



Российская Академия Наук

ТРУДЫ

Кольского научного центра РАН

7/2016(41)

**ПРИКЛАДНАЯ
ЭКОЛОГИЯ СЕВЕРА**

выпуск 4
Спецвыпуск

Апатиты
2016

Российская Академия Наук

ТРУДЫ

Кольского научного центра РАН

7/2016 (41)

издается с декабря 2010 г.

УДК 582.232

ISSN 2307-5252

Главный редактор –
д. г.-м. н., проф. Ю. Л. Войтеховский

Заместители главного редактора:
д. г.-м. н., проф. В. П. Петров;
д. т. н., проф. Б. В. Ефимов

Редакционный совет:
академик Г. Г. Матишов;
академик Н. Н. Мельников;
чл.-корр. В. К. Жиров;
чл.-корр. А. Н. Николаев;
д. э. н. Ф. Д. Ларичкин;
д. т. н. В. А. Маслобоев;
д. г.-м. н. В. П. Петров (зам. главного редактора);
д. т. н. В. А. Путилов;
д. ф.-м. н. Е. Д. Терещенко;
к. г.-м. н. А. Н. Виноградов (отв. секретарь)

**ПРИКЛАДНАЯ ЭКОЛОГИЯ
СЕВЕРА**
выпуск 4

I Международная научная
школа-конференция
«Цианопрокариоты (цианобактерии):
систематика, экология, распространение»

Спецвыпуск

Редколлегия серии
«Прикладная экология Севера»:
д. б. н., проф. Н. А. Кашулин (отв. ред.);
д. г. н., проф. В. А. Даувальтер (зам. отв. ред.);
к. б. н. С. А. Валькова;
к. б. н. Д. Б. Денисов;
к. б. н. П. М. Терентьев;
к. г. н. С. С. Сандимиров

Редколлегия спецвыпуска:
к. б. н. Д. А. Давыдов (отв. ред.);
к. б. н. Е. А. Боровичев (зам. отв. ред.);
к. б. н. Д. Б. Денисов;
д. б. н. Н. А. Кашулин;
д. б. н. С. Ф. Комулайнен;
к. б. н. Н. Е. Королева;
к. б. н. Е. Н. Патова

184209, Мурманская область, г. Апатиты,
ул. Ферсмана, 14, Кольский научный центр РАН
Тел.: (81555) 79393, 79380, факс: (81555) 76425
E-mail: admin@admksk.apatity.ru,
<http://www.kolasc.net.ru>

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Предисловие.....	5
Д. А. Давыдов, О проведении I Международной научной Е. А. Боровичев школы-конференции «Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение».....	7
С. Ф. Комулайнен Цианophyta/Суанорprokaryota в перифитоне рек Восточной Фенноскандии: роль в экосистемах, опыт изучения и проблемы....	14
Е. Н. Патова, Цианопрокариоты в разнотипных водоемах И. Н. Стерлягова Приполярного Урала (бассейн реки Косью)...	24
Д. Б. Денисов, Цианопрокариоты в составе планктона озера Н. А. Кашулин Имандра (Кольский полуостров).....	40
К. К. Горин, Структурные показатели цианопрокариот В. Н. Никитина, некоторых прибрежных биотопов Невской Р. Н. Белякова губы Финского залива Балтийского моря.....	58
О. А. Кузнецова, Роль цианопрокариот в формировании В. Н. Никитина, биопленок на поверхности мрамора К. В. Сазанова, в карьере «Рускеала»..... Д. Ю. Власов	72
Р. Р. Шалыгина, Морфологическая и молекулярная С. С. Шалыгин, характеристика цианобактерии <i>Nostoc</i> sp., В. В. Редькина изолированной из почвы Мурманской области...	78
Е. Н. Патова, Нитрогеназная активность М. Д. Сивков цианопрокариотных почвенных корочек в тундровых и горно-тундровых районах европейского Северо-Востока России.....	90
Д. А. Давыдов Использование информационной системы CRIS для изучения биогеографии цианопрокариот евро-азиатской Арктики.....	102
И. В. Новаковская, Цианопрокариоты в коллекции живых Е. Н. Патова культур Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SykoA).....	112

Editor-in-Chief –
Yu. L. Voitehovskiy, Dr.Sc.
(Geology and Mineralogy)

Deputy Editors-in-Chief:
V. P. Petrov, Dr.Sc.
(Geology and Mineralogy);
B. V. Efimov, Dr.Sc.
(Engineering)

Editorial Council:

G. G. Matishov, Acad. of RAS;
N. N. Melnikov, Acad. of RAS;
V. K. Zhironov, Cor. Member of RAS;
A. N. Nikolaev, Cor. Member of RAS;
F. D. Larichkin, Dr.Sc. (Economics);
V. A. Masloboev, Dr.Sc. (Engineering);
V. P. Petrov, Dr.Sc.
(Geology and Mineralogy);
V. A. Putilov, Dr.Sc. (Engineering);
E. D. Tereshchenko, Dr.Sc.
(Physics and Mathematics);
A. N. Vinogradov, Dr.Sc.
(Geology and Mineralogy) –
Executive Secretary

Applied Ecology of the North

Series 4

1-st International Scientific Conference
and the field course
«Cyanoprokaryota (cyanobacteria):
systematics, ecology and distribution»

Special issue

Editorial Board of

«Applied Ecology of the North» Series:
N. A. Kashulin, Dr.Sc. (Bio), Prof.
(Editor-in-Chief);
V. A. Dauvalter, Dr.Sc. (Geo), Prof.
(Deputy Editor-in-Chief);
S. A. Valkova, PhD (Bio);
D. B. Denisov, PhD (Bio);
P. M. Terentjev, PhD (Bio);
S. S. Sandimirov, PhD (Bio)

Editorial board:

D. A. Davydov, PhD(Bio) (Editor-in-Chief);
E. A. Borovichev, PhD(Bio) (Deputy
Editor-in-Chief);
D. B. Denisov, PhD (Bio);
N. A. Kashulin, Dr.Sc. (Bio), Prof.;
S. F. Komulaynen, Dr.Sc. (Bio);
N. E. Koroleva, PhD (Bio);
E. N. Patova, PhD (Bio)

14, Fersman str., Apatity, Murmansk region, 184209, Russia
Tel. (81555) 79380. Fax: (81555) 76425
E-mail: admin@admksk.apatity.ru, <http://www.kolasc.net.ru>

CONTENTS

	Page
Foreword.....	5
D. A. Davydov, I-st international scientific conference E. A. Borovichev and the field course «Cyanoprokaryota (Cyanobacteria): systematics, ecology, distribution».....	7
S. F. Komulaynen Cyanophyta/Cyanoprokaryota in periphyton in rivers of Eastern Fennoskandia: role in ecosystems, research exspiriens and problems.....	14
E. N. Patova, Cyanoprocaryota in different types of water I. N. Sterlyagova bodies in Subpolar Ural (Kosyu River Basin)...	24
D. B. Denisov, Cyanoprocaryota of the Imandra Lake N. A. Kashulin (Kola Peninsula).....	40
K. K. Gorin, Cyanoprokaryota structural features of several V. N. Nikitina, coastal habitats of the Neva Bay, the Gulf R. N. Beljakova of Finland, Baltic sea.....	58
O. A. Kuznetsova, Cyanoprokaryota role in biofilms formation V. N. Nikitina, on the surface of marble in the "Ruskeala" quarry K. V. Sazanova, D. Yu. Vlasov	72
R. R. Shalygina, Morphological and molecular characteristics S. S. Shalygin, of Cyanobacteria Nostoc sp. Isolated V. V. Redkina from soil, Murmansk Region.....	78
E. N. Patova, The nitrogenase activity of Cyanoprocaryota M. D. Sivkov biological soil crusts in mountain and olain tundra ecosystems of northeast European part of Russia.....	90
D. A. Davydov The application of the CRIS information system for study OF cyanoprokaryotes biogeografy in the Eurasian Arctic.....	102
I. V. Novakovskaya, Cyanoprokaryota in the collection of alive E. N. Patova cultures Instute of Biology, Komi Science Centre (SykoA).....	112

Предисловие

Настоящий специальный выпуск сборника «Труды Кольского научного центра РАН», серия «Прикладная экология Севера», включает в себя статьи участников I Международной научной школы-конференции «Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение». Конференция проходила 5-9 сентября 2016 г в городе Апатиты и была организована Полярно-альпийским ботаническим садом-институтом им. Н. А. Аврорина совместно с Институтом проблем промышленной экологии Севера и Мурманским отделением Русского ботанического общества, на базе Кольского научного центра РАН, при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований.

Проблемы, связанные с изучением таксономии, филогенетики, разнообразия и экологии цианопрокариот, остаются актуальными и вызывают большой интерес у исследователей. Работа совещания проходила в рамках пяти секций (морфология и систематика цианопрокариот, молекулярно-генетические исследования, экология цианопрокариот, токсикология, биологически активные вещества, флора и биогеография цианопрокариот, методы сбора, культивирования, идентификации цианопрокариот). Все секции были организованы последовательно, чтобы дать возможность всем участникам высказаться в широкой аудитории и участвовать в дискуссии. В конференции приняли участие много молодых ученых, которые только начинают свой путь по изучению цианопрокариот. Для некоторых статьи, вошедшие в настоящий выпуск журнала, – первые серьезные работы в их научной карьере.

На конференции было принято решение проводить такие мероприятия регулярно с интервалом в два года. Следующую школу-конференцию «Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение» предложено провести в Сыктывкаре на базе Института биологии Коми НЦ УрО РАН в 2018 г. Мы надеемся, что первая конференция заложила хорошие традиции, и следующие совещания станут удобной площадкой для обсуждения актуальных вопросов изучения цианопрокариот среди специалистов.

Сборник открывает статья Д. А. Давыдова и Е. А. Боровичева, содержащая обзор прошедшей конференции. Остальные статьи разделены на несколько условных блоков. Первый составляют классические флористические работы: С. Ф. Комулайнен представил результаты изучения перифитонных цианопрокариот в реках Восточной Фенноскандии, в том числе, затронул и методологические вопросы. Цианопрокариотам планктона озера Имандра посвящена статья Д. Б. Денисова и П. А. Кашулина, цианопрокариотам Приполярного Урала – статья Е. Н. Патовой и И. Н. Стерляговой. К этому же блоку принадлежат статьи О. А. Кузнецовой с соавторами «Роль цианопрокариот в формировании биопленок на поверхности мрамора в карьере «Рускеала» и К. К. Горина с соавт., посвященная цианопрокариотам прибрежных биотопов Невской губы. Второй блок составляют экспериментальные работы. Одна из них посвящена применению интегративного подхода, объединяющего морфологический и молекулярно-генетические методы, к почвенным представителям рода *Nostoc* (Р. Р. Шалыгина с соавт.). Статья Е. Н. Патовой

и М. Д. Сивкова рассматривает нитрогеназную активность синузий цианопрокариот в составе почвенных корочек в тундровых и горно-тундровых районах Республики Коми. И, наконец, третья группа статей, анализирует методические вопросы изучения цианопрокариот. Д. А. Давыдов представил результаты использования информационной системы CRIS (Cryptogamic Russian Information System) при анализе распространения цианопрокариот евразийской Арктики. И. В. Новаковская и Е. Н. Патова – данные о штаммах из отдела Cyanoprokaryota, содержащихся в коллекции живых культур цианопрокариот и водорослей Института биологии Коми НЦ УрО РАН (SykOA).

УДК 582.232

Д. А. Давыдов¹, Е. А. Боровичев^{1,2}

¹Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН, Апатиты

²Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, Апатиты

**О ПРОВЕДЕНИИ I МЕЖДУНАРОДНОЙ НАУЧНОЙ ШКОЛЫ-
КОНФЕРЕНЦИИ «ЦИАНОПРОКАРИОТЫ (ЦИАНОБАКТЕРИИ):
СИСТЕМАТИКА, ЭКОЛОГИЯ, РАСПРОСТРАНЕНИЕ»**

Аннотация. Представлен обзор результатов I Международной научной школы-конференции «Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение», которая состоялась с 5 по 9 сентября 2016 г. в Апатитах (Мурманская область, Россия). Работа совещания проходила в рамках пяти секций (морфология и систематика цианопрокариот, молекулярно-генетические исследования, экология цианопрокариот, токсикология, биологически-активные вещества, флора и биогеография цианопрокариот, методы сбора, культивирования, идентификации цианопрокариот). Проведены три полевые экскурсии, на которых продемонстрированы методы сбора цианопрокариот в наземных и водных экосистемах. Была организована микроскопная сессия с демонстрацией некоторых сложных в определении групп и обзором принципов морфологической идентификации видов.

Ключевые слова: цианопрокариоты, цианобактерии, конференция, экология, систематика, распространение

D. A. Davydov, E. A. Borovichev

**THE 1-ST INTERNATIONAL SCIENTIFIC CONFERENCE AND THE FIELD
COURSE «CYANOPROKARYOTA (CYANOBACTERIA): SYSTEMATICS,
ECOLOGY AND DISTRIBUTION»**

Abstract. The article presents the review of first international scientific conference and the field course «Cyanoprokaryota (Cyanobacteria): systematics, ecology, distribution», which took place from 5 till 9 September 2016 in Apatity (Murmansk region, Russia). The conference was attended by about 30 specialists. Five sections were organized; morphology, systematics and taxonomy, phylogeny and classification, floristic studies and diversity, ecology, toxic cyanoprokaryotes, collection methods, cultivation, identification. During three field trips the methods of cyanoprokaryota collection in terrestrial and aquatic habitats were demonstrated, and during the microscopy session identification of some difficult groups was discussed, as well as principles of the morphological identification of species.

Key words: Cyanoprokaryota, Cyanobacteria, conference, systematics, diversity, ecology

Введение

Лаборатория флоры и растительных ресурсов Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н. А. Аврорина КНЦ РАН (ПАБСИ) является признанным центром изучения криптогамных организмов – мхов, печеночников, лишайников, а с 2002 года здесь ведутся планомерные исследования наземных цианопрокариот Арктики и Субарктики. В Институте проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН (ИППЭС) имеются давние традиции микробиологических исследований, в основном, почвенных грибов, бактерий, в последние годы цианопрокариот. В настоящее время Апатиты стали одним из центров изучения цианопрокариот в России, и недаром именно здесь с 5 по 9 сентября 2016 г. прошла I-ая Международная научная школа-конференция «Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение».

Конференция была организована ПАБСИ совместно с ИППЭС и Мурманским отделением Русского ботанического общества, на базе Кольского научного центра РАН, при поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (РФФИ).

На школу-конференцию было заявлено 65 докладов от участников из России, Белоруссии, Украины, Индии, Израиля, Грузии. Непосредственно в работе школы-конференции приняли участие 30 иногородних специалистов. Работа совещания проходила в рамках пяти секций (морфология и систематика цианопрокариот, молекулярно-генетические исследования, экология цианопрокариот, токсикология, биологически-активные вещества, флора и биогеография цианопрокариот, методы сбора, культивирования, идентификации цианопрокариот) и Круглого стола.

На секции «Морфология и систематика цианопрокариот; молекулярно генетические исследования» большое внимание было уделено современным взглядам на систематику цианопрокариот, основная сложность которой заключается в том, что номенклатура регламентируется сразу двумя кодексами: Международным кодексом ботанической номенклатуры (ICBN) и Международным кодексом номенклатуры бактерий (ICNB), что определяет и наличие нескольких подходов к классификации цианопрокариот. Доминирующим, как исторически, так и по количеству приверженцев среди исследователей в мире, выступает традиционный ботанический подход к описанию видов на основе образцов, собранных в живой природе без обязательного выведения чистых культур, на основе анатомо-морфологических признаков и экологических особенностей популяций, с учетом молекулярно-генетических данных (по возможности). Этим проблемам был посвящен обзорный доклад Д. А. Давыдова (ПАБСИ КНЦ РАН, Апатиты), в котором уделено особое внимание последним наиболее значимым изменениям в системе цианопрокариот, а именно, разделению класса на 4 подкласса: *Gloeobacteriophycidae*, *Synechococcophycidae*, *Oscillatoriohycidae*, *Nostochophycidae*, из которых первый и последний являются монофилетичными. Докладчик сделал вывод, что очевидным вектором прогресса систематики цианопрокариот на сегодняшний день остается дальнейшее совершенствование филогенетических систем.

Этот тезис нашел развитие в докладе О. В. Гавриловой (СПбГУ, Санкт-Петербург), посвященном распространению генов микроцистинсинтазного кластера в России. Методом ПЦР с использованием специфичных праймеров

выявлены ключевые гены кластера *тсу* в образцах планктона ряда крупных озер (Ладожское, Онежское, Байкал), а также в малых водоемах Южного Урала, Прибайкалья, Северо-Запада и Центральной части России. Анализ лабораторных штаммов, выделенных из тех же самых местообитаний, свидетельствует о наличии этого кластера и у других родов одноклеточных и трихомных цианобактерий. Самым распространенным в исследованных регионах является ген *тсуА*. Последовательности генов *тсу* группируются на дендрограмме в кластеры, частично отражающие географические области сбора проб, что указывает на возможность их горизонтального переноса.

Темой доклада Н. В. Величко с соавт. (СПбГУ, Санкт-Петербург) стала вариабельность таксономически важных признаков у осцилляториевых цианобактерий в лабораторных условиях и возникающие в связи с нею проблемы идентификации. Авторы провели морфологический, филогенетический и молекулярно-генетический анализ с целью определения таксономического статуса 30 представителей цианобактерий родов *Oscillatoria*, *Leptolyngbya*, *Planktothrix*, *Arthrospira*, *Limnothrix*, *Pseudanabaena*, *Geitlerinema*, *Symploca* и *Prochlorothrix* в культурах CALU и обосновали, в частности, важную роль филогенетических анализов последовательности гена 16S рРНК и более чувствительных методов ДНК-фингерпринта и рестрикционного анализа, которые достаточно широко используются для уточнения внутривидового статуса цианобактерий.

Доклад С. В. Смирновой и Р. Н. Беяковой (БИН РАН, Санкт-Петербург) посвящен описанию новых видов из рода *Stichosiphon*. Авторы представили тезис о том, что, несмотря на активное внедрение молекулярных методов в систематику цианопрокариот, новые виды могут быть описаны и только на основе морфологических признаков. Виды рода *Stichosiphon* сложны для определения, поскольку разные стадии развития одного и того же вида морфологически существенно отличаются друг от друга, и ювенильные экземпляры одного вида могут быть похожи на другие виды этого рода или на представителей других родов *Chamaesiphon* и *Heteroleibleinia*. Авторы обратили внимание на то, что для корректной идентификации необходимо рассматривать зрелые псевдонити.

Экологические особенности различных видов и популяций цианопрокариот были рассмотрены в ряде выступлений на секции «Экология цианопрокариот». Пленарный доклад С. Ф. Комулайнена (Институт биологии КарНЦ РАН, Петрозаводск) был посвящен экологическим особенностям перифитонных цианопрокариот в реках Восточной Фенноскандии. На основе многолетних исследований на 342 станциях в реках были выявлены ведущие рода по числу видов в альгофлоре и выделены три группы видов в зависимости от их экологии – планктонные, амфибиальные и типичные реофильные. В докладе были затронуты проблемы изучения структуры и динамики цианопрокариот в перифитоне рек и использования полученных данных для оценки состояния водотоков. Проблемы связаны с методическими трудностями, а также недостаточной эколого-географической изученностью водорослей.

В докладе С. С. Бариновой (Институт Эволюции Университета Хайфы, Израиль) была выявлена роль цианобактерий в оценке влияния климатических градиентов на сообщества водорослей и показана возможность проведения биоиндикации с использованием цианобактерий, поскольку водорослевые

сообщества постоянно реагируют на изменения окружающей среды. Векторы изменений водорослевых сообществ с увеличением широты и высоты местообитания хорошо коррелируют с соответствующими климатическими градиентами. Логичным продолжением этого доклада стал пленарный доклад Е. Н. Патовой и М. Д. Сивкова (Институт биологии КомиНЦ УрО РАН, Сыктывкар), посвященный изучению экологических особенностей и функциональных показателей сообществ тундровых цианопрокариот. В высокоширотных регионах значительную роль в сложении растительного покрова играют криптогамные корки, важным функциональным компонентом которых являются цианопрокариоты, благодаря своей уникальной способности к автотрофии по углероду и азоту. Оценка вклада цианопрокариотных корок в балансы углерода и азота необходима для моделирования глобальных процессов, происходящих в высокоширотных и горных регионах при изменении климата Земли. Исследователи провели полевые измерения суточной динамики нитрогеназной активности методом ацетиленовой редукции и показали существенный вклад цианопрокариотных корок в азотный баланс равнинных и горных тундр. Исследованию урбанизированных экосистем, испытывающих высокую антропогенную нагрузку, был посвящен доклад Е. В. Николаевой с соавт. (СПбГУ, Санкт-Петербург).

Пожалуй, наиболее актуальным направлением, имеющим огромное практическое значение, является изучение токсичных видов цианопрокариот и вредоносного водорослевого «цветения» (Harmful Algal Blooms), когда антропогенная эвтрофикация водоемов приводит к нарушению экологического баланса и массовому развитию отдельных видов водорослей. При современном состоянии водных экосистем это явление становится все более частым и опасным из-за токсических эффектов. Пленарный доклад с обзором состояния этого вопроса в России на секции «Токсикология, биологически-активные вещества» сделала Е. Ю. Воякина (СПбНИЦ экологической безопасности, Санкт-Петербург). Тема получила развитие в докладе С. И. Сиделева (ЯрГУ, Ярославль) о филогеографии и инвазии в северные широты токсигенной тропической цианобактерии *Cylindrospermopsis raciborskii*. Обнаружению токсинов цианобактерий в водопроводной воде и апробации методов их удаления был посвящен совместный доклад Д. Н. Плигина и С. И. Сиделева (ЯрГУ, Ярославль).

Другим важным практическим направлением в изучении цианопрокариот является получение биологически-активных веществ из цианобактерий. Это направление было ярко представлено в докладе О. В. Гавриловой, который вызвал большой интерес аудитории.

Наибольшее число участников конференции представили свои результаты на секции «Флора и биогеография цианопрокариот». Доклады были посвящены изучению региональных флор цианопрокариот в различных экотопах. Ф. В. Сапожников с соавт. (Институт океанологии им. П. П. Ширшова, Москва) рассказал о цианопрокариотах Большого Аральского моря, С. А. Садогурская (Никитский ботанический сад, Ялта) – об альгофлоре морской каменистой супралиторали Крыма, К. К. Горин (ДДЮТ Выборгского района СПб, Санкт-Петербург) и Р. Н. Белякова (БИН РАН, Санкт-Петербург) – о цианопрокариотах прибрежных биотопов Невской губы. Доклад Я. И. Гульченко и О. П. Баженовой (Омский государственный аграрный университет, Омск) был посвящен

планктонным цианопрокариотам Омского Прииртышья, цианопрокариоты Белоярского водохранилища были изучены в работе Т. В. Еремкиной (Уральский филиал ФГБНУ «Госрыбцентр», Екатеринбург), доклад А. Ю. Бурдо (СПбГУ, Санкт-Петербург) рассматривал флору цианопрокариот некоторых искусственных водоемов Санкт-Петербурга. Серьезное обобщение по изучению цианопрокариот озера Имандра (Мурманская область) сделали Д. Б. Денисов и П. А. Кашулин (ИППЭС КНЦ РАН, Апатиты). Цианопрокариотам разнотипных водоемов бассейна реки Косью на Приполярном Урале был посвящен доклад И. Н. Стерляговой и Е. Н. Патовой (Институт биологии Ком НЦ УрО РАН). Наземные цианопрокариоты в Астраханской области изучала Ю. В. Батаева (АГУ, Астрахань), в Мурманской области – В. В. Редькина с соавт. (ИППЭС КНЦ РАН, Апатиты), интересные литобионтные сообщества в карьерах Рускеала (Ленинградская область) описаны О. А. Кузнецовой с соавт. (СПбГУ, Санкт-Петербург). В докладе Д. А. Давыдова и Е. Н. Патовой рассмотрены проблемы географического анализа цианопрокариот на примере флоры Арктики.

На секции «Методы сбора, культивирования и идентификации цианопрокариот» рассказывали о создании коллекций культур цианопрокариот, которые призваны выполнять несколько задач. Во-первых, поддержание и пополнение фондов штаммами с целью дальнейшего их использования при проведении флористических, систематических, эволюционных, молекулярно-генетических исследований; во-вторых, использование выделенных штаммов как биотехнологических объектов для решения прикладных задач, таких как поиск перспективных видов водорослей для получения биодизеля, изучения токсичных видов, для биологической рекультивации и ремедиации техногенно-нарушенных земель, очистки сточных вод, производства удобрений и биологически активных веществ; в-третьих, научный и коммерческий обмен штаммами с ведущими европейскими исследовательскими центрами; в-четвертых, использование их в научно-образовательном процессе. На секции был сделан доклад И. В. Новаковской (Институт биологии Ком НЦ УрО РАН) и Е. Н. Патовой о коллекции живых культур Института биологии Коми НЦ. Одно из важных направлений в методологии изучения цианопрокариот – создание и наполнение различных баз данных. О развитии базы данных по экологии цианопрокариот был доклад С. С. Бариновой (Институт Эволюции Университета Хайфы, Израиль).

В постерной сессии были представлены доклады, которые также можно отнести к всем вышеперечисленным направлениям изучения цианопрокариот. Особый интерес вызвал доклад С. Г. Авериной и А. Д. Красновой (СПбГУ, Санкт-Петербург) с характеристикой культивируемых штаммов цианобактерий озера Степед в Антарктиде. Два доклада Н. И. Черновой с соавт. (МГУ, Москва) были посвящены филогении и биохимии *Arthrospira platensis*. М. С. Емельянова (СПбГУ, Санкт-Петербург) рассказала о коллекции микроорганизмов CALU.

В рамках школы-конференции прошел Круглый стол, на котором обсуждали изменения в систематике цианопрокариот, базы данных по биоразнообразию цианопрокариот, вопросы изучения экологии группы. В его работе приняли заинтересованное участие практически все участники конференции. В частности, в ходе обсуждения было отмечено, что приборная база и обеспеченность расходными материалами находится в критическом состоянии. Элементарные исследования цианопрокариот невозможны без

определения видов, что требует наличия микроскопов исследовательского класса. Цианопрокариоты имеют микронные размеры, а ряд диагностических признаков на дешевой и примитивной оптике, которой в основном пользуются в России, просто не видны. Методы молекулярно-генетических анализов стали привычными на западе, но их применение в России находится на начальном этапе. Оборудование лабораторий приборами для ПЦР – необходимое условие дальнейшего развития направления. Практически отсутствуют лаборатории, которые могли бы проводить анализ соединений цианотоксинов методом жидкостной хроматографии – тандемной масс-спектрометрии.

На сессии по микроскопии цианопрокариот прошли практические семинары по современным методам микроскопии и морфологической идентификации видов. Важной частью школы-конференции стали полевые экскурсии в Хибинские горы: на северо-восточный склон горы Вудъяврчорр, в долину оз. Малый Вудъявр и в Молибденовый рудник на горе Тахтарвумчорр и в Южное Сквозное ущелье. Во время экскурсий были продемонстрированы методы сбора образцов в природных популяциях, особенности местообитаний видов.

К началу совещания были опубликованы тезисы докладов конференции (Международная..., 2016).

Результатом пленарных и секционных заседаний, а также круглого стола стала резолюция, в которой участники совещания:

1. Отмечают необходимость проведения школ-конференций, посвященных различным аспектам изучения цианопрокариот, в связи с чем принято решение проводить такие конференции регулярно с интервалом в два года. Следующую школу-конференцию «Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение» предложено провести в Сыктывкаре на базе Института биологии Коми НЦ УрО РАН в 2018 г.

2. Отмечают увеличение внимания, со стороны специалистов к проблемам цианобактериального «цветения» водоемов и токсичности вод, что определяет качество вод и требует дальнейшего расширения исследований в этом направлении.

3. Подчеркивают, что, несмотря на широкое распространение в мировой практике филогенетических работ, основанных на молекулярно-генетических методах, в России пока они применяются недостаточно широко, в связи с чем, возникает определенная оторванность российских исследователей от мирового научного сообщества.

4. Рекомендуют обратить внимание отечественных исследователей на использование молекулярно-генетических методов в своих исследованиях.

5. Рекомендуют объединить усилия и развивать сотрудничество отдельных узких специалистов и научных групп для решения фундаментальных научных проблем. Создание коллабораций между исследователями различных организаций позволит выйти отечественным ученым на мировой уровень.

6. Участники совещания выражают благодарность членам оргкомитета, сотрудникам ПАБСИ КНЦ РАН, ИППЭС КНЦ РАН, членам Мурманского отделения Русского ботанического общества за содействие в организации и проведении конференции.

Литература

Международная научная школа-конференция «Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение». Апатиты 5-9 сентября 2016 г. Тезисы докладов / Д. А. Давыдов, Е. А. Боровичев (ред.). – Апатиты: изд-во «K&M», 2016. – 140 с.

Дата поступления: 1.10.16

Сведения об авторах

Давыдов Денис Александрович

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н. А. Аврорина Кольского НЦ РАН, Апатиты, d_disa@mail.ru.

Боровичев Евгений Александрович

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института проблем промышленной экологии Севера Кольского НЦ РАН, Апатиты, bogovichyok@mail.ru.

УДК 582.272:574.586(470.2: 556.53)

С. Ф. Комулайнен

Институт биологии КарНЦ РАН, г. Петрозаводск, Республика Карелия

**CYANOPHYTA/CYANOPROKARYOTA В ПЕРИФИТОНЕ РЕК
ВОСТОЧНОЙ ФЕННОСКАНДИИ: РОЛЬ В ЭКОСИСТЕМАХ, ОПЫТ
ИЗУЧЕНИЯ И ПРОБЛЕМЫ**

Аннотация. Приведены современные данные о видовом составе, распространении, обилии и значении цианопрокариот (*Cyanoprokaryota*, *Cyanophyta*) в фитоперифитоне рек Восточной Фенноскандии расположенных от южного побережья Ладожского озера до Баренцева моря. Проведен краткий флористический и эколого-географический анализ найденных видов.

Ключевые слова: Восточная Фенноскандия, реки, фитоперифитон, *Cyanoprokaryota*, видовое богатство, распространение, обилие.

S. F. Komulainen

**CYANOPHYTA/CYANOPROKARYOTA IN PERIPHYTON IN RIVERS OF
EASTERN FENNOSCANDIA: ROLE IN ECOSYSTEMS, RESEARCH
EXPERIENCE AND PROBLEMS**

Abstract. Data about species composition, distribution and abundance of Cyanoprokaryota (Cyanophyta) in phytoperiphyton of rivers of the Eastern Fennoscandia from south coast of Ladoga Lake to the Barents Sea are presented. A brief floristic analysis, ecological and geographical characteristics of the species found are given.

Keywords: Eastern Fennoscandia, rivers, phytoperiphyton, Cyanoprokaryota, species richness, distribution, abundance.

Введение

Таксономическое разнообразие, выраженное в видовом (флористическом) богатстве и соотношении таксонов разного ранга, является одной из важнейших характеристик биологических сообществ. Оно отражает происхождение, эволюционный статус фитоценозов, а его высокое значение обеспечивает их стабильность.

Необходимо также учитывать, что инвентаризация флоры и фауны рек – одно из основных направлений в изучении антропогенной нагрузки на территории. Оно является основой для составления биологического кадастра рек. Инвентаризация альгофлоры рек дает ценный материал для решения вопросов биогеографии и обсуждения истории формирования и динамики биоты. Ее результаты могут служить источником данных, которые помогут в будущем планировать систему наблюдений, охраны и рационального использования природных ресурсов в условиях урбанизации и промышленного освоения территории.

