

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
БОТАНИЧЕСКИЙ ИНСТИТУТ им. В. Л. КОМАРОВА

ACADEMIA SCIENTIARUM ROSSICA
INSTITUTUM BOTANICUM NOMINE V. L. KOMAROVII

НОВОСТИ СИСТЕМАТИКИ
НИЗШИХ РАСТЕНИЙ

ТОМ 37

NOVITATES SYSTEMATICAE
PLANTARUM NON VASCULARIUM

TOMUS XXXVII



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ (PETROPOLIS)

«Наука»

2004

Т. И. Михайлюк¹
Т. М. Дариенко¹
Э. Н. Демченко²

T. I. Mikhailyuk
T. M. Darienko
E. N. Demchenko

**ВОДОРΟΣЛИ ГРАНИТНЫХ ОБНАЖЕНИЙ
РЕГИОНАЛЬНОГО ЛАНДШАФТНОГО ПАРКА
«ГРАНИТНО-СТЕПНОЕ ПОБУЖЬЕ»
(НИКОЛАЕВСКАЯ ОБЛАСТЬ, УКРАИНА)**

**ALGAE OF GRANITE OUTCROPS FROM REGIONAL
LANDSCAPE PARK «GRANITE-STEPPE POBUZHIE»
(NIKOLAEV REG., UKRAINE)**

1. Институт ботаники им. Н. Г. Холодного НАН Украины
01601, ГСП, Кисв-4, Украина, ул. Терещенковская, д. 2
t-mikhailyuk@ukr.net

2. Кисвский национальный университет им. Тараса Шевченко. Кафедра ботаники
01017, Кисв-17, Украина, ул. Владимирская, д. 64

Изучению наземных литофильных водорослей в мире уделяется достаточно много внимания. Это объясняется тем, что данные организмы способны существовать в экстремальных условиях резкого перепада температур и влажности, что интересно с физиологической и биохимической точек зрения. Кроме того, некоторые виды являются биодеструкторами каменистых субстратов антропогенного происхождения и их изучение имеет практический интерес.

Всего на данный момент известно около 150 родов (Nienow, 1996) и 550 видов литофильных водорослей (Jaag, 1945, Кондратьева, 1968; Мошкова, 1979; Кондратьева и др., 1984; Hoffmann, 1989; Ettl, Gärtner, 1995; Андреева, 1998, и др.), относящихся в основном к отделам *Chlorophyta* и *Cyanophyta*. Следует отметить, что большинство работ, посвященных данной тематике, в основном касаются водорослей высокогорий, холодных и жарких пустынь, тропических регионов (см. обзоры: Виноградова, 1989; Hoffmann, 1989; Nienow, 1996). В то же время изучению литофильных водорослей равнинной территории умеренной зоны уделено недостаточно внимания, хотя и известно, что систематические составы литофильных водорослей высокогорий и равнин, тропиков и умеренных широт существенно отличаются друг от друга (Nienow, 1996).

На территории Украины ранее не проводилось специального исследования наземных литофильных водорослей. Отдельные работы (Кондратьева, 1968; Мошкова, 1972; 1979; Масюк, Гук, 1983; Кондратьева и др., 1984; Виноградова, 1994; Коваленко, 1995; Виноградова, Коваленко, 1997; Костиков, Дариенко, 1998; Масюк, 1998; Mikhailyuk, 1999; Михайлюк, 1999а, 1999б, 2000) включают данные о 121 виде водорослей из влажных и сухих литофильных местообитаний Украины: *Cyanophyta* — 47 видов, *Chlorophyta* — 51, *Xanthophyta* — 10, *Bacillariophyta* — 12.

Целью нашей работы было изучение видового состава водорослей гранитных обнажений, расположенных по берегам р. Южный Буг, и выявление закономерностей распространения литофильных водорослей в разных местообитаниях на гранитах.¹

Материалом для работы послужили 3 серии проб гранитов, отобранных в июне 1999 г. и октябре 2000 г. на вершине юго-западного склона правого берега р. Южный Буг в окрестностях г. Южноукраинск Николаевской обл. (региональный ландшафтный парк «Гранитно-степное Побужье»). Каждая серия была собрана на 6 пробных площадках гранитных обнажений (размером порядка 0.5—1.5 м), на которых были выделены отдельные местообитания водорослей (размером от нескольких миллиметров до 1 см): эпилитные (голая освещенная гранитная поверхность, голая затененная поверхность, освещенная поверхность с гифами свободноживущего гриба *Lichenothelia* sp.), хазмоэндолитные (макро- и микротрещины в гранитах) и эпифитные (поверхность слоевищ эпилитных лишайников).

Из каждого местообитания в природных условиях были отобраны индивидуальные пробы. Часть проб (макроскопические разрастания водорослей, слоевища лишайников) отбирали в стерильные пробирки для микропроб и транспортировали в лабораторию в таком виде, а часть (пробы поверхности и трещин гранитов) сразу высевали на агаризованную среду² для дальнейшего проращивания в лабораторных условиях. При этом на поверхность гранита или в полость микротрещины наносили каплю стерильной воды. Затем стерильной иглой выскабливали поверхность гранита, далее пипеткой отобранная капля, вместе с попавшими в нее клетками водорослей, переносилась на поверхность агаризованной среды и равномерно распределялась по ней. Макроскопические разрастания водорослей изучали при помощи прямого микроскопирования,

¹ Выделяют эпилитные, гиполитные и эндолитные местообитания (Golubic et al., 1981, цит. по: Hoffmann, 1989). Водоросли эпилитных местообитаний колонизируют каменистую поверхность в условиях умеренной влажности и затененности, на которой могут конкурировать с эпилитными лишайниками и мхами. Водоросли гиполитных местообитаний существуют на нижней части камней, лежащих на земле, тем самым водоросли имеют защиту от внешних неблагоприятных условий среды и получают минеральные вещества из почвы. Эндолитные водоросли произрастают внутри каменистого субстрата в экстремальных условиях пустынь и высокогорий. Среди них известны хазмоэндолитные водоросли, которые живут в трещинах, открытых к поверхности камней, криптоэндолиты, живущие в замкнутых «пещерках» внутри известняков и песчаников, и эуэндолиты — водоросли, которые активно внедряются в известковый субстрат, прокладывая в нем «туннели». Кроме того, на поверхности камней часто произрастают другие организмы, которые также могут являться местообитаниями для водорослей, составляющих литофильное сообщество, — мхи, грибы, лишайники.

² Использовали агаризованную среду Болда — 1N BBM (Bischoff, Bold, 1963).

