

УДК 574.5

Т.М. ДАРНЕНКО¹, Л. ГОФФМАНН²¹Ин-т ботаники им. Н.Г. Холодного НАНУ,
ул. Терещенковская, 2, Киев, Украина²Общественный исследовательский центр им. Габриэля Липпманна,
Бельво, Люксембург

РАЗНООБРАЗИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ВОДОРΟΣЛЕВЫХ ОБРАСТАНИЙ ПЕСЧАНИКОВ В КАЗЕМАТАХ ЛЮКСЕМБУРГА

Приведены результаты изучения видового состава и сообществ водорослей, населяющих стены казематов Люксембурга. Всего в исследованных образцах обнаружено 59 видов водорослей из четырех отделов: *Cyanoprocarcyota* (*Cyanophyta*) – 15, *Chlorophyta* – 30, *Bacillariophyta* – 10, *Eustigmatophyta* – 2. Преобладали одноклеточные и нитчатые зеленые, а также нитчатые синезеленые водоросли. Приведены результаты исследования в чистых культурах некоторых редких и недостаточно описанных таксонов. Установлено, что видовой состав казематов гетерогенен и в каждой из исследованных галерей развивается несколько водорослевых группировок. Обнаруженные виды водорослей относятся к 2 экологическим группам – троглоксенных и троглофильных видов. 60 % видового состава были представлены троглоксенными видами. Установлено, что видовой состав водорослей казематов более близок к таковому песчанниковых субстратов, расположенных на открытом пространстве, чем к видovому составу водорослей известковых пещер.

Ключевые слова: видовой состав, водорослевые сообщества, *Cyanoprocarcyota* (*Cyanophyta*), *Chlorophyta*, *Bacillariophyta*, песчанники, биообрастания, казематы.

Введение

Исследования литофильных водорослей и их сообществ проводятся в разных регионах мира. Интерес к этой экологической группе связан с тем, что ее представители способны колонизировать и повреждать каменные субстраты и существовать в экстремальных условиях (John, 1988; Hoffmann, 1989; Ortega-Calvo et al., 1991).

Колонизация субстрата водорослями зависит от его пористости, цвета (светлый или темный) и твердости. Наиболее подходящими для колонизации водорослей являются пористые, светлые и достаточно мягкие субстраты (John, 1988; Hoffmann, 1989; Büdel, 2002). Песчанник – осадочная горная порода, сформированная на основе аккумуляции детритных твердых частиц. Важнейшим компонентом его является кварц. Наиболее часто в качестве примесей в песчаннике отмечают полевой шпат, глину, кальцит, доломит и оксиды железа. Пористость песчанников колеблется от 0 до 30-35 %, наиболее распространенный ее уровень составляет 15-25 % (Cameron et al., 1997). Поэтому песчанник является хорошим субстратом для роста водорослей. В сравнении с известковыми субстратами водорослевые обрастания песчанниковых субстратов мало изучены.

© Т.М. Дарненко, Л. Гоффманн, 2006

Большинство проведенных исследований имеет эколого-флористический характер (Friedmann, 1982; Friedmann & Ocampo-Friedmann, 1984; Friedmann et al., 1988; Vinogradova et al., 2004) или посвящено изучению колонизации этого субстрата только одной группой водорослей – *Cyanophyta* (Büdel, Wessels, 1991; Büdel et al., 1994; Büdel, 1999). Комплексных исследований песчаников, посвященных изучению всех групп водорослей, на сегодняшний день очень мало (Ortega-Calvo, 1993; Rindi & Guiry, 2003). Сведения о водорослях песчаниковых пещер единичны (Friedmann, 1964).

Целью нашей работы было комплексное изучение видового состава всех групп водорослей, образующих разрастания на стенах казематов Люксембурга.

Материалы и методы

Материалом для работы послужили пробы, собранные в 2001-2002 гг. в двух галереях (Бок и Петрусс) казематов Люксембурга, объявленных памятниками культурного наследия. Казематы представляют собой длинные галереи естественного и искусственного происхождения внутри песчаниковых выходов. Их общая длина составляет около 2 км. Обе галереи имеют искусственное освещение и в некоторые периоды времени открыты для посещения. В обеих галереях на стенах обнаружены налеты зеленого и сине-зеленого цветов. Налеты возникали непосредственно у источников света и распространялись на расстояние до 1,5-2,5 м. В местах развития налетов субстрат крошился. Налет проникал до 1 см внутрь субстрата. Всего было отобрано 42 пробы макроскопических разрастаний, которые и составили материал исследования. Схема отбора проб представлена на рис. 1.

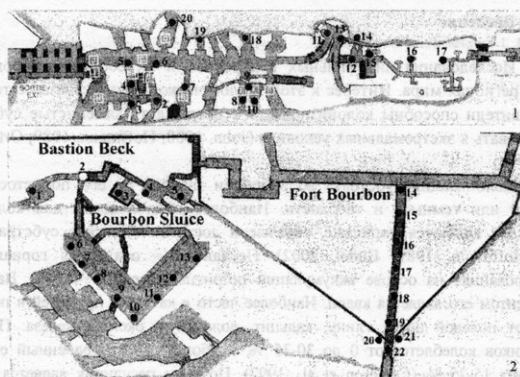


Рис. 1. Схема пунктов отбора проб в казематах Люксембурга: 1 – галерея Бок; (1-20 – номера отобранных проб), 2 – галерея Петрусс (22 – номера отобранных проб).

Камеральную обработку проб проводили прямым микроскопированием и культуральными методами с использованием различных сред (3N BBM, BG-11) (Ripka et al., 1979; Ettl & Gärtner, 1995). Критические с точки зрения таксономии виды исследовали в чистых культурах.

Культуры выращивали на осветительной установке (лампы ЛБ-40; чередование световой и темновой фаз 12:12 ч, освещенность 1500 лк, температура $+20 \pm 3$ °C). Идентификацию видового состава проводили с использованием серий определителей „Визначник прісноводних водоростей Української РСР” (Кондратьева, 1968; Кондратьева и др., 1984), „Süßwasserflora von Mitteleuropa” (Komárek, Anagnosdidis, 1998, 2005) и „Syllabus der Boden-, Luft-, und Flechtenalgen” (Ettl, Gärtner, 1995). Эвкариотические водоросли приведены согласно системе, изложенной в „Syllabus ...” (Ettl, Gärtner, 1995), *Cyanoprocarvota* – согласно системе Й. Комарека и К. Анагностидиса (Komárek, Anagnosdidis, 1998, 2005).

Альгогруппировки выделяли на флористической основе (Костиков, 1989; Костиков, Рыбчинский, 1995). Для этого проводили анализ гетерогенности состава водорослей в выборке проб на основе дендритов флористической общности. Для построения дендритов флористической общности использовали коэффициент Сьеренсена-Чекановского (Зайцев, 1984), далее анализировали факторы, которые могли обусловить именно такую гетерогенность.

