

УДК 582.26

Т.И. МИХАЙЛЮК

Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,  
ул. Терещенковская, 2, 01001 Киев, Украина

## НАЗЕМНЫЕ ВОДОРΟΣЛИ ГРАНИТНЫХ ОБНАЖЕНИЙ ДОЛИН РЕК УКРАИНЫ

Приведены результаты исследований водорослей гранитных обнажений долин рек трёх растительно-климатических зон Украины – Полесья (р. Тетерев), Лесостепи (р. Рось) и Степи (р. Южный Буг). Обнаружено 179 видов водорослей (8 новых для флоры Украины), среди которых лидируют зелёные (в основном требуксиефициевые) и стрептофитовые. На обнажениях Полесья распространены также зелёные конъюгирующие водоросли, Лесостепи – цианопрокариоты и диатомовые, Степи – цианопрокариоты. Доминирующий комплекс состоит из распространённых на всех обнажениях видов родов *Elliptochloris* Tscherm.-Woess, *Apatococcus* F. Brand emend. Geitler, *Desmococcus* F. Brand emend. Vischer, *Klebsormidium* P.C. Silva et al. и др. Гранитные обнажения р. Тетерев (Полесье) отличаются доминированием водорослей родов *Trentepohlia* E. Martini и *Mesotaenium* Nägeli, р. Южный Буг (Степь) – *Chlorogloea* Wille, *Gloeocapsa* Kütz., *Prasiolopsis* Vischer и др., р. Рось (Лесостепь) – *Trentepohlia*, *Chlorogloea*, *Dilabifilum* Tscherm.-Woess и др. Две экологические группы водорослей – эпилиты и хазмоэндолиты, присутствуют на всех исследованных гранитных обнажениях, эпилиты обитают в затенённых местах и вблизи воды, хазмоэндолиты – на сухих освещённых склонах, хотя встречаются и в тени. Видовой состав и доминирующий комплекс водорослей гранитных обнажений зависит как от условий конкретного местообитания, так и от условий природной зоны. Сравнение данных о водорослях гранитных обнажений с таковыми других каменистых субстратов показало, что в условиях Украины их видовой состав является относительно сходным на субстратах с близкими химическими особенностями, физические свойства, очевидно, имеют меньшее влияние на видовой состав водорослей.

Ключевые слова: наземные водоросли, гранитные обнажения, долины рек, растительно-климатические зоны, р. Тетерев, р. Рось, р. Южный Буг, Украина.

### Введение

Украина, в силу своих географических особенностей, имеет значительное количество выходов гранитных пород, локализующихся в разных частях территории Украинского кристаллического щита – геологического образования, охватывающего почти четвертую часть площади страны (Щербаков и др., 1984; Щербаков, 2005). Обнажения гранитных пород

© Т.И. Михайлюк, 2013

представляют собой живописные уголки Украины, имеющие большое историко-культурное значение. Уникальность гранитных обнажений заключается также в высокой специфичности растительных комплексов, формирующихся на них, и наличии значительного количества эндемичных и реликтовых видов (Осичнюк, 1973; Новосад та ін., 1996; Дідух, Контар, 1999). Поэтому исследования высших и споровых растений гранитных обнажений позволят выявить их интересные особенности и закономерности, сберечь уникальные группировки и виды, а значит и неповторимые ландшафты Украины. Граниты часто выходят на поверхность вдоль долин рек. На территории Украины есть несколько живописных каньонообразных уголков, сложенных гранитными обнажениями. Исследованию трёх из них и посвящена данная работа.

Наземные водоросли гранитных обнажений описаны в небольшом количестве работ. Имеются данные о водорослях гранитных скал Швейцарских Альп (Jaag, 1945), выходов гранитов пустыни Негев, Израиль (Friedmann et al., 1967; Vinogradova et al., 2004), гранитных валунов побережья Японии (Ihda et al., 1996). Немного больше работ посвящено водорослям-биодеструкторам гранитных монументов и памятников культуры Испании (Rifon-Lastra, Noguerol-Seoane, 2001), стран Средиземноморского бассейна (Macedo et al., 2009), Болгарии (Gärtner, Stoyneva, 2003). Отдельные сведения о наземных водорослях с гранитных обнажений приведены в определителях разных групп водорослей (Ettl, Gärtner, 1995; Андреева, 1998; Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005; и др.). Водоросли гранитов территории Украины были исследованы на античных статуях и природных выходах Украинского степного заповедника — филиалов „Хомутовская степь” и „Каменные могилы” (Darienko, 2002; Darienko, Hoffmann, 2003).

Целью наших исследований было изучение водорослей гранитных обнажений, расположенных вдоль долин рек в трёх растительно-климатических зонах Украины — Полесья (р. Тетерев), Лесостепи (р. Рось) и Степи (р. Южный Буг); выявление особенностей видового состава и доминирующего комплекса водорослей, закономерностей их распространения на склонах разной экспозиции и в составе разных экологических групп, а также сравнение состава водорослей гранитного субстрата с таковым других каменистых субстратов территории Украины<sup>1</sup>.

### Материалы и методы

Материалом для исследований послужили пробы водорослей, отобранные с 60 пробных площадок гранитных обнажений трёх долин рек на протяжении 2000–2006 гг. Схема расположения площадок и их экспозиции представлены в табл. 1. Каждая строка таблицы соответствует трём пробным площадкам одинаковой экспозиции.

<sup>1</sup> Материалы данного исследования частично опубликованы в наших предыдущих работах (Михайлюк и др., 2003; Михайлюк та ін., 2011; Mikhailyuk et al., 2003a, b; Mikhailyuk, 2008).

Гранитные обнажения долины р. Тетерев исследованы в пределах г. Житомира. Здесь берега реки образуют стремительные обрывы до 20–30 м. На вершине левого (южно-экспонированного берега) расположена петрофитная степь, среди которой выступают гранитные валуны и стенки (геологический памятник природы „Голова Чацкого”). На правом берегу (северно-экспонированный склон) растёт грабово-липовый лес, среди которого возвышаются гранитные скалы (геологический памятник природы „Четыре брата”). Скалы сложены гранитами житомирского типа, которые относятся к Кировоградско-Житомирскому интрузивному комплексу раннепротерозойского возраста. Гранит светло-серый и серый, мелко- и среднезернистый, массивный (Геологічні ..., 1994).

Таблица 1

Схема расположения пробных площадок на гранитных обнажениях трёх исследованных долин рек

Место исследования	Экспозиция площадок
<b>Долина р. Тетерев (Полесье)</b>	
Левый берег (южно-экспонированный)	Юго-восточная (SE)
	Юго-западная (SW)
Правый берег (северно-экспонированный)	Северо-западная (NW), освещённая
	Северо-западная (NW), затемнённая
<b>Долина р. Рось (Лесостепь)</b>	
Правый берег (северно-экспонированный)	Северо-западная (NW)
	Северо-восточная (NE)
Остров	Юго-восточная (SE)
	Юго-западная (SW)
<b>Долина р. Южный Буг (Степь)</b>	
Левый берег (западно-экспонированный), вершина	Юго-западная (SW)
	Северо-восточная (NE)
Левый берег (западно-экспонированный), подножье	Юго-западная (SW)
	Северо-восточная (NE)
Правый берег (восточно-экспонированный), вершина	Юго-восточная (SE)
	Северо-западная (NW)
Правый берег (восточно-экспонированный), подножье	Юго-восточная (SE), близко к воде
	Юго-восточная (SE), далеко от воды
Остров «Гард»	Северо-западная (NW)
	Юго-западная (SW)
	Северо-восточная (NE)
	Юго-восточная (SE)

Обнажения долины р. Рось изучены в г. Богуславе и с. Хохитва (Киевская обл., Богуславский р-н). Рось на этом участке течёт среди крутых берегов, образующих живописный каньон со скалами высотой 10–12 м. Среди реки в г. Богуславе расположен остров, на котором выступают валуны и скалы. Правый берег реки (северно-экспонированный

склон, с. Хохитва) укрыт грабовым лесом, в котором возвышаются гранитные скалы и глыбы. Здесь обнажаются граниты Уманского комплекса палеопротерозойского возраста, серые, светло-серые, среднезернистые (<http://7chudes.in.ua>).