Синезеленые водоросли (Cyanophyta, Cyanobacteria, Cyanoprokaryota) в последние годы привлекают особое внимание. Они могут быстро накапливать значительную биомассу, что связано с их способностью к азотфиксации и широкой экологической пластичностью. Это позволяет им быть основными продуцентами органического вещества в высокоширотных регионах. Массовое развитие цианопрокариот может достигать уровня «цветения» воды, и влечет за собой негативные последствия, связанные, прежде всего, с выделением ими разнообразных токсинов (Баженова и др., Водоросли ..., 2006; Волошко и др., 2008, Кондратьева, Коваленко, 1975). Поэтому изучение распространения и обилия цианопрокариот в водных объектах различных регионов приобретает особую актуальность.

Водные экосистемы Восточной Финноскандии области неоднократно, начиная со второй половины 19-го века, становились объектом альгологических исследований (Kotulaunen, 2007). Однако в большинстве случаев исследования проводились на озерах, и их объектом был фитопланктон. Альгологические исследования в реках, проводились значительно реже, что, несомненно, затрудняет оценку их современного состояния. Поэтому для речных экосистем, инвентаризация альгофлоры и анализ структуры альгоценозов все еще актуальны. Группировки прикрепленных водорослей (фитоперифитон) наиболее характерны для рек региона. Они играют значительную роль в балансе органического вещества, формируют местообитания для водных беспозвоночных, являются основным преобразователем минеральных веществ, широко используются в системе биомониторинга на водоемах и водотоках (ГОСТ 17. 1.3.07-82, Kotulaunen, 2002).

Цель данной работы — исследование видового состава, распространения, обилия и роли *Cyanoprokaryota* в фитоперифитоне рек Восточной Финноскандии.

Материалы и методы

В основу работы положены материалы обработки количественных и качественных проб фитоперифитона, отобранных в реках Республики Карелии, Мурманской и Ленинградской областей и Северной Финляндии.

Исследованные реки заметно различаются по гидрологическому режиму, морфометрии русел и водосборов. Их воды имеют низкую общую минерализацию и являются «пресными ксеногалобными». Содержание общего фосфора низкое, что указывает на олиготрофный характер водотоков. Вода большинства рек имеет рН близкий к нейтральному. Подробные данные о морфометрии, гидрологическом и гидрохимическом режиме исследованных рек, а также о конкретных местах находок определенных видов цианопрокариот приведены в монографиях (Комулайнен, 2004, Комулайнен, Чекрыжева, Вислянская, 2006).

Пробы отбирались с камней и немногочисленных в исследованных реках макрофитов, среди которых наиболее постоянными были водные мхи: *Fontinalis* spp. и *Hydrohypnum* sp. по отработанной методике (Комулайнен, 2003) в верховье, среднем и нижнем течении. Для того, чтобы оценить роль биотопической неоднородности, выбирали участки, отличающиеся глубинами (0.15–0.40 м), скоростями течения (0.15–0.65 м/с), расположенные на разном

удалении от проточных озер и в разной мере подвергаемые антропогенному воздействию.

Определение живого и фиксированного материала проводили с использованием микроскопа Olympus CX41 с цифровой камерой Esra (D30-D3Cplus). При определении видов и систематизации материала руководствовались современными представлениями о номенклатуре цианопрокариот (Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005; Komárek, 2013).

Для оценки роли отдельных таксонов в формировании перифитона вычислялись: частота встречаемости (pF), частота доминирования (DF), порядок доминирования $Dt=DF/(pF \times 100)$.

Для эколого-географической характеристики видов использовали работы Бариновой с соавторами (Баринова и др., 2006).

Результаты и обсуждение

В альгофлоре перифитона исследованных рек Восточной Фенноскандии представители Cyanophyta/Сyanobacteria/Сyanoprokaryota по числу видов занимают третье место после диатомовых и зеленых (Комулайнен, 2004). Всего в альгоценозах обрастаний 66 рек определено 121 вида, относящихся к 3 порядкам, 17 семействам и 46 родам (табл. 1).

Таблица. 1

Цианопрокариоты в фитоперифитоне 66 рек Восточной Фенноскандии

Сyanoprokaryota
пор. Chroococcales
сем. Synechococcaceae Komarek et Anagnostidis
<i>Johannesbaptistia pellucida</i> (Dickie) Taylor et Drouet
сем. Merismopediaceae Elenkin
<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauvageau
<i>Aphanocapsa grevillei</i> (Berkeley) Rabenhorst
<i>Aphanocapsa muscicola</i> (Meneghini) Wille
<i>Merismopedia tenuissima</i> Lemmermann
<i>Merismopedia glauca</i> (Ehrenberg) Kützing
<i>Merismopedia elegans</i> A. Braun
<i>Merismopedia convoluta</i> Brebisson
<i>Microcrocis irregularis</i> (Lagerheim) Geitler
<i>Microcrocis geminata</i> (Lagerheim) Geitler
<i>Coelosphaerium dubium</i> Grunow
<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Nägeli
<i>Snowella lacustris</i> (Chodar) Komarek et Hindak
<i>Woronichinia naegeliana</i> (Unger) Elenkin
<i>Gomphosphaeria aponina</i> Kützing
сем. Microcystaceae Elenkin
<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kützing) Kützing
<i>Microcystis flos-aquae</i> (Wittrock) Kirchner
<i>Microcystis pulvereae</i> (Wood) Forti f. pulvereae
<i>Gloeocapsa compacta</i> Kützing

<i>Gloeocapsa kuetzingiana</i> Nägeli
сем. Chroococcaceae Nägeli
<i>Chroococcus limnetica</i> Lemmermann
<i>Chroococcus minutus</i> (Kützing) Hollerbach
<i>Chroococcus tenax</i> (Kirchner) Hollerbach
<i>Chroococcus turgidus</i> (Kützing) Nägeli
<i>Cyanosarcina chroococcoides</i> (Geitler) Kovačik
сем. Chamaesiphonaceae Geitler
<i>Chamaesiphon confervicolus</i> A. Braun
<i>Chamaesiphon incrustans</i> Grunow
<i>Chamaesiphon rostafinskii</i> Hansgirg
<i>Chamaesiphon minutus</i> (Rostafinskii) Lemmermann
сем. Xenococcaceae Ercegovič
<i>Xenotholos kernerii</i> (Hansgirg) Gold-Morgen et al
пор. Heterocytous
сем. Scytonemataceae Rabenhorst ex Bornet et Flahault
<i>Scytonema crispum</i> (Agardh) Bornet
<i>Scytonema ocellatum</i> (Dillwyn) Lyngbye ex Bornet et Flahault
<i>Tolypothrix elenkinii</i> Hollerbach
<i>Tolypothrix elenkinii</i> f. <i>sacchoideo-fruticulosa</i> Hollerbach
<i>Tolypothrix saviczii</i> Kossinskaja
<i>Tolypothrix helicophila</i> Lemmermann
<i>Tolypothrix rivularis</i> Hansgirg
<i>Tolypothrix limbata</i> Thuret ex Bornet et Flahault
<i>Tolypothrix distorta</i> Kützing ex Bornet et Flahault
<i>Tolypothrix tenuis</i> Kütz. Kützing ex Bornet et Flahault
сем. Rivulariaceae Kützing ex Bornet et Flahault
<i>Calothrix braunii</i> Bornet et Flahault
<i>Calothrix clavata</i> G. S. West
<i>Calothrix fusca</i> Bornet et Flahault
<i>Calothrix kossinskajae</i> Poljanskij
<i>Calothrix parietina</i> Thuret ex Bornet et Flahault
<i>Calothrix ramenskii</i> Elenkinii
<i>Rivularia aquatica</i> (de Wild.) Geitl
<i>Rivularia becariana</i> (De-Notaris) Bornet et Flahault
<i>Rivularia borealis</i> Richter
<i>Rivularia coadunata</i> (Sommer.) Fosile
<i>Rivularia dura</i> Roth ex Bornet et Flahault
<i>Rivularia haematites</i> (DeCandolle) Agardh ex Bornet et Flahault
<i>Dichothrix baueriana</i> (Grunow) Bornet et Flahault
<i>Dichothrix gypsophila</i> (Kützing) Bornet et Flahault
<i>Dichothrix orsiniana</i> Bornet et Flahault
<i>Gloeotrichia echinulata</i> (J.E. Smith et Sowerby) Richter
<i>Gloeotrichia pisum</i> Thuret ex Bornet et Flahault

сем. Microchaetaceae Lemmermann
<i>Microchaete tenera</i> Thuret ex Bornet et Flahault
сем. Hapalosiphonaceae Elenkin
<i>Hapalosiphon pumilus</i> Kirchner ex Bornet et Flahault
сем. Fischerellaceae Anagnostidis et Komarek
<i>Fischerella muscicola</i> (Thuret) Gomont
<i>Capsosira brebissonii</i> Kützing
сем. Stigonemataceae Borzi
<i>Pulvinularia suecica</i> Borzi.
<i>Stigonema ocellatum</i> (Dillwyn) ex Bornet et Flahault.
<i>Stigonema minutum</i> (Agardh) Hassall ex Bornet et Flahault
<i>Stigonema informe</i> (Kützing) ex Bornet et Flahault
<i>Stigonema mamillosum</i> (Lyngbye) Agardh ex Bornet et Flahault
сем. Nostocaceae Agardh ex Agardh
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> Ralfs ex Bornet et Flahault
<i>Dolichospermum circinale</i> (Rabenholz) ex Bornet et Flahault
<i>Dolichospermum spiroides</i> (Klebahn) Wacklin et al.
<i>Dolichospermum lemmermannii</i> (Richter) Wacklin et al.
<i>Dolichospermum solitaria</i> (Klebahn) Wacklin et al.
<i>Dolichospermum affine</i> (Lemmermann) Wacklin et al.
<i>Anabaena augstumalis</i> Schmidle
<i>Anabaena aequalis</i> Borge
<i>Nodularia spumigena</i> Mertens ex Bornet et Flahault
<i>Nostoc kihlmani</i> Lemmermann
<i>Nostoc caeruleum</i> Lyngbye ex Bornet et Flahault
<i>Nostoc pruniforme</i> Agardh ex Bornet et Flahault
<i>Nostoc linckia</i> Roth ex Bornet et Flahault
<i>Nostoc commune</i> Vaucher ex Bornet et Flahault
<i>Nostoc zetterstedtii</i> Areschoug
<i>Nostoc verrucosum</i> (L.) Vaucher ex Bornet et Flahault
<i>Desmonostoc muscorum</i> Agardh ex Bornet et Flahault
пор. Oscillatoriales
сем. Pseudanabaenaceae Anagnostidis et Komarek
<i>Pseudanabaena rosea</i> (Scuja) Anagnostidis
<i>Pseudanabaena limnetica</i> Lemmermann
<i>Limnothrix mirabilis</i> (Böcher) Anagnostidis
<i>Jaaginema metaphyticum</i> Komarek
<i>Geitlerinema amphibium</i> (Agardh ex Gammon) Anagnostidis
<i>Planktolyngyia limnetica</i> (Lemmermann) Komarkova-Legnerova et Gronberg
<i>Leptolyngbya frigida</i> (Fritsch) Anagnostidis et Komarek
<i>Leptolyngbya angustissimum</i> (W. et G.S. West) Anagnostidis et Komarek
<i>Leptolyngbya bijugatum</i> (Kongisser) Anagnostidis et Komarek
<i>Leptolyngbya notata</i> Schmidle
<i>Heteroleiblenia kossinskajae</i> (Elenkin) Anagnostidis et Komarek

<i>Heteroleibleinia kuetzingii</i> (Schmidle) Compere
сем. Schizothrichaceae Elenkin
<i>Schizothrix fuscenscens</i> Kützing et Gomont
<i>Schizothrix lacustris</i> A. Braun ex Gomont
<i>Schizothrix diplosiphon</i> Voronichin
<i>Schizothrix antarctica</i> F.E. Fritsch
сем. Phormidiaceae Anagnostidis et Komarek
<i>Anthrospira jenneri</i> (Stizenberger) ex Gomont
<i>Planktothrix compressa</i> (Utermöhl) Anagnostidis et Komarek
<i>Planktothrix agardhii</i> (Gomont) Anagnostidis et Komarek
<i>Phormidium deflexoides</i> (Elenkin et Kosinskaja) Phormidium
<i>Phormidium breve</i> Kützing ex Gomont
<i>Phormidium formosum</i> (Bory ex Gomont) Anagnostidis et Komarek
<i>Phormidium chalybea</i> (Mertens ex Gomont) Anagnostidis et Komarek
<i>Phormidium ingricum</i> (Voronichin) Anagnostidis et Komarek
<i>Phormidium chlorinum</i> (Kützing ex Gomont) Anagnostidis
<i>Phormidium granulatum</i> (Gardner) Anagnostidis
<i>Phormidium nigra</i> (Vaucher ex Gomont) Anagnostidis et Komarek
<i>Phormidium corium</i> Gomont
<i>Phormidium tergestinum</i> (Kützing) Anagnostidis et Komarek
<i>Phormidium retzii</i> (Agardh) Gomont ex Gomont
<i>Phormidium amoenum</i> Kuetzing ex Anagnostidis et Komarek
<i>Phormidium ambiguum</i> Gomont ex Gomont
<i>Phormidium irriguum</i> (Kützingum ex Gomont) Anagnostidis et Komarek
<i>Symplocastrum friesii</i> (Agardh) ex Kirchner
сем. Oscillatoriaceae (S. F. Gray) Harvey ex Kirchner
<i>Oscillatoria nitida</i> Šchkorbatov
<i>Oscillatoria tenuis</i> Agardh ex Gomont
<i>Oscillatoria limosa</i> Agardh ex Gomont
<i>Oscillatoria sancta</i> Kützingum ex Gomont

Внутри родов и семейств таксономического разнообразия не отмечено, и 21 род и 4 семейства имеют в своем составе по одному виду. Наиболее богаты видами роды *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Tolypothrix*, *Rivularia*, *Anabaena* и *Calothrix*. Данные о видовой насыщенности родов и семейств ранее использовались при описании и сравнении региональных флор, однако последние постоянные изменения в систематических схемах поставили под сомнение объективность и корректность этих характеристик. Сравнение результатов получаемых при использовании определителей Голлербаха с соавторами (Голлербах и др., 1964) и Комарека (Komárek, 2013) выявило их заметное различие (табл. 2).

Цианопрокариоты встречаются в перифитоне всех исследованных рек, однако встречаемость (рF%) более 10% имеют только четыре вида: *Microcystis aeruginosa*, *Stigonema mamillosum*, *Nostoc coeruleum*, *Dichothrix gypsophila* и *Tolypothrix saviczii* из 25 видов (DF%), входящих в доминирующий комплекс (табл. 3).

Таблица 2.

Пропорции Cyanoprokaryota в альгофлоре перифитона исследованных рек

Отделы	Fm.	Gn.	Spp.	Gn./Fm.	Spp/Fm	Spp/Gn
Суанопhyta (Забелина и др.)	23	34	122	1,5	5,3	3,6
Суанопhyta (Komárek)	17	46	121	2,7	7,1	2,6

Примечание: Fm – семейства; Gn – роды; Spp – виды.

Таблица 3.

Доминирующие цианопрокариоты в перифитоне рек

Таксоны	pF%	DF%	Dt%
<i>Microcystis aeruginosa</i>	12.87	1.46	11.36
<i>Stigonema mamillosum</i>	14.62	2.92	20.00
<i>Hapalosiphon pumilus</i>	1.46	0.29	20.00
<i>Capsosira brebissonii</i>	9.65	2.63	27.27
<i>Nostoc caeruleum</i>	13.16	1.17	8.89
<i>Nostoc zetterstedtii</i>	0.88	0.29	33.33
<i>Nostoc commune</i>	5.85	0.88	15.00
<i>Nostoc verrucosum</i>	4.39	0.29	6.67
<i>Dolichospermum lemmermannii</i>	2.63	0.29	11.11
<i>Dolichospermum spiroides</i>	0.88	0.58	66.67
<i>Aphanizomenon flos-aquae</i>	2.34	0.29	12.50
<i>Scytonema ocellatum</i>	0.58	0.29	50.00
<i>Tolypothrix saviczii</i>	12,57	2.05	16.28
<i>Tolypothrix tenuis</i>	5.85	0.58	10.00
<i>Dichothrix baueriana</i>	1.46	0.29	20.00
<i>Dichothrix gypsophila</i>	17.54	2.05	11.67
<i>Calothrix braunii</i>	4.39	0.58	13.33
<i>Calothrix parietina</i>	5.85	0.29	5.00
<i>Calothrix ramenskii</i>	2.92	0.29	10.00
<i>Rivularia coadunata</i>	6.73	0.29	4.35
<i>Gloeotrichia echinulata</i>	1.17	0.29	25.00
<i>Planktothrix agardhii</i>	9.65	1.17	12.12
<i>Oscillatoria ambigua</i>	1.17	0.29	25.00
<i>Oscillatoria tenuis</i>	2.92	0.29	10.00
<i>Phormidium nigra</i>	1.17	0.58	50.00

В каждой из исследованных рек выявленные таксоны в зависимости от морфологии и экологии могут быть объединены в три группы. Первую составляют водоросли родов *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Phormidium* и *Oscillatoria*, более характерные для лентических систем, где они доминируют в позднелетнем планктоне. Во вторую группу входят водоросли, которые встречаются не только в водных, но и в наземных местообитаниях. В первую очередь, это водоросли родов *Stigonema*, *Plectonema*, *Scytonema* и *Nostoc*, которые являются ценозообразующими видами и формируют плотные группировки в «амфибиотической» или «брызговой» зоне на крупных валунах и скалах. И, наконец, типичные реофилы, главным образом, из родов *Tolypothrix*, *Dichothrix* и *Calothrix* обычные в обрастаниях на водных мхах.

Среди цианопрокариот встречено 48 видов типичных для обрастаний, 15 таксонов входят в доминирующий комплекс видов. Однако особый интерес представляют планктонные водоросли родов *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Anabaena*, *Gloeotrichia* и *Planktothrix*, так как в водоемах умеренной зоны они чаще всего бывают возбудителями цветения. Они типичны для позднелетней альгофлоры перифитона исследованных рек. На участках реки Сяпси, расположенных ниже мезотрофного озера Сямозеро, при общей численности водорослей в перифитоне 4.04–20.92 млн. кл./см², доля планктонных цианопрокариот (*Anabaena*, *Aphanizomenon* и *Gloeotrichia*) достигала 43–45 %.

Одна из проблем, которая возникает при использовании цианопрокариот в системе биологического мониторинга – это отсутствие данных об их экологии для большинства видов.

Положение на шкале галобности известно только для 39 таксонов цианопрокариот исследованных рек, и подавляющее большинство относится к олигогалобам. Среди них преобладают индифференты, на долю которых приходится от 25 видов (64.1 %). Галофилы составляют 12 видов 30.7%. Из них наиболее постоянны планктонные и вторично планктонные формы: *Microcystis aeruginosa*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Planktothrix agardhii*, характерные, преимущественно, для водотоков Заонежского п-ова Онежского озера (южная Карелия) с более высокой минерализацией. Галофобы среди цианопрокариот малочисленны. В исследованных водотоках обращает на себя внимание *Hapalosiphon fontinalis*, доминирующий в перифитоне рек Лижма и Койтойоки.

По отношению к рН водных масс в составе цианопрокариот исследованных рек найдено всего 12 индикаторных видов, среди которых также преобладают индифференты – 8 видов.

Разнообразие цианопрокариот, найденных в фитоперифитоне рек Восточной Фенноскандии, по географическому распространению высокое – от голарктических до средиземноморских видов. Однако более половины цианопрокариот относятся к космополитам – 63 таксона рангом ниже рода или 78.6% общего числа цианопрокариот.

Сезонный цикл водорослей в исследованных реках характеризуется «классической» таксономической сукцессией, с характерным доминированием цианопрокариот, которые в целом определяются как теплолюбивые формы с оптимальным развитием при температуре 20–30 °С, и крупноклеточных зеленых нитчатых в конце биологического лета и в начале осени. Изменение в структуре речного фитоперифитона и доминирование в нем цианопрокариот в этот период связано с их обилием в планктоне проточных озер, которое часто достигает уровня «цветения». Последнее хорошо выражено за счет сгона водорослей, тем более, что очень часто истоки рек располагаются в юго-восточной оконечности проточных озер, то есть, по направлению доминирующих ветров. Показательным является состав цианопрокариот. На речных участках, расположенных ниже эвтрофных озер, это могут быть виды родов *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Microcystis*, *Planktothrix*, *Oscillatoria* и *Gloeotrichia*.

Заключение

Цианопрокариоты достаточно широко распространены в фитоперифитоне рек Восточной Финноскандии. Видовое богатство цианопрокариот составляет 121 таксон рангом ниже рода, из них 25 (40.14 %) входят в доминирующий комплекс фитоперифитона, что свидетельствует о значительной роли цианопрокариот в формировании его состава. Однако численность и биомасса цианопрокариот в исследованных водотоках невысоки.

Имеющиеся данные о видовом составе, обилии и распространении цианопрокариот позволяют широко использовать их при проведении биомониторинга, оценке экологического состояния, выделении комплексов лимитирующих экологических факторов и классификации рек Восточной Финноскандии.

Проблемы, возникающие при изучении структуры и динамики цианопрокариот в перифитоне рек и при использовании полученных данных для оценки состояния водотоков, связаны с методическими трудностями, а также недостаточной эколого-географической изученностью водорослей. Из эколого-географического анализа практически выпадают обширные семейства Scytonemataceae; Rivulariaceae; Stigonemataceae. Кроме того, многочисленные работы, посвященные экологическим особенностям цианопрокариот, выполненные на культуральном материале, не всегда могут быть экстраполированы на природные популяции. Поэтому исследование экологии цианопрокариот является одной из важнейших задач.

Благодарности

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания № 0221-2014-0005 «Мониторинг биоразнообразия водных экосистем Восточной Финноскандии в естественном состоянии и при разных видах антропогенного воздействия» 2014-2016.

Литература

Баженова О. П., Кренц О. О., Коржова Л. В., Барсукова Н. Н., Коновалова О. А. 2014. Цианопрокариота в планктоне рек и озер Омского Прииртышья (Россия). Альгология. 2014. Т. 24, № 2. С. 209-221.

Баринова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив, 2006. 498 с.

Водоросли, вызывающие «цветение» водоемов Северо-запада России. М.: Тов-во Цветение науч. изд. КМК, 2006. 367 с.

ГОСТ 17.1.3.07-82 Охрана природы. Гидросфера. Правила контроля качества воды, водоемов и водотоков.

Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезеленые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. М. Советская наука. 1953. Вып. 2. 652 с.

Волошко Л.Н., Плющ А.В., Титова Н.Н. Токсины цианобактерий (Cyanophyta). Альгология. 2008. 18(1). С. 4—21.

Комулайнен С.Ф. Методические рекомендации по изучению фитоперифитона в малых реках. 2003, Петрозаводск, 43 с.

Комулайнен С.Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Финноскандии. Петрозаводск. 2004. 182 с.

Кондратьева Н.В., Коваленко О.В. Краткий определитель видов токсичных сине-зеленых водорослей. Киев. Наук. думка, 1975. 64 с.

Komárek J. Cyanoprokaryota 3: Heterocytous Genera. In: Budel B., Gärtner G., Krienitz L., Schagerl M. Süßwasserflora von Mitteleuropa, 2013. Vol. 19/3, Spektrum Akademischer Verlag, 1130 pp.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota 2. Teil/ 2nd Part: Oscillatoriales. In: Büdel B., Krienitz L., Gärtner G., Schagerl M. (eds.). Süßwasserflora von Mitteleuropa. 2005. 19/2, Elsevier/Spektrum, Heidelberg, 759 pp.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. In: Ettl H., Gärtner G., Heynig H., Mollenhauer D. (eds.). Süßwasserflora von Mitteleuropa. 1998. 19/1, Gustav Fischer, Jena-Stuttgart-Lübeck-Ulm. 548 pp.

Komulaynen S. Use of phytoplankton to assess water quality in north-western Russian rivers. J. Applied Phycology. Vol. 14(1). 2002. P. 57-62.

Komulaynen S. Algological studies of fluvio-lacustrine systems in the northern European part of Russia. Int. J. Algae. Vol. 9(2). 2007. P. 139-149.

Дата поступления: 28.09.2016

Сведения об авторах:

Комулайнен Сергей Федорович

доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник Института биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, komsf@mail.

**ЦИАНОПРОКАРИОТЫ В РАЗНОТИПНЫХ ВОДОЕМАХ
ПРИПОЛЯРНОГО УРАЛА (БАССЕЙН РЕКИ КОСЬЮ)**

Аннотация. В статье представлен видовой состав цианопрокариот водоемов Приполярного Урала. В разнотипных водоемах бассейна р. Косью выявлено 125 видов цианопрокариот из 43 родов, 17 семейств, трех порядков. Проанализирована таксономическая и эколого-географическая структура цианофлоры. Выделены доминанты и редкие виды для региона исследований.

Ключевые слова: цианопрокариоты, разнообразие, разнотипные водоемы, Приполярный Урал

E. N. Patova, I. N. Sterlyagova

**CYANOPROKARYOTA IN DIFFERENT TYPES OF WATER BODIES IN
SUBPOLAR URAL (KOSYU RIVER BASIN)**

Abstract. 125 cyanoprokaryotes species from 43 genera, 17 families and 3 orders were found in various water bodies in the Kosyu River basin. Taxonomy and ecology of cyanoflora were analysed and its geographical structure was studied. Dominants and rare species were determined.

Key words: cyanoprokaryota, diversity, various water bodies, Subpolar Ural

Введение

Разнообразие цианопрокариот и водорослей водоемов Приполярного Урала изучено недостаточно равномерно и полно, что связано с труднодоступностью и удаленностью региона исследований. Относительно хорошо изучено разнообразие диатомей, цианопрокариот и зеленых водорослей водных объектов в бассейне р. Кожим (Воронихин, 1930; Стерлягова, Патова, 2008; Биоразнообразие..., 2010), имеются сведения о водорослях водоемов бассейна р. Вангыр (Стенина, 2001; Стенина и др., 2000, 2001). Остальные водные объекты северной части национального парка «Югыд ва», относящиеся к бассейну р. Косью были ранее практически не исследованы в альгологическом отношении.

Цель работы – изучение видового разнообразия цианопрокариот в разнотипных горных водоемах в бассейне реки Косью (Приполярный Урал).

Материалы и методы

Альгологические сборы были проведены авторами в июле-августе 2006–2015 гг. в разнотипных водоемах, включая реки Кожим, Балбанью, Лимбекою, большие озера Верхнее, Малое и Большое Балбанты, оз. Грубепендиты, оз. в подножье горы Варсанофьевой, а также 10 безымянных озер в долине р. Балбанью, ручьи Санавож, Пальникшор, многочисленные безымянные ручьи, мелкие заболоченные озера и лужи в болотных комплексах (табл. 1). Всего было собрано и обработано 450 проб планктона, перифитона и бентоса. Отбор

проб проводили общепринятыми в альгологических исследованиях методами (Методика изучения..., 1975; Руководство..., 1983; Водоросли..., 1989). Определение цианопрокариот выполнено в живом виде и культурах, а также в зафиксированных 4%-ным раствором формальдегида пробах. При идентификации водорослей использованы отечественные и зарубежные определители (Голлербах и др., 1953; Komárek, Anagnostidis, 1998; 2005; Komárek, 2013). При эколого-географическом анализе использованы сводки по экологии и распространению водорослей и цианопрокариот (Барина и др., 2006; Давыдов, 2010).

Таблица 1.

Географические координаты исследованных водных объектов в бассейне р. Косью

Водный объект	Координаты		Высота над уровнем моря, м
	широта, с.ш.	долгота, в.д.	
р. Кожим			
ст. 1	65°28'41"	60°31'54"	230
ст. 2	65°22'24"	60°45'46"	318
р. Балбанью			
ст. 1	65°05'31"	60°09'28"	824
ст. 2	65°09'34"	60°13'54"	687
ст. 3	65°13'10"	60°17'08"	643
р. Лимбекою	65°13'49"	60°03'55"	580
оз. Верхнее Балбанты	65°04'	60°09'	932
оз. Малое Балбанты	65°09'	60°13'	680
оз. Большое Балбанты	65°12'	60°14'	655
оз. Грубепендиты	65°13'	60°14'	865
оз. в подножье горы Варсанофьевой	65°19'	60°30'	999
10 безымянных озер в долине р. Балбанью	65°12' – 65°13'	60°14' – 60°18'	668 – 634
ручей Санавож	65°20'24"	60°43'36"	363
ручей Пальникшор	65°36'49"	59°51'50"	206

Аннотированный список цианопрокариот водоемов Приполярного Урала

Ниже представлен аннотированный список цианопрокариот водоемов Приполярного Урала, после названий таксонов приводятся местонахождения, далее указаны местообитания, экологическая и географическая характеристики (приводятся по: Барина и др., 2006). Список видов дан в алфавитном порядке.

Anabaena inaequalis (Kütz.) Born. et Flah. – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), оз. Большое Балбанты, безымянные небольшие озера у оз. Большое Балбанты. На водных растениях, нередко. Космополитный, бета-олигосапробионт, эпифитный.

A. minutissima Lemm. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 2). Басс. р. Балбанью: оз. Большое Балбанты, руч. Пальникшор, небольшие безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В планктоне, на водных растениях и обрастаниях камней, редко. Космополитный.

A. cylindrica Lemm. – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), оз. Большое Балбанты, безымянные небольшие озера у оз. Большое Балбанты. В планктоне, нередко. Бореальный, бета-олигосапробионт, планктонный.

A. oscillarioides Bory ex Born. et Flah. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3). Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, руч. Пальникшор, небольшие безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В планктне, на водных растениях и обрастаниях камней, нередко. Космополитный, бетамезосапробионт, планктонно-бентосный.

A. sphaerica Born. et Flah. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3). Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, руч. Пальникшор, небольшие безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В планктоне, на водных растениях и обрастаниях камней, нередко. Космополитный, олиго-бетамезосапробионт, олигогалооб-индифферент, планктонный.

Anathece clathrata (W. West et G. S. West) Komárek et al. – Басс. р. Балбанью: озера Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты (65°13' с.ш. 60°14' в.д., 669 м над ур. моря). В перифитоне, единично. Космополитный, бетамезосапробионт, олигогалооб-галофил, планктонный.

Aphanocapsa grevillei (Hass.) Rabenh. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3). Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты. В планктоне и перифитоне, нередко. Космополитный, ацидофил, олигогалооб-галофоб, планктонно-бентосный вид.

A. muscicola (Menegh.) Wille – Басс. р. Балбанью: у оз. Большое Балбанты, на г. Баркова. В заболоченных озерах на мхах, редко. Арктобореальный.

Aphanothece castagnei (Bréb.) Rabenh. – Басс. р. Балбанью: озера Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. Басс. р. Сывью: родниковые озера. В планктоне, перифитоне, единично. Космополитный, планктонный.

A. microscopica Näg. – Басс. р. Балбанью: озера Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. Басс. р. Сывью: родниковые озера. В перифитоне, единично. Космополитный, олигосапробионт, олигогалооб-галофоб, бентосный.

Aphanothece saxicola Näg. – Басс. р. Балбанью: озера Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. Басс. р. Сывью: родниковые озера. В перифитоне, единично. Арктобореальный, олигогалооб-индифферент, бентосный.

A. stagnina (Spreng.) A. Braun – Басс. р. Балбанью: озера Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В перифитоне, единично. Космополитный, олигогалооб-галофил, индифферент по отношению к рН, планктонно-бентосный.

