math-Nat. Kl., Abt. 1, 47: 179, 1898. — *Dermatocarpon monstrosum* (Schaer) Vain., Természetr Fuzetek 22: 336, 1899.

Фиг. 1–4

Талусът корест, ареолиран, с гомфа 1–2(2.5) мм дебел, без гомфа 200–550 μм дебел. Ареолите 0.8–3.6 мм в диам., изпъкнали или плоски, полигонални, прикрепени към субстрата с късо краче (гомф) от плътно свързани, перпендикулярно подредени хифи, произлизащи от медулата; крайните ареоли заоблени. Горната повърхност бяла или светлосива, напращена. Долната повърхност вълнообразно нагъната, черна. Горният слой трудно разграничим, покрит от епинекрален слой. Фотобионтният слой 70–140 μм дебел; водорасловите клетки равномерно разпръснати. Медулата прозоплектенхимна, I+ синьо оцветена; хифите покрити с малки безцветни кристали. **Перитециите** 270–400 × 170–300 μм, удължени към остиола, крушовидни, напълно потопени в талуса. Екципулумът безцветен. Аскоспорите 23–31 × 7–9 μм, тясноелипсоидални, едноклетъчни, безцветни; периспорият 1–2(2.5) μм, добре развит, към двата края на спората изтъняващ. **Пикнидите** тип-*Dermatocarpon*, 130 μм в диам, потопени в талуса. Пикноконидиите 1–1.5 × 3–6 μм, пръчковидни, безцветни.

Екологични особености. Видът се развива като факултативен паразит върху *Protoparmeliopsis muralis* (Schreb.) M. Choisy, или самостоятелно. Не е известно дали наличието на *P. muralis* е задължително за развитието на *P. schaereri*. Разпространен е по варовиков субстрат, на слънчеви, открити места, от морското равнище до 1400 м.

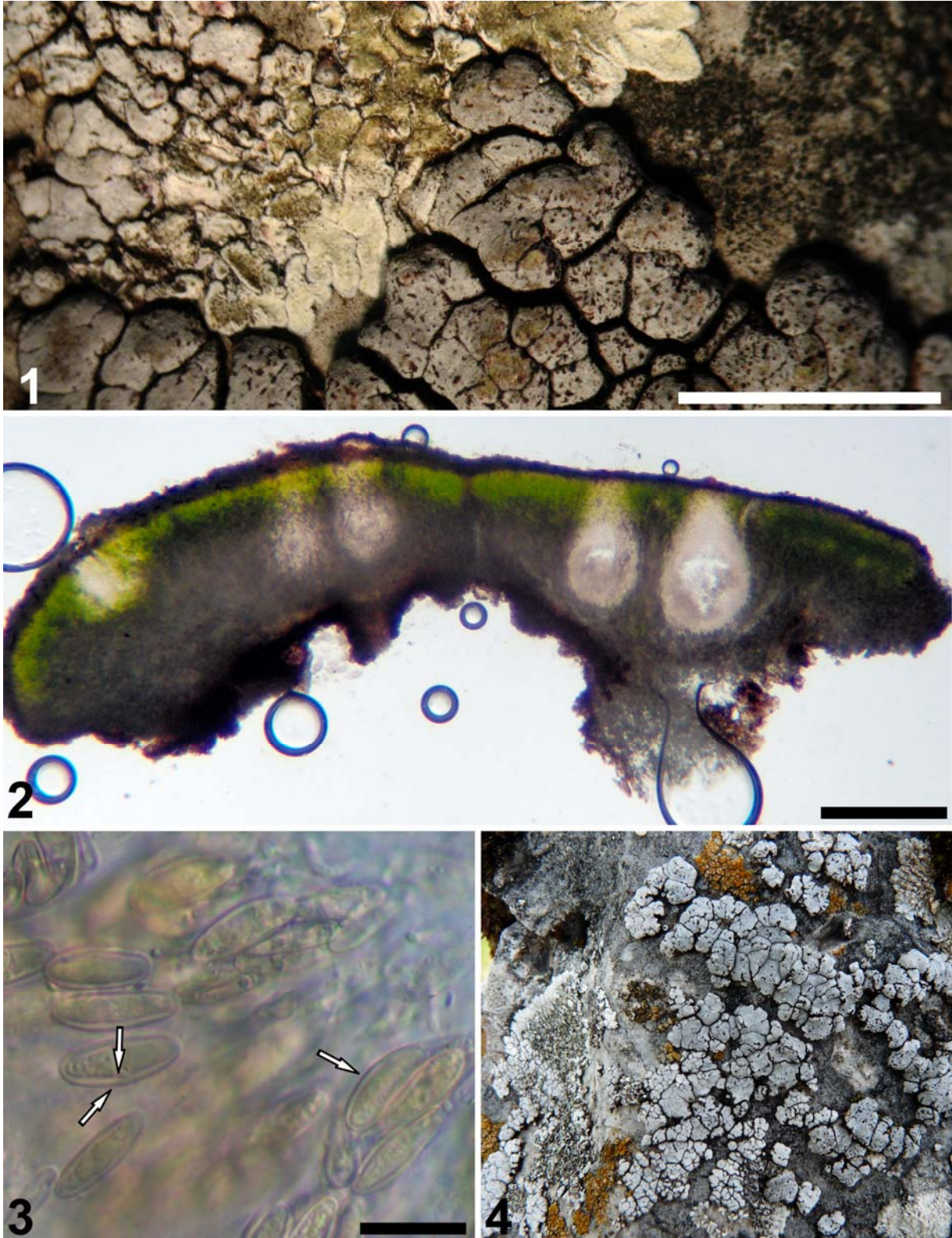
Разпространение в България: Черноморско крайбрежие, Предбалкан, Стара планина, Знеполски район, Витошки район, Долината на река Струма, Рила, Родопите, Тунджанска хълмиста равнина.