Долина р. Южный Буг исследована на окраине г. Южноукраинска (Николаевская обл.). Здесь река на протяжении 40 км течет среди крутых каменистых берегов высотой 100 м. Нами исследован каньон (ориентирован с северо-востока на юго-запад) в пределах урочища «Гард» РЛП «Гранитно-степное Побужье» (сейчас территория НПП «Бугский Гард»). Вершины берегов представляют собой петрофитную степь с разбросанными гранитными валунами. Подножье левого (западно-экспонированного) берега покрыто лесом, среди которого вздымаются скалы и стенки; подножье правого (восточно-экспонированного) берега представляет собой скалы, которые подходят прямо к воде и постоянно орошаются брызгами воды с порогов. Здесь выходят высокометаморфизированные породы Днестровско-Бугского комплекса, являющиеся разновидностью гранита, – чарнокито-монциты, возрастом до 3,3 млрд лет. Для данного района были выделены такие породы гранитоидов, как чарнокиты, украиниты и бугиты (Семененко, 1995).

В долинах рек Тетерев и Рось было заложено по 12 пробных площадок, р. Южный Буг – 36 площадок. Площадки заложены на вертикальных гранитных обнажениях размером 1–1,5(2)х1,5–2 м. С каждой площадки отбирали по 6 проб с поверхности гранитов и из микротрещин в них (глубиной 0,5–2 см), всего отобрано 720 проб. Высев альгологического материала проводили в полевых условиях по оригинальной методике (Mikhailyuk et al., 2003a). На выбранную поверхность (около 1 см<sup>2</sup>) добавляли каплю стерильной воды и соскребали ее стерильной препаровальной иглой, далее каплю с попавшими в нее клетками водорослей отбирали стерильной пипеткой Пастера и переносили на твердую питательную среду в чашку Петри, равномерно распределяя по ней. Затем чашки герметично упаковывали и транспортировали в лабораторию, где проращивали на осветительной установке. Отдельно отбирали макроскопические разрастания водорослей для дальнейшего исследования прямым микроскопированием.

Культуры водорослей выращивали на агаризованных средах Болда (1N BBM и 3N BBM) (Bischoff, Bold, 1963), в стандартных лабораторных условиях, с 12-часовым чередованием световой и темновой фаз и освещении около 25 мкмоль фотонов · м<sup>-2</sup> · с<sup>-1</sup> при температуре +20±5 °С. Для определения критических в таксономическом отношении видов выделяли альгологически чистые культуры. Водоросли исследовали с помощью световых микроскопов Микмед 2 вар. 2 (ЛОМО) и Olympus VX-40 (лаборатория EP SAG университета г. Геттинген, Германия), а также стереомикроскопа МБС 10.

Для цианопрокариот нами принята система И. Комарека и К. Анагностидиса (Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005), дополненная данными из “Algae of Ukraine” (2006), работ О.В. Коваленко (2009) и О.Н. Виноградовой (2011). Эвкариотические водоросли приведены согласно системе,

приведенной в “Водорості ґрунтів України” (Костіков та ін., 2001) и “Algae of Ukraine” (2009, 2011), с некоторыми уточнениями в свете современных представлений ([www.algaebase.org](http://www.algaebase.org)).

Для сравнения видового состава водорослей использовали коэффициент Сёрнсена-Чекановского (программный модуль “GRAPHS”, Новиковский, 2004), анализируя списки водорослей, составленные на основе обработки одинакового количества проб. К доминирующим были отнесены виды, относительное обилие которых составляло 3–5 баллов по шкале Стармаха (Водоросли ..., 1989). Частоту встречаемости водорослей рассчитывали по формуле:  $a/b \cdot 100 \%$ , где  $a$  – количество проб, в которых встречался вид,  $b$  – общее количество проб и округляли до целых чисел.

### Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований найдено 179 видов водорослей (*Cyanoprokaryota* – 30 видов, *Chlorophyta* – 108, *Streptophyta* – 16, *Xanthophyta* – 7, *Eustigmatophyta* – 2, *Bacillariophyta* – 16) (табл. 2, рис. 1).

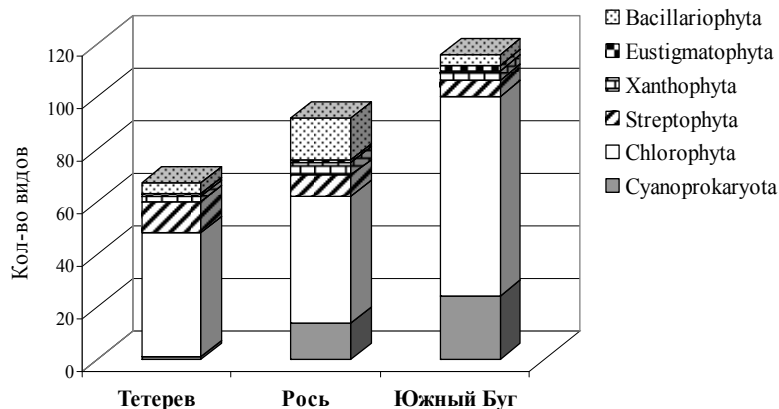


Рис. 1. Разнообразие водорослей гранитных обнажений трёх исследованных долин рек на уровне отделов

Из обнаруженных видов 8 – новые для флоры Украины (*Klebsormidium bilatum* Lokhorst, *Prasiolopsis ramosa* Vischer, *Coelastrella multistriata* (Trenkwalder) Kalina et Punčoch., *Macrochloris chlorococcoides* H. Ettl et G. Gärtner, *Trebouxia incrustata* Ahmadjian ex G. Gärtner, *T. cf. gigantea* (Hildreth et Ahmadjian) G. Gärtner, «*Fottea*» *sphaeroides* Hindák, *Chloroidium cf. angusto-ellipsoideum* (Hanagata et Chihara) Darienko et al.) и около 30 редких и интересных во флористико-таксономическом отношении видов (*Hormoscilla pringsheimii* Anagn. et Komárek, *Chlorogloea microcystoides* Geitler, *Chamaesiphon polonicus* Hansg., *Cyanosarcina chroococcoides* (Geitler) Kováčik, «*Chlamydomonas*» *montana* P. Romanenko, *Hormotilopsis gelatinosa* Trainor et H.C. Bold, *Radiosphaera negevensis* Ocampo-Paus et Friedmann, *Trebouxia cf. aggregata* (P.A. Archibald) G. Gärtner, *T. cf. jamesii* (Hildreth et

Ahmadjian) G. Gärtner, *Chlorokybus atmophyticus* Geitler, *Spirotaenia* cf. *bryophila* (Brèb.) Lütkem. и др.).

Таблица 2

Разнообразие водорослей гранитных обнажений трёх исследованных долин рек на уровне отделов (порядков, классов)

Таксон*	Количество видов (%)			
	р. Тетерев	р. Рось	р. Южный Буг	Всего
<b>Cyanoprokaryota</b>	<b>1(1,5)</b>	<b>14(15,2)</b>	<b>24(20,5)</b>	<b>30(16,8)</b>
<i>Chroococcales</i>	—	2	10	10
<i>Oscillatoriales</i>	1	8	12	15
<i>Nostocales</i>	—	4	2	5
<b>Chlorophyta</b>	<b>47(70,1)</b>	<b>48(52,2)</b>	<b>76(65,0)</b>	<b>108(60,3)</b>
<i>Chlorophyceae</i>	14	16	27	43
<i>Trebouxiophyceae</i>	32	30	48	62
<i>Ulvophyceae</i>	1	2	1	3
<b>Streptophyta</b>	<b>12(17,9)</b>	<b>8(8,7)</b>	<b>6(5,1)</b>	<b>16(8,9)</b>
<i>Klebsormidiophyceae</i>	7	8	5	10
<i>Chlorokybophyceae</i>	—	—	1	1
<i>Zygnematophyceae</i>	5	—	—	5
<b>Xanthophyta</b>	<b>2(3,0)</b>	<b>5(5,4)</b>	<b>4(3,4)</b>	<b>7(3,9)</b>
<i>Eustigmatophyta</i>	1(1,5)	1(1,1)	2(1,7)	2(1,2)
<b>Bacillariophyta</b>	<b>4(6,0)</b>	<b>16(17,4)</b>	<b>4(3,4)</b>	<b>16(8,9)</b>
<b>Всего</b>	<b>67(100)</b>	<b>92(100)</b>	<b>117(100)</b>	<b>179(100)</b>

\*Для ведущих отделов приведены таксоны ранга класса и порядка как наиболее устоявшиеся таксономические выделы.