Результаты

Видовой состав

Всего в исследованных образцах обнаружено 59 видов водорослей из 4 отделов: *Cyanoprocarvota* = *Cyanophyta* – 15, *Chlorophyta* – 30, *Bacillariophyta* – 10, *Eustigmatophyta* – 2 (см. таблицу). В общем видовом составе преобладали одноклеточные и нитчатые зеленые водоросли. Кроме того, было обнаружено значительное число нитчатых синезеленых водорослей. Наибольшим видовым разнообразием (3 вида) характеризовались роды *Chlorella* Beijer., *Schizothrix* Kütz. et Gomont, *Gloeocapsa* Kütz. и *Leptolyngbya* Anagnosdidis & Komárek. Среднее количество видов на пробу составляло 8,1. В обеих галереях чаще всего встречались *Lobosphaera* sp., *Pseudoclonium printzii*, *Bracteacoccus grandis*, *Chlorella ellipsoidea*, *Chlorella minutissima*, *Diademsis contenta* var. *biceps*, *Schizothrix lardacea*, *Sch. lenormandiana*, *Desmococcus olivaceus*, *Diplosphaera chodatii*, *Elliptochloris subsphaerica*, *Gloeocapsa magma*, *G. confluens*, *Leptolyngbya boryana*, *L. gracillima*, *Stichococcus bacillaris*, and *S. exiguus*.

Исследованные галереи были сходны по видовому богатству и систематическому составу водорослей. В галерее Бок найдено 44 вида водорослей из 4 отделов: *Cyanophyta* – 10, *Chlorophyta* – 25, *Bacillariophyta* – 8, *Eustigmatophyta* – 1. В видовом составе преобладали одноклеточные зеленые водоросли. Наибольшим видовым разнообразием (3 вида) характеризовались рода *Chlorella*, *Leptolyngbya*, *Schizothrix*. Остальные роды были представлены 1-2 видами. Количество видов в пробах колебалось от 3 до 13 и в среднем составляло 8,1. Чаще всего встречались *Lobosphaera* sp., *Pseudoclonium printzii*, *Bracteacoccus grandis*, *Chlorella minutissima*, *Diademsis contenta* var. *biceps*, *Schizothrix lardacea*, *Desmococcus olivaceus*, *Gloeocapsa magma*, *Gloeocapsa confluens*, *Leptolyngbya boryana*, *Leptolyngbya gracillima*, *Stichococcus bacillaris* and *S. exiguus*.

Т а б л и ц а. Видовой состав волорослевых обрастаний стен казематов Люксембурга

Таксон	Б	П	Таксон	Б	П
1	2	3	1	2	3
Cyanoprocarvota = Cyanophyta			Chlorophyta		
<i>Chroococcus vacuolatus</i> Skuja		+	<i>Bracteacoccus grandis</i> Bishoff & Bold	+	+
<i>Gloeocapsa atrata</i> Kütz.	+	+	<i>B. minor</i> (Chodat) Petrová		+
<i>G. magna</i> (Bréb.) Kütz.		+	<i>Chlorella ellipsoidea</i> Gerneck	+	+
<i>Gloeothece confluens</i> Nägeli	+	+	<i>Ch. minutissima</i> Fott & Novaková	+	+
<i>Leptolyngbya angustissima</i> (West et G. S. West) Anagn. et Komárek			<i>Ch. mirabilis</i> Andreeva	+	+
<i>L. boryana</i> Anagn. et Komárek	+	+	<i>Ch. saccharophila</i> (Krüger) Migula	+	
<i>L. gracillima</i> (Zopf ex Hansg.) Anagn. et Komárek	+	+	<i>Chlorococcum</i> sp.		+
<i>L. tenuis</i> (Gomont) Anagn. et Komárek		+	<i>Dilabifilum artropyreniae</i> (Vischer & Klement) Tschermak-Woess	+	+
<i>Nostoc linckia</i> (Roth) Born et Flah. in sensu Elenk.	+		<i>Dicyochloropsis reticulata</i> (Tschermak-Woess) Tschermak-Woess		+
<i>N. punctiforme</i> (Kütz.) Hariot		+	<i>Dilabifilum incrustans</i> Vischer	+	
<i>Rhabdogloea</i> sp.		+	<i>Diplosphaera chodatii</i> Bialosuknia emend. Vischer	+	+
<i>Schizothrix calcicola</i> (Ag.) Gom.	+		<i>Elliptochloris bilobata</i> Tschermak-Woess		+
<i>Sch. lardaceae</i> (Ces.) Gom.	+		<i>E. subsphaerica</i> (Reisigl) Ettl & Gärtner	+	+
<i>Sch. lenormandiana</i> Gom.	+	+	<i>Fottea stichococcoides</i> Hindák	+	+
<i>Tolypothrix byssoidea</i> (Berk.) Kirchn.	+	+	<i>Gloeotillopsis</i> sp.		+
Bacillariophyta		+	<i>Kentrosphaera gibberosa</i> Vodenic. et Benderl.		+
<i>Achnanthes coarctata</i> (Brebisson) Grunow in Cleve & Grunow	+		<i>Klebsormidium flaccidum</i> (Kütz.) Silva, Mattox & Blackwell	+	
<i>Diademsis contenta</i> var. <i>biceps</i> (Grunow ex V. Heurck) Mann	+	+	<i>K. pseudostichococcus</i> (Heering) Ettl & Gärtner	+	
<i>D. galica</i> W. Smith	+		<i>Lobosphaera</i> sp.	+	+
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grunow in Cleve et Grunow	+	+	<i>Myrmecia bissecta</i> Reisigl		+
<i>Navicula mutica</i> Kütz. var. <i>binodis</i> Hustedt	+		<i>M. mirabilis</i> Darienko et Hoffmann sp. nova		+
<i>Luticola nivalis</i> (Ehrenberg) D.G. Mann	+		<i>Neocystis curvatus</i> Kostikov et al.		+
<i>Nitzschia palea</i> (Kütz.) W. Smith	+		<i>Parietochloris bilobata</i> (Vinatzer) V. Andreeva		+
<i>Nitzschia</i> sp. 1	+	+	<i>Protoderma sarcinoideum</i> (Groover & Bold) Tupa	+	

Окончание таблицы

	1	2	3	1	2	3
<i>Nitzschia</i> sp. 2			+	<i>Pseudendoconium printzii</i> (Vischer) Bourrelly	+	+
<i>Pinnularia borealis</i> Ehrenberg			+	<i>Scenedesmus abundans</i> (Kirchn.) Chod.	+	+
<i>Eustigmatophyta</i>				<i>Stichococcus bacillaris</i> Nägeli		+
<i>Eustigmatus magnus</i> (J.B. Petersen) Hibberd			+	<i>S. exiguus</i> Gerneck	+	+
<i>Vischeria stellata</i> (Chodat ex Poulton) Pascher	+			<i>Trentepohlia</i> sp.	+	+
Примечание. Б – галерея Бок, П – галерея Петрусс.						