Общо разпространение: Европа (широко разпространен в Южна Европа и Средиземноморието), Азия, Северна Африка.

Изследвани образци.

По варовик: Знеполски район, над с. Парамун, 15.VI.2011, В. Шиваров (SOMF 28004), Чепън планина, пътеката над Драгоманско блато, 9.IX.2012, В. Шиваров (SOMF 29481, 29482); Родопите, Триградско ждрело, 24.VI.1962, Б. Железова (NHM 639), с. Триград, пътят към с. Мугла, 10.V.2012, В. Шиваров (SOMF 29483, 29484).

Литература: Казанджиев (1900), Podpěra (1911), Попниколов (1931), Kloss (1962), Попниколов & Железова (1964), Breuss (1985: 314), Mayerhofer et al. (2005), Knudsen et al. (2009).



Фиг. 1–4. *Placocarpus schaeferi*; 1. В горната част на снимката *Protoparmeliopsis muralis*, в долната част *P. schaeferi*; 2. Пререз на талус с перитеции; 3. Аскоспори с периспории; 4. *P. schaeferi* в природата. Деления: 1 = 5 мм; 2 = 300 μм; 3 = 25 μм.

Анализ на видовия състав и екологичните особености на представителите от семейство *Verrucariaceae* в България

Лихенизираните гъби от семейство *Verrucariaceae* са представени в България с **18 рода и 62 вида и 2 разновидности.**

Като резултат от проведеното таксономично изследване беше установено, че голяма част от видовете с корест талус от семейство *Verrucariaceae* в България са неправилно определени или са с неясен статут. Това се дължи на трудното определяне на тази група видове, на високата им изменчивост и ограничения брой на морфологичните белези с диагностична стойност. Например, видовете с люсповиден и листовиден талус са значително по-добре разработени, поради хетеромерния им талус и значително по-лесния начин на работа с тях, при приготвяне на микроскопски препарати и изследване в светлинен микроскоп. Повечето от видовете с корест талус са с голям брой синоними, поради използването на белези с висока степен на изменчивост за разграничаване на видове и на вътревидови таксони от тази група лишей. Например, за целите на монографската си разработка върху ендолитните видове с радиално разпукващ се инволукрумелум, Halda (2003) е ревизирал типовите образци на над 100 видови и вътревидови таксона, публикувани от Miroslav Servít, и е редуцирал това таксономично разнообразие до 4 морфологично добре разграничими вида. Понастоящем тези видове са потвърдени и с доказателства от молекулярни изследвания и са отнесени към род *Bagliettoa*. Екологичните особености и морфологичните различия при тези видове бяха потвърдени при работата с българските образци.

Видовете на Servít (1947, 1948, 1950b, 1952), описани като нови за науката по материали от северното Черноморско крайбрежие, са разграничени на базата на морфологични белези, чиито стойности при отделните видове се препокриват значително. Показателен е и фактът, че повечето от тези видове впоследствие не са съобщавани от други места и не са включвани в последващи монографски разработки. Към момента, ендолитните и полуендолитни видове от групата на *V. muralis/rupestris* са с неясен статут в рамките на род *Verrucaria* и филогенетично се различават значително от останалите представители на рода (Gueidan et al., 2009). Най-вероятно, тези видове описани от Servít ще бъдат обединени около типовият вид на род