В целом, для исследованных гранитных обнажений долин рек всех трёх зон Украины отмечено высокое разнообразие зелёных водорослей, среди которых преобладают представители класса *Trebouxiophyceae*, а также стрептофитовых класса *Klebsormidiophyceae*, что характерно для аэрофитона умеренной зоны (Nienow, 1996; Lopez-Bautista et al., 2007; Rindi et al., 2009). Представители этих же таксономических групп (родов *Ellip-tochloris* Tscherm.-Woess, *Desmococcus* F. Brand emend. Vischer, *Apatococcus* F. Brand emend. Geitler, *Chloroidium* Nadson, *Stichococcus* Nägeli, *Klebsormidium* P.C. Silva et al., *Interfilum* Chodat et Topali emend. Mikhailuyuk et al., *Mychonastes* Simpson et van Valkenburg) доминируют на всех исследованных гранитных обнажениях (табл. 3) и в большинстве представляют собой широко распространенные наземные водоросли (Barkmann, 1958; Hoffmann, 1989; Ettl, Gärtner, 1995; Nienow, 1996; Костіков та ін., 2001; Rindi et al., 2009). Особенно интересен в данном отношении род *Ellip-tochloris*, который до наших исследований считался нечастым компонентом наземной альгофлоры Украины (Костіков та ін., 2001). Наши исследования показали, что он является одним из наиболее обычных представителей комплекса водорослей на гранитных обнажениях; обна-

ружен он также во многих других аэрофитных местообитаниях Украины (Михайлюк, 1999; Войцехович, 2008; Дарієнко, 2008; Войцехович та ін., 2009; Дарієнко, 2012). Вероятно, его редкие находки свидетельствуют о недостаточной изученности аэрофитных водорослей Украины.

На гранитных обнажениях были исследованы водоросли в составе двух экологических групп – эпилитов, колонизирующих поверхность обнажений, и хазмоэндолитов, населяющих микротрещины в скалах. Хазмоэндолитная экологическая группа водорослей является типичной для каменных обнажений экстремальных местообитаний – жарких и холодных пустынь, где условия существования на поверхности скал слишком жёсткие для развития водорослей (Friedmann, Осмо-Friedmann, 1984; Bell et al., 1986; Hoffmann, 1989; Macedo et al., 2009). Хазмоэндолиты встречаются также в умеренной зоне, где развиваются в микростообитаниях с экстремальными условиями (Hoffmann, 1989), которые, как показывают наши исследования, складываются на гранитных обнажениях.

Таблица 3

## Доминирующие виды водорослей на гранитных обнажениях исследованных долин рек

Таксон	Частота встречаемости видов на площадках, %								
	р. Тетев		р. Рось		р. Южный Буг				
	S	N	S	N	Л-верх	Л-низ	Ост	П-верх	П-низ
<i>Interfilum terricola</i> (J.B. Petersen) Mikhailyuk et al.	47	40	100	33	45	56	3	17	6
<i>Elliptochloris subsphaerica</i> (Reisigl) H. Ettl et G. Gärtner	54	4	65	57	31	72	27	20	14
<i>Apatococcus lobatus</i> (Chodat) J.B. Petersen	29	47	33	33	45	45	14	6	6
<i>Chloroidium ellipsoideum</i> (Gerneck) Darienko et al.	50	83	32	82	17	47	8	3	29
<i>Stichococcus bacillaris</i> Nägeli	23	60	67	92	20	33	3	–	3
<i>Elliptochloris bilobata</i> Tscherm.-Woess	72	46	84	42	56	22	53	–	–
<i>Mychonastes homosphaera</i> (Skuja) Kalina et Punčoch.	21	20	20	82	–	11	20	17	36
<i>Desmococcus olivaceus</i> (Pers. ex Ach.) J.R. Laundon	3	47	32	82	–	31	60	33	31
<i>Klebsormidium</i> cf. <i>flacidum</i> (Kütz.) P.C. Silva et al.	22	42	25	50	14	42	4	14	–

<i>Interfilum</i> sp.	33	14	25	8	22	47	13	—	11
<i>Mesotaenium</i> cf. <i>chlamydosporum</i> de Bary	6	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Klebsormidium crenulatum</i> (Kütz.) Lokhorst	20	—	—	—	—	—	—	—	—
<i>Trentepohlia</i> spp.	—	68	—	67	—	—	—	—	—
<i>Klebsormidium</i> sp. 2	—	25	—	42	—	—	—	—	—
<i>Klebsormidium nitens</i> (Menegh.) Lokhorst	13	4	—	25	—	—	—	—	—
<i>Xanthonema exile</i> (G.A. Klebs) P.C. Silva	4	—	8	59	—	4	13	—	—
<i>Dilabifilum</i> sp.	—	—	—	42	—	—	—	—	—
<i>Diademsis contenta</i> (Grunow) D.G. Mann var. <i>biceps</i> (Grunow) P.B. Hamilton	—	—	—	25	—	—	—	—	—
<i>Klebsormidium</i> sp. 3	—	—	17	—	—	—	—	—	—
<i>Chlorogloea microcystoides</i> Geitler	—	—	33	8	—	—	38	56	—
<i>Gloecapsa punctata</i> Nägeli	—	—	—	—	—	—	8	—	—
<i>Aphanothece saxicola</i> Nägeli	—	—	—	—	—	—	—	11	—
cf. <i>Chroococcopsis</i>	—	—	—	—	—	—	6	8	—
cf. <i>Cyanosarcina chroococcoides</i> (Geitler) Kováčik	—	—	—	—	—	—	10	6	—
<i>Chondrocystis dermochroa</i> (Nägeli) Komárek et Anagn.	—	—	4	8	—	—	—	20	—
<i>Prasiolopsis ramosa</i> Vischer	—	—	—	—	—	—	13	—	—
<i>Klebsormidium bilatum</i> Lokhorst	—	—	—	—	20	11	—	3	3
<i>Chloroidium</i> cf. <i>angustellipsoideum</i> (Hanagata et Chihara) Darienko et al.	—	—	—	—	20	14	—	3	—

Обозначения: S, N — южная и северная экспозиции; Л, П — левый и правый берег; верх, низ — вершина и подножие берега; Ост — остров.

На рис. 2 показано распределение водорослей между двумя изученными экологическими группами гранитных обнажений трёх долин рек. На ярко освещенных скалах (южная экспозиция, вершины склонов) большая часть водорослей обитает внутри трещин, а на более затенённых (северная экспозиция, подножия склонов) они присутствуют в обеих экологических группах водорослей. Видовой состав хазмоэндолитной группы зачастую более разнообразен из-за присутствия почвенных водорослей



(родов *Chlamydomonas* Ehrenb., *Lobochlamys* Pröschold et al., *Chlorococcum* Menegh., *Chlorosarcinopsis* Herndon, *Tetracystis*, *Bracteacoccus* Tereg. и др.), встречающихся единично и спорадически. Вероятно, они попадают внутрь трещин с пылью, которая заносится потоками воздуха, а также развиваются на мелкозёме, скапливаемом на дне трещин. Такая особенность хазмоэндолитных водорослей отмечалась ранее (Friedmann et al., 1967; Hoffmann, 1989). Однако состав типичных для гранитных обнажений водорослей, особенно доминирующего комплекса видов, как правило, одинаков на поверхности обнажений и в их трещинах. В зависимости от окружающих условий водоросли «переходят» из одного микроместообитания к другому, развиваясь на сухих освещенных склонах преимущественно в трещинах, а на затенённых и более влажных – на поверхности скал или в обоих местообитаниях. Хазмоэндолитные водоросли развиваются также в достаточно затенённых местах (Bell et al., 1986; Lamprinou et al., 2009). Значительное количество выявленных видов и их высокое обилие в трещинах исследованных гранитных обнажений подтверждает тезис о том, что исследование только поверхности каменистого субстрата не даёт полного представления о видовом составе населяющих его литофильных водорослей (Bell et al., 1986; Hoffmann, 1989).