В галерее Петрусс обнаружено 42 вида водорослей из 4 отделов: *Cyanophyta* – 11, *Chlorophyta* – 25, *Bacillariophyta* – 5, *Eustigmatophyta* – 1. В видовом составе также преобладали одноклеточные зеленые водоросли. Наибольшим видовым богатством характеризовались роды *Chlorella*, *Leptolyngbya*, *Gloeocapsa*, каждый из которых был представлен тремя видами. Остальные роды были представлены 1-2 видами. Количество видов в пробах колебалось от 2 до 13 и составляло в среднем 7,2. В пробах чаще всего встречались *Nostoc linckia*, *Lobosphaera* sp., *Bracteacoccus grandis*, *Diademsis contenta* var. *biceps*, *Pseudendoconium printzii*, *Desmococcus olivaceus*, *Diplosphaera chodatii*, *Chlorella minutissima*, *Eustigmatus magnus* и *Gloeocapsa magma*.

Редкие и интересные таксоны

Dietyochloropsis reticulata (Tschermak-Woess) Tschermak-Woess (табл. I).

Колонии на 3N ВВМ агаризованной среде в трехнедельном возрасте темно-зеленого цвета, гроздьевидной формы. Клетки одиночные или в скоплениях, состоящих из 4-10 клеток. Молодые клетки сферические или слегка неправильной формы, 8-10 мкм в диаметре. Хлоропласт у молодых клеток состоит из нескольких тяжей и расположен эксцентрично. Ядро хорошо заметно, расположено также эксцентрично. Взрослые клетки до 20,0 (22,0) мкм в диаметре. Хлоропласт их состоит из многочисленных переплетающихся тяжей разной толщины, расположенных чаще всего в одной плоскости и прилегающих к оболочке клетки. Оболочка достаточно тонкая, с возрастом слегка утолщается. Размножение происходит зооспорами и апланоспорами. Апланоспоры образуются по 8-16. Оболочка спорангиев со временем ослизняется. Апланоспоры после освобождения еще долго остаются собранными вместе, вследствие чего и возникают клеточные скопления. Выход зооспор не наблюдался.

В целом, признаки хорошо согласуются с типовым описанием вида, за исключением максимальных размеров вегетативных клеток. В типовом диагнозе максимальные размеры клеток достигали 20,0 мкм, в исследованной нами популяции – 22,0 мкм.

Общее распространение: Вид известен из Австрии и Японии, где был найден на коре деревьев и в лишайниках.

Dilabifilum arthropyreinae (Vischer & Klement) Tschermak-Woess (рис. 2, 2).

В культуре в возрасте более 3 месяцев водоросль распадается на отдельные клетки округлой, вытянутой или искривленной формы. Хлоропласт пристенный, немного рассеченный, часто выстилает только одну сторону клетки. Пиреноид хорошо заметный, имеет крахмальную обертку, состоящую из 2-4 скорлуп. На полюсах клетки часто имеются вакуоли. Размер клеток (2,1-) 3,4-7,1 x 20-60 мкм. Клеточная оболочка всегда тонкая, без каких-либо утолщений или отслоений. В культуре наблюдается также большое количество очень длинных клеток разнообразной формы: круглых с длинным выростом, цилиндрических с односторонним длинным выростом. Толщина таких клеток составляет 3-6 мкм.

От типового описания водоросль отличается более длинными клетками (до 60 мкм вместо 40 мкм).

Общее распространение: Известен из Австрии (фотобийот *Verrucaria aquatilis*) и Украины (обломки керамических ваз в древнем государстве «Ольвия»).

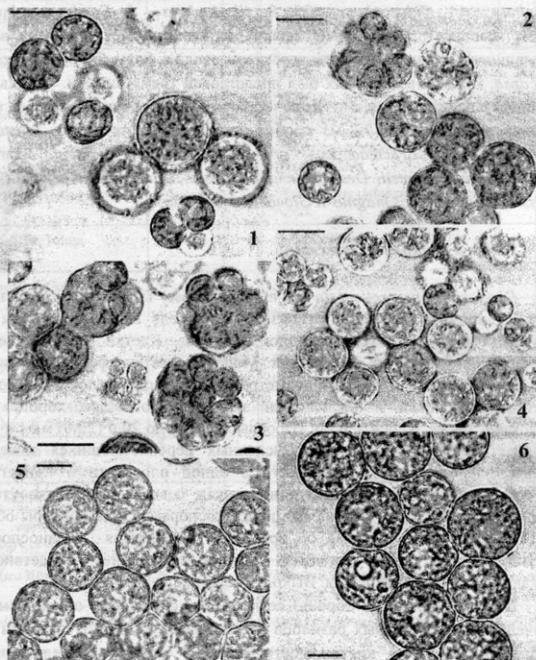


Табл. I. Вегетативные клетки *Dyctiochloropsis reticulata* (Tschermak-Woess) Tschermak-Woess различного возраста. Шкала 10 мкм.

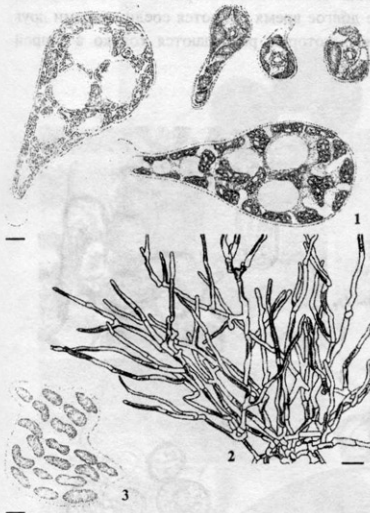


Рис. 2. Некоторые редкие виды водорослей, обнаруженные в исследованных образцах казематов Люксембурга: 1 – вегетативные клетки *Kentrosphaera gibberosa* Vodenic. et Benderl. различного возраста; 2 – часть колонии *Dilabifilum arthopyreniae* (Vischer & Klement) Tschermak-Woess; 3 – вегетативные клетки *Rhabdogloea* sp., погруженные в слизь.

Myrmecia sp. (табл. II).

Колонии на агаризованной среде 3N BBM в трехнедельном возрасте темно-зеленого цвета, гранулированные. В основном клеточные скопления, реже клетки одиночные. Вегетативные клетки часто неправильной-эллипсоидной, грушевидной, кеглевидной формы, изредка почти сферические. Оболочка тонкая, с возрастом несколько утолщается. Хлоропласт у молодых клеток рассечен на 2 лопасти. С возрастом хлоропласт становится рассеченным на 3 и более лопастей. В хлоропласте в большом количестве накапливается крахмал в виде зерен, которые часто образуют ряды. Ядро очень крупное, хорошо заметное, расположено эксцентрично, часто окружено крупными крахмальными гранулами. Цитоплазма часто вакуолизована, содержит различные включения в виде гранул. С возрастом в клетках образуется крупное включение неправильной формы желто-коричневого цвета, вероятно, белковой природы. Старые клетки достигают 33,6 мкм x 25,6 мкм. Оболочка утолщается до 2 мкм. Одностороннее утолщение до 7,2 мкм и имеет выраженную слоистость.

