
Т.І. МИХАЙЛЮК, Т.М. ДАРИЄНКО, Є.І. ШНЮКОВА, С.Я. КОНДРАТЮК

Інститут ботаніки ім. М.Г. Холодного НАН України
вул. Терещенківська, 2, МСП-1, Київ, 01601
t-mikhailyuk@ukr.net

**ОСОБЛИВОСТІ АЕРОФІТНИХ ВОДОРОСТЕЙ
ТА ФОТОБІОНТІВ ЛИШАЙНИКІВ,
ПОВ'ЯЗАНІ З ЇХ ПРИСТОСУВАННЯМ
ДО ЖИТТЯ В НАЗЕМНИХ УМОВАХ***

Ключові слова: аерофітні водорості, фотобіонти лишайників, наземні умови, екологічні особливості, склад вуглеводів

T.I. MIKHAILYUK, T.M. DARIENKO, E.I. SHNYUKOVA, S.YA. KONDRATYUK

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

**THE PECULIARITIES OF AEROPHYTIC ALGAE AND LICHENS
PHOTOBIONTS CONNECTED WITH THEIR ADAPTATION
TO THE LIFE IN TERRESTRIAL CONDITIONS**

As a result of investigation of various habitats of aerophytic and lichen algae of Ukraine, the data about species composition and ecology of this little known group of spore plants were enriched. It is known, that aerophytic algae are represented by the small number of species, which are adapted to the life in terrestrial conditions. Specific species composition of some groups of aerophytic algae — epiphytic, lithophilic, lichen photobionts, was found. The peculiarities of distribution of aerophytic algae on various substrates are analysed. Various groups of carbohydrates in cells of most common species of aerophytic algae are analysed.

Key words: aerophytic algae, lichens photobionts, terrestrial conditions, ecological peculiarities, carbohydrates composition

Т.І. МИХАЙЛЮК, Т.М. ДАРИЄНКО, Е.І. ШНЮКОВА, С.Я. КОНДРАТЮК

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

**ОСОБЕННОСТИ АЭРОФИТНЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ И ФОТОБИОНТОВ
ЛИШАЙНИКОВ, СВЯЗАННЫЕ С ИХ ПРИСПОСОБЛЕНИЕМ
К ЖИЗНИ В НАЗЕМНЫХ УСЛОВИЯХ**

Пополнены данные о видовом составе и экологии аэрофитных водорослей и водорослей-фотобіонтов лишайников в результате исследования этой малоизвестной группы споровых растений в различных местообитаниях Украины. Аэрофитные водоросли представлены наибольшим количеством видов, которые приспособлены к жизни в наземных условиях. Выявлена специфика видового состава некоторых групп аэрофитных водорослей — эпифитов, литофилов, лишайниковых фотобіонтов. Проанализированы особенности распространения аэрофит-

© Т.І. МИХАЙЛЮК, Т.М. ДАРИЄНКО, Є.І. ШНЮКОВА, С.Я. КОНДРАТЮК, 2006

Робота виконана при частковій підтримці УНТЦ (грант NN 18 (R)).

ных водорослей на различных субстратах. Изучены различные группы углеводов в клетках наиболее обычных видов аэрофитных водорослей.

К л ю ч е в ы е с л о в а: аэрофитные водоросли, фотобионты лишайников, наземные условия, экологические особенности, состав полисахаридов

Аерофітні водорості є однією з найменш досліджених груп спорових рослин, тимчасом як інтерес до них серед наукової спільноти світу зростає. Це пояснюється тим, що ці рослини існують в екстремальних умовах різкого перепаду температур та вологості, що цікаво з біохімічної та фізіологічної точок зору. Аерофітні водорості здатні заселяти різноманітні субстрати у жарких тропічних та холодних арктичних пустелях, високогір'ях, де інші рослини (за винятком лишайників) не трапляються.

На сьогодні встановлено деякі анатомічні та фізіологічні особливості аерофітних водоростей, пов'язані з їх пристосуванням до несприятливих умов навколишнього середовища, зокрема потовщені клітинні стінки, які виконують бар'єрну функцію, наявність слизистих чохлаїв та піхов, де запасається волога [10]. У деяких видів синьозелених водоростей, котрі мешкають на високогір'ях, слизисті піхви забарвлені у темні кольори, що є захистом від ультрафіолету [11]. З цією ж метою клітини деяких зелених аерофітних водоростей накопичують гематокром та вторинні каротиноїди і набувають червоного кольору — наприклад, трентеполієві [11]. Стосовно останніх є також цікаві дані про те, що поділ клітин за допомогою фрагмопласту, подібно до вищих рослин, також виник у зв'язку з освоєнням суходолу [9]. Серед пристосувань фізіологічного плану до існування на суходолі слід відзначити своєрідний спосіб життя даних представників, який проявляється у коротких періодах вегетації, коли наявна краплиннорідка волога, і тривалих періодах анабіозу під час посухи [10, 14].