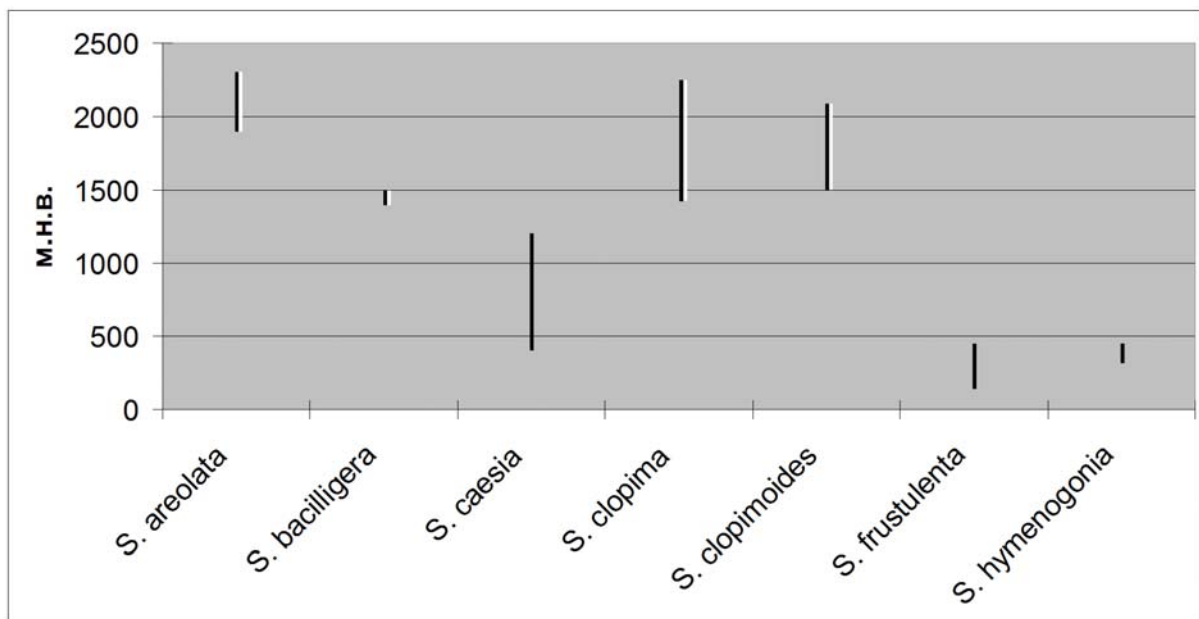
Verrucaria s. str., но докато не бъде извършено цялостно молекулярно изследване на тази група, таксономичният им статут ще продължи да бъде недоизяснен.

Друг типичен пример за използване на изменчиви белези е случаят с *Staurothele ambrosiana* (вж. *S. frustulenta*). Цветът на проталуса може да варира в зависимост от интензитета на светлината. Например, при *Verrucaria praetermissa* на сенчести места цветът на проталуса е бяло-розов и добре забележим, докато на места с по-голям интензитет на светлината, талусът може да формира черна линия, разделяща съседните талуси. Също така при образците на *Staurothele*, събрани от слънчеви места, не е наблюдаван разграничим проталус или само частично е наблюдавана корестта, черна, праховидна маса в края на талуса. При видове, развиващи се предимно на открити места, каквито са представителите на род *Bagliettoa*, проталусът винаги е тъмно пигментиран. Наличието на черен пигмент, подобен на меланина, е известно при разред *Verrucariales* (David et al., 2006). Това обяснява добре приспособяването на микобионта към слънчевата светлина, тъй като проталусът е без фотобионт. Това беше наблюдавано и при *Hydropunctaria rheitrophia* – образците, събрани от дъното на Мальовишка река, са с повече пигментирани участъци в сравнение с образеца, събран на сенчесто място в Стара планина. Поради тази особеност на видовете, трябва да се обръща внимание и на местообитанието, от където е събран дадения образец. Цветът на проталуса не може да бъде използват, като основен белег при описание на нови видове.

Много често в старата литература за разграничаване на видовете от семейството са използвани цветните реакции на химениалния слой към калиев йодид и йод (Луголов разтвор, I) или последователното прилагане на калиева основа и Лугол, което винаги дава синьо оцветяване. При третиране само с I, химениалният слой се багри първоначално синьо, след което преминава в лилаво и накрая целият химениален слой има червено оцветяване. При пониски концентрации на йод, химениалният слой остава син или с лилав цвят. По тази причина в описанията на видовете се дава и характеристика на цветната реакция. Използването на I има таксономично значение само при някои видове, при които вегетативните хифи дават цветна реакция. Пример затова е синьото оцветяване на медулата при *Placocarpus schaereri*. Цветните

реакции на химениалния слой, характеризират цялото семейство и затова в описанията на видовете не са коментирани.

При работата с род *Staurothele* беше установена зависимост между разпространението на видовете във височина и изменчивостта на формата на химениалните водорасли. На Фиг. 5, с черно-бели линии са дадени видовете, при които има бацилиформни химениални водорасли или вариращи от кълбовидни до бацилиформни; черната линия показва видове без вариации, с кълбовидни или цилиндрични химениални водорасли.