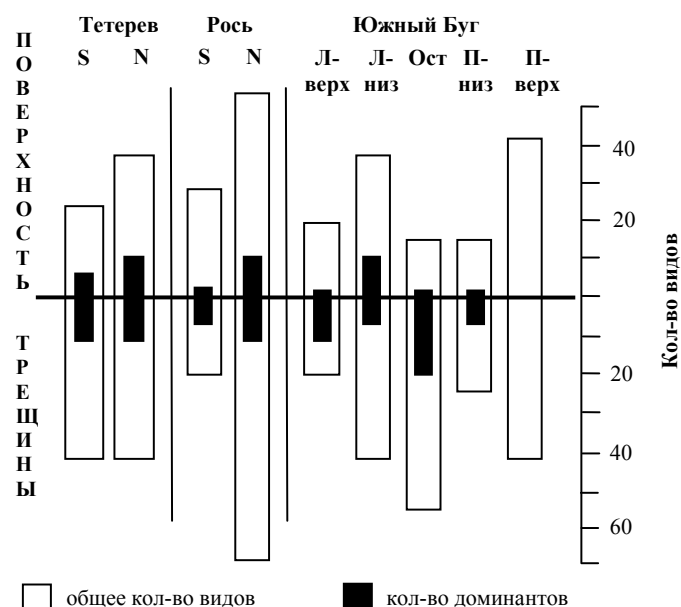


Рис. 2. Пропорции эпилитной и хазмоэндолитной водорослевых групп на гранитных обнажениях исследованных долин рек. Условные обозначения: S, N – южная и северная экспозиции; Л, П – левый и правый берег; верх, низ – вершина и подножие берега; Ост – остров

Кроме перечисленных общих черт состава водорослей гранитных обнажений трёх долин рек они имеют также ряд своих особенностей.

Гранитные обнажения долины р. Тетерев (Украинское Полесье) характеризовались наименьшим количеством видов водорослей – 67. Среди них преобладали зелёные и стрептофитовые, тогда как цианопрокариот и представителей жёлтой пигментной группы выявлено немного (см. табл. 2, рис. 1). Незначительное количество цианопрокариот и высокое разнообразие зелёных водорослей, в целом, характерно для наземных местообитаний лесной зоны (Голлербах, Штина, 1969; Алексахина, Штина, 1984; Hoffmann, 1989; Демченко, 1998а; Романенко, 1998, 2002). Видовой состав водорослей гранитных обнажений долины р. Тетерев отличался также значительным количеством стрептофитовых, среди которых наблюдалось высокое разнообразие конъюгирующих водорослей (*Zygnematophyceae*) родов *Mesotaenium* Nägeli, *Cylindrocystis* Menegh., cf. *Spirothaenia* Bréb., отсутствующих на обнажениях других исследованных долин рек. Эти представители неоднократно встречались в почвах лесов Украины (Демченко, 1998б; Романенко, 2002), а группировки литофильных водорослей, сложенные мезотениевыми, являются характерными для мест с высокой влажностью воздуха (Jaag, 1945; Hoffmann, 1989).

Доминирующий комплекс гранитных обнажений долины р. Тетерев отличался присутствием конъюгирующей водоросли *Mesotaenium* cf. *chlamydosporum* de Bary и специфических видов рода *Klebsormidium*, из которых *K. crenulatum* (Kütz.) Lokhorst, устойчивый к высушиванию (Karsten et al., 2010; Holzinger et al., 2011), развивался на ярко освещённом южно-экспонированном берегу, а *Klebsormidium* sp. 2 – на затенённом северно-экспонированном берегу. Обращает на себя внимание обильное развитие на обнажениях северно-экспонированного берега р. Тетерев *Trentepohlia* spp., поскольку известно, что трентеполиевые водоросли характерны для регионов с высокой влажностью воздуха – лесов, высокогорий, а также влажных тропиков (Jaag, 1945; John, 1988; Hoffmann, 1989; Nienow, 1996; Rindi et al., 2009; Neustupa, Škaloud, 2010).

Обнажения двух берегов реки, в целом, были близки по количеству выявленных видов, однако на северно-экспонированном берегу их было больше, особенно на поверхности скал (см. рис. 2). Отличался и доминирующий комплекс: на южно-экспонированном берегу массово развивались преимущественно виды *Elliptochloris* и *Klebsormidium*, тогда как на северно-экспонированном – еще и *Desmococcus*, *Apatococcus*, *Stichococcus*, *Trentepohlia* E. Martini.

Гранитные обнажения долины р. Рось (Лесостепь) характеризовались средним общим количеством видов водорослей среди трёх исследованных долин рек, а также значительным количеством цианопрокариот. Вероятно, это можно объяснить их географическим положением: увеличение количества цианопрокариот при продвижении с севера на юг было отмечено для почв Украины и всего бывшего СССР (Костиков, 1991; Костіков, 2001). Доминирующий комплекс водорослей обнажений долины р. Рось также показывает несколько промежуточное положение, проявляя сходство с таким комплексом обнажений долины р. Тетерев, с

одной стороны (*Trentepohlia* spp.), и р. Южный Буг – с другой (*Chlorogloea microcystoides*).

Особенностью гранитных обнажений долины р. Рось является наиболее разнообразие диатомовых водорослей и включение в комплекс доминирующих видов *Diademsia contenta* (Grunow) D.G. Mann var. *biceps* (Grunow) P.B. Hamilton, что связано с присутствием мелких ручейков, которые вытекают из скал на северно-экспонированном берегу. Массовое развитие диатомовых водорослей возможно при условии постоянного увлажнения (Nienow, 1996; Johansen, 1999; Lakatos et al., 2004), что и наблюдалось на данных скалах. В этих же условиях массово развивался *Dilabifilum* sp., тогда как массовое развитие *Xanthonema exile* (G.A. Klebs) P.C. Silva, как и *Trentepohlia* spp., выявлено на более сухих участках северно-экспонированного берега. Интересной находкой оказался также *Klebsormidium* sp. 3, который образовывал макроскопические разрастания в трещинах гранитов южно-экспонированных площадок острова. Морфологические признаки данной водоросли соответствовали таковым недавно выявленной морфолого-генетической группы внутри рода *Klebsormidium*, преимущественно характерной для почвенных корочек пустынь южной Африки (Rindi et al., 2011). Некоторые представители этой группы обнаружены и в наземных местообитаниях умеренной зоны с засушливыми условиями, которые также характерны для ярко освещенных гранитных обнажений.

Обнажения северной и южной экспозиции долины р. Рось существенно отличались количеством выявленных видов (на южно-экспонированных выявлено 43 вида, на северно-экспонированных – 81) (см. рис. 2). Тенденции развития эпи- и хазмоэндолитных групп водорослей те же, что и для обнажений долины р. Тетерев. Кроме того, на площадках обеих экспозиций массово развивались преимущественно те же виды доминирующего комплекса, что и во всех трёх долинах рек, тогда как специфичные виды образовывали макроскопические разрастания на северно-экспонированном берегу (за исключением *Klebsormidium* sp. 3).

Гранитные обнажения долины р. Южный Буг (Степь) отличались наивысшим видовым богатством водорослей и значительным разнообразием цианопрокариот (см. табл. 2, рис. 1), что, в целом, характерно для наземных местообитаний степной зоны (Голлербах, Штина, 1969; Костиков, 1991; Приходькова, 1992; Костіков, 2001; Костіков та ін., 2001). Особенности доминирующего комплекса водорослей данных гранитных обнажений – большое количество цианопрокариот, среди которых выявлено ряд редких и интересных видов, а также новые для флоры Украины представители родов *Klebsormidium*, *Prasiolopsis* Vischer, *Chloroidium*.

Долина р. Южный Буг существенно отличается значительной высотой гранитных выходов, протяженностью и специфической ориентацией берегов – запад-восток. Сравнение видового состава водорослей площадок разной экспозиции показало их значительную общность внутри ка-

ждого берега и острова, иной лишь была степень развития водорослей на них и распределения их между группами эпи- и хазмоэндолитов.

Левый (западно-экспонированный) берег, в целом, характеризовался преобладанием зелёных и стрептофитовых водорослей, которые составляли 81,4 % видового состава. Обнажения вершины склона отмечались значительной сухостью, там водоросли развивались преимущественно в трещинах (см. рис. 2). У подножия склона растёт лес, поэтому гранитные обнажения затенены и на них обитает большее количество видов водорослей. Они обильно развиваются как на поверхности скал, так и в трещинах. Данный склон является наиболее благоприятным для развития зелёных водорослей в связи с совокупностью факторов среды, характерных для этой экспозиции. Так, известно, что наземные водоросли экстремальных местообитаний фотосинтезируют преимущественно в утренние часы, поскольку часто они используют парообразную влагу туманов и конденсированную в виде росы (Friedmann, Ostro-Friedmann, 1984; Lange et al., 1992; Honegger, 2006). Водяной пар широко используется зелёными аэрофитными водорослями, многие из которых способны восстанавливать фотосинтетическую активность после полного высыхания только лишь в присутствии парообразной воды, не нуждаясь в капельно-жидкой (Lange et al., 1992, 1994; Nienow, 1996). Более того, ряд представителей водорослей приспособлены к потреблению влаги в виде пара и часто гибнут при излишнем увлажнении. Западная экспозиция благоприятствует более длительному сохранению тумана и конденсированной влаги (прямые солнечные лучи достигают склона только в послеобеденные и вечерние часы), поэтому именно на северных и западных склонах наиболее обильно развиваются зелёные аэрофитные водоросли (John, 1988).