водоросли со слоевищ лишайников высевали (путем соскоба и отпечатка слоевища) на поверхность агаризованной среды в лабораторных условиях. Характеристика пробных площадок приведена в табл. 1, схема отбора проб — на рис. 1. Всего было исследовано 216 индивидуальных проб водорослей.

Культуры водорослей выращивали на осветителе с люминесцентными лампами ЛБ-40 с 12-часовым чередованием световой и темновой фаз. Большинство видов водорослей идентифицировали после выделения их в альгологически чистые культуры. Определение водорослей проводили под световым микроскопом МБИ-3 и Биолам Р-14 (объективы 20 \times , 40 \times , 90 \times) и стереоскопическими микроскопами МБС-1 и МБС-10. При идентификации водорослей использовали цитохимическую реакцию на крахмал (окраска препарата раствором Люголя), слизь окрашивали метиленовым синим.

Материал подан по системе зеленых и желтозеленых водорослей, изложенной в работе Г. Эттла и Г. Гертнера (Ettl, Gärtner, 1995), с некоторыми дополнениями (Андреева, 1998), синезеленых — в работе Н. В. Кондратьевой (Кондратьева, 1968). При анализе гетерогенности видового состава водорослей разных местобитаний использован метод мер включения (Семкин, Комарова, 1977).

В результате проведенных исследований при помощи культуральных методов было выявлено 48 видов водорослей (*Cyanophyta* — 1 вид; *Chlorophyta* — 46; *Xanthophyta* — 1). Среди семейств, преобладающих по количеству видов, следует отметить *Chlorellaceae* (11 видов), *Radiococcaceae* (8), *Trebouxiaceae* (8), *Klebsormidiaceae* (6), *Chaetophoraceae* (4), *Gloeoatilaceae* (4), которые объединяют 83.3 % видового состава водорослей. Наиболее разнообразно представлены роды *Trebouxia* Puymaly (7 видов), *Chlorella* Beijer. (5), *Klebsormidium* Silva, Mattox et Bleckwell (4), *Elliptochloris* Tsch.-Woess и *Fottea* Hind. (по 3).

Из 48 выявленных видов 6 (*Chlorella angusto-ellipsoidea*, *Ch. trebouxioides*, *Trebouxia italiana*, *T. pyriformis*, *T. gigantea*, *Fottea sphaeroides*) впервые приводятся для флоры Украины.

Альгофлора изученных гранитных обнажений представлена небольшим количеством видов водорослей, в основном относящихся к *Chlorophyta*. Небogatый состав и преобладание представителей *Chlorophyta* в альгофлоре каменистых субстратов в целом характерны для равнинных территорий умеренной зоны в отличие от тропических и высокогорных областей, где доминируют синезеленые водоросли (Виноградова, 1989; Hoffmann, 1989; Nienow, 1996). На гранитных обнажениях преимущественно распространены коккоидные и нитчатые водоросли с пакетобразными скоплениями клеток (виды родов *Trebouxia*, *Apatococcus* Brand em. Geitl., *Desmococcus* Brand em. Visch., *Diplosphaera* Bial. em. Visch.), одноклеточные и колониальные автоспорообразующие (виды родов *Chlorella*, *Elliptochloris*, *Pseudococcomyxa* Korsch., *Coccomyxa* Schmidle, *Schi-*

Характеристика пробных площадок изученных гранитных обнажений

Серия проб	Номер площадки	Наличие макроскопических разрастаний водорослей			Наличие <i>Lichenothelia</i> sp.	Виды эпилитных лишайников*	Покрытие камня лишайниками, %	Количество проб
		на камне	в трещинах	на лишайниках				
I	1	—	+	—	+	<i>Aspicilia cinerea</i> (L.) Körber <i>A. contorta</i> (Hoffm.) Krempelh. <i>Ramalina polymorpha</i> Ach.	60	9
	2	—	+	—	—	<i>Aspicilia cinerea</i>	40	6
	3	—	—	—	+	<i>Lecanora swartzii</i> (Ach.) Ach.	30	4
	4	—	+	—	—	<i>L. subcarnea</i> (Liiij.) Ach.	30	4
	5	—	+	—	+	<i>L. subcarnea</i> <i>L. swartzii</i> <i>Candelariella vitellina</i> (Hoffm.) Müll. Arg.	70	7
	6	—	+	—	+	<i>Aspicilia contorta</i> <i>Candelariella vitellina</i>	70	11
II	7	—	+	—	+	<i>Caloplaca holocarpa</i> (Hoffm. ex Ach.) Wade <i>Xanthoparmelia conspersa</i> (Ehrh. ex Ach.) Hale <i>Ramalina polymorpha</i>	60	17
	8	—	+	—	—	<i>Caloplaca holocarpa</i>	80	8
	9	—	+	—	—	<i>Candelariella vitellina</i> <i>Lecanora bolcana</i> Pollini <i>Aspicilia contorta</i>	60	14

						<i>Neofuscelia pulla</i> (Ach.) Essl.		
	10	+	+	—	—	<i>Lecanora muralis</i> (Schreb.) Rabenh.	80	12
	11	+	+	—	+	<i>Aspicilia cinerea</i>	90	8
	12	—	+	—	+	<i>Candelariella vitellina</i> <i>Aspicilia contorta</i>	70	8
	15	+	+	—	+	<i>Candelariella vitellina</i> <i>Aspicilia cinerea</i> <i>A. contorta</i> <i>Xanthoparmelia somloensis</i> (Gyeln.) Hale	90	18
III	13	—	+	—	+	<i>Candelariella vitellina</i> <i>Lecanora subcarnea</i> <i>Aspicilia cinerea</i> <i>Ramalina polymorpha</i> <i>Lecanora muralis</i> <i>Neofuscelia pulla</i>	70	18
	14	—	+	—	+	<i>Candelariella vitellina</i> <i>Lecanora subcarnea</i> <i>Aspicilia cinerea</i> <i>Ramalina polymorpha</i> <i>Lecanora frustulosa</i> (Dicks.) Ach.	70	18
	16	—	+	—	+	<i>Candelariella vitellina</i> <i>Lecanora muralis</i>	80	18

Таблица 1 (продолжение)

Серия проб	Номер площадки	Наличие макроскопических разрастаний водорослей			Наличие <i>Lichenothelia</i> sp.	Виды эпилитных лишайников*	Покрытие камня лишайниками, %	Количество проб
		на камне	в трещинах	на лишайниках				
	17	—	+	—	+	<i>Aspicilia cinerea</i> <i>Ramalina polymorpha</i> <i>R. capitata</i> (Ach.) Nyl. <i>Aspicilia contorta</i>	80	18
	18	—	—	—	+	<i>Candelariella vitellina</i> <i>Aspicilia cinerea</i> <i>Ramalina polymorpha</i> <i>Aspicilia contorta</i>	90	18
	18	—	—	—	+	<i>Candelariella vitellina</i> <i>Aspicilia cinerea</i> <i>Ramalina polymorpha</i> <i>Aspicilia contorta</i>	70	18

* Авторский коллектив выражает искреннюю благодарность д-ру биол. наук С. Я. Кондратьюку, определившему эпилитные лишайники.