Calothrix braunii Born. et Flah. f. *braunii* – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3), басс. р. Балбанью: оз. Большое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты, заболоченные мелкие водоемы. На погруженных в воду растениях, камнях, мхах, часто. Космополитный, олигосапробионт, бентосный.

C. brevissima G. S. West – Басс. р. Балбанью: оз. Большое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты, оз. Грубепендиты. На камнях в прибрежной зоне, редко. Космополитный, планктонно-бентосный.

C. clavata G.S.West – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3), басс. р. Балбанью: оз. Большое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты,

заболоченные мелкие водоемы. На погруженных в воду растениях, камнях, мхах, часто. Космополитный, планктонно-бентосный.

C. elenkinii Kossinsk. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты, ручьи, заболоченные мелкие водоемы. На водных растениях, камнях, мхах, часто. Арктобореальный, планктонно-бентосный.

C. epiphytica W. et G. S. West – Басс. р. Балбанью: оз. Большое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты, заболоченные мелкие водоемы. На погруженных в воду растениях, мхах, часто. Космополитный, планктонно-бентосный.

C. parietina (Näg.) Thur. ex Born. et Flah. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3), басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), оз. Верхнее, Малое и Большое Балбанты, в ручьях, мелких озерах. В зоне прибоя, эпилитон, в массе. Космополитный, планктонно-бентосный.

Chamaesiphon confervicolus A. Braun – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В перифитоне, редко. Бентосный, ксено-бетамезобионт.

C. gracilis f. *elongatus* Wille. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое Балбанты, безымянные заболоченные озера у оз. Большое Балбанты. В перифитоне, нечасто. Космополитный, бентосный.

C. incrustans Grun. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, безымянные заболоченные озера у оз. Большое Балбанты. В перифитоне, редко. Арктомонотанный, олигосапробионт, бентосный.

C. minutus (Rostaf.) Lemm. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, безымянные заболоченные озера у оз. Большое Балбанты. В перифитоне, редко. Бентосный.

C. rostafinskii Hansg. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, безымянные заболоченные озера у оз. Большое Балбанты. В перифитоне, часто. Космополитный, планктонно-бентосный.

Chlorogloea microcystoides Geitl. – Басс. р. Балбанью: безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В эпилитоне и перифитоне, редко. Арктобореальный, бентосный.

Chroococcus cohaerens (Kütz.) Näg. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, безымянные заболоченные озера у оз. Большое Балбанты. В планктоне и перифитоне, нечасто. Космополитный, олигогалоф-галофоб, планктонно-бентосный.

C. giganteus W. West – Басс. р. Балбанью: безымянные заболоченные озера в долине. Влажные мхи в болотных комплексах и временных водоема, редко. Арктобореальномонотанный.

C. limneticus Lemm. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, безымянные заболоченные озера у оз. Большое Балбанты. В планктоне и перифитоне, часто. Космополитный, олиго-бетамезосапробионт, планктонный.

C. minor (Kütz.) Näg. – Басс. р. Балбанью: в долине р. Балбанью, на г. Баркова, хр. Малдыиз, безымянные заболоченные озера в долине р. Балбанью. Влажные мхи в болотных комплексах и временных водоемах, редко. Космополитный, олиго-бетамезосапробионт, планктонно-бентосный.

C. minutus (Kütz.) Näg. – Басс. р. Балбанью: в долине р. Балбанью, на г. Баркова, хр. Малдыиз, безымянные заболоченные озера в долине р. Балбанью.

Влажные мхи в болотных комплексах и временных водоемах, часто. Космополитный.

C. tenax (Kirchn.) Hieron. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, безымянные заболоченные озера у оз. Большое Балбанты. В перифитоне, нечасто. Космополитный, бентосный.

C. turgidus (Kütz.) Näg. – Басс. р. Балбанью: в долине р. Балбанью (ст 1-3), на г. Баркова, хр. Малдыиз, безымянные заболоченные озера в долине р. Балбанью. В перифитоне озер, а также на влажных мхах в болотных комплексах и временных водоемах, часто. Космополитный, олигогалоб-галофил, алкалофил, олигосапробионт, планктонно-бентосный.

Clastidium setigerum Kirchn. – Басс. р. Балбанью: безымянные заболоченные озера у оз. Большое Балбанты. В перифитоне, редко. Арктобореальный, эпифитный.

Coelosphaerium kuetszingianum Näg. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3), в басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты. В планктоне и перифитоне, часто. Космополитный, индифферент по отношению к рН среды, бета-олигосапробионт, планктонный.

Cyanobacterium cedrorum (Sauv.) Komárek – Басс. р. Сывью: родниковые озера – эпилитон, эпифитон, в массе. Арктомонтанный.

C. synechococcoides Komárek et al. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3). Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты. Басс. р. Сывью: родниковые озера. В перифитоне и эпилитоне, нередко. Голарктический, планктонно-бентосный вид.

Cyanophanon mirabile Geitl. – Басс. р. Балбанью: безымянное озеро у оз. Большое Балбанты. В перифитоне, единичная находка. Эпифитный вид.

Cylindrospermum sp. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое Балбанты. На водных растениях и обрастаниях камней, единично.

Dichothrix gypsophila (Kütz.) Vorn. et Flah. – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), оз. Верхнее, Малое и Большое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В зоне приобя, эпилитон, в массе. Космополитный, ксеносапробионт, бентосный.

D. orsiniana (Kütz.) Vorn. et Flah. – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст 1-3), оз. Верхнее, Малое и Большое Балбанты. В зоне приобя, эпилитон, в массе. Космополитный, планктонно-бентосный.

Dolichospermum lemmermannii (Richter) Wacklin et al. – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), оз. Большое Балбанты, безымянные небольшие озера у оз. Большое Балбанты. В планктоне, редко. Бореальный, бетамезосапробионт, олигогалоб-индифферент, планктонный.

D. flos-aquae (Bréb. ex Vorn. et Flah.) Wacklin et al. – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), оз. Большое Балбанты, безымянные небольшие озера у оз. Большое Балбанты. В планктоне, редко. Бореальный, бетамезосапробионт, олигогалоб-индифферент, планктонный.

Eucapsis minor (Skuja) Elenk. – Басс. р. Балбанью: в долине р. Балбанью безымянные заболоченные озера. В перифитоне озер, а также на влажных мхах в болотных комплексах и временных водоемах, часто. Арктический.

Fortiea striatula (Hy) DeTony – Басс. р. Балбанью: безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В перифитоне, часто.

Geitlerinema amphibium (C.Ag. ex Gom.) Anagn. et Komárek – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью, оз. Верхнее, Малое и Большое Балбанты, оз. Грубепендиты. Эпилитон, редко. Космополитный, олигогалоб-галофил, олигоальфамезосапробионт, планктонно-бентосный.

G. splendidum (Grev. ex Gom.) Anagn. – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью, оз. Малое Балбанты. Обрастания водных растений, бентос, часто. Космополитный, олигоальфамезосапробионт.

Gloeocapsa alpina (Näg.) Brand – Басс. р. Балбанью: озера Верхнее, Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. На валунах, погруженных в озера, в прибойной зоне озер, очень часто. Арктомонотанный.

G. compacta Kütz. – Басс. р. Балбанью: озера Верхнее, Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты и оз. у г. Варсанофьевой. На валунах, погруженных в озера, в прибойной зоне озер. Образует налеты и корочки коричнево-красного цвета, иногда на мхах в лужах, очень часто. Арктомонотанный.

G. punctata Näg. – Басс. р. Балбанью: озера Верхнее, Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты и оз. у г. Варсанофьевой. На валунах, погруженных в озера, в прибойной зоне озер, иногда на мхах в лужах, редко. Космополитный.

G. rupestris Kütz. – Басс. р. Балбанью: в долине р. Балбанью, безымянные заболоченные озера в долине реки. В перифитоне озер, а также на влажных мхах в болотных комплексах и временных водоемах, часто. Космополитный, бентосный.

Gloeocapsopsis magma (Breb.) Komárek et Anagn. – Басс. р. Балбанью: в долине р. Балбанью (ст. 1-3), на г. Баркова, хр. Малдыиз, безымянные заболоченные озера в долине р. Балбанью, у оз. Грубепендиты. В ручьях и озерах на валунах в зоне подтопления и брызг, в массе. Космополитный, индифферент по отношению к рН среды, бентосный.

Gloeotheca confluens Näg. – Басс. р. Балбанью: озера Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В перифитоне, единично. Арктобореальномонотанный, олигогалоб-индифферент, планктонно-бентосный.

G. rupestris (Lyngb.) Vorn. – Басс. р. Балбанью: озера Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В перифитоне, единично. Космополитный.

Gomphosphaeria aponina Kütz. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В планктоне и перифитоне, часто. Космополитный, алкалифил, олигосапробионт, планктонно-бентосный.

Hapalosiphon intricatus W. West et G. S. West – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1). Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст.2-3), в мелких озерах. В зоне прибоя, эпилитон, на водных растениях, нередко.

H. pumilus Kirch. Vorn. et Flah. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст.3). Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 2-3), в мелких озерах. Басс. р. Сывьё: родниковые озера. В зоне прибоя, эпилитон, на водных растениях, иногда в планктоне, в массе. Арктобореальный, ксено-бетамезобионт, бентосный.

Heteroleibleinia kuetzingii (Schm.) Compère – Басс. р. Балбанью: оз. Малое Балбанты, оз. Грубепендиты. Эпилитон, единично. Космополитный, бета-олигосапробионт.

H. pussila (Hansg.) Compère – Басс. р. Балбанью: оз. Грубепендиты. Эпилитон, единично.

Jaaginema crassum (Woronich.) Anagn. – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 3), оз. Большое Балбанты, руч. Аלקесвож. Обрастания водных растений, единично.

Leptolyngbya foveolarum (Mont. ex Gom.) Anagn. et Kom. – Басс. р. Балбанью: оз. Малое Балбанты. В эпилитоне, редко. Космополитный, бета-олигосапробионт, бентосный.

L. frigida (Fritsch) Anagn. et Kom. – р. Кожим (ст. 1-3). Басс. р. Балбанью: оз. Малое Балбанты. Планктон, редко. Космополитный, планктонно-бентосный вид.

L. notata (Schmidle) Anagn. et Komárek – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), оз. Большое Балбанты. Обрастания водных растений, эпилитон, редко. Арктобореальномонтанный, ксено-олигосапробионт.

Leptolyngbya sp. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое Балбанты. Обрастания водных растений, эпилитон, редко.

Lyngbya attenuata F.E. Fritsch – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, руч. Аלקесвож. В эпилитоне, редко. Бентосный.

L. majuscula Harv. ex Gom. – Басс. р. Балбанью: оз. Малое Балбанты. В эпилитоне, редко. Бентосный.

Microchaete tenera Thur. ex Vorn. – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 3), оз. Малое и Большое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В зоне приобя, эпилитон, редко. Космополитный, ксеносапробионт, бентосный. Космополитный, олигосапробионт.

Microcystis aeruginosa (Kütz.) Kütz. – Басс. р. Балбанью: озера Верхнее, Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В планктоне, единично. Космополитный, олиго-альфамезосапробионт, олигогало-галофил, планктонный.

M. flos-aquae (Witr.) Kirchn. – Басс. р. Балбанью: озера Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В планктоне, единично. Космополитный, олиго-альфамезосапробионт, олигогало-б-индифферент, планктонный.

M. smithii Komárek et Anagn. – Басс. р. Балбанью: озера Верхнее, Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты и оз. у г. Варсанофьевой. В планктоне, единично. Космополитный, планктонный.

Nodosilinea bijugata (Kongiss.) Perkerson et Kovacic – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты. В перифитоне, эпилитоне, редко. Бореальный, бентосный.

Nostoc caeruleum Lyngb. ex Vorn. et Flah. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3). Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), оз. Большое и Малое Балбанты, руч. Пальникшор, р. Санавож. На камнях и водных растениях, в массе. Космополитный, олигогало-б-индифферент, бентосный.

N. commune f. *ulvaceum* Elenk. – Басс. р. Балбанью: в долине р. Балбанью (ст. 1-3), в небольших лужах и озерах на г. Баркова и хр. Малдыиз. Доминант сообществ. Арктомонтанный.

N. linckia f. *linckia* (Roth) Vorn. ex Vorn. et Flah. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, небольшие безымянные озера у оз. Большое Балбанты, заболоченные озера на г. Баркова. В планктоне, на водных растениях и обрастаниях камней, очень часто. Космополитный, олигоальфамезосапробионт, планктонно-бентосный.

Nostoc linckia f. *rivulare* (Kütz.) Elenk. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст.2). На камнях, редко.

N. microscopicum Carm. ex Vorn. et Flah. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст.3). В зоне брызг на камнях, редко. Космополитный, олигогалоб-индифферент, бентосный.

N. paludosum Kütz. ex Vorn. et Flah. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3), басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), оз. Большое и Малое Балбанты, руч. Пальникшор, р. Санавож, мелких заболоченных озерах и в болотах. На водных растениях, нередко. Космополитный, планктонно-бентосный.

N. parmelioides Kütz. ex Vorn. et Flah. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3), басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), оз. Большое и Малое Балбанты, руч. Пальникшор, р. Санавож. На камнях, в массе. Космополитный.

N. pruniforme C. Ag. ex Vorn. et Flah. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты. В мелководье на дне и водных мхах, редко. Космополитный, олиго-бетамезосапробионт, бентосный. Включен в Красную книгу Республики Коми (2009).

N. punctiforme (Kütz.) Hariot – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3); басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), оз. Большое и Малое Балбанты, руч. Пальникшор, р. Санавож, мелких заболоченных озерах и в болотах. На водных растениях, нередко. Космополитный, бета-олигосапробионт, планктонно-бентосный.

N. zetterstedtii Aresch. ex Vorn. et Flah. – Басс. р. Балбанью: оз. Малое Балбанты. На камнях и водных растениях, редко. Космополитный.

Oscillatoria limosa C. Ag. ex Gom. – Басс. р. Балбанью: безымянное озеро рядом с оз. Большое Балбанты. Эпилитон, преифитон, редко. Космополитный, бетамезосапробионт, олигогалоб-галофил, планктонно-бентосный.

O. nitida Šchkorbatov – Басс. р. Балбанью: безымянное озеро рядом с оз. Большое Балбанты. Планктон, преифитон, редко. Олигогалоб-индифферент, планктонный.

O. simplicissima Gom. – Басс. р. Балбанью: оз. Верхнее и Большое Балбанты, оз. у г. Варсанофьевой. Планктон, единично. Космополитный, ксеносапробионт, планктонно-бентосный.

O. tenuis f. *uralensis* (Woronich.) Elenk. – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), озера Верхнее и Большое Балбанты, оз. Грубепендиты. Эпилитон, редко. Арктомонтанный, планктонно-бентосный.

Phormidium acuminatum (Gom.) Anagn. et Komárek – Басс. р. Балбанью: безымянные озера у оз. Большое Балбанты. Эпилитон, перифитон, единично.

P. aerugineo-caeruleum (Gom.) Anagn. et Kom. – Басс. р. Балбанью: оз. Верхнее и Большое Балбанты, редко. Космополитный, планктонно-бентосный.

P. ambiguum Gom. ex Gom. – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст.1-3), оз. Верхнее и Большое Балбанты, оз. Грубепендиты. Эпилитон, часто. Космополитный, бетамезосапробионт, индифферент по отношению к рН и солености, планктонно-бентосный.

P. animale (C. Ag. ex Gom.) Anagn. et Komárek – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст.1-3), ручей Санавож. Эпилитон, редко. Космополитный, олигосапробионт, планктонно-бентосный.

P. boryanum (Bory ex Gom.) Anagn. et Komárek – Басс. р. Балбанью: безымянное озеро рядом с оз. Большое Балбанты. Эпилитон, преифитон, редко. Планктонно-бентосный.

P. breve (Kütz.) Anagn. et Komárek – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 2), оз. Большое Балбанты, руч. Алькесвож, руч. Пальникшор. Эпилитон, редко. Космополитный, бета-полисапробионт, планктонно-бентосный.

P. chlorinum (Kütz. ex Gom.) Anagn. – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 3). Эпилитон, единично. Космополитный, полисапробионт, планктонно-бентосный.

P. granulatum (Gardn.) Anagn. – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), оз. Верхнее и Большое Балбанты, оз. Грубепендиты. Эпилитон, часто. Космополитный, планктонно-бентосный.

P. grunowianum (Gom.) Anagn. et Komárek – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 3). Эпилитон, единично.

P. ingricum (Woronich.) Anagn. et Komárek – Басс. р. Балбанью: оз. Грубепендиты, руч. Санавож. Планктон, редко. Космополитный, олигогалоб-индифферент, планктонный.

P. irriguum (Kütz. ex Gom.) Anagn. et Komárek – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст.2). Басс. р. Балбанью: оз. Малое Балбанты, руч. Алькесвож. Эпилитон, редко. Арктический, планктонно-бентосный.

P. molle (Kütz.) Gom. – Басс. р. Балбанью: безымянные озера у оз. Большое Балбанты. Эпилитон, перифитон, единично. Космополитный, олигоальфамезосапробионт, олигогалоб-индифферент, бентосный.

P. retzii (Ag.) Gom. ex Gom. – Басс. р. Балбанью: безымянные озера у оз. Большое Балбанты. Эпилитон, перифитон, единично. Космополитный, олигосапробионт, бентосный.

Phormidium sp. – Басс. р. Кожим: р. Балбанью (ст. 3), оз. Большое Балбанты. Эпилитон, редко.

P. terebriforme (C. Ag. ex Gom.) Anagn. et Komárek – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст.3). Басс. р. Балбанью: руч. Санавож, ручьи, впадающие в оз. Большое Балбанты. Эпилитон, единично. Космополитный, бентосный.

P. tergestinum (Kütz.) Anagn. et Komárek – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-2), р. Балбанью (ст. 3), руч. Санавож, руч. Пальникшор. Эпилитон, редко. Бета-альфамезосапробионт.

P. willei (Gardn.) Anagn. et Komárek – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст.2). Эпилитон, единично. Бентосный.

Planktolyngbya limnetica (Lemm.) Komárk.-Legn. et Cronb. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3). Басс. р. Балбанью: оз. Грубепендиты. Планктон, редко. Космополитный, олиго-бетамезосапробионт, планктонно-бентосный вид.

Pulvinularia suecica Borzi – Басс. р. Балбанью: небольшие мелководные заболоченные озера в подножье хр. Малдынырд. В обрастаниях сабельника, очень редко.

Rhabdoderma lineare Schmidl. et Lauterb. – Басс. р. Балбанью: озера Верхнее, Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое

Балбанты и оз. у г. Варсанофьевой. В планктоне, единично. Бореальный, ксенобетамезосапробионт, олигогалоб-галофоб, планктонный.

Rhabdogloea smithii (R. Chodat et F. Chodat) Komárek – Басс. р. Балбанью: озера Верхнее, Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты и оз. у г. Варсанофьевой. В планктоне, единично. Бореальный, ксеноолигосапробионт, олигогалоб-галофоб, планктонный.

Rivularia dura Roth – Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-2), оз. Малое Балбанты. В зоне приобья, эпицитон, в массе. Бетамезосапробионт, бентосный.

Scytonema crispum (Ag.) ex Born. et Flah. – Басс. р. Балбанью: безымянные озера у оз. Большое Балбанты. На камнях в прибрежной зоне, в массе. Басс. р. Сывью: родниковые озера – эпицитон, эпифитон, в массе. Космополитный, бетамезосапробионт, бентосный.

S. crustaceum C. Ag. ex Born. et Flah. – Басс. р. Балбанью: безымянные заболоченные озера на горе Баркова. На мхах, в массе. Космополитный.

S. ocellatum Lyngb. ex Born. et Flah. – Басс. р. Балбанью: безымянные озера у оз. Большое Балбанты. На камнях в прибрежной зоне, в массе. Космополитный.

Siphononema polonicum (Raciborski) Geitl. – Басс. р. Балбанью: безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В эпицитоне и перифитоне, редко.

Snowella rosea (Snow) Elenk. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3). Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты. В планктоне и перифитоне, часто. Космополитный, индифферент по отношению к pH среды, планктонный.

Spirulina major Kütz. ex Gom. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст.3). Бентос, единично. Космополитный, полигалоб, планктонно-бентосный.

Stigonema mammosum (Lyngb.) C. Ag. ex Born. et Flah. – Басс. р. Балбанью: безымянные небольшие озера в подножье г. Баркова у оз. Большое Балбанты. На камнях, в массе. Бореальный.

S. ocellatum (Dillv.) Thur. – Басс. р. Балбанью: небольшие озера в подножье г. Баркова у оз. Большое Балбанты, озера на г. Баркова, хр. Малдыиз, камни в зоне приобья оз. Верхнее Балбанты, повсюду в заболоченных водоемах, в массе. Доминант сообществ. Космополитный, олигосапробионт.

Synechococcus elongatus (Näg.) Näg. – Басс. р. Балбанью: озера Верхнее, Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В планктоне, единично. Бореальный, ксеносапробионт, планктонно-бентосный.

Synechocystis crassa Voronich. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, озеро на г. Варсанофьевой. В планктоне и перифитоне, нечасто. Бореальный, планктонно-бентосный вид.

S. salina Wisl. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты. В планктоне и перифитоне, редко. Арктомонтанный, планктонно-бентосный вид.

Tolypothrix distorta Kütz. ex Born. et Flah. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3), басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), оз. Верхнее, Малое и Большое Балбанты, в ручьях, мелких озерах. В зоне приобья, эпицитон, на водных растениях, в массе. Космополитный.

T. elenkinii Hollerb. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст.2-3), басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 2-3), оз. Малое и Большое Балбанты, руч. Алькесвож, в безымянных ручьях, мелких озерах. В зоне приобья, эпицитон, на водных растениях, в массе. Бореальный.

T. lanata Wartmann ex Born. et Flah. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3), басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), оз. Верхнее, Малое и Большое Балбанты, в ручьях, мелких озерах. В зоне приобья, эпибитон, на водных растениях, иногда в планктоне, в массе. Арктомонтанный, олигосапробионт.

T. saviczii Kossinsk. – Басс. р. Балбанью: в долине р. Балбанью (ст. 2-3), в озерах на г. Баркова и хр. Малдыиз. Редко в небольших водоемах заболоченных участков горных тундр, иногда на влажных камнях в зоне брызг, нередко. Арктобореальный.

T. tenuis Kütz. ex Born. et Flah. – Басс. р. Кожим: р. Кожим (ст. 1-3). Басс. р. Балбанью: р. Балбанью (ст. 1-3), оз. Верхнее, Малое и Большое Балбанты, в ручьях, мелких озерах. Басс. р. Сывью: родниковые озера. В зоне приобья, эпибитон, на водных растениях, иногда в планктоне, в массе. Арктобореальный, ксено-бетамезобионт, бентосный.

Trichormus variabilis (Kütz. ex Born. et Flah.) Komárek et Anagn. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, заболоченные временные водоемы на г. Баркова и хр. Малдыиз, иногда на влажных скалах, нередко. Космополитный, мезогалоб, планктонно-бентосный.

Tychonema tenue (Skuja) Anagn. et Komárek – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, руч. Алькесвож, ручьи, впадающие в оз. Большое Балбанты. В перифитоне, эпибитоне, редко.

Woronichinia compacta (Lemm.) Kom. et Hind. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В планктоне, редко. Арктомонтанный, бетамезосапробионт, индифферент по отношению к соленности среды, планктонный вид.

W. naegeliana (Unger) Elenk. – Басс. р. Балбанью: оз. Большое и Малое Балбанты, безымянные озера у оз. Большое Балбанты. В планктоне, редко. Арктобореальный, олиго-альфамезосапробионт, планктонный вид.

Xenococcus minimus Geitl. – Басс. р. Балбанью: безымянные озера у оз. Большое Балбанты. На водных растениях и мхах. В перифитоне, редко. Эпифитный.

Результаты и обсуждение

В обследованных водоемах обнаружено 125 видов цианопрокариот с разновидностями и формами, относящиеся к 43 родам, 17 семействам, трем порядкам, трем классам. Восемь таксонов впервые приводится для водоемов Приполярного Урала (Биоразнообразие..., 2010), три вида (*Fortiea striatula*, *Stigonema mamillosum* и *Pulvinularia suecica*) отмечены впервые для европейского Северо-Востока (Биоразнообразие..., 2007; Биоразнообразие..., 2010). Выявленное для бассейна р. Косью разнообразие видов немного выше, чем для водорослей Полярного Урала, где в водоемах было отмечено 114 таксонов (Биоразнообразие..., 2007), что, вероятно, связано с большим объемом исследованных проб и разнообразием охваченных исследованиями водных объектов. Полученные значения близки к результатам исследования видового разнообразия цианопрокариот отмеченных в водоемах Южного Урала 129 и 134 видов (Снитко, Сергеева, 2003; Ярушина и др., 2004).

Основу таксономической структуры, исследуемой альгофлоры цианопрокариот формируют пять семейств: *Nostocaceae* (19 видов с внутривидовыми таксонами), *Phormidiaceae* (18), *Pseudanabaenaceae* (12),

Synechococcaceae (11), *Merismopediaceae* и *Rivulariaceae* (по 9) (табл. 2). К ведущим родам относятся: *Phormidium* (17 видов с внутривидовыми таксонами), *Nostoc* (10), *Chroococcus* (7), *Calothrix* (6), *Aphanothece*, *Chamaesiphon*, *Leptolyngbya* и *Tolypothrix* (по 5), которые в сумме составляют 48% от выявленного видового разнообразия. Семейственные и родовые спектры цианопрокариот обнаруживают высокое сходство с таковыми других горных регионов (Порядина, 1973; Сафонова, 1997; Снитко, Сергеева, 2003; Патова, 2005; Ярушина и др., 2004; Биоразнообразие..., 2007).

Таблица 2.

Таксономическая структура (семейства) альгофлоры цианопрокариот водных местообитаний в бассейне р. Косью

Семейство	Место семейства	Число	
		родов	видов
<i>Nostocaceae</i>	3	5	19
<i>Phormidiaceae</i>	4	2	18
<i>Pseudanabaenaceae</i>	5	6	12
<i>Synechococcaceae</i>	6	6	11
<i>Merismopediaceae</i>	8–11	6	9
<i>Rivulariaceae</i>	8–11	3	9
Прочие	12–43	15	47

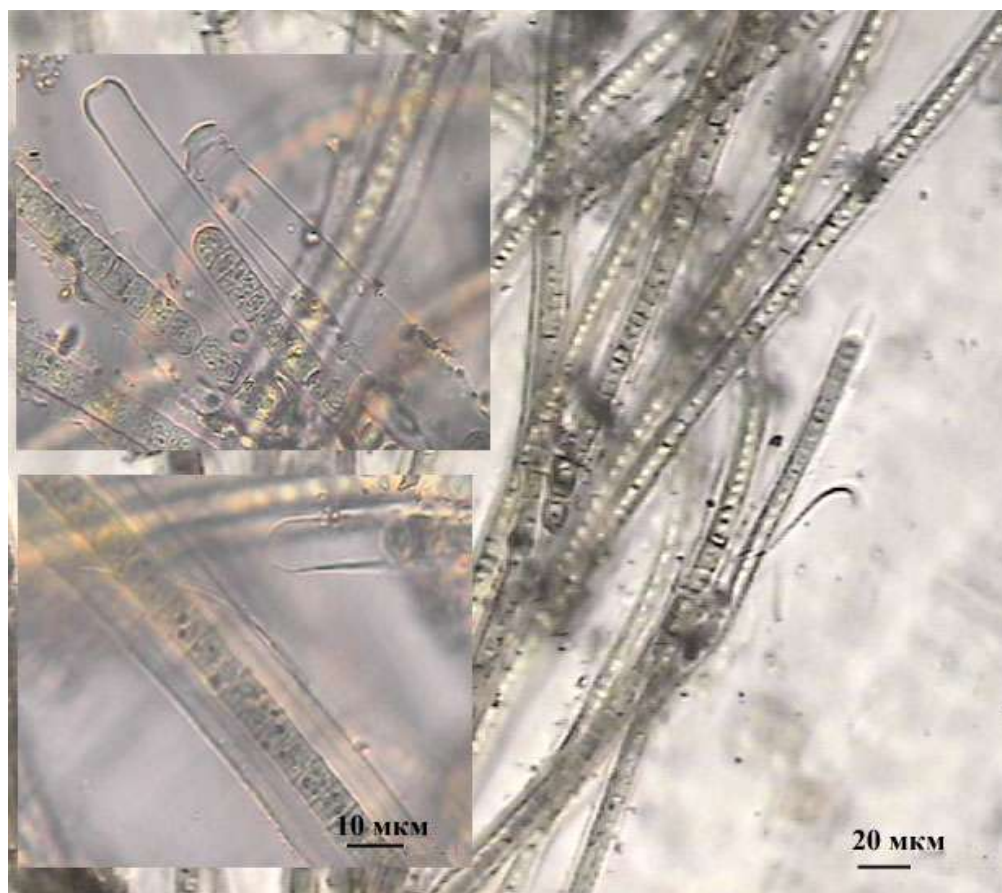
Среди экологических групп ведущее положение занимают планктонно-бентосные и бентосные формы, по разнообразию им незначительно уступают планктонные и заметно меньше разнообразие эпифитов. Распределение экологических групп по разным водоемам в общих чертах сохраняется. Однако в стоячих водоемах немного возрастает доля планктонных видов, а в текучих – бентосных. По отношению к солености и кислотности среды большая часть видов, для которых найдены экологические характеристики, относится к индифферентам. Экологическая структура цианофлоры отражает особенности водной среды исследованных водоемов с низкой минерализацией и небольшим содержанием основных ионов, нейтральной или слабощелочной реакцией среды. Географический анализ показал, что большая часть видов относится к космополитам, группы арктомонтанных и бореальных видов занимают подчиненное положение, но подчеркивают северный облик флоры.

В водоемах отмечены цианопрокариоты – индикаторы органического загрязнения. Ксеносапробов мало, но некоторые из них, например, *Leptolyngbya notata*, *Oscillatoria simplicissima*, *Dichothrix gypsophila* представлены в сообществах очень часто или с высоким обилием. В сообществах цианопрокариот встречаются олигосапробы (30%), β-мезосапробы (20%). С единичным обилием встречаются также и α-мезосапробы: *Phormidium tergestinum*, *Microcystis aeruginosa*. Соотношение индикаторов сапробности согласуется с данными гидрохимического анализа водной среды исследованных водоемов (Биоразнообразие..., 2010).

Высокие показатели встречаемости (50% и более) в планктоне и перифитоне отмечены для *Coelosphaerium kuetzingianum*, *Gomphosphaeria aponina*, *Snowella rosea*, *Dolichospermum flos-aquae*, *D. lemmermannii*, *Tolypothrix*

lanata, *T. tenuis*, в перифитоне и эпилитоне – *Nostoc caeruleum*, *N. linckia* f. *linckia*, *N. paludosum*, *Hapalosiphon pumilus*, *Calothrix parietina*, *Dichothrix gypsophila*, *Tolypothrix distorta*. Перечисленные виды представлены в доминирующих комплексах большинства обследованных водных объектов. «Цветение» воды в горных низкоминерализованных водоемах, отмечается довольно редко. Чаще всего оно наблюдается в небольших неглубоких хорошо прогреваемых озерах. «Цветение» таких водоемов вызывали цианопрокариоты из родов *Anabaena*, *Dolichospermum* и *Tolypothrix*. В эпилитных комплексах доминируют виды из родов *Nostoc*, *Dichothrix*, *Tolypothrix*, *Calothrix*, *Stigonema*, *Scytonema* и *Phormidium*.

