

УДК 582.232

**О.Н. ВИНОГРАДОВА, Т.И. МИХАЙЛЮК**

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

## **АЛЬГОФЛОРА ПЕЩЕР И ГРОТОВ НАЦИОНАЛЬНОГО ПРИРОДНОГО ПАРКА «ПОДОЛЬСКИЕ ТОВТРЫ» (УКРАИНА)**

В результате изучения водорослей пещер и гротов Национального природного парка „Подольские Товтры” выявлено 86 видов (87 внутривидовых таксонов) из отделов: *Cyanoprokaryota* – 35; *Chlorophyta* – 35; *Streptophyta* – 3; *Xanthophyta* – 4; *Eustigmatophyta* – 2; *Bacillariophyta* – 7, среди которых 56 новых для данной территории видов, 8 – новых для Украины. В гротах (67 видов), как экологически более комфортных местообитаниях, преобладали зеленые водоросли (49-58 % видового состава), тогда как цианопрокариоты составляли 11-29 %. Альгофлора пещер (46 видов) характеризовалась меньшим видовым разнообразием и значительно большей долей цианопрокариот (40-70 % видового состава). Исследования показали, что интенсивность освещения является ключевым фактором в распределении водорослей в изученных спелеообъектах. Систематическая структура исследованной альгофлоры пещер оказалась близкой к таковой спелеообъектов Европы, особенно Венгрии.

*Ключевые слова:* водоросли, систематический состав, экология, пещеры, гроты, известняки, НПП «Подольские Товтры».

### **Введение**

Водоросли наземных местообитаний, как правило, произрастают в более контрастных и неустойчивых условиях внешней среды, чем водные формы. Основными стрессовыми факторами наземных экотопов являются: дефицит влаги, постоянные колебания влажности воздуха, избыточная инсоляция либо недостаток освещенности, резкие флуктуации температурных показателей в зависимости от времени суток или сезона, плотность среды (в случае почвенных и эндолитных форм), воздействие различного рода излучений. В этих условиях выживать и успешно конкурировать могут только виды, обладающие рядом адаптационных особенностей (морфологических, онтогенетических, физиолого-биохимических).

Подобными свойствами обладают как фотосинтезирующие прокариоты, так и эвкариотические виды преимущественно из отделов зеленых, стрептофитовых и желтозеленых водорослей.

Пещеры и гроты можно также рассматривать как один из типов наземных местообитаний. Основными отличительными признаками спелеоэкотопов являются стабильность микроклиматических условий и низкая интенсивность света внутри этих образований. В пещерах эти отличия наиболее выражены, в то время как гроты (т.е. неглубокие образования в горных породах), внутри которых освеще-

© О.Н. Виноградова, Т.И. Михайлюк, 2009

шение также слабое, но температурный режим и влажность в значительной степени определяются внешними климатическими условиями, представляют собой как бы переходную зону от литофитонного экотопа к спелеофитонному. Альгофлора спелеоэкотопов весьма богата и разнообразна. По обобщенным данным, в пещерах обнаружено от 542 (Draganov, 1977) до 340 (Couté, Chauveau, 1994) видов водорослей, из них почти 60 % составляют синезеленые, а удельный вес других систематических групп колеблется от 1 до 20 %. Учитывая стремительные изменения в систематике большинства отделов водорослей, эти данные можно считать весьма приблизительными, однако соотношение прокариотических и эвкариотических видов в афотических экотопах вряд ли изменится, а возрастание роли экологических особенностей при определении границ видов у различных систематических групп придает изучению водорослей пещер особую актуальность.

На сегодняшний день имеются немногочисленные данные о таксономии и экологии водорослей пещер (Hoffmann, 2002). Большинство работ касается известковых пещер. В нашей стране интерес к изучению водорослей пещер возник лишь в последние десятилетия. Так, И.Ю. Костиков (1991) описал новый для науки вид вольвокальных водорослей *Chloromonas antrorum* Kostikov из пещеры на Чатыр-Даге (Горный Крым). В работе О.В. Коваленко и О.А. Кисловой (2007), изучавших синезеленые водоросли Национального природного парка (НПП) „Подольские Товтры”, упоминаются *Nostoc punctiforme* и *Gloeocapsopsis cyanea*, образовавшие налет сине-зеленого цвета на внутренней стене пещерообразной заброшенной штольни по добыче известняка. Т.М. Дариенко на стенах упоминаемой штольни, от ее входа, освещаемого прямыми солнечными лучами, и до 12 м вглубь, где уровень освещенности существенно понижен, обнаружила 31 вид водорослей из трех отделов: *Cyanoprokaryota* – 10, *Chlorophyta* – 19, *Bacillariophyta* – 2. По мере удаления от входа количество зеленых водорослей сокращалось, а разнообразие и роль синезеленых водорослей в формировании налетов на стенах штольни заметно возрастали (Дариенко, 2008). Еще можно упомянуть работу о биодеструкторах, в т.ч. водорослях, пещеры «Зверинецкая» в Киеве (Костиков та ін., 1998), где указаны 5 таксонов водорослей. Не случайно две из четырех упомянутых выше публикаций посвящены НПП «Подольские Товтры», ведь по геологическому происхождению и количеству пещер и гротов на его территории он представляет собой интереснейший объект для спелеоальгологических исследований.

НПП „Подольские Товтры” был создан в 1996 г. в Хмельницкой обл. для сохранения уникальных природных ландшафтов Товтрового кряжа – барьерного рифа миоценового моря, состоящего из мшанковых, мембранопоровых и ракушечных известняков, и не имеющего аналогов в мире (Заповідники ..., 1999). Он сохранился до нашего времени в виде скалистой дугообразной гряды длиной 250 км и шириной 5-6 км, возвышающейся над окружающей ее равниной на 60-65 м. Геологическое строение Товтрового кряжа способствовало образованию на его склонах значительного числа пещер и гротов, некоторые из них признаны памятниками природы общегосударственного значения и геологическими

памятниками. Это знаменитая гипсовая пещера „Атлантида”, простирающаяся на 1,8 км в глубь скалы, заповедное урочище „Залучанская пещера”, товтра „Першак” с гротом на ее вершине и др.

Целью нашей работы было изучение видового состава водорослей в некоторых пещерах и гротах НПП „Подольские Товтры”, определение систематической структуры альгофлоры, экологических особенностей и распространения водорослей вдоль градиента свет – темнота.

### Материалы и методы

Материалом для нашего исследования служили воздушно-сухие образцы и фиксированные альгологические пробы, отобранные О.Н. Виноградовой на территории НПП «Подольские Товтры» в июле 2006 г.; дополнительно был изучен образец породы из пещеры «Атлантида», взятый в феврале 2008 г. (коллектор – В.В. Юрковский). Альгологический материал отбирали в шести наземных объектах с пониженным уровнем освещенности: грот и пещера, расположенные на террасе р. Смотрич в окрестностях с. Залучье, грот на товтре „Першак” в окрестностях с. Белого, грот на высоком северном берегу Бакотского залива р. Днестр, гипсовая пещера «Атлантида» и кельи Бакотского скального монастыря.