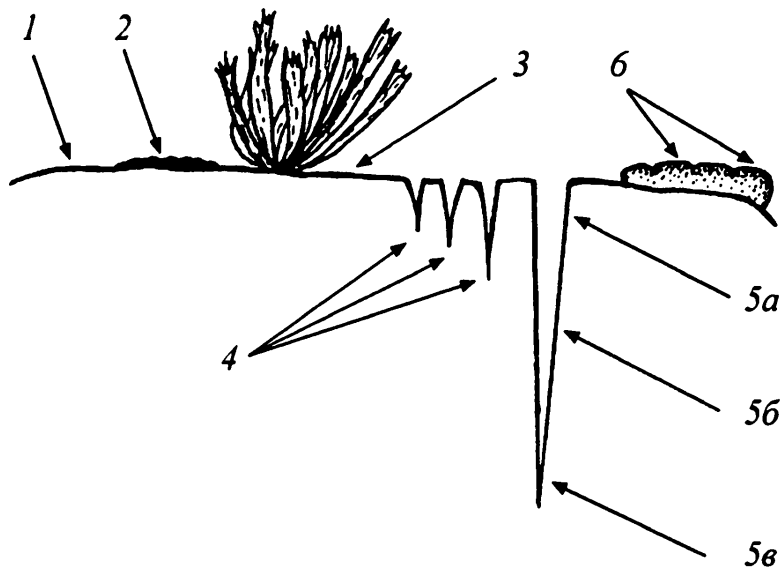


Рис. 1. Схема отбора альгологических проб из местообитаний литофильных водорослей (срез поверхности гранита).

1 — голая освещенная поверхность камня; 2 — освещенная поверхность камня с гифами *Lichenothelia* sp.; 3 — голая затененная поверхность камня; 4 — внутренняя часть микротрещин (глубина 1—2 мм); 5а — верхняя часть макротрещины (глубина 1—2 мм), 5б — средняя ее часть (глубина 4—5 мм), 5в — дно макротрещины (глубина 7 и более мм); 6 — поверхность слоевища эпилитного лишайника.

zochlamydella Korsch., *Neocystis* Hind., *Gloeocystis* Näg., *Coenocystis* Korsch.), а также виды, образующие распадающиеся нити (виды родов *Klebsormidium*, *Stichococcus* Näg., *Geminella* Turp., *Fottea*, *Xanthonema* Silva). Привлекает внимание обилие видов водорослей, образующих слизистые разрастания (высокое разнообразие представителей *Radiococcaceae*, *Gloeotilaceae*), слизь которых, вероятно, служит для перенесения неблагоприятных условий.

Разные местообитания на изученных гранитных обнажениях — эпилитные, хазмоэндолитные, эпифитные оказались достаточно гетерогенными как по богатству, так и по видовому составу водорослей (табл. 2). Из 216 исследованных альгологических проб водоросли были найдены в 104 (48.1 %). Как показано на рис. 2, наиболее высокое видовое разнообразие водорослей было отмечено в хазмоэндолитных местообитаниях. Эпифитные местообитания характеризовались также значительным видовым разнообразием, тогда как в основных эпилитных местообитаниях (голая освещенная поверхность гранита, поверхность с *Lichenothelia* sp.) выявлено невысокое количество видов. По-видимому, достаточно разнообразно водоросли представлены на голой затененной поверхности гранита, но невысокое количество обработанных проб из данного местообитания делает полученные результаты только предварительными.

Из всего списка был выделен комплекс видов с высокой частотой встречаемости в пробах (больше 10 %). На рис. 3 изображены графики частоты встречаемости этих видов в разных литофильных

**Видовой состав водорослей литофильных местообитаний
гранитных обнажений**

Вид	Эпилитные (поверхность гранита)			Хазмо-эндолитные (трещины в граните)	Эпифитные (поверхность слоевищ лишайников)
	голая освещенная	с гифами <i>Lichenothelia</i> sp.	голая затененная		
<i>Nostoc linckia</i> (Roth.) Born. et Flah.				+	
<i>Chlorella angusto-ellipsoidea</i> Hanagata et Chihara			+		
<i>Chlorella ellipsoidea</i> Gern.	+	+	+	+	
<i>Chlorella mirabilis</i> V. Andr.				+	+
<i>Chlorella saccharophila</i> (Krüger) Migula		+		+	
<i>Chlorella trebouxioides</i> Punč.			+	+	
<i>Elliptochloris bilobata</i> Tsch.-Woess	+	+	+	+	+
<i>Elliptochloris reniformis</i> (Watanabe) Ettl et Gärtner				+	+
<i>Elliptochloris subsphaerica</i> (Reisigl) Ettl et Gärtner	+		+	+	+
<i>Mychonastes homosphaera</i> (Skuja) Kalina et Punč.		+	+	+	+
<i>Desmodesmus abundans</i> (Kirhn.) Hegew.	+				
<i>Pseudococcomyxa simplex</i> (Mainx) Fott				+	
<i>Pseudococcomyxa</i> sp.				+	+
<i>Coccomyxa curvata</i> Broady		+		+	
<i>Coenocystis oleifera</i> (Broady) Hind.			+	+	+
<i>Gloeocystis polydermatica</i> (Kütz.) Hind.				+	
<i>Neocystis</i> sp.1.					+
<i>Neocystis</i> sp.2.				+	
<i>Schizochlamydeella</i> sp. 1.	+			+	+
<i>Schizochlamydeella</i> sp. 2.	+			+	
<i>Radiococcaceae</i> gen. sp. cf. <i>Dictyochloropsis</i>				+	+
<i>Bracteacoccus minor</i> (Chod.) Petrová			+		
<i>Myrmecia biatorellae</i> Boye-Pet.			+		
<i>Parietochloris</i> sp.				+	

Таблица 2 (продолжение)