Для региона исследований отмечены редкие цианопрокариоты: *Nostoc zetterstedtii*, *Nostoc parmelioides*, *Tolypothrix saviczii*, *Fortiea striatula*, *Pulvinularia suecica* (рис.). В бассейне р. Косью выявлены новые местонахождения *Nostoc pruniforme* (рис.), занесенного в Красную книгу Республики Коми (2009).



А



Б



В

Рис. Редкие виды цианопрокариот водоемов бассейна реки Косью. А – *Tolypothrix saviczii*, Б – *Pulvinularia suecica*, В – *Nostoc pruniforme*.

Заключение

Цианофлора бассейна р. Косью характеризуется относительно высоким видовым разнообразием по сравнению с флорами цианопрокариот сопредельных регионов Уральской горной страны (Биоразнообразие..., 2007; Снитко, Сергеева, 2003; Ярушина и др., 2004). Структура цианофлоры исследованного района с преобладанием трех семейств *Nostocaceae*, *Phormidiaceae* и *Pseudanabaenaceae* типична для северных водоемов (Гецен и др., 1994; Биоразнообразие..., 2007; Ярушина, 2004). На северные черты флоры указывает также присутствие арктомонанных и бореальных видов. Основу альгогруппировок в исследованных водоемах формируют планктонно-бентосные и бентосные формы. В стоячих водоемах увеличена доля планктонных видов, в текучих – бентосных. По отношению к солености и кислотности среды преобладают индифферентные виды, что в целом характерно для водоемов с низкой минерализацией и небольшим содержанием биогенных элементов. По составу биоиндикаторов органического загрязнения, исследованные водоемы можно охарактеризовать как чистые и очень чистые, что соответствует данным гидрохимического анализа.

Благодарности

Исследование выполнено в рамках Проекта комплексной программы УрОРАН № 15-12-4-1 «Разнообразие растительного мира и почвенного покрова ландшафтов, перспективных для включения в состав объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО «Девственные леса Коми», а также при частичной финансовой поддержке гранта РФФИ №16-34-00080 мол_а.

Литература

- Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В.* Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив, 2006. 498 с.
- Биоразнообразие* водных и наземных экосистем бассейна реки Кожым (северная часть национального парка «Югыд ва»). 2010. / Отв. ред. Е.Н. Патова. Сыктывкар. 192 с.
- Биоразнообразие* экосистем Полярного Урала. 2007. / отв. ред. М.В. Гецен. Сыктывкар. 252 с.
- Водоросли.* Справочник / Отв. ред. С.П. Вассер. Киев: Наукова думка, 1989. 608 с.
- Гецен М.В., Стенина А.С., Патова Е.Н.* Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург, 1994. 148 с.
- Голлербах Г.Г., Косинская Е.К., Полянский В.И.* Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л.: Наука, 1953. Вып. 2. 650 с.
- Давыдов Д.А.* Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области. М.: ГЕОС, 2010. 184 с.
- Красная книга* Республики Коми. 2009. Под ред. А.И. Таскаева. Сыктывкар. 791 с.
- Методика* изучения биогеоценозов внутренних водоемов. М. 1975. 239 с.
- Патова Е.Н.* Разнообразие Cyanophyta в ледниковых озерах бассейна р. Малый Паток (Приполярный Урал, национальный парк «Югыд ва») // Новости систематики низших растений. СПб. 2005. Т. 39. С. 51-61.

Порядина С.Н. Альгофлора реки Урал и ее притоков: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент. 1973. 33 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / Под ред. В.А. Абакумова. Л.: Гидрометеоиздат, 1983. 239 с.

Сафонова Т.А. Водоросли горных водотоков юга Западной Сибири. Разнообразие и таксономическая структура // Сиб. экол. журн. 1997. №1. С. 91-96.

Снитъко Л.В., Сергеева Р.М. Водоросли разнотипных водоемов восточной части Южного Урала. Миасс: ИГЗ УрО РАН, 2003. 166 с.

Ярушина М.И. Водоросли // Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. С. 18-56.

Ярушина М.И., Танаева Г.В., Еремкина Т.В. Флора водорослей водоемов Челябинской области. Екатеринбург, 2004. 308 с.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota I. Chroococcales // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19 (1). Jena et al., 1998. 643 p.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota I. Oscillatoriales // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19 (2). München, 2005. 643 p.

Komárek J. Cyanoprokaryota 3. Heterocytous genera // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19/3. Berlin, Heidelberg: Springer-Spektrum, 2013. 1130 p.

Дата поступления: 3.10.2016

Сведения об авторах

Патова Елена Николаевна

кандидат биологических наук, доцент, заведующий лабораторией Института биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, patova@ib.komisc.ru.

Стерлягова Ирина Николаевна

кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, irina.sterlyagova@rambler.ru.

УДК 574.(52)(58)

Д. Б. Денисов, Н. А. Кашулин

Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН

ЦИАНОПРОКАРИОТЫ В СОСТАВЕ ПЛАНКТОНА ОЗЕРА ИМАНДРА (КОЛЬСКИЙ ПОЛУОСТРОВ)

Аннотация. Проанализирован видовой состав и структура сообществ цианопрокариот в составе планктона оз. Имандра в аспектах сезонной и пространственной динамики. Характерным проявлением изменения видового разнообразия планктонных альгоценозов с начала XXI века стали эпизодические явления массового развития цианобактерий в отдельных участках акватории наряду с увеличением максимальных величин биомассы фитопланктона. Рассмотрены возможные причины этих явлений.

Ключевые слова: цианопрокариоты, планктон, субарктический водоем, цветение воды

D. B. Denisov, N. A. Kashulin

CYANOPROKARYOTA OF THE IMANDRA LAKE (KOLA PENINSULA)

Abstract. Seasonal and spatial dynamics of composition and structure of the cyanoprokaryota species in the plankton of the Imandra Lake have been analyzed. A typical feature of the planktonic algae biodiversity is phenomenon of sporadic harmful blue-green algae blooms in some areas of the Lake, along with an increase of the maximal phytoplankton biomass occurring from the beginning of the XXI century. The potential causes of these phenomena are considered.

Key words: cyanoprokaryota, plankton, subarctic lake, harmful algae bloom

Введение

Поверхностные воды являются природным ресурсом, во многом определяющим экономическое и социальное развитие Севера, включая такие важнейшие отрасли, как энергетика, рыболовство, аквакультура, туризм, рекреация и др., а также служит источником питьевой воды и продовольствия. Озера и реки связаны с культурным наследием коренных народов, являются составной частью их жизненной среды. При этом они являются наиболее уязвимыми компонентами природы Арктики. Во многих озерах региона наблюдаются ухудшение качества вод, снижение видового разнообразия гидробионтов. Аквакультура становится мощным фактором эвтрофикации и биологического загрязнения – инвазии новых видов и инфекционных заболеваний, угрожающих природным популяциям. Совместное действие климатических изменений и загрязнения окружающей среды снижают устойчивость водных экосистем, их социально-экономическую значимость. Возможны негативные изменения в важнейших для региона отраслях экономики: здравоохранении, энергетике, коммерческом рыболовстве,

аквакультуре, туризме, что обусловит социальную напряженность вследствие ухудшения качества жизни.

Проблема массового развития потенциально токсичных цианопрокариот приобрела глобальные масштабы, в связи с чем широко развернулись исследования «цветения» вод в водоемах различного типа по всему миру (Белякова и др, 2006; Колмаков, 2006; Ernst et al., 2009; Elliott, 2012; Paer, Paul, 2012; Патова, 2014; Волошко, Сафронова, 2015). В настоящее время эти явления становятся регулярными и для субарктических водоемов, что представляет собой новую угрозу качества водных и гидробиологических ресурсов северных регионов. Потенциально токсичные цианобактерии способны вызывать не только гибель рыбы, но и нанести вред здоровью населения. В этой связи исследования представителей Cyanoprokaryota в пресноводных водоемах Евро-Арктического региона и оценка их роли в экосистемных процессах представляется наиболее актуальной экологической задачей.

Материалы и методы

Исследования сообществ цианопрокариот были проведены на субарктическом озере Имандра – одном из крупнейших в Заполярье. Длина озера 109 км, средняя ширина – 3.19 км, площадь с островами – 880.4 км², объем воды – 10.86 км³. Общая площадь водосбора озера составляет 12300 км², высотная отметка уреза воды – 127.0 м. Водоем состоит из трех обособленных плесов: Большая, Йокостровская и Бабинская Имандры, соединенных между собой узкими проливами (рис. 1). Сравнительная изолированность плесов и неоднородность антропогенной нагрузки определяет значимые различия в гидрохимических и гидробиологических характеристиках их вод (Антропогенные..., 2002; Моисеенко, Шаров, 2011; Кашулин, Даувальтер, 2013).

Исследования цианопрокариот в составе планктона проводили в период с 2011 по 2014 гг. Станции отбора проб были выбраны так, чтобы характеризовать планктонные сообщества всей акватории озера Имандра. Наиболее подробная съемка была проведена в период формирования сравнительно стабильных и показательных в биоиндикационном отношении планктонных сообществ – в конце июля и августе. Для анализа сезонной и многолетней динамики показателей фитопланктона была выбрана одна станция – Комплексный мониторинговый полигон (КМП КНЦ РАН), плес Йокостровская Имандра (рис.1). При анализе учитывалась информация, полученная за предыдущие периоды исследования (Шаров, 2000; 2004), а также гидрохимические данные с 1992 г.

Отбор и анализ проб был проведен с использованием рекомендованных стандартных методик (Руководство..., 1983; Руководство..., 1992), по схеме, принятой в ИППЭС КНЦ РАН (Денисов, 2010; Денисов, Кашулин, 2013). Отбор проб планктона осуществлялся стандартным батометром Рутнера емкостью 2.2 л, и гидробиологическим батометром (6 л). Концентрация планктона проводилась с помощью планктонной сети с размером ячеек 29 мкм, конечная проба помещалась в пластиковую емкость объемом 50 мл и фиксировалась раствором Люголя. Для оценки качественного состава фитопланктона, в том числе для учета мелкоклеточных форм (<20 мкм) сбор осуществлялся в пластиковые бутылки с целью. Часть проб была изучена в нефиксированном состоянии.

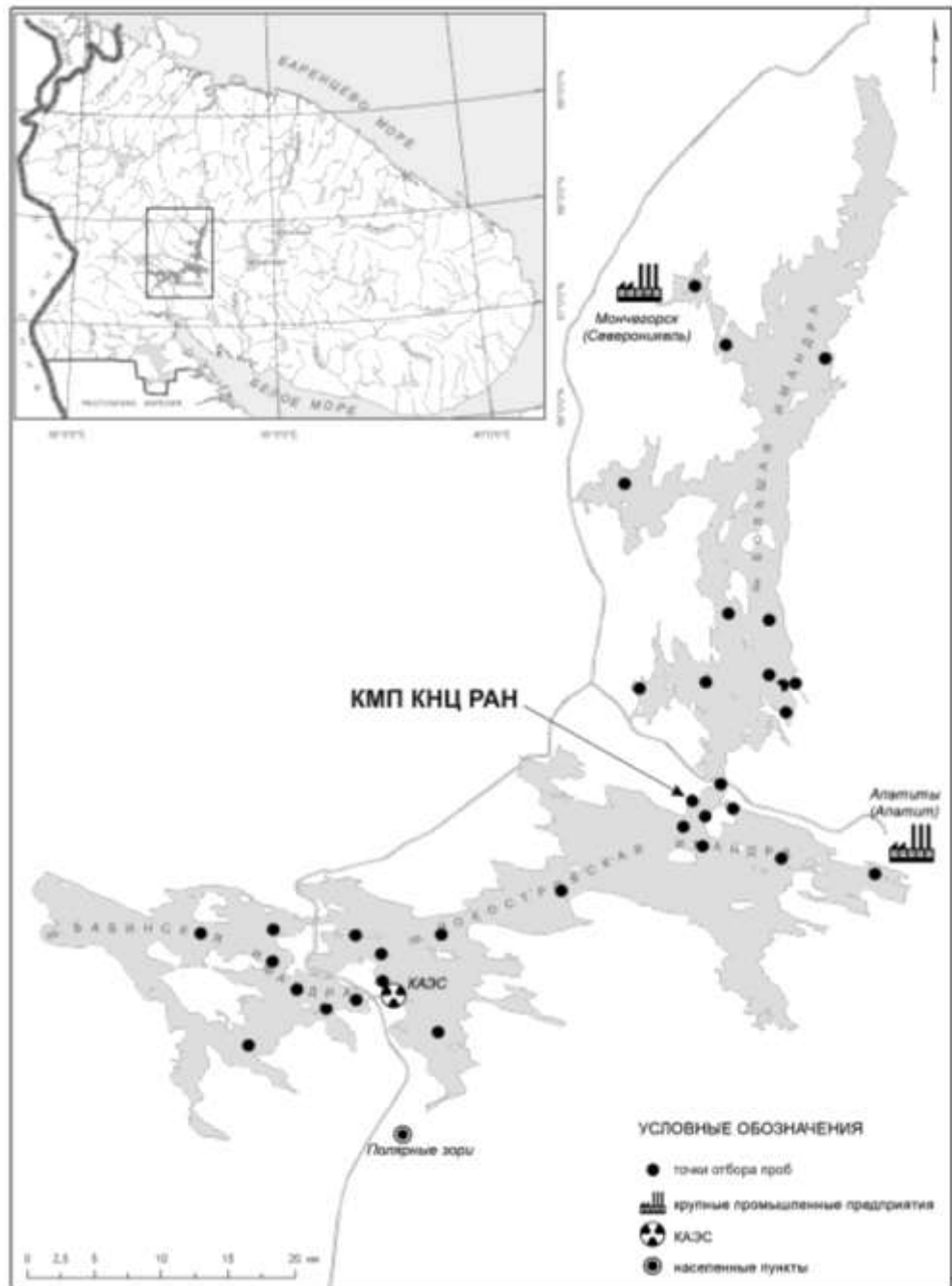


Рис. 1. Карта-схема расположения станций отбора проб фитопланктона (КМП КНЦ РАН – Комплексный мониторинговый полигон Кольского научного центра Российской академии наук).

Камеральная обработка фитопланктона была проведена в камере Нажотта объемом 0.1 мл на световом микроскопе «Motic BA300» с иммерсионным объективом, оснащенного цифровой камерой, при увеличениях от 400 до 1000 раз. Она включала таксономическую идентификацию, подсчет численности и замер индивидуальных объемов клеток водорослей. Определение видового состава проводилось по определителям (Komárek, Anagnostidis, 1989;1998;2005; Царенко, 1990; Белякова и др., 2006; Кондратьева, Коваленко, 1975; Голлербах и др., 1953). Таксономическая принадлежность уточнялась с использованием международной электронной базы данных (Guiry, Guiry, 2016).

Биомасса водорослей вычислялась счетно-объемным методом на основе определения индивидуального объема клеток (или плотных колоний) каждого вида, рассчитанного по формулам объема сходных геометрических фигур (Гусева, 1959; Кузьмин, 1984; Tikkanen, 1986). Для каждого размерного параметра клетки было проведено от 10 до 20 измерений посредством программного обеспечения «Motic image Plus 2.0».

Для определения концентрации хлорофилла «а» пробы воды объемом 1-2 л фильтровали через мембранный фильтр с диаметром пор 0.47 мкм. Экстракцию хлорофиллов проводили раствором ацетона (90%), оптическую плотность экстрактов измеряли на спектрофотометре «Hitachi UV-VIS 181». Концентрацию хлорофилла «а» рассчитывали стандартным методом (Determination., 1966; Jeffrey, Humphrey, 1975).

Оценка трофического статуса в исследованных участках акватории оз. Имандра по содержанию хлорофилла «а» и уровню биомассы фитопланктона была проведена по наиболее приемлемой для северных регионов шкале, представленной в Таблице 1 (Китаев, 1984).

Таблица 1.

Трофическая классификация по С.П. Китаеву (1984)

	Олиго- трофный		Мезо- трофный		Эвтроф- ный		Гипер- эвтрофный
	α	β	α	β	α	β	
Хлорофилл «а», мг/м ³	<1.5	1.5-3	3-6	6-12	12-24	24-48	>48
Биомасса фитопланктон а, г/м ³	<0.5	0.5-1	1-2	2-4	4-8	8-16	>16

Экологическое состояние вод оз. Имандра по показателям планктонных сообществ оценивали на основе индекса сапробности (S) методом Пантле и Букка в модификации Сладечека. (Pantle, Buck, 1955; Сладечек, 1967):

$$S = \frac{\sum (sh)}{\sum h},$$

где S – индекс сапробности вод, h – частота встречаемости вида, а s – его индикаторная значимость, отражающая отношение к степени загрязнения воды. Для расчетов была использована величина индикаторной значимости видов-сапробионтов из обновляемой экологической базы данных (Баринава и др.,

2006). Классификация качества вод согласно ГОСТ 17.1.3.07-82 представлена в таблице 2.

Таблица 2.

Классификация качества вод по индексу сапробности S (ГОСТ 17.1.3.07-82)

Класс качества вод	Степень загрязненности	Индекс сапробности
I	Очень чистые	<1.00
II	Чистые	1.00-1.50
III	Умеренно загрязненные	1.51-2.50
IV	Загрязненные	2.51-3.50
V	Грязные	3.51-4.00
VI	Очень грязные	>4.00

На каждой станции был выполнен отбор воды для анализа химического состава и основных гидрохимических параметров. Работы по отбору и анализу проб воды, а так же хранение, консервация и подготовка проб к анализам и их анализ выполнялись Центром коллективного пользования физико-химических методов анализа ИППЭС КНЦ РАН в соответствии с аттестованными методиками.

Результаты и обсуждение

История исследований водорослевых сообществ оз. Имандра описана авторами (Антропогенные..., 2000; Шаров, 2004; Комулайнен и др., 2006; Яковлев, Кашулин, 2012). Специального изучения цианопрокариот озера не проводилось; как правило, они учитывались в ходе анализа при обработке общих проб водорослей.

Всего в планктоне оз. Имандра за период исследований с 2011 по 2014 гг. было выявлено 39 таксонов цианопрокариот рангом ниже рода в 19 родах (табл. 3). Наиболее богат видами род *Dolichospermum* (8). Типичными представителями цианопрокариот, способных вызывать «цветение», присутствующих в составе планктона в настоящее время являются *Dolichospermum lemmermannii*¹; *Dolichospermum flos-aquae*; *Microcystis aeruginosa*; *Planktothrix agardhii*.

В среднем доля цианопрокариот в фитопланктоне оз. Имандра по численности составляет 11 %, в то время как по биомассе их доля сравнительно невелика – менее 1 % (рис. 2). Распределение цианопрокариот по акватории водоема характеризуется значительной пространственной неоднородностью (рис. 3). В некоторых станциях доля цианей по численности достигала 86 %. Наибольшая их доля по биомассе (до 25 %) оказалась характерна для станций, расположенных в плесе Большая Имандра.

Пространственная неоднородность распределения цианопрокариот по акватории оз. Имандра свидетельствует о широком спектре экологических условий в различных участках водоема. Существенные различия в видовом составе и численности цианей проявляются в зависимости от сроков отбора проб и варьирует в различные годы.

¹ Авторы таксонов приводятся в Табл. 3.

Таблица 3.

Таксономический состав Суанопрокaryota оз. Имандра (2011ю–2014 гг.)

№	Вид
1.	<i>Anabaena catenula</i> (Kütz.) Born. et Flah.
2.	<i>A. subcylindrica</i> Borge
3.	<i>Anabaena</i> sp.
4.	<i>Anathece bachmannii</i> (Komárk.-Legn. G. Cronb.) Komárek et al.
5.	<i>A. minutissima</i> (W. West) Komárek et al.
6.	<i>Aphanizomenon flos-aquae</i> Ralfs ex Born. Flah.
7.	<i>A. gracile</i> (Lemm.) Lemm.
8.	<i>Aphanocapsa delicatissima</i> W. West et G. S. West
9.	<i>A. parasitica</i> (Kütz.) Komárek et Anagn.
10.	<i>Chroococcus giganteus</i> W. West
11.	<i>C. minutus</i> (Kütz.) Näg.
12.	<i>Coelosphaerium kuetzingianum</i> Näg.
13.	<i>Dolichospermum affinis</i> (Lemm.) Wacklin et al.
14.	<i>D. circinale</i> (Rabenh. ex Born. et Flah.) Wacklin et al.
15.	<i>D. ellipsoides</i> (Boloch. ex Voronich.) Wacklin et al.
16.	<i>D. flos-aquae</i> ([Lyngb.] Bréb. ex Born. et Flah.) Wacklin et al.
17.	<i>D. lemmermannii</i> (P. G. Richt.) Wacklin et al.
18.	<i>D. planctonicum</i> (Brunnth.) Wacklin et al.
19.	<i>D. sigmoideum</i> (Nyg.) Wacklin et al.
20.	<i>D. spiroides</i> (Kleb.) Wacklin et al.
21.	<i>Gloeocapsa</i> sp.
22.	<i>Johanseninema constrictum</i> (Szaf.) Hasler et al.
23.	<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gom.) Anagn. et Komárek
24.	<i>Microcystis aeruginosa</i> (Kütz.) Kütz.
25.	<i>M. pulverea</i> (Wood) Forti
26.	<i>M. viridis</i> (A. Braun) Lemm.
27.	<i>Oscillatoria limosa</i> C. Ag. ex Gom.
28.	<i>Oscillatoria</i> sp.
29.	<i>Pseudanabaena frigida</i> (Fritsch) Anagn.
30.	<i>Phormidium incrustatum</i> (Näg.) Gom. ex Gom.
31.	<i>Phormidium</i> sp.
32.	<i>Planktolyngbya limnetica</i> (Lemm.) Komárk.-Legn. et G. Cronb.
33.	<i>Planktothrix agardhii</i> (Gom.) Anagn. et Komárek
34.	<i>P. rubescens</i> (DC ex Gom.) Anagn. et Komárek
35.	<i>Pseudanabaena catenata</i> Laut.
36.	<i>P. galeata</i> Böch.
37.	<i>Snowella lacustris</i> (Chod.) Komárek et Hindák
38.	<i>Trichormus variabilis</i> (Kütz. ex Born. et Flah.) Komárek et Anagn.
39.	<i>Woronichinia compacta</i> (Lemm.) Komárek et Hindák

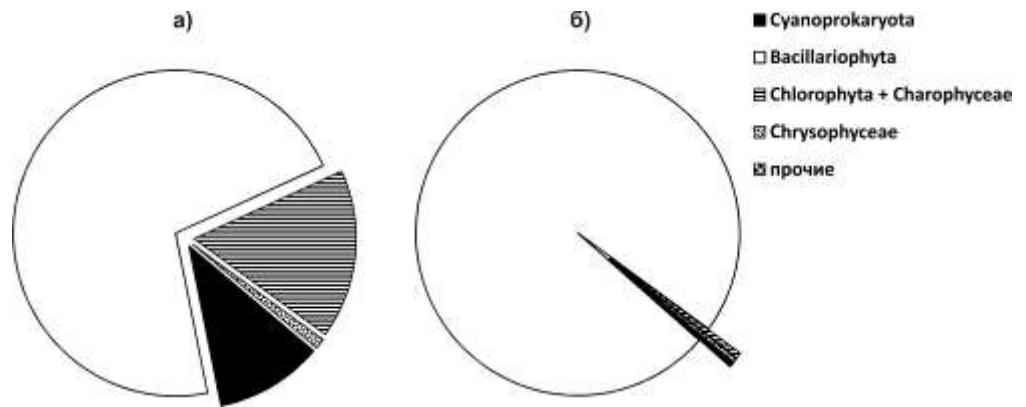


Рис. 2. Соотношение основных таксономических групп фитопланктона оз. Имандра (2011-2014 гг.): а) – по численности; б) – по биомассе.

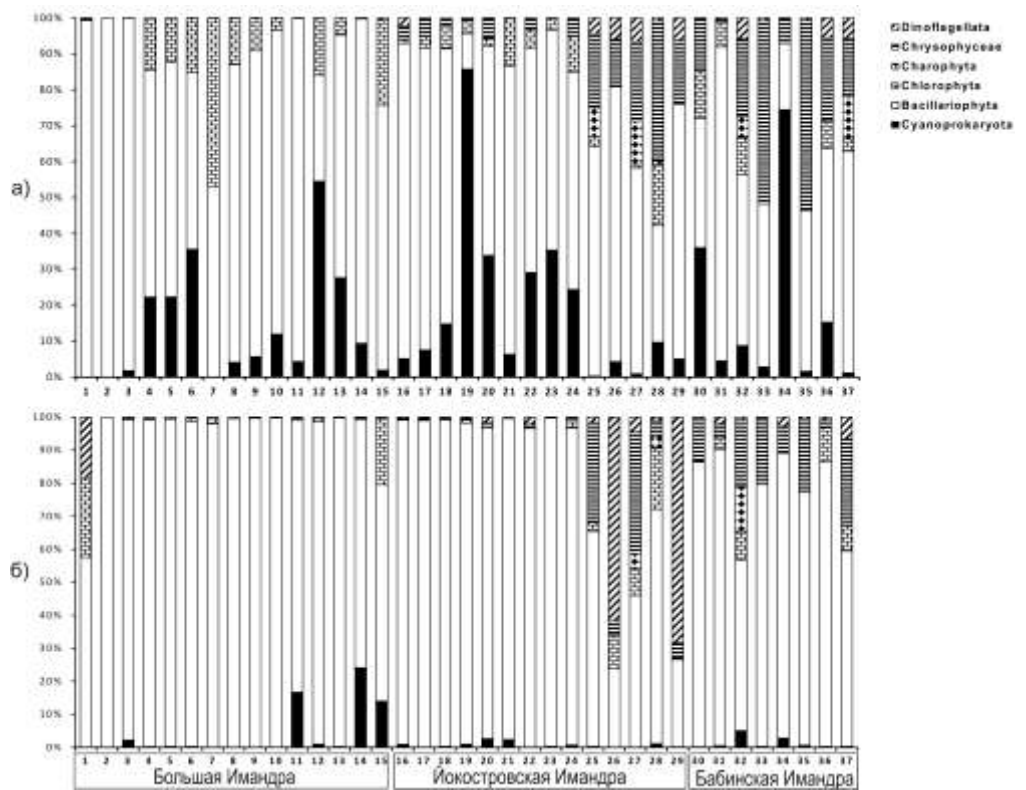


Рис. 3. Соотношение (%) основных таксономических групп фитопланктона в различных участках акватории оз. Имандра в слое воды 0 – 5 м в июле-августе (2011–2013 гг.): а) – по численности; б) – по биомассе.

Сезонные изменения фитопланктона в озере Имандра протекают неодинаково в различных участках акватории. Для южной части плеса Йокостровская Имандра и плеса Бабинская Имандра характерен «классический» сценарий сезонных изменений с выраженным июльским максимумом биомассы (Денисов, Кашулин, 2013). В то же время в северной части плеса Йокостровская Имандра сезонная динамика биомассы фитопланктона носит ряд кардинальных отличий. Различные варианты сезонных изменений биомассы основных таксономических групп фитопланктона за 4 года представлены на рисунке 4.

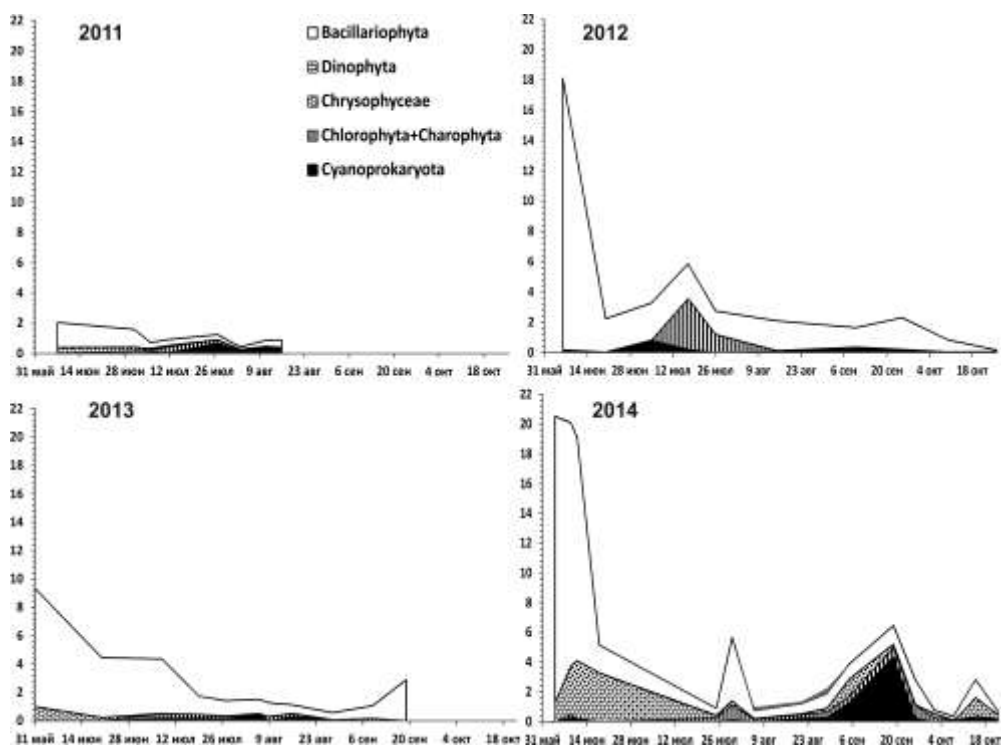


Рис. 4. Сезонная динамика биомассы фитопланктона (г/м^3) северной части плеса Йокостровская Имандра в различные годы.

В начале гидробиологического лета (конец мая – начало июня), начинается бурное развитие диатомового планктона, иногда вместе с хризифитовыми водорослями рода *Dinobryon*. В это время отмечаются максимальные за сезон уровни биомассы (рис. 4). Вклад цианопрокариот в общую биомассу в этот период незначителен, менее 0.1 г/м^3 . В конце июня–начале июля биомасса диатомей снижается, и в составе планктона возрастает доля других групп водорослей, преимущественно, *Chlorophyta*. В этот же период возможно увеличение численности цианопрокариот. Максимальная их доля в составе планктона приходится на период с июля по сентябрь, при этом их биомасса может достигать 4.3 г/м^3 . Таким образом, «классический» июльский максимум биомассы фитопланктона в плесе Йокостровская Имандра оказывается слабо выражен. Характерным также является увеличение биомассы фитопланктона осенью.

Цианопрокариоты могут присутствовать в составе планктона с мая по октябрь, но максимальная их биомасса формируется в период с июня по сентябрь (рис. 5). В 2014 году отмечено увеличение биомассы цианопрокариот во второй половине сентября за счет обильного развития различных видов рода *Dolichospermum* (*Dolichospermum circinale*; *D. planctonicum*; *D. spiroides*; *D. ellipsoides*) и *Anabaena subcylindrica*.