Фиг. 5. Изменчивост на химениалните водорасли и разпространението във височина при представителите на род *Staurothele*

Освен от наличните образци за разпределението във височина са взети данни от литературата (Szatala, 1929; Попниколов, 1932, 1935). Използвани са данни само за таксони, които са били морфологично ясни и не са публикувани със синоними, такива са *Staurothele bacilligera*, *S. caesia* и *S. clopimoides*. Формата на химениалните водорасли се е считала за основен белег при разграничаването на таксоните от рода. При теренната работа в България, много от образците на амфибиалния вид *S. clopima* значително варираха във формата на химениалните водорасли, което затрудни определянето им. ITS последователността на такъв образец показва голяма близост до *S. clopima*, но също така значително съвпадение на последователностите със *S. fissa*. Тези

два вида се разграничават предимно по формата на химениалните водорасли. Двата български образеца на *S. fissa* събрани от Dr. Ö. Szatala, значително се различават от групата на *Staurothele fissa/clopima*, но също така не принадлежат на един и същи вид. При теренната работа не беше намерен образец с изцяло кълбовидни химениални водорасли, за да може да се направи съпоставка в морфологично и екологично отношение. Други два много близки вида, различаващи се главно по химениалните водорасли, са *S. frustulenta* и *S. areolata*. При тази група беше наблюдавана разлика във формата на ареолите, но при индивиди със слабо развит талус двата вида са неразграничими, освен по формата на химениалните водорасли. Друга интересна зависимост е разпространението на видовете от *Staurothele* s. str. с бацилиформни водорасли в Скандинавските страни и във високите части на планините. Според Orange (2013b), *S. clopima* и *S. clopimoides* не се срещат във Великобритания; разпространението на *S. areolata* също не е потвърдено. Най-вероятно тези видове имат специфични изисквания към температурата на средата и затова са разпространени във високите планини или в северните ширини. Молекулярно филогенетичните изследвания на групата *Staurothele* s. str. показаха, че при *S. fissa* и *S. frustulenta* фотобионтът се различава от останалите представители, но при *S. clopima* има известни вариации в наличните секвенции и към момента, видовият състав остава не напълно изяснен (Thüs et al., 2011). При групата на ендолитните и полуендолитните видове не са провеждани молекулярни изследвания, но от Фиг. 5 се вижда същата зависимост. *Staurothele bacilligera* е единственият вид с бацилиформни водорасли, който е известен от два локалитета в България, с почти еднаква височина. Според Swinscow (1963a) във Великобритания този вид има само едно находище, в планината „Ingleborough”, Северен Йоркшир. В континенталната част на Европа, видът се среща рядко по варовици в Карпатите и Алпите (Zschacke, 1934).

Най-вероятно формата на химениалите водорасли има значение за разпространение на представителите от род *Staurothele* във височина. Нужно е целенасочено изследване с молекулярно филогенетични методи и сравнение, както на морфологичните белези, така и на екологичните изисквания към средата при тези видовете.

В Таблица 1 са представени екологичните особености и разпространението във височина на всички разработени видове. Вижда се, че повечето видове са разпространени по варовиков субстрат, което е свързано с ендолитното развитие на голяма част от видовете. При епилитните видове, това най-вероятно е свързано с физиологични процеси и изискването към определена киселинност на средата.

Поради малкото налични образци при повечето видове не може да бъде направен пълен анализ на екологичните особености, но почти при всички разгледани видове има пълно съответствие с известните литературни данни за екологичните им особености.

При групата на *Dermatocarpon miniatum* има най-много налични образци, събрани от различни локалитети, и може да се направят достоверни заключения. Интересното е, че всички разновидности имат ясно разпределение във височина и изискване към субстрата освен при *D. miniatum* var. *complicatum*, което добре корелира с молекулярно филогенетичните изследвания на групата, проведени от Heiðmarsson (2003), които показаха, че *D. miniatum* var. *complicatum* формира няколко групи в рамките на *D. miniatum*. Най-вероятно, има скрити видове, които са приспособени към определени екологични характеристики на средата. *Dermatocarpon miniatum* var. *cirsodes* формира монофилетична група в изследването на Heiðmarsson, както се вижда от Таблица 1, в екологично отношение и като разпространение е постоянен, вероятно, в бъдеще този таксон ще бъде обособен като вид.