Правый (восточно-экспонированный) берег существенно отличается видовым составом водорослей от западно-экспонированного, в первую очередь, значительным разнообразием цианопрокариот, на долю которых приходилось около 17 %. Кроме быстрого испарения росы и рассеивания туманов в связи с восточной экспозицией (прямые солнечные лучи достигают склона в утренние часы), данный берег, особенно его нижняя часть, характеризовался значительным орошением скал капельно-жидкой водой. Это связано с тем, что гранитные обнажения подходят к самой реке и напротив них расположено несколько крупных порогов<sup>2</sup>. У подножия правого берега воздух насыщен водяной «пылью», а исследованные площадки, экспонированные к югу и ярко освещённые, обильно орошаются. Известно, что цианопрокариоты предпочитают капельно-жидкую воду для восстановления фотосинтетической активности после полного высыхания (Honegger, 1991; Lange et al., 1992, 1994; Nienow, 1996). Вероятно, поэтому обнажения данного склона отлича-

<sup>2</sup>В настоящее время расположение порогов на этом участке реки изменено вследствие поднятия уровня воды при запуске Ташлыцкой ГАЭС, которая находится ниже по течению.

лись высоким разнообразием цианопрокариот. При этом на скалах вершины склона были выявлены только гормогониевые представители, которые встречались единично, скорее представляя заносные виды из почвы, чем истинно литофильные. Орошаемые скалы подножия склона характеризовались высоким разнообразием и обилием хроококкальных цианопрокариот, которые развивались преимущественно в трещинах камней (см. табл. 3, рис. 2), составляя 35,5 % водорослей гранитов подножия правого берега. Подобное обильное развитие хроококкальных цианопрокариот наблюдалось нами при исследовании гранитных обнажений берегов р. Горный Тикич (Черкасская обл., Маньковский р-н) и р. Ингул (Кировоградская обл., Устиновский р-н). Цианопрокариоты в обоих случаях развивались либо в трещинах вертикальных скал, нависающих над водой, либо в трещинах горизонтально лежащих валунов, т.е. в местах, где возможно скопление и застой влаги, что соответствует данным об экологии этих организмов (Honegger, 1991; Lange et al., 1992, 1994; Nienow, 1996). Неблагоприятные для зелёных водорослей условия данного берега проявляются также в их незначительном количестве и полном отсутствии макроскопических разрастаний на обнажениях его вершины, которые отличаются наибольшей сухостью.

Видовой состав водорослей гранитных обнажений острова очень сходен с таковым подножия правого берега, поскольку характеризуется значительным разнообразием цианопрокариот (30,5 % водорослей). В доминирующий комплекс обнажений острова входят также зелёные и стрептофитовые водоросли. Скалы острова сильно освещены, поэтому их поверхность очень бедна водорослями (см. рис. 2), тогда как в трещинах они обильно развиваются, вероятно, из-за высокой влажности воздуха и обилия брызг воды от порогов. Интересна находка нового для флоры вида — *Prasiolopsis ramosa*, который развивался в массовых количествах в трещинах гранитных обнажений острова. Празиоловые водоросли характерны для холодных и влажных регионов (Barkmann, 1958; Rindi, Guiry, 2004; Rindi et al., 2004, 2009), климат Украины, вероятно, для них слишком сухой, т.к. их находки очень редкие (Algae ..., 2011). На острове р. Южный Буг складываются условия повышенной влажности воздуха, очевидно, благоприятствующие развитию этой прازیоловой водоросли.

Сравнение видового состава литофильных водорослей исследованных долин рек с помощью коэффициента Сёренсена-Чекановского показало образование двух кластеров (рис. 3). Бóльший из них объединил местообитания, характеризующиеся обильным развитием зелёных водорослей, — оба склона долины р. Тетерев, северно-экспонированный склон долины р. Рось, левый и вершину правого берега долины р. Южный Буг. Меньший кластер объединил местообитания, в видовом составе водорослей которых преобладали или играли значительную роль хроококкальные цианопрокариоты, — остров и подножие правого берега долины р. Южный Буг, а также южно-экспонированные обнажения долины р. Рось. Интересно, что обнажения южной экспозиции долины

р. Рось также расположены на острове, т.е. они не затенены кронами деревьев, ярко освещены и находятся в непосредственной близости к порогам реки. Условия существования водорослей на гранитных обнажениях островов рек Южный Буг и Рось достаточно сходны, чем и объясняется общность их видового состава. Таким образом, видовой состав и доминирующий комплекс водорослей гранитных обнажений исследованных долин рек зависит как от условий конкретного местообитания, так и от условий природной зоны, в которой они расположены.

В чём же состоят особенности видового состава водорослей гранитного субстрата? Граниты объединяют в себе качества, неблагоприятные для развития фотосинтезирующих организмов. Это одни из наиболее твердых и тёмных пород, характеризующиеся минимальной влагоудерживающей способностью. Состав водорослей на них небогатый и насчитывает в несколько раз меньшее количество видов, чем известняк, мрамор, гнейс, травертин или песчаник (Vinogradova et al., 2004; Macedo et al., 2009). Известны также определенные особенности видового состава водорослей гранитного субстрата – из-за низкого рН на граните распространены зелёные водоросли и угнетено развитие цианобактерий, тогда как на песчанике или травертине водоросли этих групп могут быть представлены в равном количестве, а на известняке и мраморе – цианобактерии преобладают (Виноградова, Михайлюк, 2009; Bell et al., 1986; Vinogradova et al., 1995, 2004; Rindi, Guiry, 2004; Macedo et al., 2009).

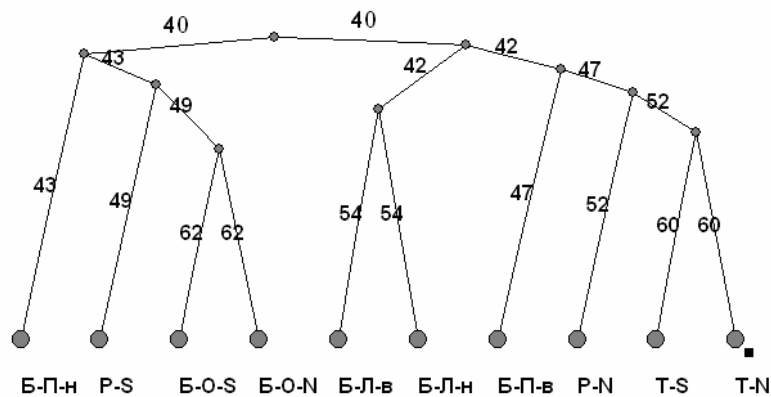


Рис. 3. Дендрит флористической общности видового состава водорослей гранитных обнажений исследованных долин рек. Условные обозначения: Б – р. Южный Буг, Р – р. Рось, Т – р. Тетерев, S, N – южная и северная экспозиции, Л – левый берег, П – правый берег, О – остров, в – вершина, н – подножие

Однако известно, что влияние окружающей среды (климата и микроклимата местности) на качественный и количественный состав водорослей, как правило, значительно существеннее, чем тип и характеристики субстрата (John, 1988; Hoffmann, 1989; Macedo et al., 2009). Так, в составе водорослей гранитных скал Швейцарских Альп преобладают

цианопрокариоты как по количеству, так и по обилию отдельных видов (Jaag, 1945). Такая ситуация характерна для высокогорий и значительно отличается от полученных нами данных, тогда как состав водорослей с гранитных монументов северо-западной Испании (Rifon-Lastra, Nogueroi-Seoane, 2001) достаточно близок к выявленному на гранитных обнажениях Украины.