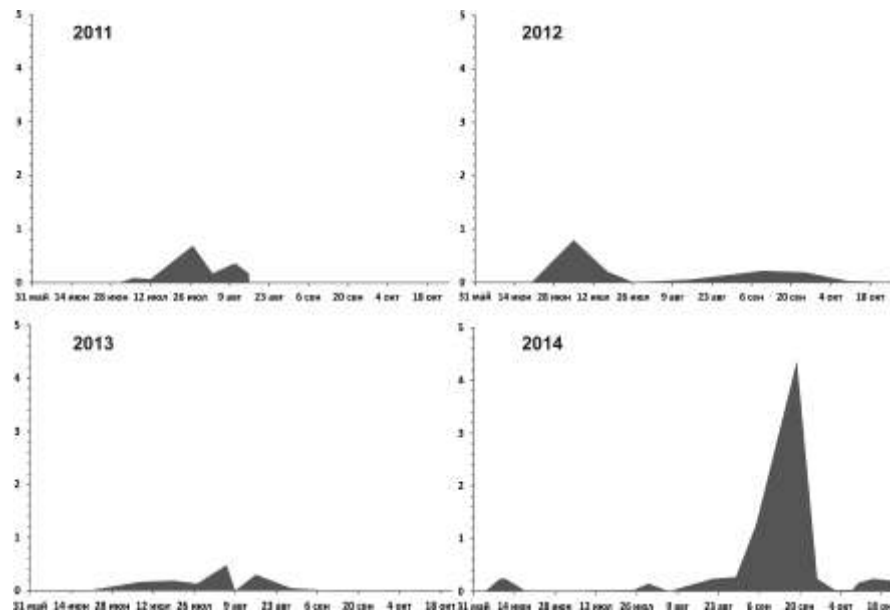


Рис. 5. Сезонная динамика биомассы цианопрокариот (г/м^3) в планктоне северной части плеса Йокостровская Имандра в различные годы.

Эпизодические локальные вспышки массового развития цианопрокариот регулярно с 2006 года наблюдаются в северной части плеса Йокостровская Имандра и южной части плеса Большая Имандр. Впервые «цветение» воды в результате массового развития цианей из родов *Anabaena* и *Anabaenopsis* в поверхностном слое воды некоторых участков плеса Йокостровская Имандра были отмечены еще в 1960 году прошлого века. (Петровская, 1966).

В последние годы «цветение» вызывается массовым развитием *Dolichospermum lemmermannii*, колонии которого формируют пленку и плотные скопления у поверхности воды (рис. 6, а)–в)). Следует отметить, что сезонные максимумы биомассы цианопрокариот практически не связаны с локальными явлениями «цветения». *D. lemmermannii* присутствует в толще воды, но не образует плотных скоплений.

В настоящее время массовое развитие *D. lemmermannii* в водоеме характеризуются рядом специфических черт. Во-первых, зоны «цветения» воды ограничены сравнительно изолированными участками акватории плеса Йокостровская Имандра и южной части плеса Йокостровская Имандра, и не распространяются на открытые водные пространства. Во-вторых, формирование плотных скоплений колоний цианопрокариот отчасти обусловлено легким ветром, направленным в сторону залива, с последующим штилем. В-третьих, явление локального «цветения» не всегда сопровождается высокой долей цианей в составе фитопланктона, развивающегося в толще воды. Вместе с тем в периоды

массового развития цианопрокариот наблюдалась гибель молоди рыб, включая сига, ряпушку, голяна, ерша и окуня. В 2013 году в период «цветения» были отмечены единичные погибшие взрослые особи сига в открытых участках акватории.

Биомасса цианопрокариот в зонах «цветения» достигает 25–31 г/м³, в то время как в открытых участках воды их биомасса находится в пределах 0.1–0.4 г/м³. Периоды «цветения» воды сравнительно непродолжительны, могут наблюдаться в течение 1–3 дней, и в отдельных случаях могут завершиться в течение одного дня. Это возможно при резком усилении ветра или выпадение осадков. В ходе наблюдений было установлено, что формирование пленки из колоний *D. lemmermannii* и фактическое начало «цветения» может быть прервано усилением ветра и интенсивной прибойной деятельностью внутри залива.

Показано, что в ходе массового развития колонии *D. lemmermannii* подвержены быстрому разрушению (лизису) (рис.б., е)), в результате которого после разрушения трихом сохраняются гетероцисты (рис. б., д)) и(или) акинеты (рис. б., г)). Визуально эти процессы можно наблюдать по изменению цвета пленки на поверхности воды: голубоватый оттенок имеет пленка, содержащая, преимущественно, гетероцисты, зеленоваты – акинеты.

Нефиксированные пробы плотных скоплений *D. lemmermannii* полностью разрушаются в течение нескольких часов.

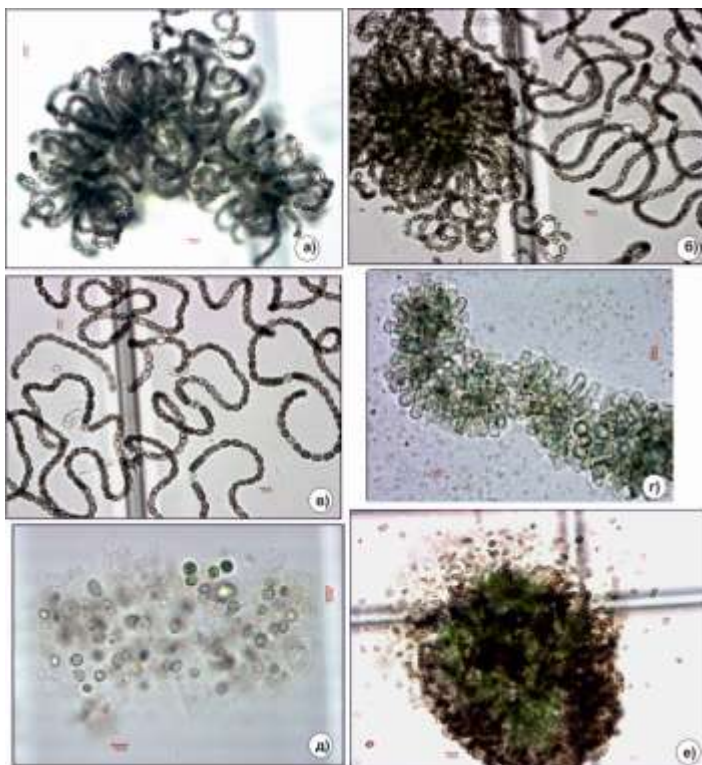


Рис. 6. Вид колоний *Dolichospermum lemmermannii* в период «цветения» воды в оз. Имандра. Начало и максимум: а),б) и в); завершение: г) – разрушение трихом с сохранением акинет, д) – разрушение трихом с сохранением гетероцист, е) – колония в процессе лизиса.

Вопрос о токсичности *D. lemmermannii* в оз. Имандра в настоящее время остается открытым. Гибель рыбы, помимо цианотоксинов, может быть вызвана недостатком кислорода в ходе массового развития и разрушения колоний цианопрокариот, а также механическим воздействием на жабры. Отмечено, что на «стареющих» колониях *D. lemmermannii* поселяются представители *Vorticella*. В то же время, в отдельные годы было отмечено резкое снижение биомассы зоопланктона в период цианопрокариотического «цветения». Таким образом, причины гибели гидробионтов в период массового развития *D. lemmermannii* требуют дополнительных специальных исследований воды и погибших рыб на содержание цианотоксинов.

Причины цианопрокариотического «цветения» воды в оз. Имандра, вероятно, имеют различную природу и являются результатом совместного действия целого комплекса взаимосвязанных факторов. Наиболее значимыми при этом представляются антропогенные факторы. Зоны акватории, где наблюдается «цветение», подвержены долговременному антропогенному эвтрофированию и характеризуются повышенными, по сравнению с условно фоновыми (Романенко и др., 1990), концентрациями биогенов (Табл. 4). Непосредственно в плес Большая Имандра поступают стоки апатитового производства и коммунально-бытовые стоки городов Кировска и Апатиты, содержащие высокие концентрации фосфора и азота, что оказывает стимулирующее влияние на развитие фитопланктона. Цианобактерии способны использовать широкий спектр источников азота, включая аммонийный, концентрации которого в плесах Большая и Йокостровская Имандра значительны. При сравнительно высоком содержании NH_4 в воде, цианеи прекращают использовать нитраты и переключаются на более предпочтительный аммонийный азот (Berg, Sutula, 2015).

Таблица 4.

Содержание биогенных элементов в водах оз. Имандра (2011-2014 гг.)

Плес	$\text{N}_{\text{общ}}$, мкг N/л	$\text{P}_{\text{общ}}$, мкг P/л	NH_4 , мкг N/л	NO_3 , мкг N/л	PO_4 , мкг P/л	Si, мг/л	Общий органический углерод, мгC/л
Большая Имандра	392 (152- 3530)	54 (13- 617)	20 (0- 593)	164 (1- 2950)	8 (0- 470)	0.3 (0- 4.5)	3.6 (2.9-5.3)
Йокостровская Имандра	188 (63- 758)	13 (5- 116)	9 (0- 156)	2 (0- 324)	1 (0- 20)	0.1 (0.1- 0.9)	3.9 (3.4-4.2)
Бабинская Имандра	154 (66- 218)	6 (4- 22)	6 (0- 22)	22 (0- 118)	2 (0- 3)	1.4 (0.9- 1.7)	3.8 (3.1-4.5)

По уровню биомассы и содержанию хлорофилла «а» наиболее благоприятными условиями для развития фитопланктона характеризуется плес Большая Имандра, воды которого соответствуют α -мезотрофному трофическому статусу (табл. 5). При этом индекс видового разнообразия фитопланктона

наиболее высок в плесе Йокостровская Имандра, а видовое богатство и максимальное число видов цианопрокариот, в среднем приходящееся на одну пробу, – в плесе Большая Имандра (табл. 5).

Таким образом, наиболее благоприятные условия для цианопрокариотического «цветения» воды создаются в южной части плеса Большая Имандра и северной часть плеса Йокостровская Имандра (рис. 1), куда с течением через пролив поступают биогенные элементы, и где зафиксированы максимальные значения биомассы фитопланктона и содержания хлорофилла «а».

Использование индекса сапробности *S* (табл. 5) для оценки качества вод оз. Имандра в настоящее время не совсем оправдано, что связано с существенной трансформацией таксономической структуры сообществ фитопланктона в результате токсического действия тяжелых металлов, поступающих в озеро со стоками комбината «Североникель» и апатитового производства, на отдельные чувствительные группы водорослей-сапробионтов (Денисов, 2014). Диапазон рассчитанных индексов сапробности находится в пределах от 1.16 до 1.37, что соответствует II классу качества «Чистые» (ГОСТ 17.1.3.07-82.) (табл. 5). В то же время, показатели интенсивности развития фитопланктона свидетельствуют, что в водоеме выражены процессы эвтрофикации, поэтому индексы сапробности объективно должны быть выше. С другой стороны, низкие индексы *S* показывают отсутствие каких-либо катастрофических последствий для экосистемы оз. Имандра в настоящее время: альгоценозы планктона сохраняют черты олиготрофии, что характерно для субарктических водоемов.

Таблица 5

Некоторые показатели фитопланктона оз. Имандра (2011-2014 гг.):
 Chl«а»–среднее содержание хлорофилла «а»в планктоне; В – средняя биомасса фитопланктона, Н' –индекс видового разнообразия Шеннона-Уивера;
 N_{sp} – среднее число таксонов водорослей в пробе; N_{sp}Суано – среднее число таксонов цианопрокариот в пробе; S – индекс сапробности.

Плес	Chl «а», мг/м ³	В, г/м ³	Н', бит/экз.	N _{sp} , шт.	N _{sp} Суано, шт.	S	Трофический статус вод
Большая Имандра	4.24	2.21	2.24	41	14	1.16	α- мезотрофный
Йокостровская Имандра	2.82	1.42	2.57	38	8	1.37	β- олиготрофный
Бабинская Имандра	2.02	1.01	1.74	52	10	1.31	β- олиготрофный

Среди основных факторов, способствующих массовому развитию цианопрокариот, следует отметить глобальные и региональные климатические изменения, в первую очередь, увеличение температуры воздуха в последние десятилетия и сокращение зимнего сезона (Демин и др., 2015; Демин, 2012). Об интенсификации продукционных процессов в последние годы свидетельствует увеличение максимальных величин биомассы фитопланктона, приходящееся на годы с положительными аномалиями среднегодовой температуры воздуха в

Мурманской области (рис. 7). Биомасса фитопланктона достигает 20 и более $г/м^3$, что соответствует гиперэвтрофному трофическому статусу вод, при этом фоновые значения составляют $< 1 г/м^3$. Несмотря на существенное снижение антропогенной нагрузки биогенными элементами (рис. 7), с 90-х годов XX века по настоящее время, максимальные значения летней биомассы водорослей выросли на порядок, что связано, в первую очередь с кратковременными периодами массового развития диатомовых водорослей и цианопрокариот. Очевидно, решающая роль в этих процессах принадлежит росту числа положительных температурных аномалий, наиболее часто проявляющихся в последние десятилетия, как результат глобальных климатических изменений в Евро-Арктическом регионе. Дальнейшее увеличение температуры может повлечь за собой необратимые последствия в структурно-функциональной организации крупных водных экосистем: удлинение периода цветения потенциально токсических цианопрокариот, сокращение циклов органического вещества, гибель ценных промысловых рыб, ухудшение качества вод озера Имандра и снижение их ресурсного потенциала

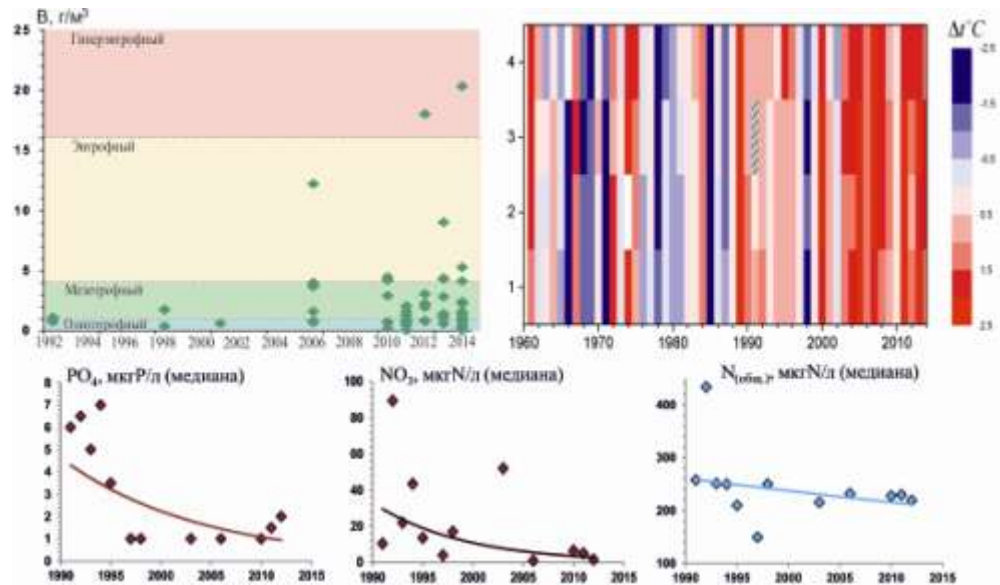


Рис. 7. Увеличение максимальных значений биомассы фитопланктона и трофический статус вод (Китаев, 1984) оз. Имандра (северная часть плеса Йокостровская Имандра) по сравнению с аномалиями среднегодовой температуры воздуха в ряде районов Мурманской области (1– Мурманск, 2– Кандалакша, 3 – Краснощелье, 4 – Пялица) и динамика концентрации биогенных элементов в многолетнем ряду наблюдений.

«Цветение» воды косвенно отражает нарушения в естественно-природных циклах биогенных элементов: за минимально короткий период происходит формирование аномально высокой биомассы цианопрокариот, которая оказывается практически недоступной для более высоких трофических уровней, так как отсутствуют их активные потребители среди представителей

зоопланктона. Это обусловлено чрезмерно высокой концентрацией колоний цианей, локальным изменением гидролого-геохимических свойств воды и, возможно, выделением цианотоксинов. Активное разложение водорослей вызывающих цветение позволяет биогенным элементам вновь переходить в доступные для фитопланктона формы. Таким образом, нарушаются процессы аккумуляции и транспорта биогенных элементов в трофических сетях водоема, блокируется их долговременное исключение из круговорота в долгоживущих организмах бентоса и ихтиофауны. Дополнительным фактором, способствующим трансформации циклов биогенных элементов, служит нарушение гидрологического режима оз. Имандра. Каскад Нивских ГЭС, расположенных на стоке озера, осуществляет регуляцию уровня воды в соответствии с задачами энергетической промышленности. При этом искусственные колебания уровня воды, не синхронизированные с естественной динамикой, привели к существенным нарушениям в функционировании литоральных экосистем, а в некоторых случаях к полному исчезновению литоральных сообществ организмов. Выпадение такого важного структурно-функционального элемента из экосистемы озера привело к редукции аккумуляции биогенных элементов многолетними макрофитами и представителями макрозообентоса, сокращению нерестовых площадей, исчезновению многих литоральных организмов, в том числе и кормовых объектов для ценных представителей ихтиофауны, оказались нарушенными условия для естественного воспроизводства рыб, в первую очередь сиговых и лососевых. Таким образом, постоянное присутствие в воде избытка биогенных элементов составляет базовое условие для инициирования массового развития водорослей и цианопрокариот.

Выводы

1. Всего в планктоне оз. Имандра было выявлено 39 таксонов цианопрокариот рангом ниже рода в 19 родах, наиболее богат видами род *Dolichospermum* (8). Пространственное распределение цианопрокариот по акватории водоема характеризуется значительной неоднородностью, отражающей большую вариабельность условий для развития фитопланктона. Наибольшее количество таксонов цианопрокариот выявлено в плесе Большая Имандра. Массовыми видами являются: *Dolichospermum lemmermannii*; *D. circinale*; *D. planctonicum*; *D. spiroides*; *D. ellipsoides*; *Anabaena subcylindrica*.

2. Доля цианопрокариот в фитопланктоне оз. Имандра невелика, и составляет в среднем 11 % по численности и 1 % по биомассе. В отдельных частях озера она может достигать 86 % по численности и 25 % по биомассе. В среднем, биомасса цианопрокариот в озере невелика – менее 0.1 г/м³.

3. Сезонная динамика биомассы и смена сообществ фитопланктона неодинакова в различных частях акватории водоема. В северной части плеса Йокостровская Имандра отсутствует «классический» летний максимум биомассы, в тоже время за счет обильного развития диатомовых водорослей резко выражен весенний. Цианопрокариоты наиболее обильны во второй половине гидробиологического лета, при этом уровень их максимальной биомассы варьирует год от года в диапазоне от 0.25 до 4.30 г/м³.

4. С 2006 года в отдельных сравнительно изолированных участках акватории северной части плеса Йокостровская Имандра и южной части плеса

Большая Имандра за счет массового развития *Dolichospermum lemmermannii* наблюдается периодическое кратковременное «цветение» воды. В зонах «цветения» биомасса цианей достигает 25–31 г/м³. Эти явления сопровождаются массовой гибелью молоди рыб, преимущественно сиговых. В этой связи актуальными представляются исследования содержания и состава цианотоксинов в воде в эти периоды. Показана определяющая роль метеорологических факторов в развитии процессов «цветения»: штилевые условия и высокие температуры воды способствуют формированию пленки из колоний *Dolichospermum lemmermannii*.

5. Наиболее благоприятные условия для развития процессов «цветения» формируются в северной части плеса Йокостровская Имандра и южной части плеса Большая Имандра, куда с током реки Белая поступает большое количество биогенных элементов (NO₃, PO₄, NH₄) в составе стоков апатитового производства и городов Кировск и Апатиты. В этих участках акватории наиболее активно развивается фитопланктон, что подтверждается сравнительно высокими уровнями биомассы водорослей и содержанием хлорофилла «a».

6. Значимыми факторами, способствующими развитию процессов эвтрофикации оз. Имандра и «цветению» воды, являются глобальные и региональные климатические изменения. Выявлен положительный тренд максимальных значений биомассы фитопланктона, что соответствует увеличению среднегодовой температуры воздуха и сокращению зимнего сезона в последние десятилетия. Несмотря на существенное снижение антропогенной нагрузки биогенными элементами, с 90-х годов XX века по настоящее время максимальные значения летней биомассы фитопланктона выросли на порядок, что ассоциировано, в первую очередь с кратковременными периодами массового развития диатомовых и цианопрокариот.

7. Очевидно, цианопрокариотическое «цветение» является результатом нарушения циклов биогенных элементов в экосистеме оз. Имандра, что определяется их быстрым оборотом в системе «вода – цианопрокариоты». В отсутствие активных массовых потребителей колоний *Dolichospermum lemmermannii*, их быстрый лизис ведет к повторному возвращению биогенных элементов в доступную форму. Нарушение гидрологического режима и резкие искусственные колебания уровня воды привели к деградации литоральных экосистем, сформированных сообществами макрофитов и макрозообентосом, что препятствует долговременной аккумуляции биогенных элементов в трофических сетях. Избыток биогенных элементов в воде создает потенциальную угрозу для интенсификации массового развития цианопрокариот и расширения зон «цветения» на другие участки акватории.

Благодарности

Авторы выражают благодарность научному сотруднику Полярного геофизического института КНЦ РАН В.И. Демину за консультации в области современных глобальных и региональных климатических изменений.

Литература

- Антропогенные модификации экосистемы озера Имандра. *Моисеенко Т.И., Даувальтер В.А., Лукин А.А. и др.* М.: Наука, 2002. – 403 с.
- Барينوва С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В.* Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив, PiliesStudio. 2006. 498 с.
- Барينوва С.С., Медведева Л.А.* Атлас водорослей-индикаторов сапробности (российский Дальний Восток). Владивосток: Дальнаука, 1996. С. 364.
- Белякова Р.Н., Волошко Л.Н., Гаврилова О.В., Гогорев Р.М., Макарова И.В., Окологдов Ю.Б., Рудина Л.А.* Водоросли, вызывающие «цветение» водоемов Северо-Запада России/ М.: ТНИ КМК, 2006. – 367 с.
- Волошко Л.Н., Сафронова Т.В.* Цианобактериальные «цветения» в Финском заливе Балтийского моря // Астраханский вестник экологического образования. 2015 а. № 2 (32). С. 65 – 73.
- Голлербах М. М., Косинская Е. К., Полянский В. И.* Определить пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Синезеленые водоросли. М.: 1953. 651 с.
- ГОСТ 17.1.3.07-82. Правила контроля качества воды водоемов и водотоков. С. 74-81.
- Гусева К.А.* К методике учета фитопланктона // Тр. Ин-та биологии водохранилищ. Л., 1959. Т.2. С. 44-51.
- Даувальтер В. А., Каиулин Н. А.* Долговременные изменения химического состава донных отложений озера Имандра в зоне влияния стоков Кольской атомной электростанции //Труды Кольского НЦ РАН «Прикладная экология Севера». 3/2013(16). С 6-35.
- Денисов Д.Б.* Экологические особенности водорослевых сообществ Кольского Севера: современные сукцессии. Тезисы докладов IV Международной конференции «Актуальные проблемы современной альгологии» (Киев, 23-25 мая 2012 г.). Киев, 2012. С. 91.
- Денисов Д.Б.* Явления массового развития водорослей в разнотипных пресноводных водоемах Кольского полуострова как результат глобальных преобразований окружающей среды. «Глобальные климатические процессы и их влияние на экосистемы арктических и субарктических регионов»: Тез. Докл. Междунар. Науч. Конф. (г. Мурманск, 9-11 ноября 2011 г.) Изд-во Кольского НЦ РАН, 2011. С. 45 – 47.
- Денисов Д.Б.* Экологические особенности водорослевых сообществ разнотипных субарктических водоемов // Вестник КНЦ, № 1. 2010. С. 48 – 56.
- Денисов Д.Б., Каиулин Н.А.* Современное состояние водорослевых сообществ планктона в зоне влияния Кольской АЭС (оз. Имандра) // Труды КНЦ РАН: прикладная экология Севера, № 3. Апатиты, 2013. С. 68–94.
- Денисов Д.Б.* Водорослевые сообщества разнотипных малых рек Кольского Севера. // Материалы лекций II Всероссийской школы-конференции " Экосистемы малых рек: биоразнообразие, экология, охрана " 18-22 ноября 2014 г. Том II, Ярославль: «Филигрань», 2014. С. 119-122.
- Демин В.И., Анциферова А.Р., Мокротоварова О.И.* Изменения температуры воздуха в Мурманске с начала XIXвека // Вестник Кольского НЦ РАН, №1(20), 2015 г. С. 113-125.
- Демин В.И.* Основные климатические тенденции на Кольском полуострове за период инструментальных метеорологических наблюдений // Труды

Кольского науч. центра РАН. «Прикладная экология Севера». 2012. 2 (9). Апатиты, 2012. С. 98–110.

Кацулин Н.А., Даувальтер В.А., Денисов Д.Б., Валькова С.А., Вандыш О.И., Терентьев П.М., Кацулин А.Н. Некоторые аспекты современного состояния пресноводных ресурсов Мурманской области // Вестник МГТУ, том 16, №1, 2013 г. С. 98-107.

Колмаков В.И. Токсичное «цветение» воды континентальных водоемов: глобальная опасность и методы ликвидации. // Электронные курсы СФУ. 2006, <http://www.study.sfu-kras.ru/mod/resource/view.php?id=1691>.

Комулайнен С.Ф., Антипина Г.С., Вислянская И.Г., Иешко Т.А., Лак Г.Ц., Чекрыжева Т.А., Шаров А.Н., Шелехова Т.С. Библиография работ по водорослям Европейского Севера России (Республика Карелия, Мурманская область). Петрозаводск. Карельский научный центр РАН, 2006. 67 с.

Кондратьева Н. В., Коваленко О. В. Краткий определитель видов токсических синезеленых водорослей. Киев, 1975. 63 с.

Китаев С.П. Экологические основы биопродуктивности озер разных природных зон. Москва: «Наука», 1984. 204 с.

Кузьмин Г.В. Таблицы для вычисления биомассы водорослей. Магадан, 1984. 48 с.

Моисеенко Т.И., Шаров А.Н. Модификации водных экосистем в период и после снижения антропогенного загрязнения // Доклады академии наук, 2011, том 441, № 3, с. 1–4.

Патова Е.Н. Цианопрокариоты, вызывающие «цветение» воды в Харбейских озерах Большеземельской тундры // Журнал Сибирского федерального университета. Серия: Биология. 2014. Т. 7. № 3. С. 282-290.

Петровская М.В. Характеристика зоопланктона озер Мурманской области // Рыбы Мурманской области. Мурманск, 1966. С. 84-90.

Романенко В.Д., Оксюк О.П., Жукинский В.Н., Стольберг Ф.В., Лаврик В.И. Экологическая оценка воздействия гидротехнического строительства на водные объекты. Киев, 1990. Наукова Думка: 256 с.

Руководство по гидробиологическому мониторингу пресноводных экосистем. – С.-Пб.: Гидрометеиздат, 1992. 320 с.

Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений / отв. ред. В.А. Абакумов и др. СПб.: Гидрометеиздат, 1992. 318 с.

Сладечек В. Общая биологическая схема качества воды. Санитарная и техническая гидробиология. М.: Наука, 1967. С. 26-31.

Шаров А.Н. Структура фитопланктона водоемов Крайнего Севера в условиях техногенного загрязнения: автореф. дис. канд. биол. наук. СПб., 2000. 23 с.

Шаров А.Н. Фитопланктон водоемов Кольского полуострова. Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2004. 113 с.

Царенко П.М. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев, 1990. 208 с.

Яковлев В.А., Кацулин Н.А. Об истории начальных этапов лимнологических исследований на Кольском Севере // Вестник Кольского научного центра РАН. Апатиты, 2012. №4(11). С. 117–139.

Berg M., Sutula M. Factors affecting the growth of cyanobacteria with special emphasis on the Sacramento-San Joaquin Delta. Southern California Coastal Water Research Project, Technical Report 869. August 2015. 100 p.

Elliott J.A. Is the future blue-green? A review of the current model predictions of how climate change could affect pelagic freshwater cyanobacteria // *Water research*, 2012. Vol. 46. P. 1364 – 1371.

Ernst B., Hoeger S.J., O'Brien E., Dietrich D.R. Abundance and toxicity of *Planktothrix rubescens* in the pre-alpine Lake Ammersee, Germany. *Harmful Algae*, 8. 2009. P. 329-342.

Determination of photosynthetic pigments in sea-water / Rep. of SCOP-UNESCO Working Group 17. Paris, UNESCO, 1966. P 9-18.

Guiry M.D., Guiry, G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, 2016. <http://www.algaebase.org>.

Jeffrey W., Humphrey G. New spectrophotometric equations for determining chlorophylls A, B, C and O₂ in higher plants, algae and natural phytoplankton // *Biochem. Physiol.* 1975. Vol. 167. P. 191-194.

Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of Cyanophytes 4 – Nostocales // *Algological Studies*, 1989. Vol. 56. P. 247–345.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/1, Gustav Fischer, Jena-Stuttgart-Lübeck-Ulm, 1998. 548 pp.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota 2. Teil/ 2nd part: Oscillatoriales. Süßwasserflora von Mitteleuropa 19/2, Elsevier/Spektrum, Heidelberg, 2005. 759 pp.

Paerl H.W., Paul V.J. Climate change: Links to global expansion of harmful cyanobacteria // *Water research*, 2012. Vol. 46. P. 1349 – 1363.

Pantle R., Buck H. Die biologische Überwachung der Gewässer und die Darstellung der Ergebnisse. Gas- und Wasserfach. 1955. 604 pp.

Shannon C.E., Weaver W. *The Mathematical Theory of Communication*. Urbana: Univ. Illinois Press, 1949. 117 p.

Tikkanen T. Kasviplanctonopas. Suomen Luonnonsuojelun Tuki Oy. Helsinki, 1986. 279 p.

Дата поступления: 19.10.2016

Сведения об авторах

Денисов Дмитрий Борисович

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, Апатиты, denisow@iner.ksc.ru.

Кашулин Николай Александрович

доктор биологических наук, заместитель директора Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, Апатиты, nikolay@iner.ksc.ru.

УДК 574.5 (58)

К. К. Горин¹, В. Н. Никитина², Р. Н. Белякова³

¹*Дворец детского (юношеского) творчества Выборгского района Санкт-Петербурга, Санкт-Петербург*

²*Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург*

³*Ботанический институт им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург*

СТРУКТУРНЫЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЦИАНОПРОКАРИОТ НЕКОТОРЫХ ПРИБРЕЖНЫХ БИОТОПОВ НЕВСКОЙ ГУБЫ ФИНСКОГО ЗАЛИВА БАЛТИЙСКОГО МОРЯ

Аннотация. Выявлен видовой состав бентосных и планктонных цианопрокариот некоторых прибрежных биотопов Невской губы, проведён подробный экологический анализ. Отмечены возбудители «цветения» воды, а также токсичные и потенциально токсичные виды. Проанализированы данные сезонной динамики видовой разнообразия, показателей численности и биомассы цианопрокариот в период с сентября 2013 г. по октябрь 2014 г.

Ключевые слова: цианопрокариоты, прибрежные биотопы, токсичные виды, возбудители «цветения» воды, Невская губа, Балтийское море.

K. K. Gorin, V. N. Nikitina, R. N. Beljakova CYANOPROKARYOTA STRUCTURAL FEATURES OF SEVERAL COASTAL HABITATS OF THE NEVA BAY, THE GULF OF FINLAND, BALTIC SEA

Abstract. The species of benthic and planktonic Cyanoprocaryotes at some coastal habitats of the Neva bay were identified, and detailed ecological analysis was performed. Species, which cause algal blooms, as well as toxic and potentially toxic species were identified. Seasonal dynamics of Cyanoprocaryotes species, their abundance and biomass were analyzed during period from September 2013 till October 2014.

Key words: cyanoprocaryotes, coastal habitats, toxic species, activators of algae bloom, Neva bay, Baltic Sea.