От амфибиалните видове във високопланински реки и потоци, доминиращ вид е *Staurothele clopima*. Като неясен от гледана точка на паразитизъм е даден *S. clopimoides*, тъй като в България беше намерен да се развива върху талуса на *S. clopima*, но в литературата няма данни за паразитен начин на живот при *S. clopimoides*. Твърде вероятно е *S. clopimoides* да се „възползва“ от фотобионта на *S. clopima*, тъй като и дава вида имат близкородствен или един и същ фотобионт *Stichococcus (Diplosphaera) mirabilis*. Използването на фотобионта на гостоприемника от друг лихениколен (паразитиращ) вид е известно (Lawrey & Diederich, 2003). Както беше коментирано по-горе, към момента видовият състав на фотобионта при тази група не е напълно изяснен.

Таблица 1. Екологични особености и разпространение във височина на изследваните видове

Вид	0–1000 м	1001–2000 м	2001–3000 м	Субстрат	Начин на живот спрямо средата	Паразитизъм
1 ¹	2 ²	3 ²	4 ²	5 ³	6 ⁴	7 ⁵
<i>Agonimia tristicula</i>	1	2		МХ	ВЛ	
<i>Bagliettoa baldensis</i>	11	1		В	С	
<i>Bagliettoa calciseda</i>	8	2		В	С	
<i>Bagliettoa limborioides</i>	2			В	С	
<i>Bagliettoa marmorea</i>	4	1		В	С	
<i>Bagliettoa parmigerella</i>	2	1		В	С/ВЛ	
<i>Catapyrenium cinereum</i>		3	10	П	С/ВЛ	
<i>Dermatocarpon leptophyllodes</i>		1		В/СИ	ВЛ	
<i>Dermatocarpon luridum</i>			1	СИ	А	
<i>Dermatocarpon miniatum</i>	13	2		В	С	
<i>D. miniatum</i> var. <i>cirsodes</i>	10			В	С	
<i>D. miniatum</i> var. <i>complicatum</i>	2	3	8	СИ/В/МХ	ВЛ/С/А	
<i>Dermatocarpon rivulorum</i>			3	СИ	А	
<i>Endocarpon adsurgens</i>	1			П	С	
<i>Endocarpon pusillum</i>	1			В	С	
<i>Hydropunctaria rheitrophila</i>	2		2	СИ	СЛ	
<i>Muellerella erratica</i>	1			В	С	О
<i>Normandina pulchella</i>		1		МХ	ВЛ	
<i>Parabagliettoa dufourii</i>	2			В	С	
<i>Placidium adami-borosi</i>	1			П	С	
<i>Placidium lachneum</i>		2		П	С	
<i>Placidium michelii</i>		1		П	С	
<i>Placidium rufescens</i>	1			В	С	
<i>Placidium squamulosum</i>	2	1		П	С	
<i>Placocarpus schaereri</i>	3	2		В	С	Ф
<i>Placopyrenium bucekii</i>		1		СИ	С	
<i>Placopyrenium fuscillum</i>	2		1	В	С	Ф
<i>Placopyrenium tatrense</i>		1		В	С	
<i>Placopyrenium trachyticum</i>	1	1		СИ	С	
<i>Polyblastia cupularis</i>			1	В	С	
<i>Polyblastia dermatodes</i>		1		В	С	
<i>Staurothele areolata</i>		1	3	В	С	
<i>Staurothele bacilligera</i>		1		В	ВЛ	
<i>Staurothele caesia</i>	2			В	С	
<i>Staurothele clopima</i>		5	4	СИ	А	
<i>Staurothele clopimoides</i>			2	СИ	А	?Ф
<i>Staurothele frustulenta</i>	3			В	С/ВЛ	

Таблица 1. Продължение

1 ¹	2 ²	3 ²	4 ²	5 ³	6 ⁴	7 ⁵
<i>Staurothele hymenogonia</i>	3			В	С	
<i>Thelidium decipiens</i>	3			В	С	
<i>Thelidium fontigenum</i>	1			В	ВЛ	
<i>Thelidium incavatum</i>	2		2	В	С	
<i>Thelidium minutulum</i>	2			СИ	ВЛ	
<i>Thelidium papulare</i>		3		В	ВЛ	
<i>Thelidium zwackhii</i>	1			СИ	ВЛ	
<i>Verrucaria aquatilis</i>	1			СИ	СЛ	
<i>Verrucaria bulgarica</i>	2			В	С	
<i>Verrucaria caerulea</i>		2		В	С	
<i>Verrucaria dolosa</i>		1		СИ	ВЛ	
<i>Verrucaria elaeina</i>	4			В	ВЛ	
<i>Verrucaria elaeomelaena</i>	2			В	А	
<i>Verrucaria funckii</i>		3		СИ	А	
<i>Verrucaria hochstetteri</i>	2			В	С	
<i>Verrucaria hydrophila</i>	1	1		СИ	А	
<i>Verrucaria macrostoma</i>	1			В	С	
<i>Verrucaria muralis</i>	5			В	С/ВЛ	
<i>Verrucaria nigrescens</i>	3	1		В	С	
<i>Verrucaria pachyderma</i>			1	СИ	А	
<i>Verrucaria polysticta</i>	4			В	С	
<i>Verrucaria praetermissa</i>	5			В	А/ВЛ	
<i>Verrucaria submersella</i>	2			В	А/ВЛ	
<i>Verrucaria umbrinula</i>	1			СИ	С	
<i>Verrucaria viridula</i>	2	1		В	С	
<i>Verruculopsis lecideoides</i>	2	3		В	С	
<i>Wahlenbergiella striatula</i>	1			СИ	М	

¹Изследвани видове.