Пещеры. **Залучанская пещера** – геологический памятник, образована в неогеновых известняках, находится в 2 км на северо-запад от с. Залучье Камянец-Подольского р-на на левом берегу р. Смотрич. Пещера относительно небольшая, около 20 м дл. Она состоит из террасы перед ее входом, защищенной нагромождением валунов, коридора, дугой идущего от узкого и невысокого входного отверстия к первому залу, и двух залов, соединенных узким проходом. Во многих местах со стен пещеры сочится и капает вода. Рассеянный свет достигает лишь одной трети первого зала, далее – полная тьма. Температура воздуха внутри пещеры в момент отбора проб колебалась в пределах 14-16 °С.

Пещера «Атлантида» находится в с. Завалье Камянец-Подольского р-на и имеет статус памятника общегосударственного значения. Пещера закрытого типа, свет в нее вообще не проходит, так как вход (небольшое отверстие в скале) постоянно закрыт дверью. От входа идет длинный узкий лаз, заканчивающийся в первом зале. Пещера простирается на 1,8 км и состоит из большого количества галерей, лазов и залов. Благодаря капельному орошению стены ее украшены сталактитами и сталагмитами из гипса. Температура воздуха внутри пещеры круглый год составляет 10-12 °С.

Гроты. Грот в окрестностях с. Залучье – **Залучанский**, расположенный на террасе р. Смотрич, образован нагромождением известняковых валунов. Внутри грот имеет форму треугольника с основанием у входа и вершиной в самой удаленной от входа точке. Стены грота затенены, сухие. Товтра «**Першак**» в окрестностях с. Белого считается геологическим памятником. Грот в скале, увенчивающей товтру, также имеет треугольную форму, глубина его около 3 м,

высота 1,5 м, сухой, затененный, но в определенные моменты дня солнечные лучи достигают его стен. Грот **Бакотский** расположен на высоком северном берегу Бакотского залива р. Днестр. Морфологически сходен с гротом на берегу Смотрича: также образован скоплением крупных обломков известняка. Грот 1×2×1,5 м, сухой внутри, стены затенены благодаря нависшему над входом валуну. Температура воздуха внутри гротов практически не отличается от внешних показателей.

Кроме природных спелеообразований мы отобрали пробы в **Бакотском скальном монастыре**, кельи которого выбиты прямо в известняковой скале. Кельи сухие, прохладные, свет внутрь почти не проходит. К сожалению, этот объект значительно антропогенно трансформирован (внешние и внутренние стены побелены известью), а также подвергается значительной нагрузке – хотя монастырь не действующий, он активно посещается верующими и туристами.

Всего отобрано 52 сухие пробы камней, соскобов со стен пещер и гротов, почвы, которые в дальнейшем исследовали методом культур. Накопительные культуры выращивали в чашках Петри с агаризованной средой Дрю (Drew; см. Кондратьева, 1968). Культуры выращивали в полуподвальном помещении при температуре 25 °С с подсвечиванием лампами дневного света в световом режиме 12:12. Для более полного выявления видового состава водорослей культуры просматривали с момента появления первых признаков роста в течение четырех (в отдельных случаях – до шести) месяцев культивирования. Выделенные культуры эвкариотических водорослей выращивали на среде Болда с утроенным количеством азота – 3N BBM (Bischoff, Bold, 1963).

Все виды определяли в живом состоянии с помощью световых микроскопов МБИ-3, Микмед 2 вар. 2 (ЛЮМО) и Olympus BX-40. Определение видов водорослей проводили с использованием следующих определителей: Кондратьева, 1968; Матвієнко, Догадіна, 1978; Кондратьева та ін., 1984; Ettl & Gärtner, 1995; Lokhorst, 1996; Андреева, 1998; Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005. Для синезеленых водорослей нами принята система И. Комарека и К. Анагностидиса (Komárek, Anagnostidis, 1989, 1998, 2005). Эвкариотические водоросли приведены по системе, принятой в кн.: «Разнообразии водорослей ...» (2000) и «Водорості ґрунтів ...» (Костіков та ін., 2001) с некоторыми уточнениями в свете современных представлений о системе *Chlorophyta* s.l. ([www.algaebase.org](http://www.algaebase.org)).

Для сравнения видового состава водорослей использовали коэффициент флористической общности Серенсена-Чекановского (программный модуль «GRAPHS», Новаковский, 2004). К доминирующим были отнесены виды, относительное обилие которых составляло 4-5 баллов по шкале Стармаха (Водоросли ..., 1989).

### Результаты и обсуждение

Стены исследованных пещер и гротов, а также Бакотского скального монастыря, как правило, были покрыты обильными налетами от ярко-зеленого до бурого, а то и черного оттенков. Из 52 поставленных нами накопительных культур

только в шести вообще не обнаружены признаки роста фотосинтезирующих организмов, в 46 из них водоросли развивались достаточно обильно. Видовая насыщенность образцов колебалась в очень широких пределах – от 0 до 29 видов на пробу, составляя в среднем 3,7 вида в пещерах и 11,5 видов в природных гротах. Всего в исследованных местообитаниях нами обнаружено 86 видов водорослей, представленных 87 таксонами внутривидового ранга (*Cyanoprokaryota* – 35; *Chlorophyta* – 35; *Bacillariophyta* – 7; *Xanthophyta* – 4; *Streptophyta* – 3; *Eustigmatophyta* – 2), из которых в пещерах идентифицировано 46 видов, в гротах – 67 (табл. 1, 2).

Таблица 1. Разнообразие водорослей гротов и пещер НПП «Подольские Товтры» на уровне отделов (для ведущих отделов также на уровне порядков и классов)

Отдел, порядок (класс)	Грот			Бакот- ский монас- тырь	Пещера		Всего видов (домин.)
	Залучан- ский	«Першак»	Бакот- ский		Залу- чан- ская	«Атлан- тида»	
<i>Cyanoprokaryota</i>	7(3)*	4(2)	12(4)	7(3)	17(7)	8(3)	35(17)
<i>Chroococcales</i>	1	2 (1)	6	2	6	4 (1)	12 (2)
<i>Oscillatoriales</i>	5(2)	1	3 (2)	4 (3)	6 (3)	3 (1)	15 (8)
<i>Nostocales</i>	1(1)	1(1)	3 (2)	1 (1)	5 (4)	1 (1)	8 (7)
<i>Chlorophyta</i>	18(1)	21(1)	20(4)	3	17(2)	1	35(4)
<i>Chlorophyceae</i>	10(1)	9	8(1)	1(1)	10(1)	–	18(2)
<i>Trebouxiophyceae</i>	7(1)	11(1)	11(2)	1	6(1)	1	16(2)
<i>Ulvophyceae</i>	1	1	1(1)	1	1	–	1
<i>Streptophyta</i>	2(1)	2	3(2)	–	1	–	3(3)
<i>Xanthophyta</i>	2	2	2	–	2	2	4
<i>Eustigmatophyta</i>	–	1	2	–	–	–	2
<i>Bacillariophyta</i>	2	6	2	–	5	–	7
Всего	31(7)	36(3)	41(11)	10(4)	42(13)	11(3)	86(24)
* В скобках приведено число доминирующих видов водорослей.							
Кол-во проб	5	5	7	11	19	5	52
Среднее кол-во видов в пробе	7,4	14,6	11,1	1,6	4,8	2,6	6,1