Введение

Невская губа – самый восточный район Финского залива Балтийского моря; с востока губа ограничена островами дельты Невы, западная её граница проходит по комплексу защитных сооружений Санкт-Петербурга от наводнений (КЗС). Таким образом, этот водоём располагается в границах города Санкт-Петербурга и испытывает на себе комплексное воздействие со стороны его инфраструктуры, в частности, от морского порта, водного транспорта, намыва грунтов, строительства западного скоростного диаметра (ЗСД), бытовых и промышленных сточных вод, поступающих с водосбора. Первыми на подобные воздействия реагируют сообщества бентосных и планктонных водорослей. Так, в последние десятилетия в акватории Невской губы периодически регистрируются случаи «цветений» цианопрокариот, связанных с эвтрофированием данного водоёма (Волошко, Сафронова, 2015.). Несмотря на важную роль, которую цианопрокариоты играют в экосистемах Балтийского

региона, сведений о видовом составе, структуре и динамике цианопрокариот в прибрежьях Невской губы на данный момент немного. Регулярные исследования оценки состояния водоёмов с помощью планктонных водорослей, проводятся в центральной части водоёма с конца 70-х годов прошлого века (Ланге, 2006, Никулина, 2008), а сведения о видовом составе бентосных цианопрокариот ограничиваются всего несколькими публикациями (Вислоух, 1913; Никулина, Анохина, 1987; Губелит, 2006).

Цель данной работы – выявить структурные особенности сообществ цианопрокариот в прибрежных биотопах Невской губы.

Материалы и методы

На первом этапе работы материал отбирали в сентябре 2010 и 2012 г. в прибрежной зоне заказника «Северное побережье Невской губы». Позднее, к изначальному месту сбора проб добавили станции в устье Большой Невки и на юге Невской губы (рис. 1), сборы проб производились в период с сентября по ноябрь 2013 г., с мая по июль 2014 г., и в октябре 2014 г.

За период исследования было отобрано 75 проб водорослей, из которых 12 количественных, 9 качественных планктонных проб и 54 пробы бентоса, представленного обрастаниями макрофитов, твёрдых субстратов, пробами грунта и макроскопическими колониями цианопрокариот.

Отбор планктонных качественных проб производили с помощью планктонной сети Апштейна (капроновое сито № 77). Количественные пробы отбирали в полиэтиленовые ёмкости объёмом 1 л, фиксировали и концентрировали после 30 дневного отстаивания.

Анализ количественных планктонных проб проводили с помощью камеры Нажотта объёмом 0.02 см³. Каждую пробу просматривали в четырёх повторностях. Определение биомассы производили при помощи счетно-объёмного метода (путём приравнивания к геометрической фигуре) (Водоросли..., 1989). Нитчатые мелкоклеточные цианопрокариоты обрабатывали по рекомендациям HELCOM (Baltic..., 1988), согласно которым 100 мкм длины нити/трихома приравнивалось к условной счетной единице.

Эпифитные и эпилитные водоросли собирали путём соскабливания скальпелем и дальнейшего их помещения в контейнер с фиксатором. Образцы грунта отбирали со дна в пластиковые ёмкости для проб, которые сразу после этого закрывали на той же глубине с целью предотвращения попадания в них водорослей из планктона. Макроскопические колонии цианопрокариот аккуратно снимали с субстрата и помещали в сосуд с водой из исследуемого водоёма.

Пробы фиксировали 4%-ным раствором формальдегида.

Во второй период исследования (2013-2014 гг.) на станциях измеряли температуру воды (табл. 1). Данные о температуре воздуха взяты с официального метеорологического сервиса Gismeteo.ru.

Для идентификации водорослей использованы определители и монографии (Голлербах и др., 1953; Беякова и др., 2006; Komárek, Anagnostidis, 1997, 2005; Komárek, 2013; Joosten, 2006; Plinski, Komárek, 2007).

Видовой список цианопрокариот составляли согласно системе J. Komárek, K. Anagnostidis (Komárek, Anagnostidis, 1997, 2005; Komárek, 2013).



Рис. 1. Расположение станций в прибрежной зоне Невской губы (2013-2014 г.): 1 – заказник «Северное побережье Невской губы»; 2 – парк «300-летия Санкт-Петербурга»; 3 – западный берег Крестовского острова; 4 – устье реки Красненькой; 5 – пляж у жилого района «Балтийская жемчужина».

Таблица 1

Температура воздуха и воды в период с сентября 2013 по июль 2014 г. в местах отбора проб.

Заказник «Северное побережье Невской губы»							
Дата	14.09.13	6.10.13	24.11.13	17.05.14	19.06.14	8.07.14	17.10.14
t воздуха, °C	+18.0	+10.0	+3.0	+20.0	+17.0	+27.0	0.0
t воды, °C	-	-	-	+6.0	+18.0	+26.0	+1.5
Устье Большой Невки							
Дата	14.09.13	6.10.13	24.11.13	17.05.14	19.06.14	8.07.14	17.10.14
t воздуха, °C	+18.0	+10.0	+3.0	+20.0	+17.0	+27.0	0.0
t воды, °C	-	-	-	+6.0	+18.0	+19.5	+5.0
Юг Невской губы							
Дата				17.05.14		8.07.14	3.10.14
t воздуха, °C	-	-	-	+20.0	-	+27.0	+6.0
t воды, °C	-	-	-	+12.0	-	+25.0	+11.0

Экологические характеристики видов выявляли по материалам публикаций Бариновой и др. (2006), Бариновой (2011). Помимо них использовали галобные характеристики, разработанные Р. Н. Беляковой (неопубл. данные).

Характеристики токсичности и потенциальной токсичности цианопрокариот, а также их способности вызывать «цветение» взяты из работ Р. Н. Беляковой с соавт. (Белякова и др., 2006) и Л. Н. Волошко, Т. В. Сафорновой (2015.).

Для оценки видового разнообразия использовали индекс полидоминантности Симпсона (Simpson, 1949: цит. по: География..., 2002).

Результаты и обсуждение

Таксономический и экологический состав цианопрокариот. За весь период исследования был выявлен 91 вид цианопрокариот из 3 порядков. Таксономическим разнообразием отличался порядок Chroococcales – 34 вида из 16 родов, Oscillatoriales – 30 видов из 11 родов, Nostocales – 27 видов из 14 родов. Наибольшим числом видов представлены роды: *Anabaena* – 9 видов, *Phormidium* – 8 видов, *Aphanocapsa* – 7 видов, *Chroococcus* – 6 видов, роды *Merismopedia* и *Oscillatoria* содержали по 4 вида; *Microcystis*, *Pseudanabaena*, *Leptolyngbya*, *Aulosira* по 3 вида; *Gomphosphaeria*, *Woronichinia*, *Limnothrix*, *Lyngbya*, *Planktolyngbya*, *Spirulina*, *Nostoc* по 2 вида, остальные – по одному.

Экологический анализ видового состава цианопрокариот показал преобладание бентосных форм над планктонными (46 и 29 видов, соответственно). Среди бентосных цианопрокариот было отмечено 23 вторично планктонных вида, развивающихся в прикрепленном состоянии и впоследствии отрывающихся от субстрата.

Уточнены экологические характеристики некоторых бентосных цианопрокариот по отношению к субстрату. Больше всего видов было приурочено исключительно к рыхлым субстратам (эпипелон) – 28 видов. Только на растениях и других цианопрокариотах было выявлено 16 видов-эпифитов. 9 видов показали более широкую экологическую пластичность и встречались одновременно в пробах эпипелона и эпифитона. Исключительно на твердых субстратах (камни) зарегистрировано 10 видов. Обнаружено 2 вида, встречавшихся как в эпифитоне, так и в эпипелоне (*Merismopedia punctata* Meyen, *Snowella lacustris* (Chod.) Komár. et Hind.). Лишь 2 вида произрастали на всех исследованных типах субстрата – это *Leptolyngbya* cf. *angustissima* (W. West et G.S.West) Anagn. et Komár. и *Phormidium granulatum* (Gardn.) Anagn. Всего один вид был обнаружен одновременно на рыхлых и твердых субстратах – это *Oscillatoria limosa* C. Ag. ex Gom.

Помимо бентосных цианопрокариот, в донных сообществах было встречено 18 планктонных видов. Большинство из них обнаружено в пробах, отобранных с рыхлых грунтов, на которые при воздействии прибойных течений часто могут оседать водоросли из планктона.

По отношению к солености воды 28 обнаруженных видов являются пресноводными, 26 – пресноводно-солонатоводными, 3 – солонатоводными, 2 – эвригаллиными. Для 32 видов галобные характеристики не установлены. Преобладание пресноводных и пресноводно-солонатовых видов обусловлено низкими показателями солёности в водоёме (не более 1‰) (Шишкин, 1988). Присутствие солонатоводных видов обычно для эстуариев крупных рек,

поскольку, вследствие перемешивания воды и действия течений, показатели солёности не остаются стабильными (Экосистема..., 2008).

47 видов являются индикаторами сапробности. Среди них 12 видов олиго-бета-мезосапробов, 8 бета-олигосапробов, 7 бета-мезосапробов, 4 олигосапроба, по 3 бета-альфа-мезосапроба, олиго-альфа-мезосапроба, ксено-бета-мезосапроба, по 2 альфа-мезосапроба и бета-полисапроба и по одному полисапробу, ксеносапробу, альфа-бета-мезосапробу. (Sládeček, 1973; Унифицированные..., 1975; Барина и др., 2006; Барина, 2011).

Цианопрокариоты, способные вызывать «цветение» воды и продуцировать токсины. Проведённый анализ литературных данных показал, что 7 обнаруженных видов являются возбудителями «цветения» воды, 3 из них могут сопутствовать массовому развитию других цианопрокариот. Также 3 вида не отмечаются в литературе как возбудители «цветения», но сопутствуют массовому развитию других цианопрокариот из родов *Microcystis*, *Planktothrix* и *Planktolyngbya* (Водоросли..., 2006).

Цианопрокариоты – возбудители «цветения» встречались на протяжении всего периода исследования за исключением сентября 2013 г. (табл. 2).

Таблица 2

Наличие видов – потенциальных возбудителей «цветения» воды в обследованных прибрежных зонах за время проведения исследования

Вид/месяц	IX 2010	IX 2011	X 2013	V 2014	VI 2014	VII 2014	X 2014
«Северное побережье Невской губы»							
<i>Aphanocapsa incerta</i> (Lemm.) Cronb.		+	–	–	+	+	–
<i>Microcystis</i> cf. <i>novacekii</i> (Komár.) Comp.	–		–	–	–	+	–
<i>Woronichinia naegeliana</i> (Ung.) Elenk.	+	+	–	–	–	–	–
<i>Phormidium granulatum</i> (Gardn.) Anagn.	+	–	+	–	–	–	–
<i>Dolichospermum lemmermannii</i> (Richt.) Wacklin et al.	+	–	–	–	–	–	–
Устье Большой Невки							
<i>Aphanocapsa incerta</i>	–	–	–	–	+	+	–
<i>Phormidium granulatum</i>	–	–	+	+	–	+	–
Юг Невской губы							
<i>Aphanocapsa holsatica</i> (Lemm.) Cronb. et Komár.	–	–	–	–	–	–	+
<i>Planktothrix agardhii</i> (Gom.) Anagn. et Komár.	–	–	–	–	–	+	–

Примечание «+» – наличие вида; V – май, VI – июнь, VII – июль, IX – сентябрь, X – октябрь.

При массовом развитии цианопрокариоты способны продуцировать токсины, опасные не только для обитателей водных экосистем, но и для человека. В ходе исследования было обнаружено 2 вида, ранее зарегистрированные как продуценты гепатотоксинов в пределах акватории Невской губы: это *Planktothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Komár. (Волошко, Сафронова, 2015) и *Nostoc pruniforme* C. Ag. ex Born. et Flah. (неопубл. данные Р. Н. Беляковой). Помимо них, 2 обнаруженных вида являются потенциально токсичными для человека за счёт способности некоторых популяций синтезировать гепатотоксины (*Woronichinia naegeliana* (Ung.) Elenk.), нейро- и гепатотоксины (*Dolichospermum lemmermannii* (Richt.) Wacklin et al.). Вид *Coelosphaerium* cf. *kuetzingianum* Näg. оказывает токсическое действие на нервные, опорно-двигательные, пищеварительные, дыхательные, сердечно-сосудистые и выделительные системы ряда сельскохозяйственных животных и водоплавающих птиц. *Microcystis wesenbergii* (Komár.) Komár. потенциально токсичен для молоди рыб и беспозвоночных (Горюнова, Дёмина, 1974). Перечисленные токсичные виды водорослей за исключением последнего и *Nostoc pruniforme* могут быть возбудителями «цветения» воды.

Наличие в видовом составе токсичных и потенциально токсичных цианопрокариот было характерно для планктона прибрежной зоны заказника «Северное побережье Невской губы» в осенний период с 2010 по 2012 гг. (от 1 до 4 видов). За 2013-2014 годы, лишь один токсичный вид – *Planktothrix agardhii* – был встречен в планктоне прибрежья пляжа у жилого квартала «Балтийская жемчужина» в июле.

Сезонная динамика видового состава и разнообразия планктона цианопрокариот в период с октября 2013 по июль 2014 г. Для видового состава цианопрокариот прибрежного планктона северной и восточной части Невской губы было отмечено преобладание хроококковых при участии представителей других порядков. Отличительной особенностью южных биотопов стало почти полное преобладание осцилляториевых цианопрокариот.

На всех станциях отбора проб характеристики видового богатства и разнообразия не были стабильными. Регистрировалось от 1 до 6 видов, причём в течении вегетационного периода наблюдалась почти постоянная смена доминантов по численности. Исключением был *Aphanocapsa incerta* (Lemm.) G. Stopb., сохранивший своё значение в устье Большой Невки в летние месяцы (табл. 2).

Значения индекса Симпсона были невысоки и варьировали от 1 до 2.2. Пики разнообразия цианопрокариот отмечены в осенние и летние месяцы в заказнике «Северное побережье Невской губы» и устье Большой Невки (табл. 3). В майских и июльских пробах прибрежного планктона в южной части водоёма этот показатель оставался стабильно высоким, что возможно связано с наличием постоянных источников техногенного загрязнения (Иванюкович, Зеленковский, 2015).

Сезонная динамика численности прибрежного планктона цианопрокариот в период с октября 2013 по июль 2014 г. Во время проведения исследования ни разу не было зафиксировано массового развития цианопрокариот, и показатель их численности был сравнительно невысок (табл. 4).

Таблица 3

Характеристики видового разнообразия планктона цианопрокариот в районах исследования в период с октября 2013 по июль 2014 г.

Дата отбора проб	Видовое богатство	Значения индекса Симпсона	Доминирующий вид
Заказник «Северное побережье Невской губы»			
6.X.13	4	2.2	<i>Mycrocystis pulverea</i> (Wood) Forti
24.XI.13	1	1.0	<i>Aphanocapsa incerta</i> (Lemm.) Cronb
17.V.14	4	1.3	<i>Woronichinia compacta</i> (Lemm.) Komár. et Hind.
19.VI.14.	2	1.9	<i>Pseudanabaena galeata</i> Böcher
8.VII.14	6	2.1	<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauv.
Устье Большой Невки			
6.X.13	3	1.2	<i>Mycrocystis pulverea</i>
24.XI.13	3	2.2	<i>Limnothrix planctonica</i> (Wolosz.) Meffert
17.-V.14	1	1.3	<i>Chroococcus minimus</i> (Keissler) Lemm.
19.VI.14.	2	2.2	<i>Aphanocapsa incerta</i>
9.VII.14	2	1.9	<i>Aphanocapsa incerta</i>
Юг Невской губы			
20.V.14	6	2.22	<i>Pseudanabaena galeata</i>
9.VII.14	5	2.21	<i>Merismopedia glauca</i> (Ehrenb.) Näg.

С октября 2013 по июль 2014 г. цианопрокариоты являлись структурообразующей группой в планктонных альгоценозах прибрежья заказника «Северное побережье Невской губы», за исключением июня, когда наблюдался спад численности представителей всех групп водорослей. Тогда же наблюдалось слабо выраженное доминирование зелёных водоросли (3500 сч. ед./л) за счёт видов *Ankistrodesmus* sp. и *Scenedesmus* sp. Преобладание в течение периода наблюдений цианопрокариот в этом районе связано с благоприятными условиями хорошо прогреваемых заросших макрофитами мелководных участков прибрежья.

В районе устья большой Невки по численности, в основном, преобладали диатомовые водоросли, а цианопрокариоты чаще всего занимали субдоминантное положение.

В период с октября по ноябрь наблюдалось снижение численности диатомовых водорослей (с 65500 до 38000 сч. ед./л) и увеличение численности цианопрокариот (с 19030 до 23390 сч. ед./л), что возможно связано с увеличением количества органических веществ в устье Невы о котором можно судить по сапробным характеристикам преобладающих по численности видов цианопрокариот – индикаторов β-мезосапробной зоны.

В мае роль цианопрокариот в прибрежье устья большой Невки была незначительна и полностью формировалась за счёт вида *Chroococcus minimus* численностью 6500 сч. ед./л. Доминировали диатомовые водоросли *Aulacoseira italica* (336500 сч. ед./л) и *Asterionella* sp. (29000 сч. ед./л). Массовое развитие диатомовых водорослей обычно для весеннего и осеннего периодов в Ладожском озере, воды которого выносятся через Неву в Финский залив (Никулина, Анохина, 1987).

В июне значение численности цианопрокариот выросло, и они заняли лидирующее положение по сравнению с другими отделами водорослей.

Доминировал *Aphanocapsa*. cf. *incerta* (50000 сч. ед./л) при субдоминировании диатомовой водоросли *Aulacoseira islandica* (40000 сч. ед./л).

В июле численность водорослей упала, и позицию доминантов по численности снова заняли диатомовые. Однако значения численности для последних и цианопрокариот стали минимальными за весь период исследования (12666 и 2622 сч. ед./л, соответственно).

Невысокие показатели численности планктонных цианопрокариот связаны с наиболее низкими температурами воды в этом районе (табл. 1.), неблагоприятными для развития этих организмов. Кроме того, перемываемые течениями песчаные грунты не способствуют развитию на дне вторично планктонных видов, которые зачастую вносят большой вклад в этот показатель.

На станциях, расположенных на юге Невской губы, численность цианопрокариот в мае и июле в планктоне варьировала от 26000 до 53500 сч. ед./л (табл.4), соответственно. В обоих месяцах цианопрокариоты определяли структуру планктонных альгоценозов, преобладая над водорослями из других отделов по численности. В мае в устье реки Красненькой доминировал представитель диатомовых – *Navicula* sp. (13000 сч. ед./л). Субдоминантное положение занимали *Pseudanabaena galeata* (10190 сч. ед./л) и *Planktolyngbya limnetica* (7630 сч. ед./л). Низкие значения численности планктонных водорослей в устье реки Красненькой связаны с преобладанием крупных нитчатых цианопрокариот. Наряду с этим, в пробах зарегистрировано большое количество взвеси, уменьшающей прозрачность воды.

В июле в районе пляжа у жилого квартала «Балтийская жемчужина» численность цианопрокариот выросла в 2 раза по сравнению с данными, полученными в мае. Доминировал вторично планктонный вид цианопрокариот *Merismopedia glauca* (24000 сч. ед./л). В состав субдоминантного комплекса входили виды *Phormidium tergestinum* (12700 сч. ед./л) и диатомовая *Aulacoseira islandica* (12000 сч. ед./л).

Таблица 4

Сезонная динамика численности и биомассы цианопрокариот в районах исследования в период с октября 2013 по июль 2014 г.

Дата отбора проб	Численность (сч. ед./л)	Биомасса (мкг/ л)
Заказник «Северное побережье Невской губы»		
6.X.13	61550	2.800
24.XI.13	22500	0.026
17.V.14	118860	4.400
19.VI.14.	2370	0.083
8.VII.14	99405	2.200
Устье Большой Невки		
6.X.13	19030	0.051
24.XI.13	23390	2.990
17.–V.14	6500	0.003
19.VI.14.	50800	0.200
9.VII.14	2622	0.480
Юг Невской губы		
20.V.14	26000	15.600
9.VII.14	53500	19.600

Сезонная динамика биомассы прибрежного планктона цианопрокариот в период с октября 2013 по июль 2014 г. В прибрежье заказника «Северное побережье Невской губы» значение биомассы варьировало от 0.07 до 4.41 мкг/л (табл. 4). В октябре данный показатель составлял 2.8 мкг/л, в первую очередь, за счёт значительного преобладания вида *Planktolyngbya limnetica* (2.66 мкг/л). К ноябрю данный показатель достиг минимума за весь период исследования и составил 0.03 мкг/л, при наличии единственного вида цианопрокариот – *Aphanocapsa incerta*. В мае пик биомассы (4.4 мкг/л) был сформирован четырьмя видами цианопрокариот, среди которых доминировал *Woronichinia compacta* (4.04 мкг/л). В июне наблюдался спад показателя до 0.08 мкг/л, а в июле восстановление его до 2.2 мкг/л. В первом случае определяющее значение играл вид *Aulosira planctonica* (0.07 мкг/л), а во втором – *Synechocystis aquatilis* (1.59 мкг/л). В общем, показатели биомассы соответствуют данным по численности и естественно меняются в зависимости от температурных условий в данном районе. Исключение составляют данные за июнь и июль 2014 г., когда планктонные альгоценозы практически исчезли, что находится в полном соответствии с показателями численности.

Данные со станций, располагавшихся в устье Большой Невки, не показали высоких значений биомассы (от 0.003 до 3 мкг/л) (табл. 4). В октябре основную роль в формировании биомассы играл вторично планктонный вид *Merismopedia glauca* (0.03 мкг/л) при общей биомассе 0.05 мкг/л. К ноябрю (при интенсивном перемешивании вод) данный показатель вырос в 50 раз и составил 3 мкг/л. В формировании биомассы определяющую роль играл вид *Limnothrix planctonica* (2.2 мкг/л). В период с мая по июль происходил постепенный рост биомассы от 0.003 до 0.48 мкг/л. Сначала значения биомассы цианопрокариот формировались за счёт 1 вида – *Chroococcus minimus* (0.003 мкг/л), затем в июне их количество выросло до 2, и на первое место вновь вышел *Limnothrix planctonica* (0.14 мкг/л). В июле доминирующее положение занял *Phormidium granulatum* (0.47 мкг/л).

В динамике биомассы цианопрокариот в районе устья Большой Невки можно отметить две основные особенности: значительный рост показателя в ноябре и закономерное увеличение его в весенние и летние месяцы с ростом температуры воды.

Самые высокие значения биомассы цианопрокариот наблюдались на юге Невской губы (от 15.8 в мае до 19.6 мкг/л в июле) (табл. 4). Весной в устье реки Красненькой доминировал *Oscillatoria* sp. – 11,5 мкг/л. В июле в прибрежье пляжа в районе жилого квартала «Балтийская жемчужина» преобладал *Phormidium* sp. – 12.652 мкг/л. Возрастание биомассы цианопрокариот естественно в летний период и связано с увеличением температуры воды. Характерной особенностью показателя биомассы цианопрокариот на станциях, расположенных на юге Невской губы, можно назвать более высокие значения относительно других районов исследования, что связано с преобладанием крупноклеточных форм цианопрокариот.

Сезонная динамика видового состава бентосных цианопрокариот в период с сентября 2013 по октябрь 2014 г. Прибрежная зона заказника «Северное побережье Невской губы» отличалась наиболее высокими показателями видового богатства по сравнению с остальными станциями. Максимальное количество видов цианопрокариот было выявлено в сентябре 2013 г. (рис. 2) – 22 вида из трёх порядков с преобладающим количеством

представителей Chroococcales. В октябре 2013 г. количество видов снизилось до четырёх, причём можно отметить исчезновение представителей преобладающего в прошлом месяце порядка. Так же, как и в сентябре, встречались 2 вида из порядка Oscillatoriales: *Phormidium granulatum*, *Leptolyngbya* cf. *angustissima*. Из порядка Nostocales появились 2 новых вида: *Hapalosiphon pumilus* Kirch. ex Born et Flah., *Nostoc paludosum* Kütz. ex Born et Flah. С мая по октябрь 2014 г. наблюдалось доминирование хроококковых, которые в мае были представлены 5 видами. Из ностоковых обнаружено 4 вида, из осцилляториевых один. *Leptolyngbya* cf. *angustissima* в большей или меньшей степени встречался на протяжении всего периода исследования, то есть являлся постоянным компонентом альгоценозов. В июне количество видов выросло до 12, но произошла смена руководящего комплекса видов. Сохранилось лишь присутствие *Anabaena* sp. и *Aulosira laxa* Kirchn. ex Born. et Flah. В июле количество видов упало до 10, а видовой состав сменился практически полностью (за исключением двух вышеназванных видов). Для октябрьского бентоса в 2014 г. был характерен крайне бедный видовой состав (4 вида). Как и в прошлые месяцы отмечалась смена видового состава, при этом в цианоценозах: *A. laxa* и *Aphanocapsa* cf. *grevillei* (Hass.) Rabenh. продолжали вегетировать.

Биотопы в районе устья Большой Невки отличались наиболее низким видовым богатством бентосных цианопрокариот от 0 (октябрь 2014 г.) до 4 видов (сентябрь 2013 и май 2014 г.) (рис. 2). Такие значения объясняются неблагоприятными условиями для развития бентосных цианопрокариот: отсутствие макрофитов как субстрата, наличие песчаных грунтов, перемываемых течениями. В сентябре было обнаружено всего 4 вида, 2 из которых являются представителями порядка Chroococcales (*Merismopedia tenuissima* Lemm., *Merismopedia marssonii* Lemm.), а 2 порядка Oscillatoriales (*Phormidium granulatum*, *Leptolyngbya* cf. *angustissima*). Последние, стали единственными представителями цианопрокариот в октябре. В мае количество видов вновь возросло до четырёх, однако видовой комплекс меняется. Постоянным компонентом остаётся лишь *Phormidium granulatum*. Преобладают представители порядка Oscillatoriales (3 вида), из ностоковых обнаружен лишь один вид. В июне число видов падает до 2 встреченных лишь единично: *Anabaena* sp. и *Phormidium tergestinum*, последний встречался ранее в мае. В июле происходит полная смена видов и снижение их числа до трёх. Комплекс видов представлен: *Merismopedia punctata*, *Chroococcus minimus* и *Limnothrix mirabilis* (Böcher) Anagn. В октябре 2014 г. цианопрокариот в бентосе не было обнаружено.

Станции на юге Невской губы отличались средними показателями видового богатства: от 1 до 7 видов (рис. 2). Больше всего видов цианопрокариот было обнаружено на твёрдых субстратах в устье реки Красненькой в мае, причём все виды являлись представителями порядка Oscillatoriales, характеризующимися высокими показателями индекса сапробности, что связано с высокой степенью органического загрязнения данного биотопа. В июле в прибрежье пляжа у квартала «Балтийская жемчужина» был обнаружен всего один вид: *Phormidium aerugineo-coeruleum* (Gom.) Anagn. et Komár. Далее в позднелетний и раннеосенний период наблюдалось увеличение видового богатства цианопрокариот до 3 видов с доминированием осцилляториевых.

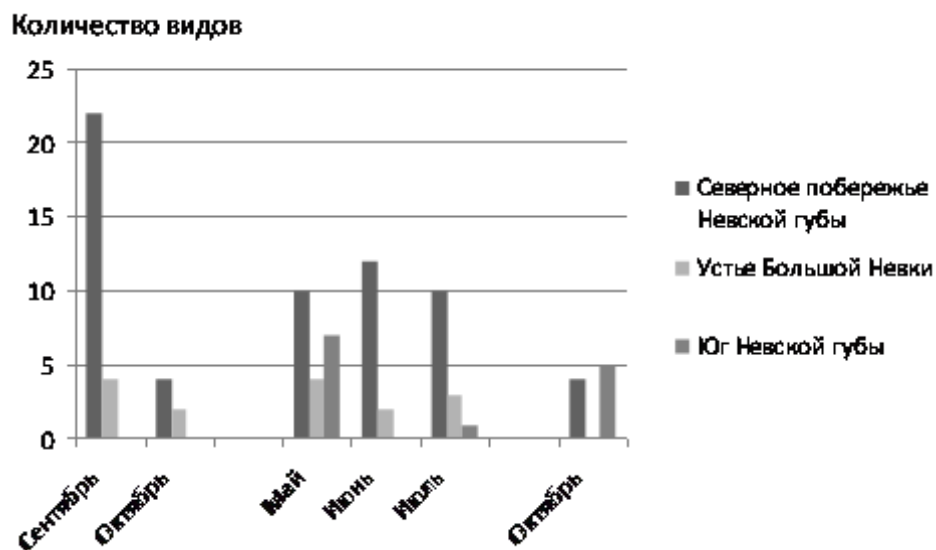


Рис. 2. Сезонная динамика видового богатства цианопрокариот в период с сентября 2013 по октябрь 2014 г.

Сезонная динамика видового разнообразия для бентосных цианопрокариот в период с сентября 2013 по октябрь 2014 г. В прибрежной зоне заказника «Северное побережье Невской губы» индекс Симпсона менялся от 4.34 до 11 (рис. 3). С сентября по октябрь наблюдался рост данного показателя с 6.66 до 11, несмотря на снижение видового богатства. В период с мая по июль видовое разнообразие менялось, так же как и видовое богатство. Летний пик разнообразия был характерен для июня (5.5). В октябре 2014 г. индекс Симпсона вырос до 9. Судя по складывающейся динамике, для разнообразия цианопрокариот в этом районе нельзя выделить определённых критических периодов.

Минимальные и максимальные значения индекса Симпсона были характерны для устья Большой Невки (рис. 3), где показатели менялись довольно резко. Зафиксированные в сентябре самые высокие значения индекса Симпсона – 16.6, к октябрю упали до 1. В мае индекс разнообразия соответствовал 6.66, а к июню снова упал до минимума. В июле значения индекса снова были невысоки, но выросли до 2. В октябре 2014 г. цианопрокариоты полностью отсутствовали. Критические значения, выявленные в октябре и июне, предположительно связаны со сменой руководящего комплекса видов.

Для юга Невской губы, были характерны средние значения индекса Симпсона (рис. 3) (май – 8.33, июль – 1, октябрь – 9.). В мае в устье реки Красненькой видовое разнообразие формировалось за счёт осцилляториевых, образующих маты на твёрдых субстратах. Несмотря на высокую загрязнённость данного района (Иванюкович, Зеленковский, 2015) это местообитание можно назвать стабильным для цианопрокариот. В районе жилого квартала «Балтийская жемчужина», показатели индекса Симпсона не оставались постоянными и менялись от 1 в июле до 9 в октябре 2014 г.

Значение индекса Симпсона

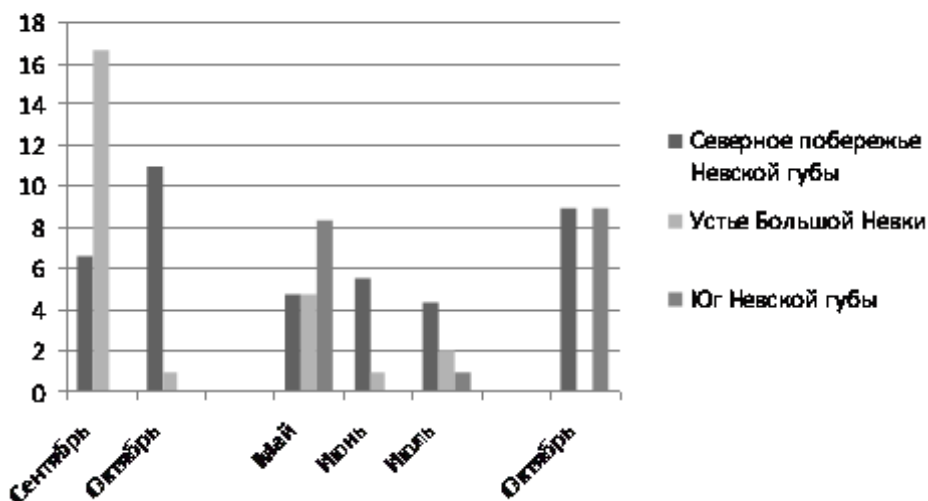


Рис. 3. Сезонная динамика индекса Симпсона для цианопрокариот в период с сентября 2013 по октябрь 2014 г.