Вид	Эпилитные (поверхность гранита)			Хазмо-эндолитные (трещины в граните)	Эпифитные (поверхность слоевищ лишайников)
	голая освещенная	с гифами <i>Lichenothelia</i> sp.	голая затененная		
<i>Trebouxia aggregata</i> (Arch.) Gärtner	+	+		+	
<i>Trebouxia gigantea</i> (Hildr. et Achm.) Gärtner	+	+		+	
<i>Trebouxia irregularis</i> Hildr. et Achm.		+			
<i>Trebouxia</i> cf. <i>italiana</i> Arch.				+	+
<i>Trebouxia pyriformis</i> Arch.				+	+
<i>Trebouxia schowmanii</i> (Hildr. et Achm.) Gärtner				+	
<i>Trebouxia</i> sp.1.		+			
<i>Trebouxia</i> sp.2.		+			
<i>Apatococcus lobatus</i> (Chodát) Boye-Pet.	+	+	+	+	+
<i>Desmococcus olivaceus</i> (Pers. ex Ach.) Laundon				+	
<i>Desmococcus</i> sp.		+		+	+
<i>Diplosphaera chodatii</i> Bial.			+		
<i>Geminella terricola</i> Boye-Pet.	+		+	+	+
<i>Fottea pyrenoidosa</i> Broady			+	+	+
<i>Fottea sphaeroides</i> Hind.	+	+	+	+	
<i>Fottea stichococcoides</i> Hind. cf. <i>Pseudoendoclonium</i>		+	+	+	
<i>Klebsormidium dissectum</i> (Gay) Ettl et Gärtner				+	
<i>Klebsormidium flaccidum</i> (Kütz.) Silva, Mattox et Blackwell			+	+	
<i>Klebsormidium montanum</i> (Skuja) Watanabe				+	
<i>Klebsormidium pseudostichococcus</i> (Heer.) Ettl et Gärtner				+	
<i>Stichococcus chodatii</i> (Bial.) Heer.	+		+	+	
<i>Stichococcus bacillaris</i> Näg.			+	+	+
<i>Xanthonema montanum</i> (Visch.) Silva				+	+
Всего	12	14	18	38	18

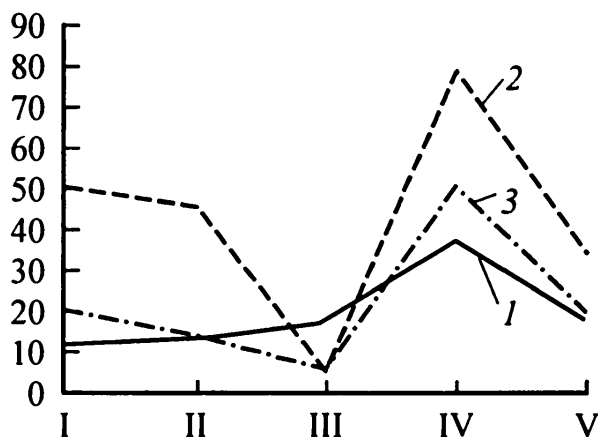


Рис. 2. Общее количество видов водорослей (1) в разных литофильных местообитаниях, общее количество обработанных проб по ним (2) и количество проб, в которых были найдены виды (3).

По вертикальной оси — количество видов и проб (ед.), по горизонтальной — литофильные местообитания (здесь и дальше): I — голая освещенная поверхность, II — освещенная поверхность с гифами *Lichenothelia* sp., III — голая затененная поверхность, IV — трещины, V — поверхность слоевищ лишайников.

местообитаниях. Как видно из рисунка, данные виды имеют наибольшую частоту встречаемости в пробах из трещин гранитов. Несколько меньшую частоту встречаемости, но также существенную, данные виды имеют в эпифитном местообитании на слоевищах лишайников. Следует отметить, что все виды с высокой частотой встречаемости (за небольшим исключением) встречены во всех исследованных местообитаниях, иными словами, они не приурочены к какому-то одному из них. Рассмотрим более детально видовой состав водорослей каждого изученного местообитания.

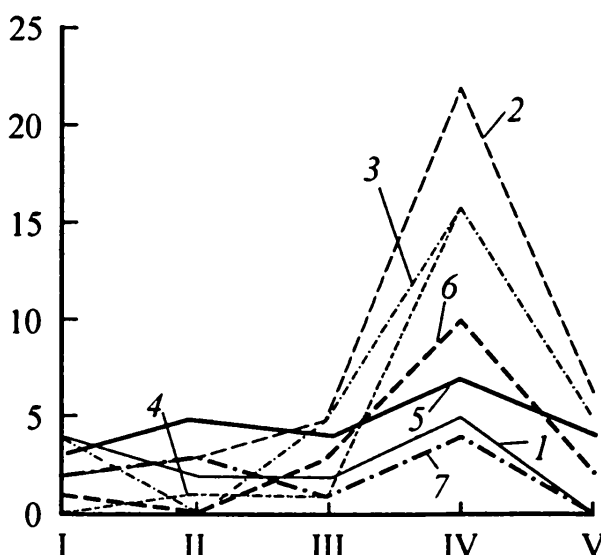


Рис. 3. Частота встречаемости (в единицах) наиболее распространенных видов в разных литофильных местообитаниях.

По вертикальной оси — частота встречаемости видов (ед.), по горизонтальной — литофильные местообитания (см. усл. обозначения к рис. 2.): 1 — *Chlorella ellipsoidea*, 2 — *Elliptochloris bilobata*, 3 — *E. subsphaerica*, 4 — *Mychonastes homosphaera*, 5 — *Apatococcus lobatus*, 6 — *Geminella terricola*, 7 — *Fottea sphaeroides*.

В эпилитных местообитаниях было выявлено 29 видов зеленых водорослей. Освещенная голая гранитная поверхность характеризуется экстремальными и неблагоприятными для произрастания водорослей условиями: повышенной освещенностью, высокой температурой поверхности камня днем и в летний период и низкой — ночью и зимой, быстрым испарением с поверхности необходимой капельно-жидкой влаги, низкой трофностью субстрата, ветрами, препятствующими заселению камней растительностью. Очевидно поэтому здесь было зарегистрировано невысокое количество видов водорослей (12). Следует отметить, что водоросли не образовывали макроскопических разрастаний и были выявлены лишь в 39.2 % обработанных проб, а среднее количество видов в пробе — 0.2; как правило, оно колебалось от 0 до 1 вида на пробу, наиболее богатые пробы содержали до 4 видов водорослей. Аналогичная картина наблюдалась также на поверхности гранитов, покрытых гифами свободноживущего гриба *Lichenothelia* sp. (выявлено 14 видов в 31.1 % исследованных проб, среднее количество видов на пробу — 0.3, максимальное — 3 вида). Несколько проб, отобранных также с голой, но затененной (высокой травой, разрастаниями кустистых лишайников) поверхности гранита, показали достаточно высокое разнообразие водорослей (18 видов). Кроме того, водоросли были выявлены в 100 % обработанных проб, а среднее количество видов на пробу — 3.0; оно колебалось от 4 до 9 видов, водоросли в основном образовывали макроскопические разрастания. К сожалению, небольшое общее количество обработанных проб по затененным участкам гранитов (6) не позволяет достоверно сравнивать полученные данные.