Наши данные существенно дополнили сведения о водорослях НПП «Подольские Товтры» – 56 видов впервые указываются для этой территории. Среди них 8 видов – новые для Украины: *Gloeocapsa coracina*, *Cyanosarcina parthenonensis*, *Leptolyngbya hansgirgiana*, *L. schmidlei*, *Phormidium vulgare*, *Calothrix parietina* f. *nodosa*, *Pseudodictyochloris dissecta*, *Scotiella tuberculata*.

Т а б л и ц а 2. Видовой состав водорослей гротов и пещер НПП «Подольские Товтры» (Украина)

Таксон	Спелеообъект										
	1		2		3		4	5			6
	I	II	I	II	I	II	I	I	II	III	III
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Aphanothece saxicola</i> Nägeli						+	+	+	+	+	
<i>Cyanobium diatomicola</i> (Geitler) Komárek et al.						+			+		
<i>Cyanobacterium cedrorum</i> (Sauv.) Komárek et al.						+					
<i>Gloeothece</i> sp.									+		
<i>Synechococcus elongatus</i> Nägeli			Д								
<i>Synechocystis pevalekii</i> Erceg.						+					
<i>Aphanocapsa fusco-lutea</i> Hansg.							+				
<i>Aph. muscicola</i> (Menegh.) Wille	+	+	+	+		+		+	+	+	+
<i>Gloeocapsa coracina</i> Kütz.									+		
<i>G. punctata</i> Nägeli									+		
<i>Cyanosarcina parthenonensis</i> Anagn.						+					+
<i>Pleurocapsa minor</i> Hansg. emend. Geitler											Д
<i>Jaaginema neglectum</i> (Lemmerm.) Anagn. et Komárek	+										
<i>Leptolyngbya amplivaginata</i> (W. et G.S. West) Anagn. et Komárek							+				
<i>L. angustissima</i> (W. et G.S. West) Anagn. et Komárek							+				
<i>L. foveolarum</i> (Rabenh. ex Gomont) Anagn. et Komárek						+		+			
<i>L. hangirgiana</i> Komárek											+
<i>L. heningsii</i> (Lemmerm.) Anagn.							Д		+		
<i>L. schmidlei</i> (Limanowska) Anagn. et Komárek	Д	+									
<i>L. tenuis</i> (Rabenh. ex Gomont) Anagn. et Komárek									+		
<i>Schizothrix lenormandiana</i> Gomont	Д			+							
<i>Pseudophormidium hollerbachianum</i> (Elenkin) Anagn.						Д			Д		Д
<i>Phormidium aerugineo-coeruleum</i> (Gomont) Anagn. et Komárek		+					Д				
<i>Ph. autumnale</i> (C. Agardh) Gomont								Д			
<i>Ph. vulgare</i> [Kütz.] ex Anagn.						Д					+
<i>Symplocastrum friesii</i> [C. Agardh] ex Kirchner		+									
<i>Lyngbya</i> cf. <i>nigra</i> C. Agardh ex Gomont									Д		
<i>Tolythrix byssoidea</i> (Berk.) Kirchner						Д					
<i>T. tenuis</i> Kütz.											Д
<i>Calothrix parietina</i> (Nägeli) Thur. f. <i>nodosa</i> Erceg.						+			+		
<i>Anabaena</i> sp. st.										Д	
<i>Cylindrospermum muscicola</i> Kütz.									Д		

Продолжение табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Nostoc punctiforme</i> (Kütz.) Hariot	Д										
<i>N. linckia</i> f. <i>terrestris</i> Elenkin			Д	Д		Д	Д	Д	Д	Д	
<i>N. edaphicum</i> N. Kondrat.								Д			
<i>Chlamydomonas pallida</i> Ettl									+		
<i>Lobochlamys culleus</i> (Ettl) Pröschold et al.		+									
<i>Chlorococcum minutum</i> Starr		+									
<i>Chlorococcum</i> sp.								+			
<i>Pseudodictyochloris dissecta</i> Vinatzer								+			
<i>Radiosphaera minuta</i> Herndon	+										
<i>Spongiochloris minor</i> Chant. et Bold				+							
<i>Protosiphon botryoides</i> Klebs		+		+							
<i>Chlorosarcinopsis arenicola</i> Groover et Bold	+	+		+				+		+	
<i>Ch. dissociata</i> Herndon	+	+			+			+			
<i>Ch. cf. gelatinosa</i> Chant. et Bold		+							+		
<i>Bracteacoccus cf. aggregatus</i> Tereg.							Д				
<i>B. grandis</i> Bisch. et Bold			+	+		+		+			
<i>B. minor</i> (Chod.) Petrová	+	+	+	+		+		+	+	+	
<i>Muriella terrestris</i> B. Petersen		+	+			+		+			
<i>Mychonastes homosphaera</i> (Skuja) Kalina et Punochářová	Д	+	+	+	+	+	Д	+	+	Д	
<i>Desmodesmus abundans</i> (Kirchner) Hegew.				+		+					
<i>Scotiella tuberculata</i> Bourrelly			+	+		+					
<i>Desmococcus olivaceus</i> (Pres. ex Ach.) Laundon		Д	Д	+		Д			Д		
<i>Diplosphaera chodatii</i> Bial.			+	+	Д	+		+	+	+	+
<i>Chlorella ellipsoidea</i> Gerneck				+		+					
<i>Ch. vulgaris</i> Beijer.				+		+	+			+	
<i>Stichococcus bacillaris</i> Nägeli		+	+	+	+	+		+	+		
<i>S. minutus</i> Grintz. et Peterfi			+								
<i>S. undulatus</i> Vinantzer				+		+					
<i>Fottea stichococcoides</i> Hindák		+	+	+		+					
<i>Myrmecia bisecta</i> Reisingl		+				+					
<i>M. irregularis</i> (B. Petersen) Ettl et Gärtner		+									
<i>Leptosira erumpens</i> (Deason et Bold) Lukeš.						+					
<i>Radiococcus cf. signiensis</i> (Broady) Kostikov et al.									+	+	
<i>Neocystis curvata</i> (Broady) Kostikov et al.				+							
<i>Neocystis</i> sp.		+				+					
<i>Pseudococcomyxa simplex</i> (Mainx) Fott				+		+			+		
<i>Trebouxia</i> sp.		+	+	+							
<i>Dilabifilum</i> sp.		+		+		Д	+		+		
<i>Klebsormidium flaccidum</i> (Kütz.) Silva et al.		+	+	+		Д		+	+		