Выводы

Обнаружен 91 вид Cyanoprokaryota из 41 рода и 3 порядков. Наибольшим числом видов и родов представлен порядок Chroococcales.

Проведенный экологический анализ видового состава цианопрокариот показал преобладание бентосных, пресноводных и пресноводно-солонатоводных форм, индикаторов олиго-бета-мезосапробной, бета-олигосапробной, бета-мезосапробной зон самоочищения воды.

Зарегистрировано 2 вида, ранее проявившие себя как токсичные в пределах Невской губы, и 4 потенциально токсичных. Как возбудители «цветения» воды могут себя проявлять 4 из 6 обнаруженных потенциально токсичных видов.

Для обследованных прибрежных планктонных сообществ Невской губы характерны регулярные смены преобладающего комплекса видов в течение вегетационного периода и низкие показатели видового разнообразия. Наиболее высокими значениями численности цианопрокариот за период исследования отличалось побережье заказника «Северное побережье Невской губы» (до 118860 сч. ед./л). Максимальные показатели биомассы цианопрокариот зафиксированы на юге Невской губы в мае и июле 2014 г. (15.8 и 19.6 мкг/л, соответственно);

Для бентосных сообществ цианопрокариот характерны регулярные смены значительной части преобладающего комплекса видов в течение вегетационного сезона. Наиболее устойчивыми по показателям видового разнообразия бентосных цианопрокариот в период исследования можно считать обследованные прибрежные биотопы северного и южного побережья Невской губы. Экологические условия биотопов устья Большой Невки были наименее благоприятны для развития бентосных сообществ цианопрокариот.

Литература

Баринова С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив, Pilies Studio, 2006. 498 с.

Баринова С.С. Интегральные методы выделения мониторинговых групп и таксонов водорослей // Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. Екатеринбург, 2011. С. 258-270.

Белякова Р.Н., Волошко Л.Н. и др. Водоросли, вызывающие «цветение» водоемов Северо-Запада России. М., Товарищество научных изданий КМК, 2006. 367 с.

Вислоух С.М. Краткий отчет о биологических исследованиях Невской губы в 1911–1912 гг. СПб., 1913. 98 с.

Водоросли. Справочник / под ред. С.П. Вассера, Н.В. Кондратьевой и др. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.

Волошко Л.Н., Сафронова Т.В. Цианобактериальные цветения в Финском заливе Балтийского моря // Астраханский вестник экологического образования, 2 (32). 2015. С. 65–73.

География и мониторинг биоразнообразия / под ред. Н.С. Касимова и др. М., Издательство НУМЦ, 2002. 432 с.

Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. Синезеленые водоросли. М., «Советская наука», 1953. 651с.

Горюнова С.В., Дёмина Н.С. Водоросли – продуценты токсических веществ. М., Наука, 1974. 256 с.

Губелит Ю.И. Фитоперифитон эстуария реки Невы // Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы. СПб., М., Товарищество научных изданий КМК, 2006. С. 96–104.

Иванюкович Г.А., Зеленковский П.С. Выделение участков локального загрязнения при экогеохимическом мониторинге городских территорий // Вестник СПбГУ. Сер. 7. Вып. 7. 2015. С. 155–129.

Ланге Е.К. Анализ структурных показателей позднего фитопланктона Невской губы за 90-летний период // Экологические аспекты воздействия гидростроительства на биоту акватории восточной части Финского залива. СПб., ФГНУ ГосНиОРХ, 2006. Т. 1. 2006. С. 146–231.

Никулина В.Н., Анохина Л.Е. Флористический состав планктона и перифитона. Невская губа // Гидробиологические исследования. Л., Наука, 1987. С 14–20.

Никулина В.Н. Фитопланктон эстуария реки Невы // Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы. СПб., М., Товарищество научных изданий КМК, 2008. С. 24–38.

Унифицированные методы исследования качества вод. Ч. 3. Методы биологического анализа вод. М.: Изд-во СЭВ, 1976. 185 с.

Шишкин Б.А. Современное состояние экосистемы Невской губы и восточной части Финского залива. Исследование водной экосистемы Ладожского озера – р. Нева – Невская губа и восточная часть Финского залива // Труды ГГИ, Вып. 1. Л., Гидрометеиздат, 1988. С. 89–96.

Экосистема эстуария реки Невы: биологическое разнообразие и экологические проблемы / под ред. А.Ф. Алимова, С.М. Голубкова. СПб., М., Товарищество научных изданий КМК, 2008. 477 с.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. 1. Teil. Part: Chroococcales. Berlin: Spektrum, 1998. 548 p.

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. 2. Teil. Part: Oscillatoriales. Berlin: Spektrum, 2005. 759 p.

Komárek J., Cyanoprokaryota. 3. Teil. 3rd part: Heterocytous genera. Berlin: Springer Spektrum, 2013. 1133 p.

Sládeček V. System of water quality from the biological point of view. *Ergebn. Limnol.* Н. 7. Arch. Hydrobiol. Beiheft. 7, 1973. P. 1-218.

Plinski M., Komárek J. Sinice – Cyanobakterie (Cyanoprokaryota). Gdańsk, Wydawnictwo Uniwersytetu Gdańskiego, 2007. 172 s.

Baltic Marine Environmental Protection Commission. Helsinki Commission. Guidelines for the Baltic Monitoring Programme for the Third Stage; Part. D. Biological Determinands // *Baltic Sea Environment Proceedings* 1988. N. 27. 164 p.

Дата поступления: 4.10.16

Сведения об авторах

Горин Кирилл Константинович

педагог дополнительного образования, методист Дворца Детского (Юношеского) Творчества Выборгского района Санкт-Петербурга, Санкт-Петербург, lordspg@yandex.ru.

Никитина Валентина Николаевна

доктор биологических наук, старший преподаватель кафедры прикладной экологии Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург, botsadspbg@yandex.ru.

Белякова Раиса Николаевна

кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, raisa_beljakova@mail.ru.

УДК 573.7

О. А. Кузнецова¹, В. Н. Никитина¹, К. В. Сазанова^{1,2}, Д. Ю. Власов^{1,2}

¹Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург

²Ботанический институт им. В.Л. Комарова Российской академии наук

РОЛЬ ЦИАНОПРОКАРИОТ В ФОРМИРОВАНИИ БИОПЛЕНОК НА ПОВЕРХНОСТИ МРАМОРА В КАРЬЕРЕ «РУСКЕАЛА»

Аннотация. Впервые проведено изучение и сравнение различных типов биообрастаний мрамора карьера «Рускеала» по изменению видового состава цианопрокариот, а также их жизненных форм и экологических характеристик. В результате проведенных обследований на поверхности мрамора из рускеальского карьера было выявлено четыре основных типа наслоений, из которых самым разнообразным по видовому составу является первый тип: слизистая, пигментированная сросшаяся с камнем плёнка. Первый тип наслоений является наиболее широко представленным жизненными формами цианопрокариот. В качестве доминанта биопленок определен вид *Calothrix parietina* Thur. ex Born. et Flah. Потенциально этот вид является одним из активных агентов биодеструкции каменных поверхностей карьера «Рускеала».

Ключевые слова: цианопрокариоты, биопленки, литобионтные сообщества, биодеструкция, мрамор.

O. A. Kuznetsova, V. N. Nikitina, K. V. Sazanova, D. Yu. Vlasov CYANOPROKARYOTA ROLE IN BIOFILMS FORMATION ON THE SURFACE OF MARBLE IN THE "RUSKEALA" QUARRY

Abstract. The study and comparison of different biofilm types in the marble quarry "Ruskeala" have been carried out for the first time. Change the species composition of cyanoprokaryota, their life forms and environmental performance also have been investigated. Four basic types of biofilms on the surface of the marble quarry Ruskeala have been identified. The first type (mucous, pigmented fused with the rock biofilm) is the most diverse in species composition, and the most widely represented cyanoprokaryota life forms. *Calothrix parietina* have been determined as the dominant species of the biofilms. Potentially, this species is one of the active agents of biodeterioration of the stone surfaces in the "Ruskeala" quarry.

Key words: cyanoprokaryota, biofilms, lithobiotic community, biodeterioration, marble.

Введение

Деятельность микроорганизмов является ключевым фактором процессов трансформации поверхностного слоя горных пород и первичного почвообразования. Рост микроорганизмов на поверхности горных пород, как правило, происходит в биоплёнках. В их состав, кроме самих микроорганизмов (водоросли, бактерии, грибы, лишайники, простейшие), входят внеклеточные вещества – продукты жизнедеятельности микробного сообщества (Berdoulay, Salvado 2009). Данные вещества изменяют физико-химические свойства поверхности каменистого субстрата, что способствует биохимическому

выветриванию минералов и горных пород. В широком смысле под биоплёнками понимаются сообщества микроорганизмов, объединенных за счёт внеклеточных полимеров, выполняющих защитную, адгезивную и интегрирующую функции (Hall-Stoodley et al., 2004). Цианопрокариоты являются одним из основных компонентов литобионтных биопленок, а также сообщества почвенных микроорганизмов. Они способны колонизировать открытые поверхности горных пород в условиях различной освещенности. Актуальность выбранной темы связана с фундаментальной ролью цианопрокариот в заселении минерального субстрата, его выветривании и, следовательно, в почвообразовательных процессах. Осуществляя фотосинтез и накапливая биомассу, цианопрокариоты обогащают субстрат органическим веществом, а за счет азотфиксации создают благоприятные условия для развития растений.

Целью нашей работы являлось изучение и сравнение различных типов биообрастаний мрамора по изменению видового состава цианопрокариот, а также их жизненных форм и экологических характеристик.

Материалы и методы

Для исследования был выбран карьер «Рускеала» в Северном Приладожье (Республика Карелия, недалеко от города Сортавала), где добывался мрамор для строительства известных архитектурных сооружений Санкт-Петербурга (61°56'45"N с.ш., 30°34'49"E в.д.). В настоящее время карьер представляет собой памятник горного дела, который носит название "Мраморные ломки Рускеала XVII – начала XX вв.". Данная территория обследована впервые и подходит для изучения обрастаний природного мрамора на участках, различающихся по своим характеристикам (пещеры, штольни, открытые пространства). Здесь можно проследить различные стадии биологической колонизации карбонатной породы (от зачаточных биопленок до формирования первичной и настоящей почвы с травянистой и древесной растительностью). В нашу задачу входило изучение состава цианопрокариот в различных типах биообрастаний мрамора.

Сбор проб проводился в стерильные конические пробирки с винтовой крышкой, а также в стерильные контейнеры объемом до 120 мл. Для идентификации цианопрокариот проводили прямое микроскопирование проб после их отстаивания в дистиллированной воде на протяжении недели. Идентификация видов проводилась с использованием световой микроскопии (микроскоп Leica DM 1000). Для определения видового состава цианопрокариот использовали определители (Голлербах и др., 1953; rek, Anagnostidis, 1998, 2005). Верификацию видов в соответствии с современной номенклатурой проводили с использованием электронной базы данных (Guiry, Guiry, 2016).

Результаты и обсуждение

В результате проведенных исследований на мраморе карьера «Рускеала» выявлено 19 видов цианопрокариот, относящихся к 4 порядкам, 8 семействам и 11 родам (таблица 1).

Из 4 порядков порядок *Chroococcales* представлен наибольшим количеством семейств (3), родов (4) и видов (10). Из 8 семейств наиболее широко представлены видами сем. *Chroococcaceae* и сем. *Microcystaceae*. Самым разнообразным в видовом отношении и по частоте встречаемости является род *Gloeocapsa*, в составе которого отмечено 4 вида (немногим более 21%

разнообразия выявленных цианопрокариот). Рода *Chroococcus* и *Phormidium* включают по 3 вида, что составляет по 16% выявленного разнообразия. В пробах литобионных биопленок были также представлены следующие рода: *Anabaena*, *Eucapsis*, *Calothrix*, *Gloeocapsopsis*, *Gloeothese*, *Leptolyngbya*, *Phormidium*, *Synechocystis*. Полученные данные указывают на значительное разнообразие цианобактерий в литобионных биопленках на мраморе рускеальского карьера, которое превосходит разнообразие цианопрокариот на схожих субстратах в городской среде.

Таблица 1

Таксономический список цианопрокариот, найденных на поверхности мрамора в карьере «Рускеала»

Порядок	Семейство	Род	Таксон
<i>Chroococcales</i>	<i>Aphanothecaceae</i>	<i>Gloeothese</i>	<i>Gloeothese palea</i> (Kütz.) Rabenh.
		<i>Gloeothese</i>	<i>Gloeothese</i> sp.
	<i>Chroococcaceae</i>	<i>Chroococcus</i>	<i>Chroococcus minor</i> (Kütz.) Näg.
		<i>Chroococcus</i>	<i>Chroococcus minutus</i> (Kütz.) Näg.
		<i>Chroococcus</i>	<i>Chroococcus turgidus</i> (Kütz.) Näg.
		<i>Gloeocapsopsis</i>	<i>Gloeocapsopsis magma</i> (Bréb.) Kom. et Anagn.
	<i>Microcystaceae</i>	<i>Gloeocapsa</i>	<i>Gloeocapsa alpina</i> Näg. emend Brand
		<i>Gloeocapsa</i>	<i>Gloeocapsa compacta</i> Kütz.
		<i>Gloeocapsa</i>	<i>Gloeocapsa punctata</i> Näg. ampl. Hollerb.
		<i>Gloeocapsa</i>	<i>Gloeocapsa</i> sp.
<i>Nostocales</i>	<i>Nostocaceae</i>	<i>Anabaena</i>	<i>Anabaena</i> sp.
	<i>Rivulariaceae</i>	<i>Calothrix</i>	<i>Calothrix parietina</i> Thur. ex Born. & Flah.
<i>Oscillatoriales</i>	<i>Oscillatoriaceae</i>	<i>Phormidium</i>	<i>Phormidium papyraceum</i> (Ag.) Gom.
		<i>Phormidium</i>	<i>Phormidium tergestinum</i> (Rabenh. ex Gom.) Anagn. et Kom.
		<i>Phormidium</i>	<i>Phormidium puteale</i> (Montagne ex Gom.) Anagn. et Kom.
<i>Synechococcales</i>	<i>Leptolyngbyaceae</i>	<i>Leptolyngbya</i>	<i>Leptolyngbya foveolarum</i> (Rabenh. ex Gom.) Anagn. et Kom.
		<i>Merismopediaceae</i>	<i>Eucapsis</i>
	<i>Merismopediaceae</i>	<i>Synechocystis</i>	<i>Synechocystis aquatilis</i> Sauv.
		<i>Synechocystis</i>	<i>Synechocystis minuscula</i> Woronich.

В результате проведенных обследований на поверхности мрамора из рускеальского карьера было выявлено четыре основных типа наслоений: I – слизистая, пигментированная сросшаяся с камнем плёнка, преимущественно зеленовато-оливкового цвета; II – тёмные наслоения, плотно прилегающие к поверхности камня; III – мягкие наслоения первичной почвы, легко отделяющиеся от поверхности камня, локально присутствуют мхи и лишайники; IV – первичная почва с развитым моховым покровом. Сравнивая четыре типа биопленок, можно сказать, что самым разнообразным по видовому составу является первый тип. Среди видов представлены все выявленные жизненные формы почвенных водорослей. Дальнейшее снижение количества видов, начиная со II-го типа биопленок, скорее

всего связано с бóльшим развитием микромицетов и угнетением цианопрокариот. Из жизненных форм во втором типа биопленок не представлена Ch-форма. Тонкий первичный почвоподобный слой (III тип) является подходящим для развития цианопрокариот С-формы и Р-формы, всего в таком типе биопленок идентифицировано 4 таксона цианопрокариот. Лишь один вид *Synechocystis aquatilis* Sauv. был выявлен в первичной почве с развитым моховым покровом и относится к Ch-форме. Скорее всего, это связано с переходным состоянием субстрата: не является характерным для литофильных местообитаний и еще недостаточно сформирован для геофитона.

Таблица 2

Сравнение типов биопленок по видовому составу цианопрокариот, их жизненным формам и сапробной характеристике

Таксон	Характеристика биопленки				Жизненная форма	Сапробная характеристика
	I	II	III	IV		
<i>Anabaena</i> sp.	+	+	–	–	С	–
<i>Eucapsis</i> sp.	+	–	–	–	С	–
<i>Chroococcus minor</i>	+	+	+	–	С	о-β
<i>C. minutus</i>	+	–	–	–	С	–
<i>C. turgidus</i>	+	–	–	–	С	О
<i>Calothrix parietina</i>	+	+	–	–	М	О
<i>Gloeocapsa alpine</i>	–	+	–	–	С	–
<i>G. compacta</i>	–	+	–	–	С	–
<i>G. punctata</i>	+	+	+	–	С	–
<i>G. sp.</i>	–	+	–	–	С	–
<i>Gloeocapsopsis magma</i>	+	+	–	–	С	–
<i>Gloeotheca palea</i>	+	–	+	–	С	–
<i>G. sp.</i>	+	+	–	–	С	–
<i>Leptolyngbya foveolarum</i>	+	+	–	–	Р	β-о
<i>Phormidium papyraceum</i>	–	–	+	–	Р	о-β
<i>P. puteale</i>	+	–	–	–	Р	–
<i>P. tergestinum</i>	–	+	–	–	Р	β-α
<i>Synechocystis aquatilis</i>	+	–	–	+	Ch	О
<i>S. minuscule</i>	+	–	–	–	Ch	–
Всего: 19	14	11	4	1		

Примечание. По Э.А. Штиной: **Ch-форма** – одноклеточные и колониальные зеленые и частично желтозеленые водоросли, обитающие в толще почвы, но при благоприятной влажности дающие разрастания и на поверхности почвы. Это виды, отличающиеся исключительной выносливостью к различным экстремальным условиям и обычно обозначаемые как «зубиквисты». Вероятно, в эту форму надо включить и *Synechococcus*, и *Synechocystis*. **С-форма** – включает одноклеточные колониальные или нитчатые формы, которые могут образовывать обильную слизь. Обитают как в толще почвы, так и формируют тонкие слизистые пенки или хлопья на поверхности почвы. В отличие от Ch-формы, относящиеся сюда виды более требовательны к воде и переносят высыхание в виде спор, зигот, реже – в вегетивном состоянии, но тогда слизь отличается большей водоудерживающей способностью. **Р-форма** – нитевидные синезеленые, не образующие значительной слизи. Они рассеяны в толще почвы, оплетая почвенные частицы, или образуют на поверхности тонкие кожистые пленки. **М-форма** – синезеленые в виде более или менее слизистых нитей, образующих макроскопически заметные корочки или дерновинки на поверхности почвы. Отличаются исключительной засухоустойчивостью и теплостойкостью (Штина, Голлербах, 1976).

Заключение

В результате изучения цианопрокариот на поверхности мрамора в карьере «Рускеала» было установлено, что в целом цианофлора представлена 4 порядками, 8 семействами, 11 родами, 19 видами. Первый тип наслоений является, вероятно, начальной и продолжительной стадией колонизации субстрата и представлен наибольшим разнообразием цианопрокариот. Большинство выявленных цианопрокариот по экологической принадлежности входило в состав сообществ аэро- и геофитона. Экологический состав обнаруженных цианопрокариот практически полностью соответствовал экологическому статусу биотопов. В качестве доминанта биопленок был определен вид *Calothrix parietina*, образующий характерные слизистые налёты на поверхности камня (трихомы одеты в чехлы и собраны в дерновинки, которые обильно покрываются слизью). Потенциально этот вид является одним из активных агентов биодеструкции каменных поверхностей карьера «Рускеала». Состав цианопрокариот существенно менялся в разных типах наслоений, однако виды *Chroococcus minor* и *Gloeocapsa punctata* были идентифицированы в трех из четырех типов наслоений.

Изучение роли цианопрокариот в процессах биологической колонизации и выветривания мрамора нами будет продолжено.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке гранта СПбГУ 1.37.151.2014 и гранта РФФИ 16-34-00725, мол_а.

Литература

Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезеленые водоросли/Определитель пресноводных водорослей СССР. М., 1953. Вып. 2. 653 с.

Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 143 с.

Berdoulay M., Salvado J.C. Genetic characterization of microbial communities living at the surface of building stones. *Letters in Applied Microbiology*. 2009; 49:311–6.

Hall-Stoodley L., Costerton J.W., Stoodley P. Bacterial biofilms: from the natural environment to infectious diseases. *Nature Reviews Microbiology*. 2004; 2:95-108.

Guiry M.D., Guiry, G.M. AlgaeBase. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway, 2016. <http://www.algaebase.org>.

Komárek J., Anagnostidis K. *Cyanoprokaryota*. 1. Teil. Part: *Chroococcales*. Berlin: Spektrum, 1998. 548 p.

Komárek J., Anagnostidis K., *Cyanoprokaryota*. 2. Teil. Part: *Oscillatoriales*. Berlin: Spektrum, 2005. 759 p.

Дата поступления: 1.10.2016

Сведения об авторах

Кузнецова Оксана Андреевна

магистрант 2 курса кафедры Прикладной экологии Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург, oksid93@bk.ru.

Никитина Валентина Николаевна,

доктор биологических наук, старший преподаватель кафедры прикладной экологии Санкт-Петербургского государственного университета, Санкт-Петербург, botsadspbgu@yandex.ru.

Катерина Владимировна Сазанова

кандидат биологических наук, научный сотрудник Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, Санкт-Петербург, Ksazanova@binran.ru.

Власов Дмитрий Юрьевич

доктор биологических наук, профессор кафедры Ботаники Санкт-Петербургского государственного университета, ведущий научный сотрудник Ботанического института им. В.Л. Комарова РАН, dmitry.vlasov@mail.ru.

Р. Р. Шалыгина¹, С. С. Шалыгин^{2,3}, В. В. Редькина¹

¹Институт проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН

²Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина КНЦ РАН

³John Carroll University, USA

МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ И МОЛЕКУЛЯРНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ЦИАНОБАКТЕРИИ *NOSTOC* SP., ИЗОЛИРОВАННОЙ ИЗ ПОЧВЫ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Аннотация. Штамм *Nostoc* sp., выделенный в чистую культуру из почв Кольского полуострова в районе Кандалакшского алюминиевого завода (КАЗ), отличается намного большим размером гетероцит и акинет по сравнению с другими видами рода *Nostoc*. Филогенетический анализ участка 16S рРНК показал, что данный штамм располагается точно в середине *Nostoc sensu lato* в кладе с *Nostoc* Bashkir 6A и *Nostoc* PCC9709. Мы предполагаем, что выделенный штамм является новым видом рода *Nostoc* sp., но для точного определения видовой принадлежности необходимы дальнейшие исследования участков других генов.

Ключевые слова: Кольский полуостров, цианобактерии, *Nostoc*, Nostocaceae, 16S рРНК, полифазный подход.

R. R. Shalygina, S. S. Shalygin, V. V. Redkina

MORPHOLOGICAL AND MOLECULAR CHARACTERISTICS OF CYANOBACTERIA *NOSTOC* SP. ISOLATED FROM SOIL, MURMANSK REGION

Abstract. The strain of *Nostoc* sp. isolated in pure culture from the soils of the Kola Peninsula in the Kandalaksha aluminum factory area differed much larger heterocytes and akinetes compared with other species of the genus *Nostoc*. Phylogenetic analysis of the 16S rRNA site showed that our strain is located exactly in the middle of *Nostoc sensu lato* in the clade with *Nostoc* Bashkir 6A and *Nostoc* PCC9709. We assume that our strain is a new species of the genus *Nostoc* sp., however, for a more accurate identification of a specific accessory, we need further studies of other regions of genes.

Keywords: Kola Peninsula, cyanobacteria, *Nostoc*, Nostocaceae, 16S rRNA, polyphasic approach.

Введение

Nostoc sp. Vauch. ex Born. & Flah, широко распространенный и встречающийся в различных местообитаниях род, представители которого образуют колонии, (Dodds et al., 1995; Komárek, 2013). На Кольском полуострове виды рода *Nostoc* распространены довольно широко. Д. А. Давыдовым (2010, 2014) отмечалось наличие 9 видов в Мурманской области в различных местообитаниях: *Nostoc coeruleum* Lyngb. ex Born. et Flah., *N. commune* Vauch. ex

Born. et Flah., *N. elliposporum* Rabenh. ex Born. et Flah., *N. linckia* Born. ex Born. et Flah., *N. microscopicum* Carm. ex Born. et Flah., *N. minutum* Desmaz., *N. paludosum* Kütz. ex Born. et Flah., *N. punctiforme* (Kütz.) Hariot, *N. verrucosum* Vauch. ex Born. et Flah., *N. zetterstedtii* Aresch. Э. А. Штина отмечала наличие видов этого рода в лесных почвах: *Nostoc linckia* (Roth.) Breb. et Flah. и *N. muscorum* (C. Ag.) Elenk. (Евдокимова и др., 1988). Также *N. linckia* Born. ex Born. et Flah. встречен в почвах лесо-тундровой зоны (Штина, Ройзин, 1966). Нами были выявлены представители рода носток в окультуренных почвах Полярной опытной станции Всероссийского института растениеводства (Редькина, 2012), в почвах заповедника Пасвик под злаковой растительностью и хвощами (Редькина, Шалыгина, 2015), в торфяных и болотных почвах полуострова Рыбачий (Редькина, Шалыгина, 2016), а также в зонах антропогенного влияния: в почвах по градиенту загрязнения от Кандалакшского алюминиевого завода на расстоянии 2, 5, 10, 20 км (Редькина, Шалыгина, 2015), в почвах по градиенту загрязнения от комбината Печенганикель (3, 5, 7, 13, 20, 30 км) (Редькина, 2015), в хвостах обогащения апатит-нефелиновых руд (Шалыгина, Редькина, 2016).

Штамм *Nostoc* sp. был выделен в чистую культуру из почвенного образца, взятого на расстоянии 0,5 км от Кандалакшского алюминиевого завода из зоны максимального загрязнения, где содержание фтора в органогенном горизонте превышает фоновый уровень почти в 12 раз, ПДК – в 7 раз ($F_{\text{валовой}} = 2381$ мг/кг, $F_{\text{H}_2\text{O}} = 99$ мг/кг) (Евдокимова, Мозгова, 2015). Видовую идентификацию штаммов крайне сложно осуществить, основываясь на морфологии, так как род характеризуется наличием сходных признаков у видов, различными жизненными стадиями в зависимости от условий среды, изменениями морфологии в культуре. Поэтому необходим анализ нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК. Мы амплифицировали и секвенировали ПЦР-фрагменты гена 16S рРНК (размер секвенированной области составил 1805 пар нуклеотидов) штамма, требующего подтверждения принадлежности к роду *Nostoc*. Для дальнейшего применения нашего штамма в качестве тест-объекта при определении токсичности почв необходимо уточнить его таксономическую принадлежность с применением полифазного подхода. Этот подход включает в себя следующие аспекты: тщательное изучение морфологии, учет экологических и географических особенностей и молекулярно-генетические исследования, опирающиеся на монофилетическую концепцию вида (Johansen, Casamatta, 2005; Osorio-Santos et al., 2014; Dvořák et al., 2015), согласно которой используется исключительно монофилетическая линия таксонов, признанная на основе уникальных апоморфий (морфологических и ультраструктурных символов или биохимических и экофизиологических признаков) (Mareš, Cantonati, 2016).

Целью данного исследования является морфологическая и молекулярно-генетическая характеристика штамма почвенной цианобактерии *Nostoc* sp., изолированной из зоны максимального загрязнения соединениями фтора в районе КАЗ, для дальнейшего использования этого штамма в лабораторных опытах по выявлению негативного воздействия фтора на биоту.

Материалы и методы

Выделение в чистую культуру и морфологические исследования.

Носток был изолирован в 2014 г. Редькиной В.В. из эродированной почвы на расстоянии 0,5 км к северу от Кандалакшского алюминиевого завода, 67°12'11.82" с.ш., 32°25'23.58" в.д.

Выделение штамма в чистую культуру проводили из смешанной методом многократного пересева. Культуру выращивали на жидкой питательной среде Болда с утроенным содержанием азота (Гайсина и др., 2008) и на среде Z8 (Kotai, 1972). Морфология была исследована с использованием световых микроскопов Olympus CX41 и Zeiss Axioscop (Germany) с реализацией дифференциально-интерференционного контраста при увеличении $\times 1000$ с камерой MicroFire. Измерение морфологических параметров произведено с использованием программного обеспечения AxioVision 4.9.

Штамм хранится под названием *Nostoc* sp. KAZ1 в лаборатории экологии микроорганизмов Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН и в коллекции культур водорослей университета Джона Кэрролла в г. Кливленд, США. Информацию об экологии, точном географическом положении, а также сведения о микроместообитании можно найти в онлайн базе данных CYANOpro – <http://kpabg.ru/cyanopro/> (Мелехин и др., 2013).

Молекулярно-генетические методы

Молекулярные исследования проводились в рамках стажировки в университете Джона Кэрролла, США. ДНК выделяли с помощью набора UltraClean Microbial DNA Isolation Kit from MO BIO (Carlsbad, CA) согласно инструкциям производителя. Выделенную ДНК хранили при температуре -20 °С. Для амплификации фрагмента последовательности гена 16S-23S ITS rRNA использовали праймеры R1 (5'-CTCTGTGTGCCTAGGTATCC-3') (Boyer et al., 2001) и 8F (5'-AGTTGATCCTGGCTCAG-3') (Perkerson III et al., 2011). Амплификацию проводили в термоциклере Bio-Rad C1000 по схеме: 35 циклов при 94 °С по 30 с, 53 °С по 30 с, 72 °С 1 мин, 5 мин 72 °С и выдерживали при 4 °С. Концентрации реагентов были 13 Taq polymerase buffer (USB, Cleveland, Ohio), 1.5 mM MgCl₂, 2.5 pmol ml⁻¹ праймера, 1 ml DNA (100–200 ng), 0.2 mM dNTPs (USB), и 1.25 units Taq polymerase (USB). Продукты реакции амплификации разделяли методом электрофореза в 1 %-м агарозном геле в трис-борат-EDTA буферном растворе, окрашивали бромистым этидием. Для визуализации геля использовали трансиллюминатор Ultra-Lum с камерой Kodak Gel Logic 112 Imaging Systems, в качестве маркера длины фрагментов ДНК — Lambda DNA/EcoRI + HindIII markers (125 bp-21,226 bp) («Thermo Scientific», EC). Клонирование проводили с использованием pSC-amp. плазмиды Vector Mix и *Escherichia coli* (StrataClone SoloPack) по протоколу Stratagene Cloning Kit (La Jolla, CA). Для извлечения плазмиды использовали набор QIAprep Spin kits (Qiagen, Carlsbad, CA). При помощи EcoRI digestion получили подтверждение вставки нужной последовательности в плазмиду *E.coli*. Количество выделенной ДНК и ПЦР-продукта определяли на спектрофотометре Nano Photometer P330, Implen. Плазмиды были отправлены на секвенирование в компанию Functional Biosciences, Inc. (Madison, WI) с праймерами M13 forward (5'-GTAAAACGACGGCCAG-3'), M13 reverse (5'-GGAACAGCTATGACCATG-3'), primer 5 (5'-TGTACACACCGCCCGTC-3'), primer 7 (5'-AATGGGATTAGATACCCAGTAGTC-3'), primer 8 (5'-AAGGAGGTGATCCAGCCACA-3') (Boyer et al., 2001, 2002).