²Брой на образците, събрани от съответната височина.

³Вид на субстрата: **В** – варовиков, **СИ** – силикат, **МХ** – мъхове, **П** – почва.

⁴Начина на живот спрямо средата: **А** – амфибиални видове; **СЛ** – изцяло сладководни видове, местообитанието е почти цялогодишно под вода; **М** – морски видове; **С** – видове развиващи се на сухи места; **ВЛ** – видове развиващи се на влажни места.

⁵Паразитизъм: **О** – облигатно паразитиращи; **Ф** – факултативно паразитиращи, при свободно живеещите полето е празно.

В Таблица 2 са представени различните таксономични схеми на семейство *Verrucariaceae*, възприети в основните разработки за лихенизирани гъби в България, сравнени с таксономичната схема в дисертационния труд.

Таблица 2. Таксономични схеми на семейството *Verrucariaceae* в България

Попников & Железова (1964)	Mayrhofer et al. (2005)	В дисертационния труд
разред <i>Pyrenulales</i>	разред <i>Verrucariales</i>	разред <i>Verrucariales</i>
сем. <i>Dermatocarpaceae</i>	сем. <i>Verrucariaceae</i>	сем. <i>Verrucariaceae</i>
<i>Dermatocarpon</i>	<i>Bagliettoa</i>	<i>Agonimia</i>
<i>Endocarpon</i>	<i>Catapyrenium</i>	<i>Bagliettoa</i>
<i>Normandina</i>	<i>Dermatocarpon</i>	<i>Catapyrenium</i>
<i>Placidiopsis</i>	<i>Endocarpon</i>	<i>Dermatocarpon</i>
сем. <i>Verrucariaceae</i>	<i>Muellerella</i>	<i>Endocarpon</i>
<i>Microglaen</i>	<i>Placidium</i>	<i>Hydropunctaria</i>
<i>Polyblastia</i>	<i>Placocarpus</i>	<i>Muellerella</i>
<i>Thelidium</i>	<i>Placopyrenium</i>	<i>Normandina</i>
<i>Thrombium</i>	<i>Polyblastia</i>	<i>Parabagliettoa</i>
<i>Staurothele</i>	<i>Staurothele</i>	<i>Placidium</i>
<i>Verrucaria</i>	<i>Thelidium</i>	<i>Placocarpus</i>
	<i>Verrucaria</i>	<i>Placopyrenium</i>
		<i>Polyblastia</i>
		<i>Staurothele</i>
		<i>Thelidium</i>
		<i>Verrucaria</i>
		<i>Verruculopsis</i>
		<i>Wahlenbergiella</i>

Заклучение

Извършено е цялостно таксономично проучване за установяване на видовия състав, екологичните особености и разпространението на лихенизираните гъби от семейство *Verrucariaceae* в България. Установени са **62** вида и **2** разновидности от **18** рода.

Съобщават се **15** вида, нови за България: *Hydropunctaria rheitrophila* (Zschacke) Keller et al.; *Polyblastia cupularis* A. Massal.; *P. dermatodes* A. Massal., *Staurothele clopima* (Wahlenb.) Th. Fr.; *S. hymenogonia* (Nyl.) Th. Fr.; *Thelidium fontigenum* A. Massal.; *T. zwackhii* (Hepp) A. Massal.; *Verrucaria aquatilis* Mudd; *V. elaeina* Borrer; *V. elaeomelaena* (A. Massal.) Arnold; *V. pachyderma* (Arnold) Arnold; *V. praetermissa* (Trevis.) Anzi; *V. umbrinula* Nyl.; *V. viridula* (Schrad.) Ach. и *Wahlenbergiella striatula* (Wahlenb.) Gueidan.

За първи път от българското Черноморско крайбрежие се съобщава соленоводния род *Wahlenbergiella*.

Установено е, че всички ревизирани образци на смятания за широко разпространен морски вид *Hydropunctaria maura* се отнасят към вид или група от скрити видове, близки до *H. adriatica*. Другият морски вид, публикуван от България, *Verrucaria halizoa*, принадлежи, най-вероятно, към нов таксон за науката.