Хазмоэндолитные местообитания характеризуются более высоким разнообразием водорослей (выявлено 38 видов: *Cyanophyta* — 1; *Chlorophyta* — 36; *Xanthophyta* — 1), причем водоросли выявлены в 64.1 % обработанных проб, а среднее количество видов на пробу — 0.5; оно, как правило, колебалось от 1 до 3 видов, максимальное количество видов в пробе — 7. Кроме того, достаточно часто водоросли образовывали макроскопические разрастания в трещинах гранитов. Высокое обилие и разнообразие водорослей в трещинах, по-видимому, объясняется более стабильными условиями существования в данных местообитаниях (отсутствие резкого перепада температуры в разное время суток и сезоны года) (Mckay, Friedmann, 1985) и более умеренным освещением (Berger, Evenary, 1978). Кроме того, в трещинах камня обычно скапливается мелкозем, микроскопические обломки горных пород, пыль, которые обладают более высокой трофностью и влагоудерживающей способностью, чем голая гранитная поверхность (Friedmann, 1972). В старых трещинах пыль и мелкозем часто образуют так называемую «протопочву», на которой обильно развиваются водоросли (Friedmann et al., 1967; Broady, 1981). Установлено, что водоросли в основном развиваются в мелких трещинах (глубиной 1—2 мм).

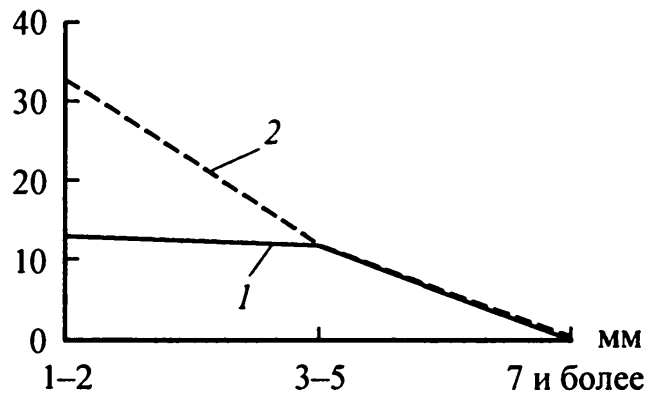


Рис. 4. Зависимость количества видов водорослей от глубины трещины в каменистом субстрате.

По вертикальной оси — количество видов (ед.), по горизонтальной — глубина трещины. 1 — данные по микротрещине, 2 — данные по макротрещине.

В случае более глубокой макротрещины (см. рис. 1) они развиваются преимущественно в верхней или средней ее части. При продвижении в глубь макротрещины количество видов водорослей уменьшается, вероятно в связи с уменьшением освещенности субстрата. Зависимость количества выявленных видов водорослей от глубины трещины изображена на рис. 4.

Из эпифитного местообитания выявлено 18 видов водорослей из отдела *Chlorophyta*. Хотя здесь не зарегистрировано их массовых разрастаний, средние показатели количества видов на пробу достаточно высоки — 0.5 (в среднем 1—3 вида на пробу, максимум — 6), виды выявлены в 57.1 % исследованных проб. Очевидно, поверхность лишайника является более благоприятной для произрастания водорослей, чем освещенные голые гранитные поверхности или поверхности с *Lichenothelia* sp. Вероятно, слоевище лишайника «дает защиту» клеткам водорослей от чрезмерной инсоляции или высыхания, а возможно, благоприятствует их механической задержке.

Для выяснения сходства видового состава водорослей в разных литофильных местообитаниях было проведено сравнение их методом мер включения. Как показано на рис. 5, наиболее близкий видовой состав имеют водоросли с освещенной голой поверхности гранита и поверхности с гифами *Lichenothelia* sp., с одной стороны, а также водоросли из трещин гранитов и поверхностей слоевищ лишайников — с другой (рис. 5, б, в). Сходство видового состава водорослей двух освещенных поверхностей гранитов, очевидно, объясняется близкими, достаточно экстремальными условиями в данных местообитаниях. С другой стороны, видовой состав водорослей из местообитаний с более благоприятными условиями — трещин гранитов и поверхностей лишайников, также проявляет сходство. Одно из возможных объяснений такой картины, вероятно, кроется в высоком разнообразии на гранитных обнажениях лишайников с накипным типом слоевища. Этот тип обуславливает

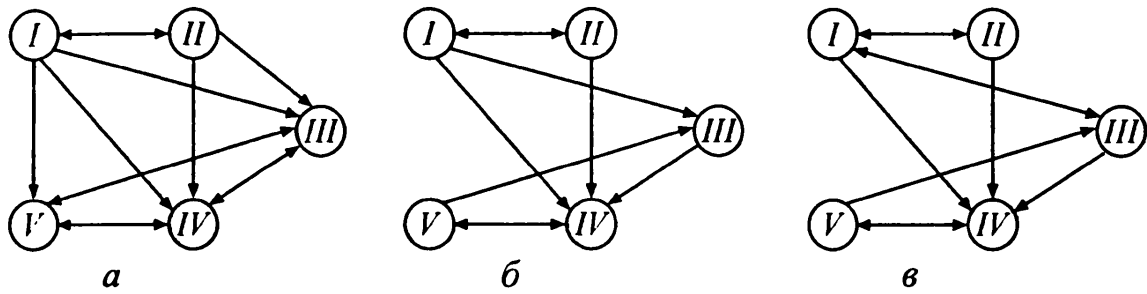


Рис. 5. Орграф мер включения видового состава водорослей разных литофильных местообитаний.

a — $\sigma \leq 34$, *b* — $\sigma \leq 38$, *c* — $\sigma \leq 46$ %. Обозначения литофильных местообитаний см. на рис. 2.