Окончание табл. 2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
<i>Klebsormidium</i> cf. <i>nitens</i> (Menegh. in Kütz.) Lokhorst				+		Д					
<i>Klebsormidium</i> sp.		Д				+					
<i>Botrydiopsis arhiza</i> Borzi									+		+
<i>B. eriensis</i> Snow		+		+		+		+	+		
<i>Xanthonema exile</i> (Klebs) Silva		+		+		+					
<i>Heterococcus</i> sp.											+
<i>Eustigmatos magnus</i> (B. Petersen) Hibberd				+		+					
<i>Chlorobotrys gloeotheca</i> Pascher						+					
<i>Orthoseira roeseana</i> (Rabenh.) O'Meara				+		+					
<i>Diademsis contenta</i> (Grun.) Mann									+		
<i>D. contenta</i> var. <i>biceps</i> (Grun.) P.V. Hamilton				+							
<i>Luticola mutica</i> (Kütz.) Mann		+		+							
<i>L. nivalis</i> (Ehr.) Mann	+			+				+			
<i>L. cohnii</i> (Hilse) Bukht.				+				+			
<i>Nitzschia</i> sp.								+			
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.				+					+	+	

Условные обозначения: 1 – Залучанский грот; 2 – товра «Першак»; 3 – Бакотский грот; 4 – Бакотский монастырь; 5 – Залучанская пещера; 6 – пещера «Атлантида». Зоны освещения (объяснение см. в тексте): I – высокий уровень, II – средний, III – низкий; Д – вид выявлен как доминант в данном местообитании.

В Залучанской пещере стены от входа и до самых дальних участков были покрыты разнообразными водорослевыми разрастаниями от ярко- до темно-зеленых хорошо развитых налетов у входа в пещеру, темно-болотных натеков в местах фильтрации воды, темных, почти черных пятен на стенах и своде пещеры во внутренних залах. Здесь выявлено 42 вида водорослей (см. табл. 1), среди которых синезеленые и зеленые представлены равным количеством видов (по 17), а диатомовые, желтозеленые и стрептофитовые были немногочисленны. По мере удаления от входа возрастала роль синезеленых водорослей в литофильных сообществах, в частности *Pseudophormidium hollerbachianum*, *Anabaena* sp. st., *Cylindrospermum muscicola*, *Nostoc linckia* f. *terrestris* образовывали пленки на стенах в афотических зонах пещеры.

В пещере «Атлантида» экзогенные каналы транспорта вещества и энергии сведены к минимуму, в связи с чем ее биотическая составляющая крайне ограничена и представлена преимущественно прокариотическими организмами. Здесь обнаружено 11 видов водорослей, 8 из которых относятся к *Cyanoprokaryota*, два – к желтозеленым (*Botrydiopsis arhiza* и *Heterococcus* sp.) и один вид (*Diplosphaera chodatii*) к зеленым водорослям. Обильный рост в культурах был характерен для видов *Pleurocapsa minor*, *Pseudophormidium hollerbachianum* и *Tolypothrix tenuis*. Хотя у нас был всего один «зимний» образец, *P. hollerbachianum* был выявлен и в нем, развивался обильно, что позволяет считать этот вид постоянным обитателем данной пещеры.



Грот в окрестностях с. Залучье оказался благоприятным местообитанием для разнообразных водорослей, особенно эвкариотических. Нами был выявлен 31 вид водорослей, среди которых преобладали *Chlorophyta* (18 видов); обнаружены также представители *Cyanoprokaryota*, *Bacillariophyta*, *Xanthophyta* и *Streptophyta* (см. табл. 1). В водорослевых сообществах, покрывавших стены и свод грота, практически повсеместно доминировали одноклеточные зеленые водоросли: *Bracteacoccus minor*, *Mychonastes homosphaera*, *Desmococcus olivaceus*, а также *Klebsormidium* sp. В образце, отобранном с поверхности известняка у входа в грот, кроме одноклеточных зеленых макроскопическую пленку образовывал *Schizothrix lenormandiana*. В культурах, выделенных из почвы со дна пещеры, наряду с зелеными водорослями обильно вегетировали *Leptolyngbya schmidlei* и *Nostoc punctiforme*.

В гроте на вершине товтры «Першак» дно, стены и свод были покрыты разнообразными водорослевыми налетами. Всего обнаружено 36 видов водорослей, из которых более половины (21 вид) относятся к зеленым, далее с большим отрывом идут диатомовые и синезеленые, *Xanthophyta*, *Streptophyta* и *Eustigmatophyta* представлены бедно. По интенсивности развития в целом преобладали одноклеточные зеленые, но на некоторых участках поверхности синезеленые водоросли также образовывали налеты и пленки. Видовое разнообразие в затененных местах было выше, что, вероятно, связано с меньшим испарением влаги с поверхности камня. Это предположение косвенно подтверждается присутствием на этих участках разнообразных видов диатомей.

Расположение грота на высоком северном берегу Бакотского залива р. Днестр также обеспечивает благоприятные условия для развития водорослей, обильно покрывающих его внутреннюю поверхность в виде пленок, корочек, порошистых налетов различных оттенков оливкового и бурого цветов. В культурах из образцов, отобранных в Бакотском гроте, было идентифицировано 40 видов водорослей, среди которых лидировали зеленые, затем следовали цианопрокариоты. В альгосообществах этого грота преимущественно доминировали синезеленые и зеленые водоросли, а их видовое разнообразие было весьма высоким: например, разрастания в виде оливкового налета на внутренней стене грота образовывали 22 вида зеленых, синезеленых, желтозеленых, диатомовых и стрептофитовых водорослей. По интенсивности развития здесь преобладали *Pseudophormidium hollerbachianum*, *Phormidium vulgare*, *Nostoc linckia* и *Tolypothrix byssoidea*, что и определяло оливковый оттенок пятна. Эти же виды входили в состав разрастаний на других участках стен. Из *Chlorophyta* активнее других осваивали поверхность камня *Desmococcus olivaceus*, *Diplosphaera chodatii*, *Dilabifilum* sp., *Klebsormidium flaccidum*, *Klebsormidium* cf. *nitens*.