За първи път от България се съобщават типично сладководни представители на семейство *Verrucariaceae*: *Verrucaria aquatilis* и *Hydropunctaria rheitrophila*.

Посочват се общо **44** новитета за **11** флористични района на България, както следва:

Черноморско крайбрежие: *Parabagliettoa dufourii*, *Thelidium incavatum*, *Verrucaria umbrinula*, *V. viridula*, *Wahlenbergiella striatula*;

Североизточна България: *Verrucaria elaeina*, *V. polysticta* *V. praetermissa*;

Предбалкан: *Placopyrenium fuscillum*, *Staurothele hymenogonia*, *Thelidium decipiens*;

Стара планина: *Endocarpon pusillum*, *Hydropunctaria rheitrophila*, *Parabagliettoa dufourii*, *Staurothele clopima*, *S. hymenogonia*, *Thelidium fontigenum*,

T. minutulum, *T. zwackhii*, *Verrucaria aquatilis*, *V. elaeomelaena*, *V. hochstetteri*, *V. macrostoma*, *V. praetermissa*, *V. submersella*;

Витошки район: *Verrucaria dolosa*, *V. viridula*;

Долината на река Струма: *Bagliettoa baldensis*, *B. calciseda*;

Пирин: *Polyblastia cupularis*, *Polyblastia dermatodes*, *Verrucaria funckii*;

Рила: *Hydropunctaria rheitrophila*, *Staurothele clopima*, *Verrucaria pachyderma*;

Родопите: *Bagliettoa parmigerella*, *Staurothele bacilligera*, *Thelidium incavatum*, *T. papulare*;

Тракийска низина: *Hydropunctaria rheitrophila*, *Verrucaria praetermissa*;

Странджа: *Placopyrenium fuscillum*, *Staurothele hymenogonia*, *Verrucaria nigrescens*.

За първи път е анализирано разпространението във височина на представителите от род *Staurothele* и е установена корелация с формата на химениалните водорасли. При всички видове, разпространени във високите части на планините, химениалните водорасли са бацилиформни или варират от бацилиформни до кълбовидни в рамките на едно плодно тяло. При видовете, разпространени от морското равнище до ниските части на планините, химениалните водорасли са кълбовидни или цилиндрични и не се наблюдава вариация във формата.

В заключение може да се каже, че видовият състав, растежните форми и приспособленията към средата при *Verrucariaceae* са изключително разнообразни. Географското разположение на нашата страна, наличието на карстови райони, високопланински потоци с монолитни скали, високите планински райони с варовиков или силикатен субстрат, както и ниската соленост на Черно море са предпоставки за значително разнообразие от видове. Допуска се, че при бъдещи изследвания могат да бъдат установени и други, нови за страната видове, включително и видове, които са нови за науката.

СПРАВКА ЗА НАУЧНИТЕ ПРИНОСИ НА ДИСЕРТАЦИОННИЯ ТРУД

I. Таксономични и екологични приноси

1. **За първи път** е извършено **цялостно таксономично проучване** за установяване на видовия състав, разпространението и екологичните особености на лихенизирани гъби от сем. *Verrucariaceae* в България. В резултат на проведеното изследване са установени **18 рода и 62 вида и 2 разновидности**, обхващащи всички растежни форми и приспособления за начин на живот.
2. Намерен е един нов род гъби за България – род *Wahlenbergiella*.
3. Съобщават се **15 вида, нови за България**: *Hydropunctaria rheitrophila* (Zschacke) Keller et al.; *Polyblastia cupularis* A. Massal.; *P. dermatodes* A. Massal.; *Staurothele clopima* (Wahlenb.) Th. Fr.; *S. hymenogonia* (Nyl.) Th. Fr.; *Thelidium fontigenum* A. Massal.; *T. zwackhii* (Hepp) A. Massal.; *Verrucaria aquatilis* Mudd; *V. elaeina* Borrer; *V. elaeomelaena* (A. Massal.) Arnold; *V. pachyderma* (Arnold) Arnold; *V. praetermissa* (Trevis.) Anzi; *V. umbrinula* Nyl.; *V. viridula* (Schrad.) Ach. и *Wahlenbergiella striatula* (Wahlenb.) Gueidan.
4. Посочват се общо **44 новитета** с лихенизирани гъби за **11 флористични района** на България: за Черноморско крайбрежие – **5** вида, Североизточна България – **3** вида, Предбалкан – **3** вида, Стара планина – **14** вида, Витоша – **2** вида, Долината на река Струма – **2** вида, Пирин – **3** вида, Рила – **3** вида, Родопите – **4** вида, Тракийска низина – **2** вида и Странджа – **3** вида.
5. Установена е **корелация** между **вертикалното разпространение на представители от род *Staurothele* с формата на химениалните водорасли**.
6. **За първи път** в България е извършено целенасочено **проучване на разпространението и екологичните особености на сладководни и амфибиални видове от сем. *Verrucariaceae***.