наличие в слоевищах многочисленных микроскопических трещин, условия существования в которых, очевидно, похожи на таковые в гранитных микротрещинах — умеренные освещение, температура, накопление пыли, влаги и т. д. Построенный график зависимости количества выявленных видов водорослей от типа слоевища лишайника (рис. 6) до некоторой степени подтверждает это предположение. Однако, поскольку на гранитных обнажениях произрастают в основном лишайники с накипным типом слоевища, с них также было отобрано и обработано большее количество проб, чем с лишайников с листоватым и кустистым типами слоевища. Возможно поэтому среди эпилитов накипных лишайников и найдено наибольшее количество видов водорослей. Для подтверждения или опровержения этого, вероятно, необходимы дополнительные исследования.

Видовой состав водорослей затененной гранитной поверхности имеет сходство (рис. 5, б) с составом водорослей другого эпилитного местообитания — освещенной поверхности камня, а также с видовым составом водорослей поверхности лишайников, являясь, таким образом, «переходным мостиком» между группами видов

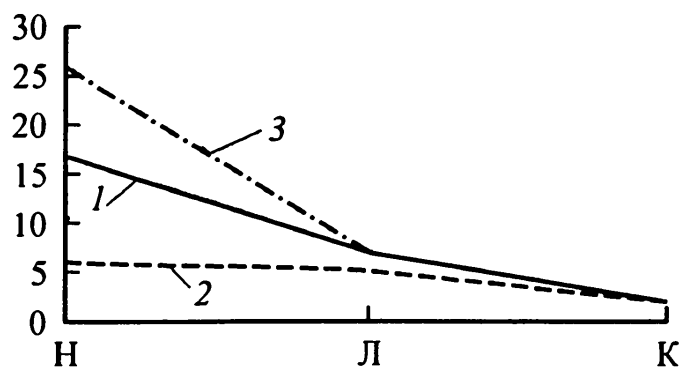


Рис. 6. Общее количество (1) и значение максимального количества видов на пробу (2), а также количество обработанных проб (3) разных типов слоевищ эпилитных лишайников.

По вертикальной оси — количество видов (проб) (ед.), по горизонтальной — типы слоевищ лишайников: Н — накипные, Л — листоватые, К — кустистые.

экстремальных местообитаний поверхности гранитов и более благоприятных местообитаний трещин скал и слоевищ лишайников. Это, вероятно, объясняется тем, что данная экологическая группа видов водорослей развивается в тени и в условиях более высокой влажности — условиях, определяющих также микроклимат трещин скал и слоевищ лишайников.

В чем же проявляется специфика видового состава водорослей изученных литофильных местообитаний? Как правило, специфику определяют виды, встречающиеся с высокой частотой только в одном местообитании. Однако, как было показано выше (см. рис. 3), виды, имеющие высокую частоту встречаемости, были выявлены, как правило, во всех изученных местообитаниях, только в одних — часто, а в других — редко. Что же касается единично встреченных видов, то таковых, характерных лишь для одного местообитания, мало, и часто они представляют собой широкораспространенные виды или виды, имеющие широкую экологическую характеристику (см. табл. 2). Например, таким является встреченный только на голй освещенной поверхности гранита *Desmodesmus abundans* или *Coccomyxa curvata*, отмеченная на поверхности камня с гифами *Lichenothelia* sp., *Myrmecia biatorellae* и *Bracteacoccus minor* — на затененной поверхности. Однако в последнем местообитании было обнаружено несколько встреченных только здесь облигатно-аэрофитных видов — *Diplosphaera chodatii* и *Chlorella angusto-ellipsoidea*; при более детальном изучении данного местообитания возможно выявление его большей специфики. Что же касается хазмоэндолитных местообитаний, то в них присутствует достаточно большое количество видов, единично встреченных только здесь, — 12. Это в основном представители *Radiococcaceae*, некоторые виды рода *Trebouxia*, а также ряд нитчатых водорослей, преимущественно из рода *Klebsormidium*. Кроме того, для двух близких местообитаний — трещин в камнях и слоевищах лишайников характерен также ряд достаточно интересных видов, встреченных только здесь, — *Elliptochloris reniformis*, *Trebouxia italiana*, *T. pyriformis*, *Xanthonema montanum*. Таким образом, с этих позиций можно решить, что наиболее своеобразный видовой состав имеет хазмоэндолитное местообитание (и, вероятно, близкое ему эпифитное), что, однако, проявляется только на уровне видов с низкой частотой встречаемости.

Сравнительный анализ, проведенный по видовому составу водорослей не отдельных местообитаний, а проб и пробных площадок, с которых они были отобраны, показал, что качественно более близкими являются пробы в пределах каждой площадки, а не в пределах конкретного местообитания. В табл. 3 приведены основные характеристики пробных площадок и выделены комплексы наиболее распространенных видов в пределах каждой из них. Как видно из таблицы, площадки, на которых выявлено невысокое количество видов, — 2-я и 4-я, характеризуются преобладанием в разных мес-

Основные характеристики состава водорослей изученных пробных площадок и комплекс наиболее распространенных видов в пределах каждой площадки

№ площадки	Количество видов на площадке	Процент проб с площадки, в которых были найдены виды	Среднее количество видов на пробу	Комплекс наиболее распространенных видов и местообитания, где они были обнаружены*
1	10	100	1.1	<i>Chlorella saccharophila</i> (II, IV); <i>Mychonastes homosphaera</i> (IV, V)
2	4	66.7	0.7	<i>Apatococcus lobatus</i> (IV, V); <i>Pseudococcomyxa</i> sp. (IV, V)
3	0	0	0	—
4	3	100	0.8	<i>Apatococcus lobatus</i> (I, IV)
5	3	57.1	0.4	<i>Elliptochloris bilobata</i> (V); <i>Trebouxia pyriformis</i> (IV, V)
6	8	90.9	0.7	<i>Elliptochloris bilobata</i> (I, II, IV)
7	2	35.3	0.1	<i>Elliptochloris bilobata</i> (IV)
8	11	87.5	1.4	<i>Elliptochloris bilobata</i> (IV, V); <i>E. subsphaerica</i> (IV, V); <i>Coenocystis oleifera</i> (IV, V); <i>Schizochlamydeella</i> sp. 1 (IV, V); <i>Desmococcus</i> sp. (IV, V)
9	1	7.1	0.1	<i>Elliptochloris bilobata</i> (V)
10	10	83.3	0.8	<i>Nostoc linckia</i> (IV); <i>Elliptochloris bilobata</i> (III—V); <i>E. subsphaerica</i> (III—V); <i>Geminella terricola</i> (III—V); <i>Fottea pyrenoidosa</i> (III—V)
11	7	62.5	0.9	<i>Mychonastes homosphaera</i> (III—V); <i>Xanthonema montanum</i> (IV, V)
12	1	100	0.1	<i>Mychonastes homosphaera</i> (II, IV, V)
13	18	50.0	1.0	<i>Elliptochloris bilobata</i> (I, IV); <i>E. subsphaerica</i> (I, IV)
14	10	55.6	0.6	<i>Elliptochloris subsphaerica</i> (I, IV); <i>Fottea sphaeroides</i> (II, IV)