Размножение зооспорами и апланоспорами. Оболочка спорангиев (аплано- и зооспорангиев) имеет одну или две пектиновых пробки. Зооспоры образуются в большом количестве (16-32), без оболочки, каплевидной или веретеновидной формы, 6,0-7,2 мкм дл. и 2,4-3,6 (4,2) мкм шир., с пристенным хлоропластом, очень маленькой и плохо заметной передне-средней стигмой, а также задним ядром. После остановки зооспоры быстро округляются. Диаметр округлившись клеток 4,0 мкм. Зооспорангии 21,0-24,5 (30,0) мкм x 14,5-15,0 (19,5) мкм,

апланоспорангии – 12,8-14,0 x 11-12,5 мкм. Апланоспоры после ослизнения материнской оболочки спорангия еще долгое время остаются соединенными друг с другом в гроздьевидных скоплениях, которые распадаются только в старой культуре.

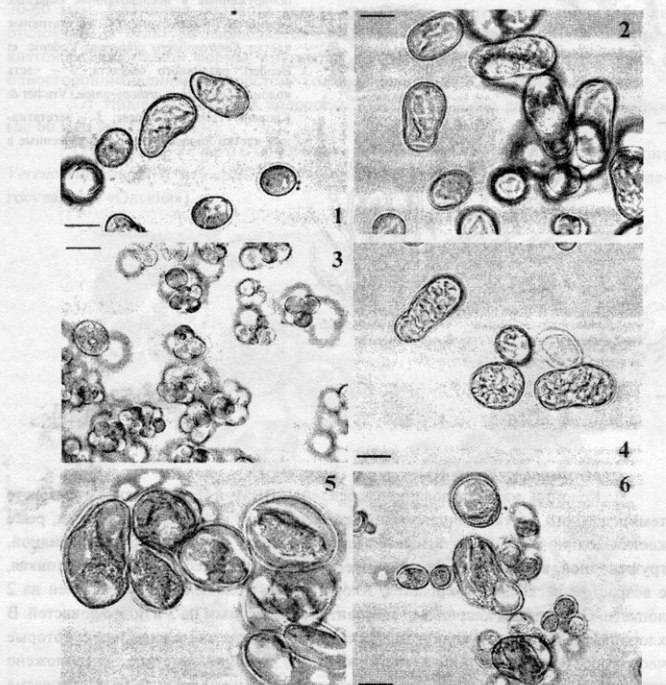


Табл. II. *Myrmecia* sp.: 1, 2 – вегетативные клетки; 3 – клетки с белковым кристаллом; 4 – зооспорангии; 5, 6 – старые вегетативные клетки со светлыми зонами в хлоропласте. Шкала 10 мкм.

Вид сходен с *Myrmecia biatorellae*, *M. incisa*, *M. globosa*. От *M. biatorellae* отличается более рассеянным хлоропластом, наличием стигмы у зооспор, длительно сохраняющимися скоплениями клеток. От *M. incisa* отличается формой клеток, наличием одностороннего утолщения пектиновой пробки у зооспорангиев и апланоспорангиев. От *M. globosa* отличается большими размерами вегетативных клеток изоспор, более рассеянным хлоропластом.

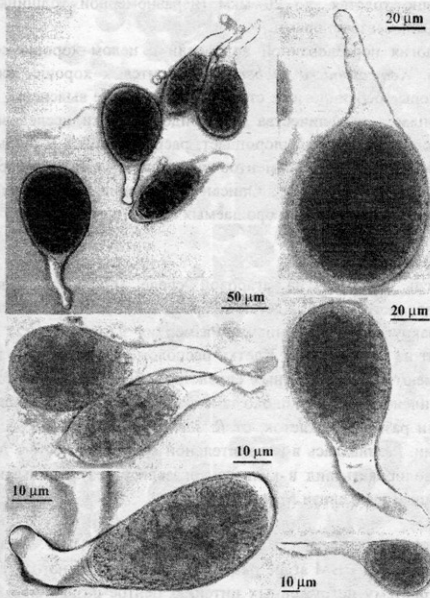


Табл. III. Вегетативные клетки *Kentrosphaera gibberosa* Vodenic. et Benderl разного возраста.

Kentrosphaera gibberosa Vodenic. et Benderl. (рис. 2, 1; табл. III).

Колонии на агаризованной среде 3N BBM в трехнедельном возрасте темно-зеленого цвета, зернистые. Под бинокляром иногда заметны отдельные клетки, которые узким концом прикреплены к поверхности твердой питательной среды. Клетки булавовидные, кеглевидные, неправильно-эллипсоидные или мешковидной формы. Молодые клетки одиночные или в скоплениях, состоящих из 4-8 клеток. Взрослые клетки одиночные. Размер клеток составляет 15-200 мкм × 10-130 мкм. Оболочка молодых клеток от 2 до 7 мкм, с возрастом утолщается до 20 мкм, слоистая. Клетки имеют от одного до четырех наружных выростов клеточной оболочки. Из-за наличия наружных выростов оболочки молодые клетки часто имеют треугольную или неправильную форму. Взрослые клетки, как правило, имеют один вырост около 30 мкм дл., с помощью которого клетка прикрепляется к субстрату. При длительном культивировании (свыше 1 года) наблюдалось уменьшение длины и числа выростов. Молодые клетки имели центральный звездчатый хлоропласт с одним пиреноидом и одно ядро. Хлоропласт взрослых клеток состоял из крупных сегментов, идущих от центральной части, расширенных к периферической части клетки. Взрослые клетки содержат большое количество пиреноидов и ядер. Старые клетки округлой формы, содержат в большом количестве оранжевые капли масла. Оболочка старых

клеток достаточно толстая, до 20 мкм (неравномерной толщины), слоистая. Размножение аплано- и зооспорами.

Морфология исследованной водоросли в целом хорошо согласуется с диагнозом типа. *Kentrosphaera gibberosa* относится к хорошо исследованным видам, но некоторые особенности ее строения до конца не выяснены. Это касается строения хлоропласта и количества пиреноидов. Клетки исследованного нами штамма водоросли имели один хлоропласт, распадающийся у старых клеток на отдельные сегменты. Каждый из сегментов хлоропласта содержал пиреноид.

Место нахождения: Описан из Болгарии (г. Пловдив). Развивался с другими водорослями на голых и орошаемых скалах и стенах.

Rhabdogloea sp. (рис. 2, 3).

Водоросль образует на агаровой среде микроскопические колонии бледного сине-зеленого цвета. Клетки неправильные или почти эллипсоидные, чаще всего с закругленными концами. Размер их 9,6-18,0 мкм x 4,8-7,2 мкм. Колонии состоят из 10-15 клеток. Клетки расположены в колониях правильными рядами и не имеют индивидуальных слизистых оберток. Слизь бесструктурная, без окраски метиленовым синим плохо заметна. Водоросль отличалась от *R. planktonica* меньшими размерами клеток, от *R. scenesmoides* – иным расположением клеток в колонии. Развивалась в накопительной культуре вместе с *Nostoc linckia*. Все попытки изолировать вид в культуру оказались безуспешными. Возможно, данный вид развивается в слизи *Nostoc linckia*.

Pseudoclonium printzii (Vischer) Bourrelly (табл. IV).