В Бакотском скальном монастыре пробы отбирали в выемках и небольших искусственных полостях, выбитых в скале монахами. Поверхность стен в этих местообитаниях покрывали налеты и корочки водорослевой природы, однако видовое разнообразие их было очень бедным, что, очевидно, связано с большой

антропогенной нагрузкой, которой подвергается монастырь<sup>1</sup>. Всего идентифицировано 10 видов, из которых семь – широко распространенные представители синезеленых водорослей (см. табл. 2), три вида относятся к отделу *Chlorophyta*, и именно они (прежде всего, *Mychonastes homosphaera*) доминировали в альгогруппировках.

Таким образом, цианопрокариоты и зеленые водоросли играют ведущую роль в изученных местообитаниях. Они представлены одинаковым количеством видов (см. табл. 1), кроме того, представители именно этих таксономических групп чаще всего выступали в качестве доминантов. К третьей по значимости группе водорослей следует отнести стрептофитовые, разнообразие которых хотя и было невелико, однако все они являются доминирующими в изученных альгогруппировках. Желтозеленые, эустигматофитовые и диатомовые водоросли представлены ограниченным числом видов и играют низкую ценотическую роль, что в целом характерно для аэрофитных местообитаний (Hoffmann, 1989; Lopez-Bautista et al., 2007).

Сравнение разнообразия водорослей всех исследованных объектов на уровне отделов (рис. 1) показало, что таксономическим спектром обрастаний гротов и пещер присущи некоторые особенности. Так, в гротах, где падение уровня освещенности никогда не достигает критических значений, преобладают зеленые водоросли (49-58 % видового состава), тогда как цианопрокариоты составляют 11-29 % и еще 19-30 % приходится на водоросли других групп. В состав доминантов альгосообществ гротов входили зеленые, стрептофитовые водоросли и цианопрокариоты. Альгофлора пещер характеризуется значительно большей долей цианопрокариот и меньшим разнообразием водорослей других групп (см. рис. 1). Особенно показательна альгофлора пещеры «Атлантида», где полностью отсутствует освещение, цианопрокариоты в ней составляют около 70 % видового состава водорослей.

По данным некоторых авторов (Mulec, 2008), определенные виды цианопрокариот способны обитать при плотности светового потока ниже их компенсационной точки при фотосинтезе, при этом фотосинтетический аппарат осцилляториальных форм лучше адаптирован к экстремально низким уровням освещенности (Albertano et al., 2000). Однако, по нашим наблюдениям, в пещере «Атлантида» хроококковые составляли более половины выявленных цианопрокариот, что совпадает с данными словенских спелеофитологов (Mulec, Kosi, 2008) по пещере Račiške ponikve, где в наиболее затемненных участках также преобладали коккоидные формы. Альгофлора Залучанской пещеры, в которой присутствуют участки с различным уровнем освещения, является более разнообразной. Зеленые водоросли и цианопрокариоты в ней представлены равным количеством видов (по 40 % видового состава), однако среди доминантов значительно больше видов синезеленых (см. табл. 1, 2).

---

<sup>1</sup> Мы исключили это местообитание из дальнейшего анализа, т.к. оно является антропогенно-трансформированным и существенно отличается от остальных объектов, на формирование альгофлоры которых влияют преимущественно природные процессы.

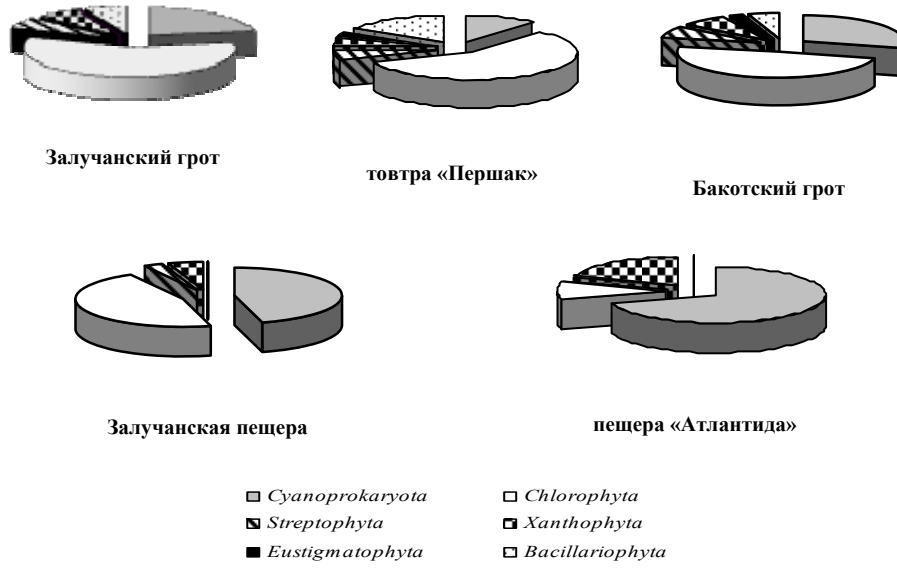


Рис. 1. Таксономические спектры альгофлор обрастаний стен гротов и пещер НПП «Подольские Товтры»

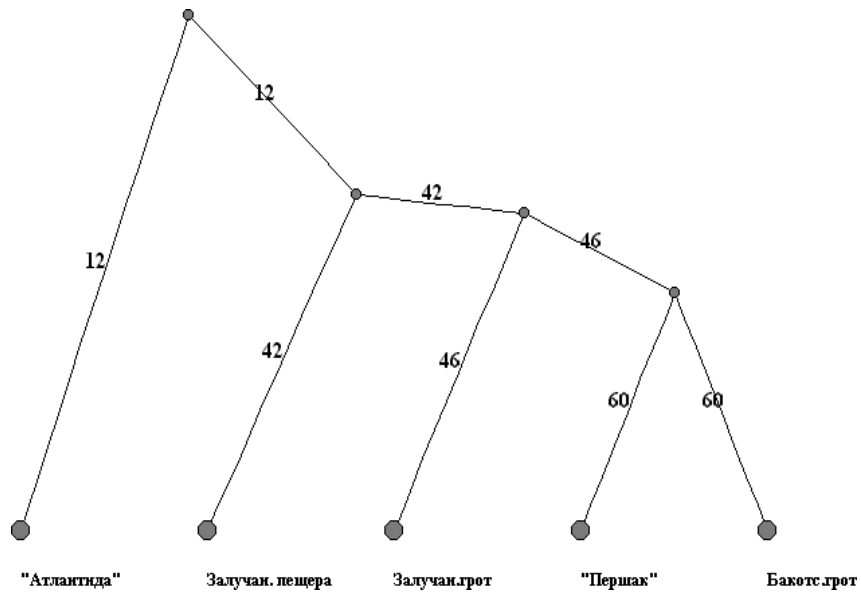


Рис. 2. Дендрит флористической общности видового состава водорослей обрастаний стен гротов и пещер НПП «Подольские Товтры»