Таблица 3 (продолжение)

№ площадки	Количество видов на площадке	Процент проб с площадки, в которых были найдены виды	Среднее количество видов на пробу	Комплекс наиболее распространенных видов и местообитания, где они были обнаружены*
15	17	77.7	0.9	<i>Chlorella ellipsoidea</i> (I, III); <i>Ch. trebouxiioides</i> (III, IV); <i>Elliptochloris bilobata</i> (II, III, IV); <i>E. subsphaerica</i> (III, IV); <i>Apatococcus lobatus</i> (I—IV); <i>Diplosphaera chodatii</i> (III); <i>Fottea stichococcoides</i> (II, III); <i>Stichococcus chodatii</i> (I, III, IV); <i>S. bacillaris</i> (III, IV)
16	8	33.3	0.4	<i>Chlorella ellipsoidea</i> (I, IV); <i>Elliptochloris bilobata</i> (IV); <i>E. subsphaerica</i> (IV)
17	6	22.2	0.3	<i>Chlorella ellipsoidea</i> (I, IV)
18	10	55.6	0.6	<i>Trebouxia gigantea</i> (I, II); <i>Apatococcus lobatus</i> (I, II, IV); <i>Parietochloris</i> sp. (IV)

* Обозначения литофильных местообитаний см. на рис. 2.

тообитаниях *Apatococcus lobatus*, а 5—7-я — *Elliptochloris bilobata*, местообитания площадок 8, 10-й и особенно 15-й были очень богаты видами, тогда как 3, 7, 9, 12-я — бедными. На очень бедной видами 9-й площадке только в одной пробе обрастания лишайников был отмечен *Elliptochloris bilobata*, а на такой же бедной видами 12-й площадке, где тоже был отмечен один вид — *Mychonastes homosphaera*, он встречался равномерно во всех местообитаниях. Некоторые виды приурочены к разным местообитаниям определенных пробных площадок: *Chlorella saccharophila* — только к поверхности с гифами *Lichenothelia* sp. и трещинам площадки 1, *Pseudococcomyxa* sp. — к трещинам и обрастаниям лишайников площадки 2, *Desmococcus* sp. — к аналогичным местообитаниям площадки 8, а *Xanthonema montanum* — площадки 11, *Chlorella trebouxiioides* встречена только на затененной поверхности гранита и в его микротрещинах на 15-й площадке и т. д.

Таким образом, видовой состав водорослей разных местообитаний гранитных обнажений достаточно близок и, очевидно, неспецифичен. Видовой состав скорее зависит от расположения и местонахождения конкретного камня гранита, чем от местообитания. Исходя из полученных нами данных хазмоэндолитная (и, очевидно,

близкая ей эпифитная) группа водорослей по своему составу довольно близка к эпилитной группе, от которой отличается более высоким обилием и разнообразием водорослей, которое достигается в основном за счет видов с низкой частотой встречаемости, часто характерных для почв или затененных наземных местообитаний (представители *Radiococcaceae*, некоторые виды рода *Trebouxia*, а также ряд нитчатых водорослей, преимущественно из рода *Klebsorbidium*). В отличие от других известных из литературы эндолитных групп водорослей — эу- и криптоэндолитов, которые развиваются только в определенных горных породах (известняки, песчаники), представлены очень специфичными видами (Hoffmann, 1989; это также следует из описания экологии отдельных видов (Кондратьева, 1968)), — данная группа, очевидно, является одним из вариантов эпилитных групп водорослей и развивается в местах с экстремальными условиями существования, где эпилитные водоросли существовать не могут или, как в нашем случае, представлены крайне бедно. Последний тезис подтверждается данными других исследователей, изучавших хазмоэндолитные водоросли жарких и арктических пустынь (Friedmann et al., 1967; Broady, 1981).

Таким образом, были сделаны следующие выводы.

1. В экстремальных местообитаниях гранитных обнажений вершины юго-западного склона правого берега р. Южный Буг водоросли имеют обедненный состав и состоят практически исключительно из представителей *Chlorophyta*, среди которых существенно преобладают виды, образующие слизистые разрастания.

2. Наиболее богатыми по видовому составу водорослей являются хазмоэндолитные местообитания, что объясняется умеренной интенсивностью света в щелях гранитов, отсутствием резких суточных колебаний температуры, ветров, более высокой влажностью и трофностью субстрата. Выявлено, что водоросли локализуются преимущественно в неглубоких микротрещинах (глубиной 1—2 мм), вероятно лимитирующим фактором в данных условиях является свет. Достаточно благоприятны для развития водорослей также затененные поверхности гранитов и поверхности слоевищ эпилитных лишайников, тогда как голые освещенные каменистые поверхности и поверхности с гифами *Lichenothelia* sp. являются экстремальными местообитаниями.

3. Наиболее близки по видовому составу группы видов водорослей, обитающих на поверхности голых камней и камней с гифами *Lichenothelia* sp., поскольку развиваются в сходных экстремальных местообитаниях, а также группы видов водорослей из трещин скал и поверхностей слоевищ эпилитных лишайников. Вероятно, сходство последних обуславливается наличием микротрещин в накипных слоевищах, условия обитания в которых близки к таковым в камнях. Видовой состав водорослей затененной поверхности скал близок, с одной стороны, к таковому эпилитных местообитаний, с другой — к местообитаниям со слоевищ лишайников.

5. Хазмоэндолитная группа водорослей (и, очевидно, близкая ей эпифитная) по видовому составу достаточно близка к эпилитной, от которой отличается более высоким обилием и видовым разнообразием водорослей, которое достигается в основном за счет видов с низкой частотой встречаемости. Таким образом, хазмоэндолитная группа водорослей исследованных гранитных обнажений, очевидно, представляет собой один из вариантов эпилитных групп водорослей и развивается в экстремальных наземных местообитаниях.

Авторский коллектив выражает искреннюю благодарность д-ру биол. наук С. Я. Кондратюку, под руководством и по инициативе которого проведена данная работа.