Образует на 3N BBM агаре разрастания светло-зеленого цвета, имеющие разветвленную систему погруженных нитей. В центре разрастания представляет собой одиночные клетки с толстой, иногда слоистой оболочкой, по периферии разрастания водоросль образует длинные нити из круглых, бочковидных клеток. Ветвление наблюдается очень редко, как правило, только у отдельных клеток. Между клетками часто наблюдаются небольшие утолщения клеточной стенки. Хлоропласт пристенный, рассеченный на несколько крупных лопастей. Пиреноид хорошо заметный, имеет крахмальную обертку, состоящую чаще всего из 2 или 4 скорлуп. Цитоплазма клеток сильно вакуолизована. В старой культуре из-за сильной вакуолизации цитоплазмы создается впечатление губчатого хлоропласта. Размер круглых клеток колеблется от 5 до 7 мкм. Изредка встречаются клетки большего размера – до 20 мкм (вероятно акинеты), имеющие слоистую и несколько бугристую оболочку. Водоросль в агаровой культуре в возрасте более 1 года клеточных пакетов не образовывала, также как и системы восходящих нитей.

При перенесении в жидкую питательную среду из округлых клеток (как одиночных, так и любых клеток нитей) начинают прорастать очень длинные (до 100 мкм) тонкие нити. Клетки начинали расти с дистального конца. Длинные клетки, как правило, цилиндрической формы, иногда имеют волнистую оболочку или иногда немного расширяются возле поперечной перегородки. Такие длинные клетки, как правило, содержат хлоропласт, расположенный либо возле клеточной перегородки, либо в центре клетки. Пиреноид у таких клеток не всегда заметен. Далее эти клетки начинают ветвиться и формируют систему разветвленных нитей. Ветвление чаще всего одностороннее.

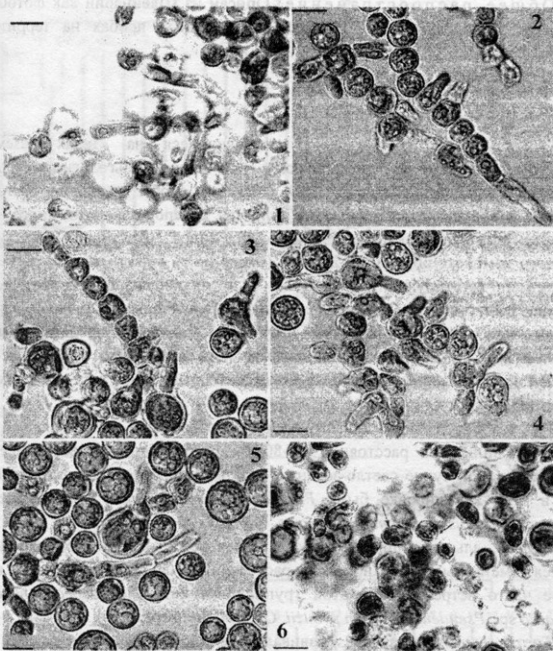


Табл. IV. Различные стадии развития *Pseudoclonium printzii* (Vischer) Bourrelly. Стрелками обозначены прорастающие акинеты, содержащие несколько пиреноидов. Шкала 10 мкм.

Прорастание больших круглых клеток происходит несколько иначе. Сначала в клетках увеличивается количество пиреноидов. Далее слоистая клеточная оболочка разрывается и из нее выходит клетка. Нити из таких клеток относительно короткие.

Размножение зооспорами не наблюдали. Была предпринята попытка получения зооспор. Для этого старую культуру перенесли в жидкую среду и помешали на 18 ч в темное место, затем перемещали в хорошо освещенное место на 45 мин, после чего препарат изучали под микроскопом. Зооспоры в препарате отсутствовали, но иногда из интеркалярных клеток нитей образовывались клетки, похожие на спорангии.

От типового описания исследованный нами штамм отличался отсутствием пакетов, наличием на определенной стадии развития длинных (до 100 мкм клеток) со специфическим прорастанием акинет.

Общее распространение: Описан из Швейцарии как фотобионт лишайников, в дальнейшем был найден в почвенных пробах на территории Японии и Украины.

Альгогруппировки

Основные альгогруппировки, развивающиеся на стенах казематов Люксембурга, выделяли по классическому в почвенной альгологии методу на флористической основе (Костиков, 1989). Для того чтобы выделить собственно азрофитные водоросли от проросших в культуре диаспор заносных видов, нами был выделен комплекс "активно-вегетирующих видов" (Костиков, Рыбчинский, 1995). Всего комплекс объединил 23 вида (около 38 % общего видового состава). Далее активно-вегетирующий комплекс был проанализирован по методу Сьеренсена-Чекановского. Совокупность видов, выявленных в сходных пробах, описывали как альгогруппировку. Результаты анализа представлены на дендрограммах 1 и 2. Анализ дендрограм показывает, что видовой состав водорослей в обеих галереях каземат неоднороден, в них присутствуют несколько альгогруппировок.

Галерея Бок. Первую альгогруппировку образовали виды выявленные в пробах, отобранных на расстоянии 30-80 см от источников света. Все они представляли собой сухие светло-зеленые налеты. Наиболее распространенными видами в этой группировке были *Pseudoclonium printzii*, *Lobosphaera* sp., *Bracteacoccus grandis*, *Leptolybna boryana*.

Вторая альгогруппировка также развивается в крипах на сильно слоющихся каменных поверхностях на расстоянии 30-50 см от источников света. Наиболее часто встречались в этой группировке виды *Stichococcus mirabilis*, *Lobosphaera* sp., *Pseudoclonium printzii*, *Chlorella ellipsoidea*.

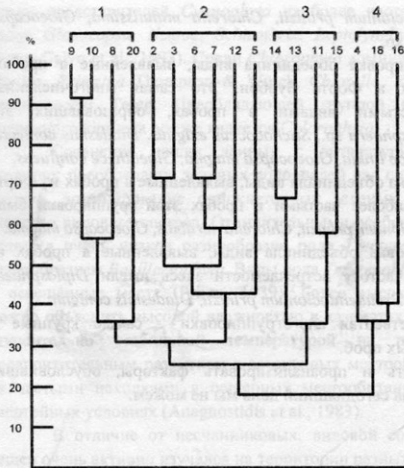
Третья альгогруппировка развивалась в восточной части галереи Бок, которая имеет соединение с внешней средой. Группировка развивалась на холодных сырых стенах. Доминировали виды *Desmococcus olivaceus*, *Lobosphaera* sp.

Четвертая альгогруппировка объединяла виды, выявленные в пробах слизистых налетов темно-зеленого до черного цвета, которые изредка встречались в обеих частях галереи Бок. В этой группировке доминировали диатомовые водоросли (дендрограмма 1).