Дослідження аерофітних водоростей в Україні започатковано в середині ХХ ст. роботами Н.О. Мошкової, Н.В. Кондратьєвої, а далі — Н.П. Масюк, О.М. Виноградової, О.В. Коваленко, І.Ю. Костікова (див. [4]), але всі вони носили пошуковий характер. До початку наших досліджень аерофітних водоростей та фотобіонтів лишайників України було відомо лише 68 видів типових аерофітів з даної території. Таким чином, можна стверджувати, що дослідження цієї цікавої групи водоростей в Україні лише розпочато.

Мета нашої роботи — поглибити знання про видовий склад та екологію аерофітних водоростей України, досліджуючи найтипівіші їх місцезростання: рослинні та кам'янисті субстрати, лишайники; а також дослідити деякі речовини модельних видів аерофітних водоростей, що відіграють важливу роль у захисті їх клітин від впливу навколишнього середовища, зокрема вуглеводи.

Аерофітні водорості та фотобіонти лишайників досліджували за допомогою прямого мікроскопіювання, а також у вологих камерах [4] та культуральними методами з використанням агаризованого середовища Болда — 1NBVM, 3NBVM [6]. Різні групи вуглеводів виділено за допомо-

гою диференційного фракціонування, кількісно їх визначали спектрофотометрично з використанням антронового методу [1].

Про місце аерофітних водоростей в альгофлорі невеликої території можна дізнатися на прикладі Канівського природного заповідника — єдиної території в Україні, де більш-менш рівномірно досліджено всі місцезростання водоростей — водойми, ґрунти, наземні біотопи [5]. Аерофітна складова альгофлори Канівського заповідника найбідніша на види і становить лише близько 10% від загальної альгофлори, на альгофлору водойм припадає близько 64% видів, ґрунтів — 36%. Аерофітні водорості Канівського заповідника найближчі до ґрунтових і частина їх видів може також мешкати у ґрунті, хоча значною є кількість видів своєрідної групи облигатних аерофілів (близько 40% видів) [5]. Таким чином, аерофітні водорості представлені нечисленними високо спеціалізованими видами, які здатні мешкати в досить суворих для водоростей умовах.

Які ж таксони водоростей представлені в аерофітоні? Перш за все, це синьозелені водорості (Cyanophyta / Cyanoprocarota / Cyanobacteria), відомі як надзвичайно екологічно пластичні організми, здатні мешкати у дуже різноманітних умовах — представники родів *Nostoc* Adanson, *Leptolyngbya* Anagn. et Kom., *Chlorogloea* Wille, *Plectonema* Thur., *Phormidium* Kütz., *Schizothrix* (Kütz.) Gom., *Gloeocapsa* (Kütz.) Hollerb. [10]. Але на території України в аерофітоні поширенішими є зелені водорості (Chlorophyta), а синьозелені різноманітніше представлені в наземних умовах тропіків та субтропіків, а також високогір'я [14]. Більшість зелених аерофітних водоростей відносяться до класу Trebouxiophyceae, який за певними даними вважається наймолодшим серед зелених водоростей [3], до нього належать роди *Trebouxia* Puymaly, *Desmococcus* Brand em. Visch., *Apatococcus* Brand em. Geitl., *Elliptochloris* Tsch.-Woess, *Dictyochloropsis* Geitl. em. Tsch.-Woess, *Chlorella* Beijer., *Myrmecia* Printz та ін. Також типові аерофіли трапляються серед інших класів зелених водоростей — Ulvophyceae (*Trentepohlia* Martius, *Printzina* Thompsom et Wujek, *Cephaleuros* Kunze, *Phycopeltis* Mill.) та Charophyceae (*Klebsormidium* Silva et al., *Chlorokybus* Geitl.). Серед інших груп в аерофітоні — незначна кількість видів жовтозелених (Xanthophyta) та діатомових водоростей (Bacillariophyta) [10].