Таблица 4

## Разнообразие водорослей разных типов каменных субстратов Украины

Таксон	Граниты, долины рек, (данная работа)	Граниты, Украинский степной ПЗ	Пирокластические поро- ды, Карадагский ПЗ	Песчаники, НПП «Гуцульщина»	Песчаники, НПП «Трахтемиров»	Известняки, НПП «Подольские Товтры»
<b>Цианопрокариота</b>	<b>30/16,8(6)</b>	–	–	1/3,3	3/10,0	19/30,2(8)
Chroococcales	10	–	–	1	–	8
Oscillatoriales	15	–	–	–	3	7
Nostocales	5	–	–	–	–	4
<b>Chlorophyta</b>	<b>108/60,3(22)</b>	<b>30/81,1(3)</b>	<b>34/72,3(7)</b>	<b>22/73,3(6)</b>	<b>20/66,7</b>	<b>31/49,2(5)</b>
Chlorophyceae	43	1	7	3	5	14
Trebouxiophyceae	62	29	26	16	15	16
Ulvophyceae	3	–	1	3	–	1
<b>Streptophyta</b>	<b>16/8,9(9)</b>	<b>5/13,5(1)</b>	<b>8/17,0(3)</b>	<b>4/13,3(2)</b>	<b>3/10,0</b>	<b>3/4,8(3)</b>
Klebsormidiophyceae	10	5	6	4	3	3
Chlorokybophyceae	1	–	–	–	–	–
Zygnematophyceae	5	–	2	–	–	–
<b>Xanthophyta</b>	<b>7/3,9(1)</b>	<b>1/2,7</b>	<b>1/2,1</b>	–	<b>1/3,3</b>	<b>3/4,8</b>
<b>Eustigmatophyta</b>	<b>2/1,2</b>	–	<b>1/2,1</b>	<b>1/3,3</b>	–	<b>1/1,6</b>
<b>Bacillariophyta</b>	<b>16/8,9(1)</b>	<b>1/2,7</b>	<b>3/6,4</b>	<b>2/6,7</b>	<b>3/10,0</b>	<b>6/9,5</b>
<b>Всего</b>	<b>179</b>	<b>37</b>	<b>47</b>	<b>30</b>	<b>30</b>	<b>63</b>

Примечание: первая цифра указывает абсолютное количество видов, цифра после косой черты – относительное (%), цифра в скобках – количество доминирующих видов.

В связи со значительным влиянием условий окружающей среды на состав водорослей каменного субстрата мы провели сравнение наших данных с гранитных обнажений изученных долин рек с данными о водорослях, населяющих другие типы каменного субстрата территории Украины – гранитных обнажений Украинского степного ПЗ (филиалов “Хомутовская степь” и “Каменные могилы”) (Darienکو, Hoffmann, 2003), пирокластических пород хребта “Карагач” Карадагского ПЗ (Войцехович та ін., 2009), песчаников хребта “Каменистый” НПП “Гу-

цульщина“ (Михайлюк, Дариенко, 2011) и НПП “Трахтемиров“ (Дариенко, неопубл. данные), известняков гротов НПП “Подольские Товтры“ (Виноградова, Михайлюк, 2009) (табл. 4).

Как видно из таблицы, граниты Украинского степного ПЗ, пирокластические породы Карадагского ПЗ и песчаники НПП “Гуцульщина“ характеризовались минимальным количеством цианопрокариот и максимальным количеством видов, а также обилием зелёных и стрептофитовых водорослей, что, в целом, подобно составу водорослей гранитов долины р. Тетерев (Полесье). На песчаниках НПП “Трахтемиров“, расположенном в лесостепной зоне, выявлено больше цианопрокариот (10 % всего видового состава), что имеет некоторое сходство с составом водорослей гранитов долины р. Рось (Лесостепь). Известняки НПП “Подольские Товтры“ характеризуются ожидаемым высоким разнообразием цианопрокариот (более 30 % видового состава). Хотя на известняках по количеству видов лидируют зелёные водоросли, что является особенностью наземной альгофлоры умеренной зоны (Hoffmann, 1989; Nienow, 1996; Rindi et al., 2009), доминирующий комплекс водорослей наполовину состоит из цианопрокариот. Если на орошаемых гранитных скалах долины р. Южный Буг преобладают хроококкальные цианопрокариоты, то на известняках – в основном гормогониевые представители (Виноградова, Михайлюк, 2009). Известняки отличаются от других сравниваемых субстратов соотношением и степенью участия в доминирующем комплексе зелёных водорослей классов *Trebouxiophyceae* и *Chlorophyceae*. Так, соотношение этих водорослей на известняках равное, тогда как на песчаниках, пирокластических породах и гранитах лидируют представители *Trebouxiophyceae* – класса, который объединяет многие типично наземные водоросли (Костіков, 2001; Rindi et al., 2009).

Проведенное сравнение, в целом, показывает, что в условиях Украины видовой состав водорослей относительно сходный на субстратах, характеризующихся близкими химическими особенностями: кислые, кремнийсодержащие (граниты, пирокластические породы, песчаники), с одной стороны, и щелочные, кальцийсодержащие (известняки) – с другой. При этом физические свойства субстрата – степень пористости, гигроскопичности, шероховатости, близкие между осадочными (песчаники, известняки) и пирокластическими породами, очевидно, имеют меньшее влияние на видовой состав водорослей. Наши выводы согласуются с данными, полученными при сравнении водорослей разных типов субстратов монументов Украины (Darienکو, Hoffmann, 2003). Однако, по результатам других авторов, изучавших водоросли камней пустынь и обрастаний антропогенных субстратов стран Средиземноморья (Friedmann, Osampo-Friedmann, 1984; Macedo et al., 2009), физические свойства субстрата имеют большее влияние на видовой состав, чем химические.



### Заклучение

В результате исследования водорослей гранитных обнажений долин рек трёх растительно-климатических зон Украины – Полесья (р. Тетерев), Лесостепи (р. Рось) и Степи (р. Южный Буг), выявлено 179 видов водорослей (*Cyanoprokaryota* – 30 видов, *Chlorophyta* – 108, *Streptophyta* – 16, *Xanthophyta* – 7, *Eustigmatophyta* – 2, *Bacillariophyta* – 16), 8 из которых являются новыми для флоры Украины, а около 30 видов – редкими и интересными находками. Видовой состав характеризуется значительным разнообразием зелёных (в основном требуксиефициевых) и стрептофитовых водорослей. На обнажениях гранитов Полесья распространены также зелёные конъюгирующие водоросли, Лесостепи – цианопрокарियोты и диатомовые, Степи – цианопрокарियोты. Доминирующий комплекс состоит из распространённых на всех исследованных обнажениях видов родов *Elliptochloris*, *Apatococcus*, *Desmococcus*, *Interfilum*, *Klebsormidium*, *Chloroidium*. Специфику доминирующих видов обнажений долины р. Тетерев (Полесье) определяют *Trentepohlia* и *Mesotaenium*, р. Южный Буг (Степь) – цианопрокарियोты родов *Chlorogloea*, *Gloeocapsa*, *Aphanothece*, *Cyanosarcina* и прازیоловая водоросль рода *Prasiolopsis*, р. Рось (Лесостепь) – общие с обнажениями Полесья и Степи *Trentepohlia* и *Chlorogloea*, а также специфичные для данной долины реки *Dilabifilum*, *Xanthonema*, *Diadesmis*.

Две исследованные экологические группы водорослей – эпилиты и хазмоэндолиты, присутствуют на гранитных обнажениях всех исследованных долин рек; эпилиты в основном обитают в затенённых местах и вблизи воды, хазмоэндолиты – на сухих освещённых склонах, хотя встречаются и в тени. Их водорослевый состав имеет определённую специфику. Видовой состав и доминирующий комплекс водорослей изученных гранитных обнажений зависит как от условий конкретного местообитания, так и от условий природной зоны, в которой они расположены. Сравнение данных о водорослях гранитных обнажений с таковыми других каменистых субстратов (гранитов, пирокластических пород, песчаников и известняков) показало, что в условиях Украины их видовой состав относительно сходен на субстратах, характеризующихся близкими химическими особенностями, физические свойства субстрата, очевидно, имеют меньшее влияние на видовой состав водорослей.