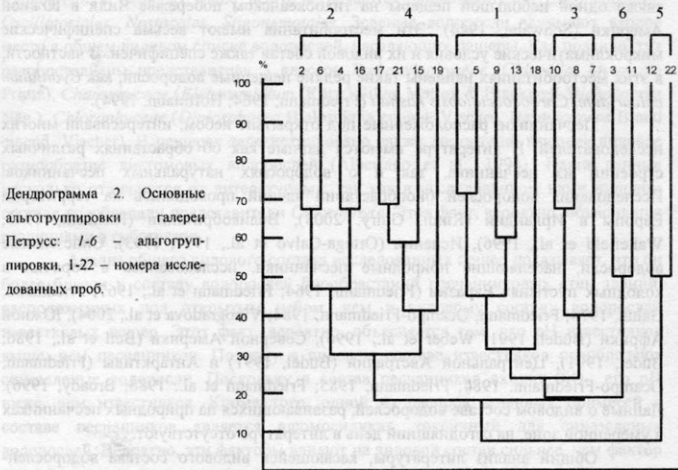
Галерея Петрусс. Анализ активно-вегетирующего комплекса показал, что на стенах галерей Петрусс развивается как минимум 6 альгогруппировок (дендрограмма 2).

Первая альгогруппировка объединила виды, выявленные в пробах, отобранных в разных частях казематов. Наиболее частыми в пробах этой группировки были *Desmococcus olivaceus* и *Diplosphaera chodatii*.

Вторая альгогруппировка объединила виды, выявленные в пробах, отобранных в основном в Бастионе Бек и частично в Форте Бурбон. Это самая бедная альгогруппировка, которая насчитывает всего 10 видов. Наиболее часто встречались *Diademsis contenta*, *Diplosphaera chodatii*, *Lobosphaera* sp.



Дендрограмма 1. Основные альгогруппировки галерей Бок: 1-4 – альгогруппировки, 1-20 – номера исследованных проб.



Дендрограмма 2. Основные альгогруппировки галерей Петрус: 1-6 – альгогруппировки, 1-22 – номера исследованных проб.

В третью альгогруппировку вошли виды, выявленные в пробах, отобранных в Бурбон Слуйсс. Наиболее распространенными видами в этой

группировке были *Pseudodoclonium printzii*, *Chlorella minutissima*, *Gloeocapsa magma*, *Nostoc linkia*, *Neocystis* sp.

Четвертая альгогруппировка объединила виды, выявленные в пробах, большей частью отобранных в Форте Бурбон. Это самая многочисленная группировка. Наиболее частыми видами в пробах, образовавших эту альгогруппировку, были *Lobosphaera* sp., *Stichococcus exiguus*, *Diademesis contenta*, *Pseudodoclonium printzii*, *Nostoc linkia*, *Gloeocapsa magma*, *Gloeothece confluens*.

Пятая альгогруппировка объединила виды, выявленные в пробах из Форта Бурбон и Бурбон Слусис. Наиболее частыми в пробах этой группировки были *Chlorella ellipsoidea*, *Pseudodoclonium printzii*, *Chlorella mirabilis*, *Gloeocapsa magma*.

Шестая альгогруппировка объединила виды, выявленные в пробах из Бастиона Бек. Наибольшую частоту встречаемости здесь имели *Diplosphaera chodatii*, *Stichococcus bacillaris*, *Pseudodoclonium printzii*, *Diademesis contenta*.

Первая, вторая и четвертая альгогруппировки – самые крупные и объединяли 65 % исследованных проб.

Более точно выделить и проанализировать факторы, обусловившие именно такую гетерогенность, на сегодняшний день мы не можем.

Обсуждение

Сведения о водорослях песчанниковых пещер очень ограничены. На сегодняшний день имеются только данные о видовом составе водорослей пещер в песчанниковых скалах пустыни Неgev в Израиле (Friedmann, 1961, 1962, 1964), а также одной небольшой пещеры на тихоокеанском побережье Чили в Южной Америки (Schwabe, 1944). Эти местообитания имеют весьма специфические микроклиматические условия и их видовой состав также специфичен. В частности, в этих местообитаниях найдены такие редкие пещерные водоросли, как *Cyanidium calcaridum*, *Chroococcidiopsis kashaii* (Friedmann, 1964; Hoffmann, 1994).

Песчанники, расположенные под открытым небом, интересовали многих исследователей. В литературе имеются данные как об обрастаниях различных строений из песчанника, так и о водорослях натуральных песчанников. Исследования водорослей биообрастаний зданий проводились на территории Европы в Ирландии (Rindi, Guiry, 2003), Великобритании (Rishbeth, 1948; Wakefield et al., 1996), Испании (Ortega-Calvo et al., 1991, 1993). Синезеленые водоросли, населяющие природные песчанники, исследовались в горячих и холодных пустынях Евразии (Friedmann, 1964; Friedmann et al., 1967; Friedmann, Galun, 1974; Friedmann, Ocampo-Friedmann, 1984; Vinogradova et al., 2004), Южной Африки (Büdel, 1991; Weber et al., 1996), Северной Америки (Bell et al., 1986; Büdel, 1991), Центральной Австралии (Büdel, 1991) и Антарктиды (Friedmann, Ocampo-Friedmann, 1984; Friedmann, 1985; Friedmann et al., 1988; Broady, 1996). Данные о видовом составе водорослей, развивающихся на природных песчанниках в умеренной зоне, на сегодняшний день в литературе отсутствуют.

Общий анализ литературы, касающейся видового состава водорослей-биодеструкторов, развивающихся на искусственно созданных песчанниковых субстратах, показывает, что в условиях умеренного климата преобладают два отдела водорослей – *Chlorophyta* и *Cyanophyta*, и, как правило, в небольшом количестве регистрируются представители *Bacillariophyta* и *Eustigmatophyta*.

Среди представителей *Cyanophyta* наиболее часто встречаются представители родов *Gloeocapsa*, *Nostoc*, *Schizothrix*, *Leptolyngbya* (Ortega-Calvo et al., 1991; Ortega-Calvo et al., 1993). Среди *Chlorophyta* доминируют виды родов *Trentepohlia* Martius, *Printzina* Thompson & Wujek, *Chlorella*, *Elliptochloris* Tschermak-Woess, *Bracteacoccus* Tereg. Преобладающей группой на песчанниках в условиях умеренного климата все же является *Chlorophyta*.

Сравнение наших данных с литературными показывает очевидное сходство: преобладание зеленых водорослей над синезелеными в общем видовом составе, доминирование одноклеточных зеленых водорослей, а также общее сходство видового состава. Отличительными особенностями, по-нашему мнению, является очень низкое разнообразие рода *Trentepohlia*, а также более высокое разнообразие *Bacillariophyta*. Виды рода *Trentepohlia* предпочитают более теплые и освещенные места (Printz, 1939). Более высокое разнообразие диатомовых можно объяснить высокой влажностью в казематах, не очень высокой (+15 °C) и относительно стабильной температурой на протяжении года, а также предпочтительным развитием в затененных местообитаниях, что подтверждается их частыми находками в пещерных местообитаниях (Bahls, 1981), а также в типогейных условиях (Anagnostidis et al., 1983).