В Україні представлені різноманітні місцезростання аерофітних водоростей. Це, насамперед, рослинні та рослиноподібні субстрати: кора живих дерев, плодові тіла трутовиків, мертва деревина тощо. Угруповання водоростей на корі дерев (епіфітні) відзначаються досить високою специфічністю. Як правило, за видовим складом вони монодомінантні і являють собою макроскопічні розростання облигатно аерофітних видів, які відсутні у складі інших екологічних груп водоростей або трапляються випадково. Це *Desmococcus olivaceus* (Pers. ex. Ach.) Laundon, *Apatococcus lobatus* (Chod.) B.-Pet., що утворюють зелене «цвітіння» кори дерев, а також види родів *Trentepohlia* та *Printzina*, розростання яких мають червоний або бурий колір. На інших рослинних та рослиноподібних субстратах (трутовики, мертва деревина) різноманітність водоростей є більшою — крім зазначених видів там можуть траплятися

Stichococcus bacillaris Näg., *Diplosphaera chodatii* Bial. em. Visch., *Pseudococcomyxa simplex* (Mainx) Fott, *Geminella terricola* B.-Pet. тощо.

На території Канівського заповідника загалом відзначено 97 видів аерофітних водоростей [4]. Показано високу специфічність угруповань аерофітних водоростей з кори дерев та відміну їх видового складу від обростань мертвої деревини та неорганічних субстратів. Водночас, порівнюючи склад водоростей з кори різних порід дерев, достовірних відмінностей не виявлено, більше значення в даному разі має місцезростання дерева. Деяка специфічність альгофлори кори була встановлена лише у певних видів дерев — робінії, сосни, що, можливо, пов'язане з виділенням рослиною певних речовин (смоли тощо).

Різноманітні кам'яні субстрати можуть також слугувати місцезростанням для аерофітних водоростей (літофільні угруповання) — це природні відслонення вапняків, пісковиків, гранітів, а також штучні субстрати: цемент, бетон, мармур, кераміка, цегла та ін. Видовий склад водоростей на них різноманітніший, угруповання, як правило, полідомінантні. Крім облигатних аерофілів *Desmococcus olivaceus*, *Apatococcus lobatus*, видів *Trentepohlia*, тут трапляються також види, що можуть бути виявлені і серед ґрунтових водоростей: представники родів *Chlorella*, *Elliptochloris*, *Neocystis* Kostikov et al., *Gloeocystis* Näg., *Diplosphaera* Bial. em. Visch., *Myrmecia*, *Klebsormidium*, *Stichococcus* Näg., *Fottea* Hind., *Plectonema*, *Gloeocapsa*, *Gloeothese* Näg. та ін.

У результаті досліджень водоростей біопшкоджень деяких культурних пам'яток України (Києво-Печерської Лаври, історико-археологічного заповідника «Ольвія», скіфських статуй заповідника «Кам'яні Могили») виявлено 83 види водоростей [7]. Наші роботи підтверджують висновок про те, що видовий склад аерофітних водоростей залежить від типу кам'янистого субстрату. Так, Ca^{2+} -вмісні субстрати (вапняк, мармур, кераміка, побілка стін) світлі та пористі, мають багатший видовий склад водоростей; крім зелених тут представлені синьозелені. Si^{4+} -вмісні породи (граніти) темні та тверді, мають небагату альгофлору: тут мешкають переважно зелені водорості.

На території степової зони України ми дослідили дуже цікаву екологічну групу серед літофільних водоростей — хазмоендоліти. У надзвичайно екстремальних умовах — за високої чи дуже низької температури, підвищеної інсоляції, дуже низької вологості тощо — водорості не розвиваються на поверхні кам'янистого субстрату, а проникають в різноманітні тріщини в ньому. У цих тріщинах водорості знаходять захист від несприятливих чинників — температури, світла, вітрів [10]. Крім того, у тріщини може потрапляти ґрунт, пил, уламки гірських порід, тому дане місцезростання відзначається також більшою трофністю. На гранітних відслоненнях, розташованих в степовій зоні (територія регіонального ландшафтного парку «Гранітно-степове Побужжя»), ми виявили 59 видів аерофітних водоростей. Доведено, що угруповання хазмоендолітів не є специфічним і представлене тими видами водоростей, котрі у сприятливіших умовах мешкають на поверхні каменів [12]. Показано,

що на сухих і добре освітлених схилах водорості розвиваються переважно в тріщинах; у перехідних, більш затінених та вологих умовах — як на поверхні, так і в тріщинах; у дуже затінених умовах ті ж види водоростей розвиваються на поверхні каменів, де часто утворюють макроскопічні розростання. З даного екоотопу ми також описали новий для науки вид *Parietochloris ovoideus* Mikhailyuk et Demchenko (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) [13].