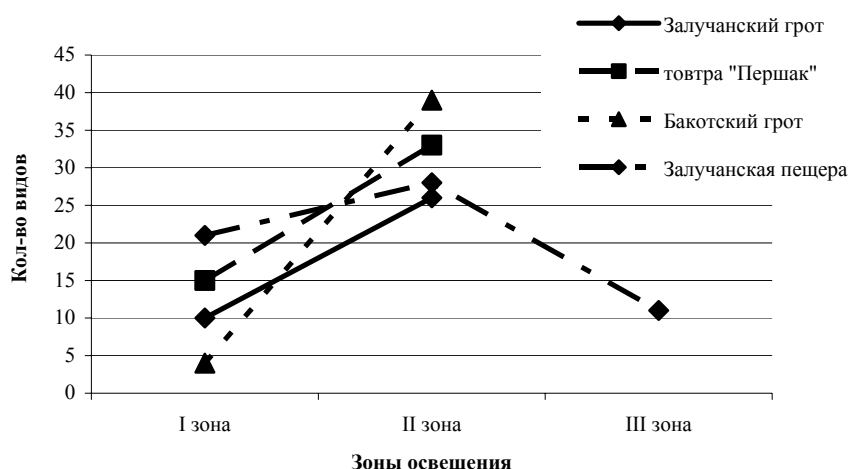


Рис. 3. Изменение количества видов водорослей в зависимости от зоны освещения в гротах и пещерах НПШ «Подольские Товтры»

Сравнение видового состава водорослей исследованных объектов с помощью коэффициента флористической общности Серенсена-Чекановского (рис. 2) подтвердило сходство альгофлор гротов и специфичность альгофлор пещер. При этом альгофлора Залучанской пещеры занимает промежуточное положение между альгофлорами более освещенных гротов и пещеры «Атлантида». Именно интенсивность освещения является ключевым фактором в распределении водорослей в изученных пещерах и гротах, что подтверждается наблюдениями, проведенными в других пещерных экосистемах (Vinogradova et al., 1998; Виноградова и др., 2000, 2009).

Рассмотрим более детально влияние интенсивности освещения на распределение водорослей в обрастании стен изученных объектов. По уровню освещенности изученные местообитания можно разделить на три зоны: в зоне I уровень освещенности наивысший и фактически соответствует географическим координатам объекта; II – нависающие валуны частично препятствуют проходу солнечных лучей; III – проход солнечных лучей блокирован полностью. На рис. 3 представлено изменение количества видов водорослей в обрастании стен гротов и пещер при переходе от одной зоны освещения к другой. Как видно из рисунка, зона I у всех исследованных объектов характеризуется незначительным или средним количеством видов (4-21), тогда как в зоне II их количество возрастает (26-39), при переходе к зоне III видовое разнообразие значительно снижается и составляет по 11 видов в Залучанской пещере и в пещере «Атлантида» (на рисунке не показана).

Местообитания в пределах гротов и пещер, относящиеся к каждой из зон освещения, также имеют свои особенности. Так, в освещенных частях гротов (зона I) выявлено 24 вида, из которых 15 – зеленые водоросли. Среди домини-

рующих видов здесь преобладают цианопрокариоты родов *Synechococcus* Nägeli, *Leptolyngbya* Anagn. et Komárek, *Schizothrix* Kütz. ex Gomont, *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault, а также зеленые водоросли – *Desmococcus* Brand emend. Vischer, *Diplosphaera* Bial. Во II зоне наблюдается всплеск видовой разнообразия водорослей всех выявленных отделов (52 вида). Доминирующий комплекс включает цианопрокариоты – виды родов *Phormidium* Kütz. ex Gomont, *Pseudophormidium* (Forti) Anagn. et Komárek, *Tolypothrix* Kütz. ex Bornet et Flahault, *Nostoc*, зеленые – *Desmococcus*, *Bracteacoccus* Tereg, стрептофитовые водоросли рода *Klebsormidium* Silva et al., которые дополняются высоким разнообразием единично представленных видов почвенно-аэрофитной приуроченности. Всплеск разнообразия водорослей во II зоне освещения объясняется тем, что аэрофитные водоросли тяготеют к затененным влажным местообитаниям (Hoffmann, 1989; Nienow, 1996; Mikhailyuk et al., 2003; Mikhailyuk, 2008). Поэтому II зона освещения, расположенная в глубине гротов, обеспечивает необходимые условия для развития большинства присутствующих в обрастании стен водорослей.

В изученных пещерах распределение на зоны было характерно лишь для Залучанской пещеры. Ее альгофлора характеризуется достаточно высоким разнообразием, начиная с I зоны освещения (см. рис. 3), при входе в пещеру отмечены водоросли всех пяти отделов, выявленных в обрастании стен этой пещеры. В составе доминантов – цианопрокариоты родов *Phormidium* и *Nostoc* (см. табл. 2). При переходе ко II зоне освещения наблюдается возрастание видовой разнообразия водорослей, хотя и не такое стремительное, как в гротах (см. рис. 3). Данный участок пещеры характеризуется значительным увеличением разнообразия цианопрокариот и сохранением разнообразия водорослей других групп. Среди доминирующих выявлены представители родов *Pseudophormidium*, *Lyngbya* C. Agardh ex Gomont, *Cylindrospermum* Kütz. ex Bornet et Flahault, *Nostoc*, а также *Desmococcus*. В зоне полной темноты (III) видовой разнообразие водорослей значительно снижается (см. рис. 3). В условиях практически полной темноты развиваются цианопрокариоты родов *Anabaena* Bory ex Bornet et Flahault, *Nostoc*, зеленые водоросли-убиквины – *Mychonastes* Simpson et Van Valkenburg. Альгофлора пещеры «Атлантида», обитающая исключительно в III зоне освещения, характеризуется невысоким видовым разнообразием, а также значительным преобладанием цианопрокариот, среди которых наиболее обильны представители родов *Pleurocapsa* Thuret, *Pseudophormidium*, *Tolypothrix*.

Сравнение наших данных о водорослях пещер Залучанской и «Атлантида» с результатами исследования альгофлоры в других спелеообъектах Европы (табл. 3) свидетельствует о том, что исследованные нами пещеры по систематической структуре альгофлоры наиболее сходны с таковыми Венгрии. В целом, синезеленые водоросли играют лидирующую роль в сравниваемых спелео-экотопах: их доля составляет от 45,8 % до 81,3 %. Вторую позицию чаще всего занимают зеленые водоросли, хотя в некоторых случаях по видовому разнообразию их опережают диатомеи. Исключение составляют данные по словацким пещерам (Šramková, Kovačik, 2005), где на первом месте по видовому разнообразию находятся *Chlorophyta*, преимущественно коккоидные формы, а видовой разнообразие в целом значительно ниже, чем во всех других

исследованных пещерах (всего в шести пещерах выявлено 26 таксонов, а число видов, обнаруженных в каждой из них, колеблется от 1 до 14 видов). Такое расхождение, вероятно, можно объяснить экологическими особенностями конкретных пещер и их статусом туристического объекта.