*Автор искренне благодарен проф. Томасу Фридли (университет г. Гёттинген, Германия) за возможность исследования культур водорослей на оборудовании отдела экспериментальной экологии и коллекции культур SAG (EP SAG), к.б.н. Демченко Э.Н. за помощь в отборе и высеве проб и к.б.н. Дариенко Т.М. за использование её оригинальных данных при сравнении состава водорослей разных типов каменистых субстратов.*

## СПИСОК ЛІТЕРАТУРИ

- Алексахина Т.И., Штина Э.А.* Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. – М.: Наука, 1984. – 150 с.
- Андреева В.М.* Почвенные и аэрофильные зелёные водоросли (*Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales*). – С.Пб.: Наука, 1998. – 351 с.
- Виноградова О.Н.* Род *Phormidium* Kütz. ex Gomont (*Oscillatoriales, Cyanoprokaryota*) во флоре Украины // Альгология. – 2011. – **21**, № 1. – С. 70–86.
- Виноградова О.Н., Михайлюк Т.И.* Альгофлора пещер и гротов Национального природного парка «Подольские Товтры» (Украина) // Там же. – 2009. – **19**, № 2. – С. 155–171.
- Водоросли:* Справочник / Под ред. С.П. Вассера. – Киев: Наук. думка, 1989. – 608 с.
- Войцехович А.А.* Фотобионты и водоросли-эпифиты литофильных лишайников Берегового хребта Карадагского природного заповедника (Крым, Украина) // Актуальні проблеми ботаніки та екології: Зб. наук. праць. Вип. 2. – К.: Фітосоціоцентр, 2008. – С. 46–51.
- Войцехович А.О., Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М.* Водорості наземних місцезростань хребта Карагач (Карадазький природний заповідник (Україна): Зб. наук. праць / Під ред. А.В. Гаєвської, А.Л. Морозової. – Севастополь: ЭКОСИ-Гидрофизика, 2009. – С. 50–60.
- Геологічні пам'ятки України // Хрестоматія з географії України / Упоряд. П.О. Масляк.* – К.: Генеза, 1994. – 448 с.
- Голлербах М.М., Штина Э.А.* Почвенные водоросли. – Л.: Наука, 1969. – 228 с.
- Дарієнко Т.М.* Перші відомості про наземні водорості Національного природного парку «Подільські Товтри» // Актуальні проблеми ботаніки та екології: Зб. наук. праць. Вип. 2. – К.: Фітосоціоцентр, 2008. – С. 13–20.
- Дарієнко Т.М.* Загальна характеристика та особливості видового складу водоростей позаводних місцезростань острова Зміїний (Чорне море, Україна) // Укр. ботан. журн. – 2012. – **69**, № 1. – С. 111–124.
- Демченко Є.М.* Грунтові водорості деяких охоронних територій Київського Полісся // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол. – 1998а. – **5**. – С. 18–20.
- Демченко Є.М.* Грунтові водорості лісів Українського Полісся: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Київ, 1998б. – 19 с.
- Дідух Я.П., Контар І.С.* Топологічна диференціація рослинного покриву відслонень кристалічних порід лісової зони України // Укр. ботан. журн. – 1999. – **56**, № 5. – С. 454–460.
- Коваленко О.В.* Синьозелені водорості. Порядок хроококальні // Флора водоростей України. Т. I, вип. 1. – Київ, 2009. – 396 с.
- Костіков І.Ю.* К вопросу о зональных особенностях состава почвенных водорослей // Альгология. – 1991. – **1**, № 4. – С. 15–21.
- Костіков І.Ю.* Грунтові водорості України: Автореф. дис. ... докт. біол. наук. – Київ, 2001. – 36 с.
- Костіков І.Ю., Романенко П.О., Демченко Е.М. та ін.* Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори). – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 300 с.
- Михайлюк Т.І.* Еусубаеральні водорості Канівського природного заповідника (Україна) // Укр. ботан. журн. – 1999. – **56**, № 5. – С. 507–514.

- Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М. Водорості наземних місцезростань НПП «Гуцульщина» // Національний природний парк «Гуцульщина». Рослинний світ. – Природно-заповідні території України. – К.: Фітосоціоцентр, 2011. – С. 142–151.
- Михайлюк Т.І., Дарієнко Т.М., Демченко Э.Н. Водоросли гранитных обнажений регионального ландшафтного парка «Гранитно-степное Побужье» (Николаевская обл., Украина) // Новости системат. низш. раст. – 2003. – 37. – С. 53–71.
- Михайлюк Т.І., Кондратюк С.Я., Нипорко С.О. та ін. Лишайники, мохоподібні та наземні водорості гранітних каньйонів України. – К.: Альтерпрес, 2011. – 398 с.
- Новаковский А.Б. Возможности и принципы использования программного модуля «GRAPHS» // Автоматизация научных исследований. – Сыктывкар: Коми НЦ УРО РАН, 2004. – Вып. 27. – 31 с.
- Новосад В.В., Крицька Л.І., Протопопова В.В. Новый для науки ендемічний вид Гранітно-степового Побужья Смілка ситника (*Silene sytnikii* Krytzka, Novosad et Protodorova), його таксономічні, еколого-ценотичні, хорологічні, генезисні та созологічні особливості // Укр. ботан. журн. – 1996. – 53, № 5. – С. 578–586.
- Осичнюк В.В. Рослинність відслонень кристалічних порід // Степи, кам'янисті відслонення, піски. Рослинність УРСР. – К.: Наук. думка, 1973. – С. 373–398.
- Приходькова Л.П. Синезеленые водоросли почв степной зоны Украины. – Киев: Наук. думка, 1992. – 218 с.
- Романенко П.А. Почвенные водоросли буковых и дубовых лесов Вулканических Карпат (Украинские Карпаты) // Наук. вісн. Ужгород. ун-ту. Сер. Біол. – 1998. – № 5. – С. 61–64.
- Романенко П.О. Грунтові водорості лісів Українських Карпат: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. – Київ, 2002. – 19 с.
- Семеново Н.П. Гранулиты и чарнокиты Украинского щита. – Киев: Наук. думка, 1995. – 104 с.
- Щербаков И.Б. Петрология Украинского щита. – М.: ЗУКЦ, 2005. – 364 с.
- Щербаков И.Б., Есипчук К.Е. и др. Гранитоидные формации Украинского щита. – Киев: Наук. думка, 1984. – 191 с.
- Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Cyanoprocarvota, Euglenophyta, Chrysophyta, Xanthophyta, Raphidophyta, Phaeophyta, Dinophyta, Cryptophyta, Glaucocystophyta, and Rhodophyta* / Eds. P.M. Tsarenko, S.P. Wasser & E. Nevo. Vol. 1. – Ruggell (Liechtenstein): A.R.G. Gantner Verlag, 2006. – 713 p.
- Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Bacillariophyta* / Eds. P.M. Tsarenko, S.P. Wasser & E. Nevo. Vol. 2. – Ruggell (Liechtenstein): G. Gantner Verlag, 2009. – 413 p.
- Algae of Ukraine: diversity, nomenclature, taxonomy, ecology and geography. Chlorophyta* / Eds. P.M. Tsarenko, S.P. Wasser & E. Nevo. Vol. 3. – Ruggell (Liechtenstein): A.R.G. Gantner Verlag, 2011. – 511 p.
- Barkmann J.J. The epiphytic algal associations // Phytosociology and ecology of cryptogamic epiphytes. – Assen (Netherlands): Van Gorcum & Comp. N.V. – G.A. Hak & Dr. H.J. Prakke, 1958. – P. 341–350.
- Bell R.A., Athey P.V., Sommerfeld M.R. Cryptoendolithic algal communities of the Colorado plateau // J. Phycol. – 1986. – 22. – P. 429–435.
- Bischoff H.W., Bold H.C. Some algae from enchanted rock and related algae species // Phycol. Stud. – 1963. – 6318. – P. 1–95.