Фотобіонти лишайників — дуже цікава група водоростей. З одного боку, сюди входять високо спеціалізовані види водоростей, які достовірно у вільноживучому стані або не були виявлені взагалі, або траплялися поодинокі і дуже рідко, наприклад представники роду *Trebouxia* [8]. З іншого боку, фотобіонтами лишайників є ціла низка водоростей, які широко трапляються у вільноживучому стані як в аерофітоні, так і в ґрунті — представники родів *Elliptochloris*, *Myrmecia*, *Desmococcus*, *Trentepohlia* та ін. серед зелених водоростей [8], *Nostoc*, *Gloeocapsa*, *Stigonema* Ag. ex. Vorn. et Flah., *Chroococcidiopsis* Geitl. тощо серед синьозелених [2]. Поширення певних представників серед фотобіонтів відбувається за закономірностями географічного поширення аерофітних водоростей: в умовах помірної зони вони представлені переважно видами зелених водоростей, з наближенням до тропічних областей збільшується кількість синьозелених і трентеполієвих [14]. За умов степової зони ми досліджували фотобіонти лишайників з гранітних відслонень (парк «Гранітно-степове Побужжя»). З найбільш поширених на даній території лишайників 90% видів містили фотобіонт з роду *Trebouxia*, лише 7% — синьозелені водорості (*Nostoc*) і 3% — зелені водорості інших родів (*Desmococcus*).

Що дозволяє цим видам водоростей мешкати у таких несприятливих умовах? Ми дослідили один з компонентів клітин аерофітних водоростей — їх вуглеводи. Як відомо, вони відіграють значну роль у захисті клітин від несприятливих умов та їх виживанні, оскільки входять до складу клітинних стінок, слизистих піхов, а також у зелених та синьозелених водоростей є продуктами асиміляції. Ми досліджували три модельні види

**Порівняльний вміст вуглеводів різного функціонального призначення
(% сухої ваги) у клітинах наземних водоростей та філогенетично
близьких до них водних представників**

Вид	Моно-, дисахариди	Декстрини, низькополімерні полісахариди	Запасні полісахариди	Структурні полісахариди	Сума вуглеводів
<i>Trentepohlia umbrina</i>	1.48	0.75	5.04	11.57	18.84
<i>Enteromorpha linsa</i>	1.65	3.25	1.75	4.75	11.4
<i>Desmococcus olivaceus</i>	1.17	2.34	3.23	8.98	15.72
<i>Chlorella vulgaris</i>	4.56	0.70	1.12	3.37	9.75
<i>Nostoc commune</i>	2.65	1.23	3.03	9.20	16.11
<i>Nostoc punctiforme</i>	4.15	1.05	4.8	13.3	23.30
<i>Aphanizomenon flos-aque</i>	2.61	1.84	2.11	10.94	17.50

аерофітів — дуже широко розповсюджених водоростей, що утворюють монодомінантні угруповання, — *Desmococcus olivaceus*, *Trentepohlia umbrina* (Kütz.) Born., *Nostoc commune* Vauch. Отримані дані за кількістю різних груп вуглеводів у клітинах зазначених водоростей ми порівнювали з оригінальними даними про вуглеводи у філогенетично близьких видів, що мешкають у водному середовищі. Дані щодо *Trentepohlia umbrina* порівнювали з представником того ж класу зелених водоростей (Ulvophyceae) *Enteromorpha linsa* (L.) J. Ag., щодо *Desmococcus olivaceus* — з представником того ж класу (Trebouxiophyceae) *Chlorella vulgaris* Beijer., щодо *Nostoc commune* — з представниками порядку Nostocales *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot та *Aphanizomenon flos-aque* (L.) Ralfs. (таблиця). Чітко видно, що у клітинах наземних представників зелених водоростей значно нижчою є кількість моно-, ди- та низькополімерних полісахаридів (2.23% сухої ваги у *T. umbrina* та 3.51% сухої ваги у *D. olivaceus*) порівняно з водними (4.90% сухої ваги у *Enteromorpha linsa* та 5.26% сухої ваги у *Ch. vulgaris*). Натомість у представників наземних водоростей виявлено значно більше запасних (5.04% сухої ваги у *T. umbrina* та 3.23% сухої ваги у *D. olivaceus*) та структурних полісахаридів (11.57% сухої ваги у *T. umbrina* та 8.98% сухої ваги у *D. olivaceus*) порівняно з водними водоростями (1.75 і 4.75% сухої ваги відповідно у *Enteromorpha linsa* та 1.12 і 3.37% сухої ваги у *Ch. vulgaris*). Як відомо, структурні полісахариди є основним компонентом клітинних стінок, які у наземних водоростей більш розвинені, ніж у водних. Велика кількість запасних полісахаридів у клітинах наземних водоростей очевидно пояснюється способом їх існування, тобто чергуванням коротких періодів активного росту та тривалих — анабіозу, що обумовлює відкладання речовин про запас. Проте у синьозелених водоростей не вдалося простежити таких чітких закономірностей. У наземній водорості *Nostoc commune* та у водних представників *Nostoc punctiforme* і *Aphanizomenon flos-aque* виявлено близьку кількість моно-, ди-, низькомолекулярних полісахаридів та запасних і структурних полісахаридів (див. таблицю). Очевидно, у синьозелених водоростей більше значення мають інші адаптаційні механізми.