Таблица 3. Видовой состав водорослей (на уровне отделов) известняковых пещер разных стран Европы

Отдел	Украина (ориг. данные*)	Румыния (Шербанеску, Деку, 1962)	Венгрия (Vuczko, Rajczu, 1989)	Словакия (Štamková, Kováčik, 2005)	Германия (Chang, Chang-Schneider, 1991)	Бельгия (Garbacki et al., 1999)	Словения (Mulec, Kosi, 2008)	Испания (Roldan et al., 2004)
<i>Cyanoprokaryota</i>	22/45,8	26/81,3	23/47,9	5/19,2	22/57,9	21/53,8	30/71,4	28/50,9
<i>Chlorophyta</i> + <i>Streptophyta</i>	17/35,4	1/3,1	12/25,0	16/ 61,5	9/23,7	6/15,4	8/19,0	11/20
<i>Bacillariophyta</i>	5/10,4	5/15,6	11/22,9	5/ 19,2	7/18,4	10/25,6	4/9,5	16/29,0
<i>Xanthophyta</i>	3/6,3	–	2/4,2	–	–	1/2,6	–	–
<i>Eustigmatophyta</i>	–	–	–	–	–	1/2,6	–	–
Всего видов	48	32	48	26	38	39	42	55
О б о з н а ч е н и я : перед чертой – количество найденных видов, за чертой – их доля в %; * обобщенные данные по пещерам Залучанской и «Атлантида».								

### Заключение

В изученных гротах и пещерах НПП «Подольские Товтры» выявлена богатая и разнообразная альгофлора – 86 видов (87 внутривидовых таксонов) из шести отделов водорослей, в т.ч. в пещерах найдено 46 видов, в гротах – 67. Пятьдесят шесть видов водорослей впервые указываются для этой территории, 8 видов – новые для Украины. Ведущую роль в изученных местообитаниях играли представители *Cyanoprokaryota* и *Chlorophyta*. *Streptophyta* представлены небольшим количеством видов, однако все они доминировали в изученных альгогруппировках. *Xanthophyta*, *Eustigmatophyta* и *Bacillariophyta* характеризовались низкой ценотической ролью.

Гроты и пещеры отличались по видовому богатству, таксономическому составу и ценотической структуре представленных в них водорослей. В гротах, как экологически более комфортных местообитаниях, преобладали зеленые водоросли (49-58 % видового состава), цианопрокариоты составляли 11-29 %, а водоросли других групп – 19-30 %. Доминанты альгосообществ в гротах – зеленые, стрепто-

фитовые водоросли и цианопрокариоты. Альгофлора пещер характеризовалась значительно большей долей цианопрокариот и меньшим разнообразием водорослей других групп, среди доминантов также преобладали синезеленые. Интенсивность освещения являлась ключевым фактором в распределении водорослей в изученных пещерах и гротах, что согласуется с литературными данными.

Сравнение альгофлоры изученных пещер с данными о водорослях спелеообъектов Европы показало сходство их таксономической структуры, т.е. преобладание цианопрокариот, за которыми следуют зеленые и иногда диатомовые водоросли. Наиболее близкой к альгофлоре исследованных пещер оказалась спелеоальгофлора Венгрии.

### Благодарности

Выражаем искреннюю признательность к.б.н. доценту Л.Г. Любинской, а также руководству и сотрудникам НПП „Подольские Товтры” за всестороннюю помощь в организации полевых исследований. Исследования проведены при частичной поддержке международного фонда ИНТАС (Ref. N 06-100014-6216).

*O.N. Vinogradova, T.I. Mikhailiuk*

<sup>1</sup>N.G. Kholodny Institute of Botany, National Academy of Sciences of Ukraine,  
2, Tereshchenkivska St., 01001 Kiev, Ukraine  
e-mail: o.vinogradova@gmail.com

### ALGAL FLORA OF CAVES AND GROTTOS IN THE NATIONAL NATURE PARK, “PODILSKY TOVTRY” (UKRAINE)

In five limestone speleobobjects (two caves and three grottoes) in the National Nature Park “Podilsky Tovtry”, 86 species (87 infraspecies taxa) were revealed. They belong to *Cyanoprokaryota* (35 species), *Chlorophyta* (35), *Bacillariophyta* (7), *Xanthophyta* (5), *Streptophyta* (3), and *Eustigmatophyta* (2). Fifty-six species are first cited for the National Nature Park, eight species are new for the Ukraine, and eight species are noteworthy floristic records. In the grottoes 67 species were recorded; in these ecologically more comfortable habitats green algae prevailed (49-58 % of species composition). Cyanoprocaryotes consisted of 11-29 %. A peculiar feature of the algal flora of caves was lower species diversity (46 species) and a much greater percent of cyanoprocaryotes (40-70 % of species composition). Light intensity was found to be the key factor influencing distribution of algae in the studied speleotops. Taxonomic structure of studied algal flora of the caves has much in common with other European caves, especially the Hungarian caves. A comparison of algal flora of studied grottoes with those inhabiting granite rocks on limestones had greater diversity of cyanoprocaryotes and aerophytic-edaphic species from the classes *Trebouxiophyceae* and *Chlorophyceae* due to high porosity, water-retaining capacity, and the high pH of this substrate.

*Keywords*: algae, taxonomic composition, ecology, caves, grottoes, limestones, National Nature Park “Podilsky Tovtry”, Ukraine.

*Андреева В.М.* Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (*Chlorophyta*: *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*). – СПб.: Наука, 1998. – 351с.