- Darienko T.* The algae as biodeteriorators of cultural monuments in Ukraine // Biology and Taxonomy of Green Algae. IV: Progr. and Abstr. Intern. Symp. (Smolenice-Castl, Slovakia, June 24–28, 2002). – P. 27.
- Darienko T., Hoffmann L.* Algal growth on cultural monuments in Ukraine // *Biologia* (Bratislava). – 2003. – **58**. – P. 575–587.
- Ettl H., Gärtner G.* Syllabus der Boden-, Luft-, und Flechtenalgen. – Stuttgart, etc.: Gustav Fischer, 1995. – 710 p.
- Friedmann I., Ocampo-Friedmann R.* Endolithic microorganisms in extreme dry environments: Analysis of lithobiontic microbial habitat // *Current perspectives in microbial ecology*. – Washington: D.C., 1984. – P. 177–185.
- Friedmann I., Lipkin Y., Ocampo-Paus R.* Desert algae of the Negev (Israel) // *Phycology*. – 1967. – **6**. – P. 185–196.
- Gärtner G., Stoyneva M.* First study of aerophytic cryptogams on monuments of Bulgaria // *Ber. Naturwiss.-med. Ver. Innsbruck*. – 2003. – **90**. – P. 73–82.
- Hoffmann L.* Algae of terrestrial habitats // *Bot. Rev.* – 1989. – **55**, N 2. – C. 77–105.
- Holzinger A., Lütz C., Karsten U.* Desiccation stress causes structural and ultrastructural alterations in the aeroterrestrial green alga *Klebsormidium crenulatum* (*Klebsormidiophyceae*, *Streptophyta*) isolated from an alpine soil crust // *J. Phycol.* – 2011. – **47**. – P. 591–602.
- Honegger R.* Water relations in lichens // *Fungi in the Environment*. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 2006. – P. 185–200.
- Ihda T., Nakano T., Iwatsuki Z.* *Dilabifilum artopyrenie* (*Chlorophyta*) newly found in Japan // *Nova Hedw.* – 1996. – **63**. – P. 195–201.
- Jaag O.* Untersuchungen über die Vegetation und Biologie der Algen des nacten Gesteins in den Alpen, im Jura und im schweizerischen Mittelland // *Beitr. Kryptogam. Schweiz*. – 1945. – **9**. – P. 1–560.
- Johansen J.R.* Diatoms of aerial habitats // *The diatoms: applications for the environmental and earth sciences*. – Cambridge, UK: Cambridge Univ. Press, 1999. – P. 264–273.
- John D.M.* Algal growth on buildings: a general review and methods of treatment // *Biodet. Abstr.* – 1988. – **2**, N 2. – P. 81–102.
- Karsten U., Lütz C., Holzinger A.* Ecophysiological performance of the aeroterrestrial green alga *Klebsormidium crenulatum* (*Charophyceae*, *Streptophyta*) isolated from an alpine soil crust with an emphasis on desiccation stress // *J. Phycol.* – 2010. – **46**. – P. 1187–1197.
- Komárek J., Anagnostidis K.* *Cyanoprokaryota*. – 1. Teil: *Chroococcales* // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd. 19/1. – Heidelberg; Berlin: Spectrum, Akad. Verlag, 1998. – 548 S.
- Komárek J., Anagnostidis K.* *Cyanoprokaryota*. 2. Teil: *Oscillatoriales* // *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd. 19/2. – München: Spectrum, Akad. Verlag, 2005. – 759 S.
- Lakatos M., Lange-Bertalot H., Büdel B.* Diatoms living inside the thallus of the green algal lichen *Coenogonium linkii* in neotropical lowland rain forests // *J. Phycol.* – 2004. – **40**. – P. 70–73.
- Lamprinou V., Pantazidou A., Papadogiannaki G., Radea C., Economou-Amilli A.* Cyanobacteria and associated invertebrates in Leontari Cave, Attica (Greece) // *Fottea*. – 2009. – **9**, N 1. – P. 155–164.
- Lange O.L., Kidron G.J., Büdel B., Meyer A., Kilian E., Abeliovich A.* Taxonomic composition and photosynthetic characteristics of the “biological soil crusts” covering sand dunes in the western Negev Desert // *Func. Ecol.* – 1992. – **6**. – P. 519–527.

- Lange O.L., Meyer A., Büdel B. Net photosynthesis activation of a desiccated cyanobacterium without liquid water in high air humidity alone. Experiments with *Microcoleus sociatus* isolated from a desert soil crust // *Ibid.* – 1994. – **8**. – P. 52–57.
- Lopez-Bautista J.M., Rindi F., Casamatta D. The systematics of subaerial algae // *Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments* / J. Seckbach (ed.). – Dordrecht: Springer, 2007. – P. 599–617.
- Macedo M.F., Miller A.Z., Dionisio A., Saiz-Jimenez C. Biodiversity of cyanobacteria and green algae on monuments in the Mediterranean Basin: an overview // *Microbiology*. – 2009. – **155**. – P. 3476–3490.
- Mikhailyuk T.I. Terrestrial lithophilic algae in a granite canyon of the Teteriv River (Ukraine) // *Biologia, Sec. Bot.* – 2008. – **63**, N 6. – P. 820–826.
- Mikhailyuk T.I., Demchenko E.M., Kondratyuk S.Ya. Algae of granite outcrops from the left bank of the River Pivdennyi Bug (Ukraine) // *Biologia (Bratislava)*. – 2003a. – **58**. – P. 589–601.
- Mikhailyuk T.I., Demchenko E.M., Kondratyuk S.Ya. *Parietochloris ovoideus* sp. nova (*Trebouxiophyceae, Chlorophyta*), a new aerophyte alga from Ukraine // *Algol. Stud.* – 2003b. – **110**. – P. 1–16.
- Neustupa J., Škaloud P. Diversity of subaerial algae and cyanobacteria growing on bark and wood in the lowland tropical forests of Singapore // *Plant Ecol. Evol.* – 2010. – **143**, N 1. – P. 51–62.
- Nienow J.A. Ecology of subaerial algae // *Nova Hedw.* – 1996. – **112**. – P. 537–552.
- Rifon-Lastra, A., Noguerol-Seoane Á. Green algae associated with the granite walls of monuments in Galicia (NW Spain) // *Cryptogamie, Algol.* – 2001. – **22**, N 3. – P. 305–326.
- Rindi F., Guiry M.D. Composition and spatial variability of terrestrial algal assemblages occurring at the bases of urban walls in Europe // *Phycologia*. – 2004. – **43**, N 3. – P. 225–235.
- Rindi F., McIvor L., Guiry M.D. The Prasiolales (*Chlorophyta*) of Atlantic Europe: an assessment based on morphological, molecular, and ecological data, including the characterization of *Rosenvingiella radicans* (Kütz.) comb. nov. // *J. Phycol.* – 2004. – **40**. – P. 977–997.
- Rindi F., Allali H.A., Lam D.W., Lopez-Bautista M. An overview of the Biodiversity and Biogeography of Terrestrial Green Algae // *Biodiversity Hotspots*. – Nova Sci. Publ., Inc., 2009. – P. 1–25.
- Rindi F., Mikhailyuk T.I., Sluiman H.J. et al. Evolutionary patterns and phylogenetic relationships in the green algal order *Klebsormidiales* (*Klebsormidiophyceae, Streptophyta*) // *Mol. Phyl. Evol.* – 2011. – **58**, N 2. – P. 218–231.
- Vinogradova O.N., Kovalenko O.V., Wasser S.P. et al. Algae of the Mount Carmel National Park (Israel) // *Альгология*. – 1995. – **5**, № 2. – С. 178–192.
- Vinogradova O.M., Kovalenko O.V., Levanets A.A. et al. Epilithic algal communities of dry rocks of Negev Desert, Israel // *Укр. ботан. журн.* – 2004. – **61**, № 2. – С. 7–20.

Поступила 1 октября 2012 г.  
Подписал в печать П.М. Царенко

*T.I. Mikhailiyuk*

N.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine,  
2, Tereshchenkovskaya St., 01001 Kiev, Ukraine

TERRESTRIAL ALGAE FROM GRANITE OUTCROPS OF RIVER  
VALLEYS OF UKRAINE

The results of investigation of algae from granite outcrops of river valleys located in three climatic zones of Ukraine – Polesye (Teteriv River), Forest-Steppe (Ros River) and Steppe (Yuzhnyi Bug River) are presented. 179 algal species were found (8 new species for Ukrainian flora), among them green (mostly trebouxiophycean) and streptophyte algae are led. Green conjugating algae are distributed on outcrops of Polesye as well; cyanoprokaryotes and diatoms are numerous on outcrops of Forest-steppe zone; cyanoprokaryotes are characteristic for outcrops of Steppe zone. Dominant complex included common for all granite outcrops genera *Elliptochloris* Tscherm.-Woess, *Apatococcus* F. Brand emend. Geitler, *Desmococcus* F. Brand emend. Vischer, *Klebsormidium* P.C. Silva et al. etc. Specificity of dominant species of outcrops of Teteriv River (Polesye) are determined by *Trentepohlia* E. Martini and *Mesotaenium* Nägeli, Ros River (Steppe zone) – *Chlorogloea* Wille, *Gloeocapsa* Kütz., *Prasiolopsis* Vischer etc., Yuzhnyi Bug River (Forest-Steppe zone) – *Trentepohlia*, *Chlorogloea*, *Dilabifilum* Tscherm.-Woess, etc. Two ecological groups of algae – epilithic and chasmoendolithic, are presented on granite outcrops of all investigated outcrops: epiliths are occurred in shaded places and near the water, chasmoendoliths were found on dry lighted slopes, but sometimes occurred in shade also. Species composition and dominant complex of algae from granite outcrops depend on conditions of particular habitat as well as on climatic zone. Comparison of data about algae from granite outcrops with other stone substrates of Ukraine shows that species composition is relatively similar on substrates with close chemical peculiarities, but physical characters perhaps less influence on algae.

**Key words:** terrestrial algae, granite outcrops, river volleys, climatic zones, Teteriv River, Ros River, Yuzhnyi Bug River, Ukraine.