Работа выполнена при поддержке Международного фонда INTAS (проект № 97-30778).

Литература

Андреева В. М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). СПб., 1998. 351 с. — Виноградова О. Н. Водоросли вневодных местообитаний // Водоросли: Справочник / Под ред. С. П. Вассера. Киев, 1989. С. 126—130. — Виноградова О. М. Синьозелені водорості Гірського Криму: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 1994. 24 с. — Виноградова О. М., Коваленко О. В. Перші відомості про синьозелені водорості заповідника «Розточчя» // Мат-ли Х з'їзду УБТ «Проблеми ботаніки і мікології на порозі третього тисячоліття». Київ; Полтава, 1997. С. 61. — Коваленко О. В. Новые данные о синезеленых водорослях (Cyanophyta) Украинских Карпат // Альгология. 1995. Т. 5, № 2. С. 173—177. — Кондратьева Н. В. Синьозелені водорості — Cyanophyta. Ч. 2. Клас гормогонієві — Notohoniophyceae. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. 1. Київ, 1968. 524 с. — Кондратьева Н. В., Коваленко О. В., Приходькова Л. П. Синьозелені водорості — Cyanophyta. Ч. 1. Загальна характеристика синьозелених водоростей — Cyanophyta. Клас хроококові — Chroococcophyceae. Клас хамесіфонові — Chamaesiphonophyceae. Визначник прісноводних водоростей Української ССР. Вип. 1. Київ, 1984. 388 с. — Костиков І. Ю., Дарієнко Т. М. Водорості-біодеструктори мармурових субстратів Ольвії // Міжнар. наук.-практ. конф., присвячена 60-річчю ННДРЦУ «Реставрація музейних пам'яток в сучасних умовах. Проблеми та шляхи їх вирішення». Київ, 1998. С. 70—72. — Масюк Н. П. Первая находка редкого вида *Stenocladus circinnatus* (Chlorophyta) в Украине // Альгология. 1998. Т. 8, № 1. С. 87—92. — Масюк Н. П., Гук Л. С. Новый рід і вид жовтозелених водоростей (*Pedinomonadopsis minor* gen. et sp. nov.) // Укр. ботан. журн. 1983. Т. 40, № 4. С. 82—84. — Михайлюк Т. І. Еусубаеральні водорості Канівського природного заповідника (Україна) // Укр. ботан. журн. 1999а. Т. 56, № 5. С. 507—514. — Михайлюк Т. І. Водоросли обрастаній каменистих субстратів с території Каневського природного заповідника (Україна): Тез. докл. Междунар. конф. «Актуальні проблеми сучасної альгології». Киев, 1999б. С. 93—94. — Михайлюк Т. І. Водорості Канівського природного заповідника (Україна): Дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2000. 487с. — Мошкова Н. О. Трентеполії Чернівецької області: Короткі тези допов. V з'їзду УБТ. Ужгород, 1972. С. 66—67. — Мошкова Н. О. Улотриусові водорості — Ulotrichales. Кладофорові водорості Cladophorales. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. VI. Київ, 1979. 498с. — Сем-

кин Б. И., Комарова Т. А. Анализ фитоценологических описаний с использованием мер включения // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 1. 54—63. — Berner T., Evenary M. The influence of temperature and light penetration on the abundance of the hypolithic algae in the Negev Desert of Israel // Oecologia. 1978. Vol. 33. P. 255—260. — Bischoff H. W., Bold H. C. Some soil algae from Enchanted Rock and related algal species // Phycol. Stud. (Univ. Texas Publ., N 6318). 1963. Vol. 4. P. 43—59. — Broady P. A. The ecology of chasmolithic algae at coastal locations of Antarctica // Phycologia. 1981. Vol. 20. P. 259—272. — Ettl H., Gärtner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. Stuttgart; Jena; New York, 1995. 721 S. — Friedmann E. I. Ecology of lithophytic algal habitats in Middle Eastern and North American deserts // Ecophysiological foundation of ecosystems productivity in arid zones / Ed. L. E. Rodin. Leningrad: Nauka, USSR, Acad. Sci., 1972. P. 182—185. — Friedmann E. I., Lipkin Y., Paus R. O. Desert algae of the Negev (Israel) // Phycologia. 1967. Vol. 6. P. 185—200. — Hofmann L. Algae of Terrestrial Habitats // Bot. Rev. 1989. Vol. 55, N 2. P. 77—105. — Jaag O. Untersuchungen über die Vegetation und Biologie der Algen des nackten Gesteins in den Alpen, im Jura und im schweizerischen Mittelland // Beitr. Kryptogamenflora der Schweiz. 1945. Bd 9, Heft 3. 560 S. — McKay C. P., Friedmann E. I. The cryptoendolithic microbial environment in the Antarctic cold desert: Temperature variations in nature // Polar Biol. 1985. Vol. 4. P. 19—25. — Mikhailyuk T. I. Subaerial algae from Kanev nature reserve (Ukraine) // 10th Hungarian Algological Meeting. Rackeve, 1999. P. 11. — Nienow J. A. Ecology of subaerial algae // Nova Hedwigia. 1996. Vol. 112. P. 537—552.

О. К. Говорова

O. K. Govorova

КАНТАРЕЛЛОИДНЫЕ, КЛАВАРИОИДНЫЕ И ТЕЛЕФОРОИДНЫЕ ГРИБЫ ЗАПОВЕДНИКОВ ПРИМОРСКОГО КРАЯ

CANTHARELLOID, CLAVARIOID AND THELEPHOROID FUNGI OF NATURE RESERVE OF THE PRIMORSKY TERRITORY

Биолого-почвенный институт ДВО РАН
690022, Владивосток, пр. 100-летия Владивостока, д. 159
cryptogamy@ibss.dvo.ru

Основой для настоящей статьи послужили исследования базидиальных грибов (порядки *Cantharellales*, *Gomphales*, *Thelephorales*), проводимые автором с 1990 по 2002 г. в заповедниках «Кедровая Падь», Лазовском и Уссурийском. Большую помощь в сборе образцов в Сихотэ-Алинском (1994—1995 и 1997—1998 гг.) и Лазовском (1999 и 2001 гг.) заповедниках оказала сотрудник Лаборатории низших растений Биолого-почвенного института ДВО РАН Богачева А. В. В 2002 г. в Сихотэ-Алинском заповеднике коллекторами грибов были сотрудники заповедника Громыко П. Е. и Аверкова Г. П. Все материалы определены автором статьи и хранятся в гербарии БПИ ДВО РАН (VLA).