Таким чином, аерофітні водорості та фотобіонти лишайників — це група, на прикладі якої можна досліджувати адаптаційні механізми рослин до несприятливих умов навколишнього середовища. Водночас різноманітність та екологія даної групи спорових рослин вивчені абсолютно недостатньо як на території України, так і у світі. Враховуючи високу специфічність та своєрідність групи аерофітних водоростей за умов інтересу до них наукової спільноти, слід очікувати в майбутньому відкриття нових адаптаційних механізмів, цікавих екологічних аспектів, а також опису нових для науки таксонів.

1. Болотова В.И., Саканян Е.И., Лесновская Е.Ч., Пастушенков Ю.В. Спектрофотометрический метод определения содержания полисахаридов в листьях *Tilia cordata* Mill. // Растит. ресурсы. — 2001. — 37, №3. — С. 109—112.
2. Кондратьева Н.В. Синьозелені водорості — Cyanophyta. Ч. 2. Клас гормогонієві — Hormogoniophyceae // Визн. прісн. водоростей УРСР. Вип. 1. — К.: Наук. думка, 1968. — 524 с.

3. Костіков І.Ю. Ґрунтові водорості України: Автореф. дис. ... д-ра. біол. наук. — К., 2001. — 36 с.
4. Михайлюк Т.І. Еусубаеральні водорості Канівського природного заповідника (Україна) // Укр. ботан. журн. — 1999. — **56**, № 5. — С. 507—514.
5. Михайлюк Т.І. Водорості Канівського природного заповідника (Україна): Автореф. дис. ... канд. біол. наук. — К., 2000. — 19 с.
6. Bischoff H. W., Bold H. C. Some soil algae from Enchanted Rock and related algal species // Phycol. Stud. 4, Univ. Texas Publ., N 6318. — 1963. — P. 1—95.
7. Darienko T.M., Hoffmann L. The Algae as biodeteriorators of the cultural monuments in Ukraine // Biologia, Bratislava. — 2003. — **58**, № 4. — P. 575—587.
8. Ettl H., Gärtner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. — Stuttgart; Jena; New York: Gustav Fischer Verlag, 1995. — 721 p.
9. Graham L.E. An ultrastructure re-examination of putative multilayered structures in *Trentepohlia aurea* // Protoplasma. — 1984. — **123**. — P. 1—7.
10. Hoffmann L. Algae of Terrestrial Habitats // The Botanical Review. — 1989. — **55**, № 2. — P. 77—105.
11. Jaag O. Untersuchungen über die Vegetation und Biologie der Algen des nackten Gesteins in den Alpen, im Jura und im schweizerischen Mittelland // Beitr. Kryptogamenfl. — Schweiz. — 1945. — **9**. — P. 1—560.
12. Mikhailyuk T.I., Demchenko E.M., Kondratyuk S.Ya. Algae of granite outcrops from the left bank of Pivdennyi Bug river (Ukraine) // Biologia, Bratislava. — 2003. — **58**, № 4. — P. 589—601.
13. Mikhailyuk T.I., Demchenko E.M., Kondratyuk S.Ya. *Parietochloris ovoideus* sp. nova (Trebouxiophyceae, Chlorophyta), a new aerophyte alga from Ukraine // Algological Studies. — 2003. — **110**. — P. 1—16.
14. Nienow J.A. Ecology of subaerial algae // Nova Hedwigia. — 1996. — **112**. — P. 537—552.