II. Научноприложни приноси

7. Таксономичната разработка на лихенизираните гъби от сем. *Verrucariaceae* в България е принос към пълната инвентаризация на гъбното и биологично разнообразие в страната. Някои от проучените видове заслужават природозащитен статус.
8. Информацията за морфологията, разпространението и екологичните особености на сладководните и амфибиални видове от сем. *Verrucariaceae* е с приложно значение за въвеждане на тези видове като биоиндикатори за качеството на водите в България.

НАУЧНИ ПУБЛИКАЦИИ ВЪВ ВРЪЗКА С ДИСЕРТАЦИОННИЯ ТРУД

Shivarov, V.V. 2013. New records of *Verrucariaceae* (*Ascomycota*) from Bulgaria. – *Mycobiota* 3: 11–17.

Shivarov, V.V. & Stoykov, D.Y. 2013. New records of pyrenocarpous lichenized fungi from Bulgaria. – *Mycotaxon* 121: 133–138. **Импакт фактор = 0.643**

УЧАСТИЕ В НАУЧНИ ФОРУМИ С РЕЗУЛТАТИ, ВКЛЮЧЕНИ В ДИСЕРТАЦИОННИЯ ТРУД

Shivarov, V.V. 2013. Current status of the investigation of the *Verrucariaceae* in Bulgaria – In: Scientific seminar, 10 April 2013, Hungarian Natural History Museum, Budapest. Доклад

Шиваров, В.В. & Стойков, Д.Й. 2010. Род *Dermatocarpon* (*Verrucariaceae*) в Микологичната колекция на Института по ботаника. – В: Б. Георгиев (предс.). Научна конференция „Биологично разнообразие и жизнена среда“, 24–25.VI.2010 г., София. Резюмета. С. 99–100. СУ „Св. Климент Охридски“, София. Постер

Shivarov, V.V. & Stoykov, D.Y. 2012. Freshwater and maritime species from *Verrucariaceae* family in Bulgaria. – В: С. Чанкова & В. Бисерков (ред.). Семинар по екология, 26–27.IV.2012 г., София. Резюмета. С. 43–44. Съюз на учените в България, Секция „Биология“, София. Постер

Taxonomic study of *Verrucariaceae* (lichenized fungi) in Bulgaria

Veselin V. Shivarov

Summary

Verrucariaceae (Ascomycota) are a family including mostly lichenized fungi, comprising a large diversity in habits.

A taxonomic study of *Verrucariaceae* in Bulgaria was carried out. Sixty two species and two varietates belonging to eighteen genera (*Agonimia*, *Bagliettoa*, *Catapyrenium*, *Dermatocarpon*, *Endocarpon*, *Hydropunctaria*, *Muellerella*, *Normandina*, *Parabagliettoa*, *Placidium*, *Placocarpus*, *Placopyrenium*, *Polyblastia*, *Staurothele*, *Thelidium*, *Verrucaria*, *Verruculopsis*, and *Wahlenbergiella*) were recognized.

The maritime genus *Wahlenbergiella* is reported for the first time from Bulgarian Black Sea Coast. The widespread maritime species *Hydropunctaria maura* is not confirmed from Bulgaria. All of the examined specimens belong to species or a group of cryptic species closely related to *H. adriatica*.

Fifteen lichenized fungi are recorded for the first time from Bulgaria: *Hydropunctaria rheitrophila* (Zschacke) Keller et al.; *Polyblastia cupularis* A. Massal.; *P. dermatodes* A. Massal.; *Staurothele clopima* (Wahlenb.) Th. Fr.; *S. hymenogonia* (Nyl.) Th. Fr.; *Thelidium fontigenum* A. Massal.; *T. zwackhii* (Hepp) A. Massal.; *Verrucaria aquatilis* Mudd; *V. elaeina* Borrer; *V. elaeomelaena* (A. Massal.) Arnold; *V. pachyderma* (Arnold) Arnold; *V. praetermissa* (Trevis.) Anzi; *V. umbrinula* Nyl.; *V. viridula* (Schrad.) Ach., and *Wahlenbergiella striatula* (Wahlenb.) Gueidan.

The distributions of the included species in this treatment are given by the floristic regions of Bulgaria. Forty four species are recorded as new for eleven floristic regions. Ecological preferences and vertical distributions of all taxa are also given. The study emphasizes freshwater and amphibious lichenized fungi from *Verrucariaceae* as a possible future bioindicators for monitoring of water quality in Bulgaria. Typical freshwater lichenized fungi are reported for the first time from Bulgarian rivers and high mountain streams. A correlation between vertical distribution and variation of the form of hymenial algae is observed in the members of genus *Staurothele*.