- Виноградова О.Н., Коваленко О.В., Вассер С.П. и др. Синезеленые водоросли (*Cyanoprocarvota/Cyanobacteria*) пещеры Джамал // Альгология. – 2000. – 9, № 1. – С. 82-90.
- Виноградова О.Н., Вассер С.П., Нево Э. Альгофлора пещеры Сефуним (Израиль) // Там же. – 2009. – 19, № 1. – С. 47-65.
- Водоросли: Справочник / Под ред. С.П. Вассера. – К.: Наук. думка, 1989. – 605 с.
- Дарієнко Т.М. Перші відомості про наземні водорості Національного природного парку „Подільські Товтри” // Зб. наук. праць „Актуальні проблеми ботаніки та екології”. – К., 2008. – Вип. 2. – С. 13-20.
- Заповідники та національні парки України. – К.: Вища шк. – 1999. – 232 с.
- Коваленко О.В., Кислова О.А. Новые данные о *Cyanophyta* (*Cyanoprocarvota*) Национального природного парка «Подольские Товтры» (Украина) // Альгология. – 2007. – 17, № 1. – С. 71- 75.
- Кондратьева Н.В. Клас гормогонієві – *Hormogoniophyceae*. – К.: Наук. думка, 1968. – 523 с. – (Визнач. прісновод. водоростей Укр. РСР. I. Синьозелені водорості – *Cyanophyta*. Ч. 2.)
- Кондратьева Н.В., Коваленко О.В., Приходькова Л.П. Загальна характеристика синьозелених водоростей. Клас хроококові – *Chroococcophyceae*. Клас хамесифонові – *Chamaesiphonophyceae*. – К.: Наук. думка, 1984. – 388 с. – (Визнач. прісновод. водоростей Укр. РСР. I. Синьозелені водорості – *Cyanophyta*. Ч. 1.)
- Костиков И.Ю. *Chloromonas antrorum* (*Volvocales, Chlorophyta*) – новый вид из пещер Горного Крыма // Бот. журн. – 1991. – 76, № 7. – С. 990-992.
- Костіков І.Ю., Кондратюк Т.О., Рибчинська О.М. Біодеструктори печери «Звіринецька» // Проблеми збереження, консервації та реставрації музейних пам'яток історії та культури. – К., 1998. – Спец. вип. – С. 142-161.
- Костіков І.Ю., Романенко П.О., Демченко Е.М. та ін. Водорості ґрунтів України: історія та методи досліджень, система, конспект флори / Під ред. С.Я. Кондратюка, Н.П. Масюк. – К.: Фітосоціоцентр, 2001. – 300 с.
- Матвієнко О.М., Догадіна Т.В. Жовтозелені водорості – *Xanthophyta*. – К.: Наук. думка, 1978 – 512 с. (Визнач. прісновод. водоростей Української РСР. Вип. 10.)
- Новаковський А.Б. Возможности и принципы использования программного модуля „GRAPHS”. – Автоматизация научных исследований. – Сыктывкар: Коми НЦ Уро РАН, 2004. – Вып. 27. – 31 с.
- Разнообразие водорослей Украины / Под ред. С.П. Вассера, П.М. Царенко // Альгология. – 2000. – 10, № 4. – 309 с.
- Шербэнеску М., Деку В. К изучению пещерных водорослей Олтении // Rev. Biol. – 1962. – 7, N 2. – P. 201-214.
- Albertano P., Bruno L., Moscone D., Palleschi G. Effect of photosynthesis on pH variation in cyanobacterial biofilms from Roman catacombs // J. Appl. Phycol. – 2000 – 12. – P. 279-284.
- Bischoff H.W., Bold H.C. Some soil algae from Enchanted Rock and related algal species // Phycol. Stud. (Univ. Texas Publ., 6318). – 1963. – 4. – P. 43-59.
- Buczko K., Rajczy M. Contributions to the flora of Hungarian caves. II. Flora of three caves near Beremend, Hungary // Stud. Bot. Hung. – 1989. – 21. – P. 13-21.
- Chang T.P., Chang-Schnaider H. Algen in vier süddeutschen Höhlen // Berich. Bayer. Bot. Ges. Erforsch. Heim. Flora. – 1991. – 62. – S. 221-229.
- Couté A., Chauveau O. Algae. Pp. 371-380 in: *Encyclopaedia Biospeologica*. – Moulis; Bucarest. Soc. Biospél. – 1994. – Vol. 1.



- Draganov S.J.* Taxonomic structure of cave algal flora: Proc. 7<sup>th</sup> Intern. Speleol. Congr., Sheffield (England), Sept., 1977. – P. 155-256.
- Ettl H., Gärtner G.* Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. – Stuttgart, etc.: Gustav Fischer, 1995. – 721 S.
- Garbacki N., Ector L., Kostikov I., Hoffmann L.* Contribution to the study of the flora of caves in Belgium // Belg. J. Bot. – 1999. – **132**, N 1. – P. 43-76.
- Hoffmann L.* Algae of terrestrial habitats // Bot. Rev. 1989. – **55**, N 2. – P. 77-105.
- Hoffmann L.* Caves and other low-light environments: aerophytic photoautotrophic microorganisms // Encyclopedia of environmental microbiology. – New York: John Wiley & Sons, 2002. – P. 835-843.
- Komárek J., Anagnostidis K.* Modern approach to the classification system of cyanophytes. 4. *Nostocales* // Arch. Hydrobiol. Algol. Stud. – 1989. – **43**. – P. 157-226.
- Komárek J., Anagnostidis K.* Cyanoprokaryota. 1. Teil: *Chroococcales* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. – Jena, etc.: Gustav Fischer, 1998. – Bd. 19/1. – 548 S.
- Komárek J., Anagnostidis K.* Cyanoprokaryota. 2. Teil: *Oscillatoriales* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. – Jena, etc.: Elsevier, 2005. – Bd. 19/2. – 759 S.
- Lokhorst G.M.* Comparative taxonomic studies on the genus *Klebsormidium* (*Charophyceae*) in Europe. – Stuttgart, etc.: G. Fisher, 1996. – 132 p.
- Lopez-Bautista J.M., Rindi F., Casamata D.* The systematics of subaerial algae // Algae and cyanobacteria in extreme environments. – Springer, 2007. – P. 599-617.
- Mikhailyuk T.I.* Terrestrial lithophilic algae in a granite canyon of the Teteriv River (Ukraine) // Biologia. – 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 Pivdennyi Bug River (Ukraine) // Biologia. – 2003. – **58**, N 4. – P. 589-601.
- Mulec J.* Microorganisms in hypogean: examples from Slovenian karst caves // Acta Carsol. – 2008. – **37**, N 1. – P. 153-160.
- Mulec J., Kosi G.* Algae in the aerophytic habitat of Račiške ponikve cave (Slovenia) // Nat. Slov. – 2008. – **10**, N 1. – P. 39-49.
- Nienow J.A.* Ecology of subaerial algae // Nova Hedw. – 1996. – **112**. – P. 537-552.
- Roldán, M., Clavero, E., Canals, T. et al.* Distribution of phototrophic biofilms in cavities (Garraf, Spain) // Nova Hedw. – 2004. – **78**, N 3/4. – P. 329-351.
- Šramková K., Kovačik L.* Výskut cyanobactérií a rias v nárostoch “lampenflory” v šiestich sprístupnených jaskyniach na Slovensku // Bull. Slov. Bot. Spolocn. (Bratislava). – 2005. – **27**. – P. 17-21.
- Vinogradova O.N., Kovalenko O.V., Wasser S.P. et al.* Species diversity gradient to darkness stress in blue-green algae/ cyanobacteria: a microscale test in a prehistoric cave, Mount Carmel, Israel // Isr. J. Pl. Sci. – 1998. – **46**, N 3. – P. 366-378.

Получена 23.10.08

Рекомендовал к печати С.П. Вассер