В отличие от песчанниковых, видовой состав водорослей известковых пещер очень активно изучался на территории разных стран Европы на протяжении последних 100 лет. На сегодняшний день в пещерах зарегистрировано более 350 таксонов водорослей (*Cyanophyta* – 58 %, *Chlorophyta* – 18 %, *Xanthophyta* + *Bacillariophyta* – 18 %, другие отделы составляли 10 %) (Hoffmann, 2002). Среди *Cyanophyta* в пещерах чаще всего встречаются представители *Chroococcales*, *Oscillatoriales*, *Nostocales*, *Stigonematales*. Зеленые водоросли занимают второе место в общем видовом списке водорослей, населяющих пещеры. Как правило, тут распространены представители 3 классов *Trebouxiophyceae* (*Chlorella*, *Myrmecia* Printz), *Charophyceae* (*Klebsormidium* (Kütz.) Silva, Mattox & Blackwell *Stichococcus* Näg.), *Chlorophyceae* (*Diplosphaera* Bialosuknia emend. Vischer, *Desmococcus* Brand emend. Vischer). В пещерах зарегистрировано также достаточно высокое видовое разнообразие диатомовых водорослей (Albertano et al., 1994). Наши данные несколько отличаются от литературных, так как в исследованном нами видовом составе преобладали представители *Chlorophyta*. Этот факт, вероятно, объясняется различиями в субстратах.

Анализ общего видового состава исследованных пещер показывает, что он более близок к составу водорослей биообрастаний песчанниковых стен зданий, расположенных под открытым небом, чем к видовому составу водорослей известковых пещер. Этот факт, вероятно, объясняется тем, что pH известняков выше, чем песчанников. Поэтому в видовом составе известняков преобладают синезеленые водоросли. Поскольку в состав песчанников входит SiO₂, его pH ниже, чем известняков. Кроме того, одной из распространенных примесей в составе песчанников является алюмосиликат, токсичный для синезеленых водорослей. Вероятно, эти факторы влияют на видовой состав сильнее, чем фактор низкой освещенности.

В литературе кроме исследований видового состава часто обсуждался вопрос о том, существуют ли пещерные водоросли (пещерная флора, *Lampenflora*) как понятие, и какие именно экологические и микроклиматические факторы

обуславливают развитие пещерной флоры. Был построен ряд экологических классификаций пещерных растений в целом (Tomaselli, 1955, Dobat, 1969; Hoffmann, 2002). В частности, выделяют три группы видов: троглобиотные, троглофильные и троглосенные. Анализируя установленный нами видовой состав, следует согласиться с тем, что, вероятно, 60 % обнаруженных в казематах видов следует отнести к группе троглосенных видов, чьи находки были стимулированы использованием агаровых накопительных культур. Остальные виды следует отнести к группе троглофильных видов. Эти виды и составили активно-вегетирующий комплекс, куда вошли представители родов *Schizothrix*, *Gloeocapsa*, *Chlorella*, *Diademsis*, *Nostoc*. Исключение, возможно, составляет только *Lobosphaera* sp., которая является новым для науки видом (Kostikov et Hoffmann, pers. comm.). Ее экологическая приуроченность пока не ясна. Возможно, она действительно является представителем небольшой группы троглобиотных видов, населяющих казематы.

Заключение

Впервые проведено комплексное исследование видового состава водорослевых обрастаний стен казематов Люксембурга. Обнаружено 59 видов водорослей из четырех отделов: *Cyanoprocarvota* (*Cyanophyta*) – 15, *Chlorophyta* – 30, *Bacillariophyta* – 10, *Eustigmatophyta* – 2. Преобладали одноклеточные и нитчатые зеленые водоросли. Наиболее часто встречались *Lobosphaera* sp., *Pseudendoconium printzii*, *Bracteacoccus grandis*, *Chlorella ellipsoidea*, *C. minutissima*, *Diademsis contenta* var. *biceps*, *Schizothrix lardacea*, *Sch. lenormandiana*, *Desmococcus olivaceus*, *Diplosphaera chodatii*, *Elliptochloris subsphaerica*, *Gloeocapsa magma*, *Gloethece confluens*, *Leptolynghya boryana*, *L. gracillima*, *Stichococcus bacillaris*, *S. exiguus*.

На основе анализа активно-вегетирующего комплекса методом Сьеренсена-Чекановского установлено, что видовой состав водорослевых биообрастаний стен казематов неоднороден и в каждой из галлерей развивается несколько альгогруппировок. Водоросли представлены двумя экологическими группами – троглосенными и троглофильными видами. В целом, видовой состав обнаруженных водорослей имеет сходство с видовым составом водорослей биообрастаний песчанниковых стен зданий, расположенных под открытым небом в условиях средиземноморского климата.

T. Darienko¹ & L. Hoffmann²

¹N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,

2, Tereshchenkovskaya St., 01001 Kiev, Ukraine. e-mail: darienko@ukr.net

²Public Research Centre-Gabriel Lippmann, CREBS,

4, rue du Brill, L-4422 Belvaux, Grand-duchy of Luxembourg; e-mail: hoffmann@lippmann.lu

DIVERSITY AND ECOLOGY OF SANDSTONE-INHABITING ALGAE IN CASEMATES OF LUXEMBOURG

This research presents the results of a study of diversity and ecological peculiarities of algae inhabiting sandstone walls in hypogean casemates of the city of Luxembourg. A total of 59 taxa belonging to 4 divisions of algae were revealed: *Cyanoprocarvota* (*Cyanophyta*) – 15, *Chlorophyta* – 30, *Bacillariophyta* – 10, *Eustigmatophyta* – 2. Unicellular and filamentous chlorophytes together with filamentous cyanobacteria

dominated in species composition. Culture-based observations are presented on a number of noteworthy and poorly described taxa. It was found that species composition of hypogean algae is heterogeneous: each studied gallery is inhabited by several algal communities. Two ecological groups, troglonexens and trogliphiles, are represented in studied species composition. Troglonexens make up 60% of revealed species of algae. It is shown that species composition of algae of the casemates has more in common with those of open-air sandstone substratum than with species composition of algae of lime caves.

Keywords: species composition, algal communities, *Cyanoprocarota* (Cyanophyta), *Chlorophyta*, *Bacillariophyta*, sandstones, blooms, hypogean casemates.

- Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. – М.: Наука, 1984. – 424 с.
- Кондратьева Н. В. Синьозелені водорості – *Cyanophyta*. Клас гормогонієві – *Hormohoniophyceae* // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. 1. Ч. 2. – К.: Наук. думка, 1968. – 524 с.
- Кондратьева Н.В., Коваленко О.В., Приходькова Л.П. Синьозелені водорості – *Cyanophyta*. Загальна характеристика синьозелених водоростей – *Cyanophyta*. Клас хроококові – *Chroococcophyceae*. Клас хамесифонові – *Chamaesiphonophyceae* // Визначник прісноводних водоростей Української РСР. Вип. 1. Ч. 1. – К.: Наук. думка, 1984. – 388 с.
- Костиков И.Ю. Почвенные водоросли Правобережной Лесостепи УССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Л., 1989. – 22 с.
- Костиков И.Ю., Рыбчинский О.В. Наземные группировки псаммофитного сукцессионного ряда острова Шелестов (Каневский заповедник, Украина) // Альгология. – 1995. – 5. № 1. – С. 363-374
- Albertano P., Kováčik L., Marvan P., Grilli Caiola M. A terrestrial epilithic diatom from Roman Catacombs // 13th Intern. Diatom Symp. – Bristol: Biopress, 1994. – P. 11-21.
- Anagnostidis K., Economou-Amilli A., Roussemoustaki M. Epilithic and chasmaendolithic microflora (*Cyanophyta*, *Bacillariophyta*) from marbles of the Parthenon (Acropolis-Athens, Greece) // Nova Hedw. – 1983. – 38. – P. 227-287.
- Bahls L.L. Diatoms of Lewis and Clark caverns // Proc. Mont. Acad. Sci. – 1981. – 40. – P. 11-18
- Bell R.A., Athey P.V., Sommerfeld M.R. Cryptoendolithic algal communities of the Colorado Plateau // J. Phycol. – 1986. – 22. – P. 429-435.
- Broadly P. Diversity, distribution, and dispersal of Antarctic terrestrial algae // Biodiversity and Conservation. – 1996. – 5. – P. 1307-1335.
- Büdel B. Ecology and diversity of rock-inhabiting cyanobacteria in tropical regions // Europ. J. Phycol. – 1999. – 34. – P. 361-370.
- Büdel B., Wessels D.C.J. Rock-inhabiting blue-green algae/cyanobacteria from hot arid regions // Arch. Hydrobiol. – 1991. – 64. Suppl. 92. Algol. Stud. – P. 385-398.
- Büdel B. Diversity and ecology of biological crusts // Progress in Bot. – 2002. – 63. – P. 386-404.
- Büdel B., Lüttge U., Stelzer R., Medina E. Cyanobacteria of Rocks and Soils of the Orinoco Lowlands and the Guayana Uplands, Venezuela // Bot. Acta. – 1994. – 107. N 6. – P. 369-472.
- Cameron S., Urganhart D., Wakefield R., Young M. Biological growth on sandstone buildings. Control and treatment. – Edinburgh: Historic Scotland, 1997. – 40 p.
- Dobat K. Ein biologischer Lehrgang durch die Schauhöhlen der Schwäbischen Alpen // Die Schulwarte. – 1969. – 22. N 6. – P. 439-456.
- Ettl H., Gärtner G. Syllabus der Boden-, Luft-, und Flechtentalgen. – Stuttgart, etc.: Gustav Fischer, 1995. – 710 p.
- Friedmann I., Hua M., Ocampo-Friedmann R. Cryptoendolithic lichens and cyanobacterial communities of the Ross Desert, Antarctica // Microbiol. Ecol. – 1988. – 25. – P. 251-259.

- Friedmann I., Ocampo-Friedmann R. Endolithic microorganisms in extreme dry environments: Analysis of lithobiontic microbial habitat // Current perspectives in microbial ecology. – Washington, D.C., Amer. Soc. Microbiol., 1984. – P. 177-185.
- Friedmann I. *Chroococcidiopsis Kashati* sp. n. and the genus of *Chroococcidiopsis* (Studies on cave algae from Israel III) // Öster. Bot. Zeitschr. – 1961. – 108. – P. 354-357.
- Friedmann I. The ecology of the atrophytic nitrate-alga *Chroococcidiopsis Kashati* Friedmann (Studies on cave algae from Israel. IV) // Arch. Mikrobiol. – 1962. – 42. – P. 42-45
- Friedmann I. Progress in Biological Exploration of Caves and Subterranean Waters in Israel // Intern. J. Speleol. – 1964. – I, N 1-2. – P. 29-33.
- Friedmann I. Endolithic Microorganisms in the Antarctic Cold Desert // Science. – 1982. – 215. – P. 1045-1053.
- Friedmann I., Galun M. Desert algae, lichens and fungi // Desert biology. II. Brown G.W. Jr. (ed.). – Acad. Press, London; New York, 1974. – P. 165-212.
- Friedmann I., Lipkin Y., Ocampo-Friedmann R. Desert algae of the Negev (Israel) // Phycologia. – 1967. – 6. – P. 185-200.
- Hoffmann L. Algae of terrestrial habitats // Bot. Rev. – 1989. – 55, N 2. – P. 77-105.
- Hoffmann L. Cyanidium-like algae from caves // Evolutionary pathways and enigmatic algae: *Cyanidium caldarium* (Rhodophyta) and related cells. – Kluwer: Acad. Publ., 1994. – P. 175-182.
- Hoffmann L. Caves and other low-light environments: aerophitic photoautotrophic microorganisms // Encyclopedia of Environmental Microbiology. – New York: John Wiley & Sons, 2002. – P. 835-843.
- John D.M. Algal growths on buildings: a general review and methods of treatment // Biodeter. Abstr. – 1988. – 2, N 2. – P. 81-102.
- Komárek J., Anagnosdidis K. Cyanoprocaryota. 1. Teil: *Chroococcales*. Süßwasserflora von Mitteleuropa. – Jena, etc.: G. Fischer, 1998. – 19, N 1.
- Komárek J., Anagnosdidis K. Cyanoprocaryota. 2. Teil: Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1. – München: Elsevier GmbH, 2005. – 9, N 2.
- Ortega-Calvo J.J., Hernandez-Marine M., Saiz-Jimenez C. Biodeterioration of building material by cyanobacteria and algae // Intern. Biodeterioration and Biodegradation – 1991. – 28. – P. 165-185.
- Ortega-Calvo J.J., Sanchez-Castillo P.M., Hernandez-Marine M. Isolation and characterization of epilithic chlorophytes and cyanobacteria from two Spanish cathedrals (Salamanca and Toledo) // Nova Hedwigia. – 1993. – 57. – P. 239-253.
- Printz H. 1939. Vorarbeiten zu einer Monographie der Trentepohliaceen. – Oslo, 1939. – 226 p.
- Rindi F., Guiry M. Composition and distribution of subaerial algal assemblages in Galway City, western Ireland // Cryptogam. Algol. – 2003. – 24, N 3. – P. 245-267.
- Rishbeth J. The flora of Cambridge walls // J. Ecology. – 1948. – 36. – P. 136-148.
- Schnabe G.H. Über das Thermalbad Kusatu // Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für Natur- und Völkerkunde Ostasiens. – 1942. – 33. – P. 1-67.
- Tomasell R. Relazione sulla nomenclatura botanica speleologica // Arch. Bot. – 1955. – 31, N 3. Vinogradova O., Kovalenko O., Lavenets A., Nevo E., Wasser S. Epilithic algal communities of dry rocks of the Negev Desert, Israel // Ukr. Bot. Zhurn. – 2004. – 61, N 2. – P. 7-20.
- Wakefield R.D., Jones M.D., Wilson M.J., Young M.E., Nicholson K., Urquhart C.M. Investigation of decayed sandstone by colonised by a species *Treptophia* // Aerobiologia. – 1996. – 12. – P. 19-25.
- Weber B., Wessels D.C.J., Büdel B. Biology and ecology of cryptoendolithic cyanobacteria of a sandstone plateau in North-Transvaal, Southafrica // Arch. Hydrobiol. – 1996. – Suppl. 117. Algal. Stud. 83. – P. 565-579.