Для первичной сборки сиквенсов использовали программное обеспечение Sequencher software (version 4.8, Ann Arbor, MI). При помощи базы данных National Center for Biotechnology Information (NCBI) проводили сравнительный анализ нуклеотидных последовательностей с использованием BLAST (<http://www.ncbi.nlm.nih.gov/BLAST>). Выравнивание последовательностей проводили вручную по вторичной структуре гена 16S рРНК. В филогенетический анализ были включена группа таксонов из 113 OTUs (Operational Taxonomic Unit). Байесовский анализ был проведен на портале CIPRES (Miller и др 2012; <https://www.phylo.org/>) с использованием модели GTR+G (9 млн. поколений). Чтобы помочь решить позицию ряда видов *Nostoc*, в качестве внешней группы таксонов («аутгруппы») был использован порядок Pleurocapsales (Chroococciidiopsis), а также следующие роды порядка Nostocales: *Chakia*, *Scytonema*, *Brasilonema*, *Hapalosiphon*, *Rivularia*, *Petalonema*, *Stigonema*, *Cylindrospermum*, *Aulosira*, *Tolypothrix*, *Aphanizomenon*, *Mojavia*, *Trichormus*, *Desmonostoc*, *Camptylonemopsis*, *Microchaete*, *Fortiea*. Визуализация филогенетического дерева была произведена в программе FigTree v.3.1., графическую обработку материала осуществляли в векторном редакторе Adobe Illustrator. Процент сходства для последовательностей 16S рРНК был вычислен в PAUP v. 4.02bb (Swofford, 1998).

Результаты и обсуждение

Местообитание

Выделенный штамм обнаружен в райолне, где почвы представлены Al-Fe-гумусовыми подзолами на моренных сильно завалуненных песчаных отложениях, растительность – сосняками кустарничко-мохово-лишайниковыми. Мощность органогенного горизонта (подстилки) составляла примерно 3–5 см, рН = 6,09 (Евдокимова и др., 2005).

Морфологическое описание

Nostoc sp. KAZ1 на агаре формирует темно сине-зеленые концентрические колонии, позже распростерты (рис. 1). В жидкой питательной среде он растет в виде тонких пленочек на поверхности и на дне колб/пробирок. Нити длинные, изредка со слоистыми прозрачными чехлами, трихомы с интенсивными перетяжками у поперечных перегородок (как у представителей рода *Anabaena*), ярко сине-зеленые. Vegetативные клетки от сферических до вытянутых и цилиндрических, с гранулярным содержимым в центре, 7-8 мкм длиной, 4-6 мкм шириной. Гетероциты образуются в безазотистой среде либо в старой среде Z8. Гетероциты округлые, реже овальные, интеркалярные, шире, чем вегетативные клетки, светло-коричневые, 6-9 мкм в диаметре. Акинеты одиночные и/или до 10 в ряду, округлые, изредка слегка вытянутые, с множеством гранул внутри, иногда 3-4 клеточные, время от времени со слоистыми прозрачными чехлами, 7-11 мкм в диаметре. Коккоидные формы присутствуют.

В отношении морфологии *Nostoc* sp. KAZ1 наиболее близок к *Desmonostoc muscorum* (Agardh ex Bornet et Flahault) Hrouzek et Ventura, от которого отличается характером чехлов и акинет. У *Desmonostoc muscorum* присутствуют желто-коричневые чехлы, акинеты вытянуто-овальные с желтыми неслоистыми оболочками. Следует отметить, что *D. muscorum* обычно встречается во влажных почвах, в почвах около термальных источников, а также на скалах, в отличие от нашего штамма, изолированного из загрязненной соединениями фтора почвы.

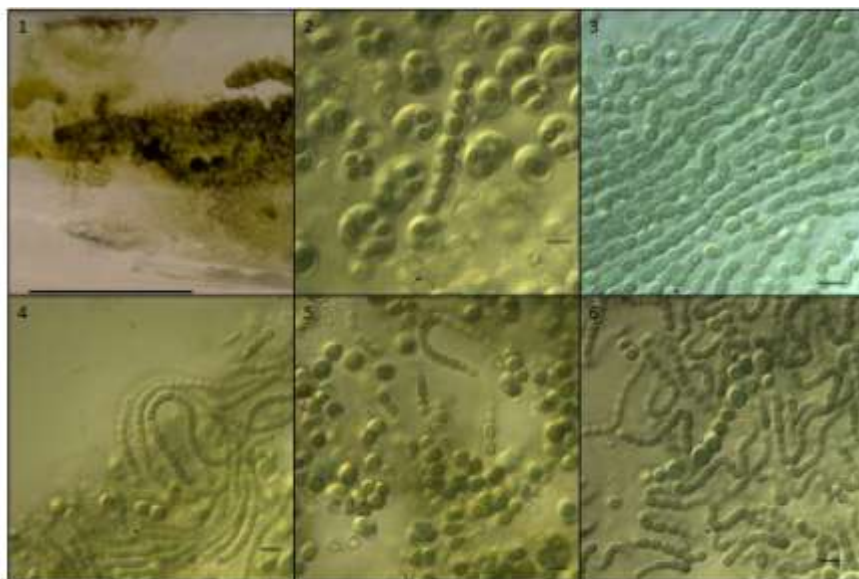


Рис. 1. Микрофотографии *Nostoc* sp. KAZ1 1. Макроколония на агаре, шкала 1 см. 2. Коккоидные формы. 3. Трихомы без чехла. 4. Трихомы с гетероцитой в центре. 5 Прорастание трихомов из акинет. 6. Несколько крупных акинет в ряд со слоистыми оболочками. Шкала – 10 мкм.

Молекулярное исследование

Сиквенс 16S-23S ITS рРНК гена данного штамма был депонирован в базу данных NCBI как *Nostoc* KAZ1-RS22 под номером KU175687.

Сравнение последовательности участка 16S-23S ITS рРНК гена длиной 1805 пар нуклеотидов с последовательностями из NCBI показало, что наиболее близкой была последовательность *Nostoc* cf. *punctiforme* Bashkir clone 6A (Score=3273, Identities=98%, Query cover=100%) и *Nostoc punctiforme* PCC 73102 (Score=2902, Identities=95%, Query cover=100%).

Процент сходства нуклеотидных последовательностей. В таблице 1 представлены результаты попарного сравнения последовательностей гена 16S рРНК между видами рода *Nostoc* и внешней группы таксонов; 16S-23S ITS рРНК регион был исключен из-за относительно высокой вариабельности. В анализ были включены штаммы, составляющие общий кластер с *Nostoc* KAZ1, а также виды рода *Nostoc*, которые имеют ясное таксономическое подтверждение.

Известно, что для прокариотических таксонов предложены проценты сходства для установления родовой и видовой принадлежности – 95% и 97,5% соответственно (Stackebrandt, Goebel, 1994). Однако для Nostocaceae эти величины являются слишком низкими (Flechtner et al., 2002; Casamatta et al., 2006; Johansen et al., 2014; Kaštovský et al., 2014; Řeháková et al., 2014; Bohunická et al., 2015). Даже для менее генетически консервативных представителей порядка Synechococcales величины сходства варьируют в пределах 98-99% в отношении вида (Erwin, Thacker, 2008; Osorio-Santos et al., 2014; Pietrasiak et al., 2014). А для представителей Nostocaceae, являющихся более поздней ветвью эволюции, а, следовательно, более консервативных в отношении мутаций в гене, кодирующем рРНК, эти величины сходства должны быть больше, чем у Synechococcales.

Таблица 1

Процент сходства последовательностей гена 16S рРНК между *Nostoc* sp. и внешней группы таксонов.

Штамм	1.	2.	3.	4.	5.	6.	7.	8.	9.	10.	11.
1. <i>Nostoc</i> sp. KAZ1											
2. <i>Nostoc</i> sp. Bashkir6A EU586732	99. 4										
3. <i>Nostoc</i> sp. PCC9709 AF027654	99. 0	99. 5									
4. <i>Nostoc commune</i> NQ 23-3	98. 2	98. 5	98. 3								
5. <i>Nostoc desertorum</i> CM1VF14	97. 6	97. 8	97. 5	97. 4							
6. <i>Nostoc lichenoides</i> JT1VF7	97. 6	97. 8	97. 8	98. 1	96. 8						
7. <i>Nostoc indistinguendum</i> AY577540	96. 8	97. 0	96. 7	97. 7	96. 5	96. 7					
8. <i>Desmonostoc</i> sp. PCC9231 AY742452	95. 6	95. 7	95. 7	95. 0	94. 5	95. 2	94. 0				
9. <i>Mojavia pulchra</i> JT2VF2 AY577534	95. 8	96. 0	96. 0	95. 7	95. 7	95. 3	95. 3	94. 7			
10. <i>Nostoc commune</i> NC5-10 EU586727	95. 5	95. 8	95. 8	94. 9	94. 9	95. 0	94. 9	96. 1	95. 5		
11. <i>Nostoc ellipsosporum</i> V AJ630450	95. 5	95. 8	95. 8	95. 4	94. 5	95. 5	94. 1	96. 2	94. 9	96. 7	
12. <i>Nostoc carneum</i> IAM AB325906	95. 4	95. 7	95. 7	95. 2	94. 8	94. 7	95. 0	97. 1	96. 4	97. 2	96. 2

Попарное сравнение последовательностей гена 16S рРНК может применяться при описании новых видов, однако используется довольно редко. В нашем случае этот подход не позволяет однозначно разрешить позицию видов рода *Nostoc*. Для штаммов, образующих на филогенетическом дереве единый кластер, процент сходства выше 99%. Для внешней группы таксонов, родов *Desmonostoc*, *Mojavia*, а также для видов *Nostoc ellipsosporum* и *Nostoc carneum* процент сходства около 95% или выше. Из-за недостаточного количества информативных сайтов в гене 16S рРНК в группе рода *Nostoc* для распознавания видов необходимо дополнительное использование последовательностей 16S-23S ITS вместе с 16S рРНК (Erwin, Thacker, 2008; Perkerson et al., 2011; Osorio-Santos et al., 2014; Pietrasiak et al., 2014).

Филогенетический анализ. Нами были неоднократно построены филогенетические деревья, различные по: числу включенных в анализ штаммов и аутгрупп (113 OTUs, 122 OTUs, 285 OTUs и т.д.), включая множество штаммов из порядка Nostocophycideae (485 OTUs); количеству генераций при построении деревьев на портале CIPRES (от 1 млн. до 20 млн.). Однако зачастую эти деревья не позволяли разрешить позицию рода *Nostoc* и внешней группы. При числе таксонов 113 OTUs с числом генераций 9 млн. нами было получено дерево с минимальным числом политомий (рис. 2). Штаммы рода *Nostoc* на этом дереве сгруппировались в единый кластер с высокой поддержкой (0.98). В этот кластер

выпали и штаммы *Nostoc* KAZ1. В анализ также вошли некоторые проблемные в таксономическом отношении сиквенсы *Nostoc commune* из России (Патова и др., 2014), которые сгруппировались в кладе с наземными ностоками из Гавайских островов, что является весьма интересным и труднообъяснимым. Возможно, на подобное группирование сиквенсов на дереве повлияли короткие последовательности ностоков из России (около 400 п.н.).

При всех вариантах построенных деревьев наш штамм всегда образовывал единую группу с *Nostoc* Bashkir 6A и *Nostoc* PCC9709 с высокой поддержкой. Однако, присутствие в сестринской кладе планктонного вида *Nostoc kihlmanii* Lemmermann, который является единственным представителем в своем роде, имеющим аэротопы, говорит о генотипической консервативности участка 16S рРНК рода ностоков.

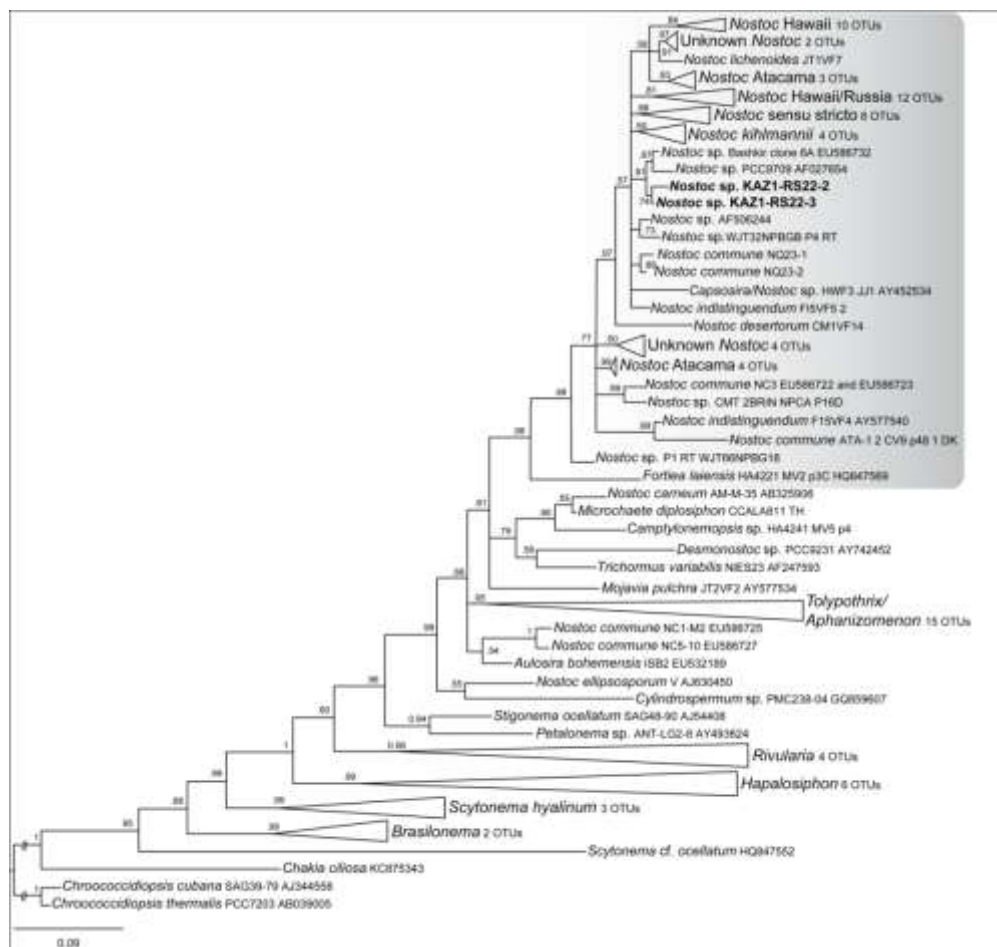


Рис. 2. Филогенетическое дерево, показывающее позицию *Nostoc* sp. KAZ1 по данным последовательностей гена 16S рРНК. Цифры у узлов показывают Байесовскую постериорную вероятность, серым прямоугольником отмечена область дерева, включающая род *Nostoc*.

Род носток на филогенетическом дереве имеет не полностью разрешенное положение. Типовым видом рода *Nostoc* является *Nostoc commune* (на филогенетическом дереве отмечен как *Nostoc sensu stricto*), клада которого в основном состоит из почвенных штаммов и фикобионтов лишайников (Řeháková et al., 2007). Однако род все еще является полифилетичным (Rajaniemi et al., 2005a, b), и в последнее время из него были выделены отдельные роды *Mojavia* Řeháková et Johansen (Řeháková et al., 2007), *Desmonostoc* Hrouzek et Ventura (Hrouzek et al., 2013), *Trichormus* (Ralfs ex Bornet et Flahault) Komárek et Anagnostidis (1989) и *Halotia* (Genuario et al., 2015). Обособление этих таксономических единиц было основано на применении полифазного подхода, в частности с использованием молекулярно-генетических методов: филогенетический анализ 16S рРНК, исследование вторичной структуры 16S-23S ITS рРНК, анализ сходства нуклеотидных последовательностей. На филогенетическом дереве есть ностоки за пределами разрешенного рода, и в ближайшее время предполагается выявление новых таксонов (Komárek et al., 2014). Что касается обнаружения новых видов, то недавно были описаны *Nostoc cavernicola* (Miscoe et al., 2016), *Nostoc punensis* (Singh et al., 2016), в то время как до этих публикаций новые видовые таксоны были описаны лишь в 2007 году: *Nostoc desertorum*, *Nostoc lichenoides*, *Nostoc indistinguendum* (Řeháková et al., 2007). Такой большой временной промежуток как раз и говорит о сложности описания и выделения новых видов, так как представители рода *Nostoc* имеют сложную морфологию и консервативные участки гена 16S рРНК.

Выводы

Выделенный нами штамм *Nostoc* sp. KAZ1 морфологически характеризуется наличием апоморфии в виде крупных акинет со слоистыми оболочками. Анализ нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК подтвердил принадлежность изучаемого штамма к роду *Nostoc*. На филогенетическом дереве сиквенсы имеют ясную позицию, являясь сестринской кладой линии, содержащей *Nostoc sensu stricto*. Все это позволяет предположить, что наш штамм является новым видом. Перед описанием данного таксона как нового вида рода *Nostoc* в дальнейшем планируется анализ вторичной структуры 16S-23S ITS рРНК и возможно, применение мультилокусного анализа с использованием других маркеров (23S рРНК, 5S, *rbcLX*, *rpoC1*, *rpoB*, *Nif*-family и др).

Благодарности

Выражаем благодарность профессору Джеффри Йохансену за консультации и возможность использования материально-технической базы лаборатории в университете Джона Кэрролла, а также рецензенту за конструктивные комментарии к статье. Работа выполнена при поддержке программы фундаментальных исследований РАН «Биоразнообразие природных систем. Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга». Проект 0233-2015-0006.

Литература

Гайсина Л.А., Фазлутдинова А.И., Кабиров Р.Р. Современные методы выделения и культивирования водорослей. Учебное пособие. Уфа. Изд-во БГПУ, 2008. 152 с

Давыдов Д.А. Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области. М.: ГЕОС, 2010. 184 с.

Давыдов Д.А. Цианопрокариоты зональных и горных тундр Мурманской области // Труды Карельского научного центра РАН, 2014. № 2. С. 66–76

Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П., Штина Э.А. Исследование влияния тяжелых металлов на почвенные водоросли в связи с проблемой биомониторинга // Антропогенное воздействие на экосистемы Кольского полуострова. Апатиты, 1988. С. 42 – 51.

Евдокимова Г.А., Зенкова И.В., Мозгова Н.П., Переверзев В.Н. Почва и почвенная биота в условиях загрязнения фтором. Апатиты: Изд. Кольского научного центра РАН, 2005. 155 с.

Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П. Оценка загрязнения почв и растений в зоне воздействия газовоздушных выбросов алюминиевого завода // Теоретическая и прикладная экология №4, 2015. С.64-68.

Мелехин А.В., Давыдов Д.А., Шалыгин С.С., Боровичев Е.А. Общедоступная информационная система по биоразнообразию цианопрокариот и лишайников CRIS (Cryptogamic Russian Information System) // Бюл. моск. о-ва испытателей природы. Отд. биол. 2013. Т. 118. Вып. 6. С.51-56.

Патова А.Д., Патова Е.Н., Шадрин Д.М., Пылина Я.И., Егорова И.Н., Яровой С.А. Сравнительная молекулярно-генетическая характеристика популяций *Nostoc commune* Vauch. ex Born. & Flah. (Cyanoprokaryota) из разных регионов // Альгология, 2014. Т. 24 (3) С. 278-281.

Редькина В.В. История исследований почвенных водорослей на Кольском полуострове // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения / Матер. IV Всерос. научн. конф. с межд. участием. Апатиты, 2-5 октября 2012. Апатиты: Изд-во КНЦ РАН. Ч.1. 2012. С. 115-119.

Редькина В.В. Водоросли и цианобактерии почв, испытывающих влияние газовоздушных выбросов комбината Печенганикель (г. Никель, Мурманская область) // Тез.и докл. III (XI) межд. Ботанической конф. молодых ученых в Санкт-Петербурге, 4-9 октября 2015 г. Спб.: БИН РАН, 2015. С. 54.

Редькина В.В., Шалыгина Р.Р. Влияние газо-воздушных выбросов алюминиевого завода на почвенные альгоценозы // Водоросли и цианобактерии в природных сельскохозяйственных экосистемах / Матер. II межд. науч.-практ. конф. Киров, 19 - 23 октября 2015 г. Киров: Вятска ГСХА. С. 234-237.

Редькина В.В., Шалыгина Р.Р. Почвенные водоросли под различными компонентами растительных сообществ на территории заповедника «Пасвик» // Водоросли и цианобактерии в природных сельскохозяйственных экосистемах / Матер. II межд. науч.-практ. конф. Киров, 19 - 23 октября 2015 г. Киров: Вятска ГСХА. С. 238-242.

Редькина В.В., Шалыгина Р.Р. Предварительные результаты исследования цианобактериально-водорослевых ценозов в почвах полуострова Рыбачий // Материалы VI Всероссийской научной конференции с международным участием «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения». Апатиты: Изд. КНЦ РАН. – С. 142-144.

Шалыгина P.P., Редькина В.В. Предварительные результаты анализа таксономического состава водорослей и цианобактерий в хвостах обогащения апатит-нефелиновых руд АНОФ-2 // Материалы VI Всероссийской научной конференции с международным участием «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения». Апатиты: Изд. КНЦ РАН. – С. 163-165.

Штина Э.А., Ройзин М.Б. Водоросли подзолистых почв Хибин // Ботанический журнал, 1966. Т. 51. №4. С. 509–519.

Bohunická M., Pietrasiak N., Johansen J.R., Berrendero-Gomez E., Hauer T., Gaysina L., Lukešová A. *Roholtiella*, gen. nov. (Nostocales, Cyanobacteria) - a tapering and branching member of the Nostocaceae (Cyanobacteria). // Phytotaxa, 2015. Vol. 197. P. 84–103.

Boyer S.L., Flechtner V.R., Johansen J.R. Is the 16S–23S rRNA internaltranscribed spacer region a good tool for use in molecular systematics and populationgenetics? A case study in cyanobacteria. // Mol. Biol. Evol. 2001. Vol. 18. P. 1057–1069.

Boyer S.L., Johansen J.L., Flechtner V.R., Howard G.L. Phylogeny and genetic variance in terrestrial *Microcoleus* (Cyanophyceae) species based on sequence analysis of the 16S rRNA gene and the associated 16S–23S ITS region. // J. Phycol., 2002. Vol. 38. P. 1222–1235.

Casamatta D.A., Gomez S.R., Johansen J.R. *Rexia erecta* gen. et sp. nov. and *Capsosira lowei* sp. nov., two newly described cyanobacterial taxa from the Great Smoky Mountain National Park (USA) // Hydrobiologia, 2006. Vol. 561. P. 13–26.

Dodds W.K., Gudder D.A., Mollenhauer D. The ecology of *Nostoc* // J. Phycol., 1995. Vol. 31. P. 2–18.

Dvořák P., Pouličková A., Hašler P., Belli M., Casamatta D.A., Papini A. Species concepts and speciation factors in cyanobacteria, with connection to the problems of diversity and classification. // Biodivers. Conserv. 2015. Vol. 24. P. 739–757.

Erwin P.M., Thacker R.W. Cryptic diversity of the symbiotic cyanobacterium *Synechococcus spongiarum* among sponge hosts // Molecular Ecology, 2008. Vol. 17. P. 2937–2947.

Flechtner V.R., Boyer S.L., Johansen J.R., DeNoble M.L. *Spirirestis rafaensis* gen. et sp. nov. (Cyanophyceae), a new cyanobacterial genus from arid soils // Nova Hedwigia, 2002. Vol. 74. P. 1–24.

Genuario D.B., Marc M.G., Vaz V., Hentschke G.S., Sant'Anna C.L., Fiore M.F. *Halotia* gen. nov., a phylogenetically and physiologically coherent cyanobacterial genus isolated from marine coastal environments // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2015. Vol. 65. P. 663–675.

Hrouzek P., Lukešová A., Mareš J. & Ventura S. Description of the cyanobacterial genus *Desmonostoc* gen. nov. including *D. muscorum* comb. nov. as a distinct, phylogenetically coherent taxon related to the genus *Nostoc* // Fottea, 2013. Vol. 13 (2). P. 201–213.

Johansen J.R., Casamatt, D.A. Recognizing cyanobacterial diversity through adoption of a new species paradigm // Algological Studies, 2005. Vol. 116. P. 71–93.

Johansen J.R., Bohunická M., Lukešová A., Hřčková K., Vaccarino M.A., Chesarino N.M. Morphological and molecular characterization within 26 strains of the genus *Cylindrospermum* (Nostocaceae, Cyanobacteria), with description of three new species // Journal of Phycology, 2014. Vol. 50. P. 187–202.

Kaštovský J., Berrendero Gomez E., Hladil J., Johansen J.R. Cyanocohniella calida gen. et sp. nov. (Cyanobacteria: Aphanizomenonaceae) a new cyanobacterium from the thermal springs from Karlovy Vary, Czech Republic // *Phytotaxa*, 2014. Vol. 181 (5). P. 279–292.

Komárek J., Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of Cyanophytes 4 – Nostocales // *Algological Studies*, 1989. Vol. 56. P. 247–345.

Komárek J., Cyanoprokaryota. 3. Teil. 3rd part: Heterocytous genera. Berlin: Springer Spektrum, 2013. 1133 p.

Komárek J., Kaštovský J., Mareš J., Johansen J.R. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera), using a polyphasic approach // *Preslia*, 2014. Vol. 86. P. 295–335.

Kotai J. Instructions for preparation of modified nutrient solution Z8 for algae // *NIVA*, 1972. B-11/69.

Mareš J., Cantonati M. Phylogenetic position of *Geitleribactron purpureum* (Synechococcales, Cyanobacteria / Cyanophyceae) and its implications for the taxonomy of Chamaesiphonaceae and Leptolyngbyaceae // *Fottea*, 2016. Vol. 16 (1). P. 104–111.

Miscoe Laura H., Johansen Jeffrey R., Kociolek J. Patrick; Lowe Rex L.; Vaccarino Melissa A., Pietrasiak Nicole, Sherwood Alison R. The diatom flora and cyanobacteria from caves on Kauai, Hawaii // *Bibliotheca Phycologica*, 2016. Vol. 120. P. 1–152.

Osorio-Santos K., Pietrasiak N., Bohunická M., Miscoe L., Kovacik L., Martin M.P., Johansen J.R. Seven new species of *Oculatella* (Pseudanabaenales, Cyanobacteria): taxonomically recognizing cryptic diversification // *European Journal of Phycology*, 2014. Vol. 49. P. 450–470.

Perkerson R. B. III, Johansen J. R., Kovacik L., Brand J., Kastovsky J., Casamatta D. A. A unique pseudanabaenalean (Cyanobacteria) genus *Nodosolinea* gen. nov. based on morphological and molecular data // *J. Phycol.*, 2011. Vol. 47. P. 1397–1412.

Pietrasiak N., Mühlsteinová R., Siegesmund M., Johansen J.R. Phylogenetic placement of *Symplocastrum* (Phormidiaceae, Cyanobacteria) with descriptions of two new species: *S. flechtnerae* and *S. torsivum* // *Phycologia*, 2014. Vol. 53(6). P. 529–541.

Rajaniemi P., Hrouzek P., Kaštovská K., Willame R., Rantala A., Hoffmann L., Komárek J., Sivonen K. Phylogenetic and morphological evaluation of the genera *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Trichormus* and *Nostoc* (Nostocales, Cyanobacteria) // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2005. Vol. 55. P. 11–26.

Rajaniemi P., Komárek J., Hrouzek P., Willame R., Kaštovská K., Hoffmann L., Sivonen K. Taxonomic consequences from the combined molecular and phenotype evaluation of selected *Anabaena* and *Aphanizomenon* strains // *Algological Studies* 2005. Vol. 117. P.3 71–391.

Řeháková K., Johansen J.R., Casamatta D.A., Xuesong L., Vincent J. Morphological and molecular characterization of selected desert soil cyanobacteria: three species new to science including *Mojavia pulchra* gen. et sp. // *Nov. Phycologia*, 2007. Vol. 46 (5). P. 481–502.

Řeháková K., Mareš J., Lukešová A., Zapomělová E., Bernardová K., Hrouzek P. *Nodularia* (Cyanobacteria, Nostocaceae): a phylogenetically uniform genus with variable phenotypes // *Phytotaxa*, 2014. Vol. 172. P. 235–246.

Singh P., Shaikh Z.M., Gaysina L.A., Suradkar A., Samanta U. New species of *Nostoc* (cyanobacteria) isolated from Pune, India, using morphological, ecological and molecular attributes // *Plant. Syst. Evol.*, 2016. doi:10.1007/s00606-016-1337-z

Stackebrandt E., Goebel, B.M. Taxonomic note: a place for DNA-DNA reassociation and 16S rRNA sequence analysis in the present species definition in bacteriology // *International Journal of Systematic Bacteriology*, 1994. Vol. 44. P. 846–849.

Swofford D.L. Phylogenetic analysis using parsimony (paup), version 4. Sinauer Associates, Sunderland, 1998. Available from: <http://paup.csit.fsu.edu>.

Wilmotte A., Van der Auwera G., De Wachter R. Structure of the 16S ribosomal RNA of the thermophilic cyanobacterium *Chlorogloeopsis* HTF (*'Mastigocladus laminosus* HTF') strain PCC7518, and phylogenetic analysis // *FEBS Letters*, 1993. Vol. 317. P. 96–100.

Дата поступления: 1.10.2016

Сведения об авторах

Шалыгина Регина Ринатовна

кандидат биологических наук, научный сотрудник Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, Апатиты, regina_rinat@mail.ru.

Шалыгин Сергей Сергеевич

кандидат биологических наук, научный сотрудник, Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н.А. Аврорина, Апатиты, куратор коллекции водорослей John Carroll University, USA, got.lifemusic@gmail.com.

Редькина Вера Вячеславовна

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Института проблем промышленной экологии Севера КНЦ РАН, Апатиты, kalmykova@inper.ksc.ru .

**НИТРОГЕНАЗНАЯ АКТИВНОСТЬ ЦИАНОПРОКАРИОТНЫХ
ПОЧВЕННЫХ КОРОЧЕК В ТУНДРОВЫХ И ГОРНО-ТУНДРОВЫХ
РАЙОНАХ ЕВРОПЕЙСКОГО СЕВЕРО-ВОСТОКА РОССИИ**

Аннотация. В работе приведены результаты изучения азотфиксирующей активности криптогамных корок с доминированием цианопрокариот для равнинных и горных тундр европейской Арктики. Проведены полевые исследования суточной нитрогеназной активности разных типов почвенных биологических корочек с доминированием видов из родов *Stigonema*, *Nostoc*, *Scytonema*. Изучена зависимость этого процесса от температуры и на ее основе рассчитаны суточные показатели азотфиксирующей активности, а также величины накопления азота в разных типах корок за вегетационный период.

Ключевые слова: цианопрокариоты, азотфиксация, биологические почвенные корочки, европейский северо-восток России

E. N. Patova, M. D. Sivkov

**THE NITROGENASE ACTIVITY OF CYANOPROKARYOTA BIOLOGICAL
SOIL CRUSTS IN MOUNTAIN AND PLAIN TUNDRA ECOSYSTEMS
OF NORTHEAST EUROPEAN PART OF RUSSIA**

Abstract. The article presents results of a research on a nitrogenase activity (NA) in biological soil crusts dominated by Cyanoprokaryota in plain and mountain tundra ecosystems of European Arctic. The field measurements of daily NA were conducted in soil crusts with different dominant species from *Stigonema*, *Nostoc*, *Scytonema* genera. The dependence of the process on temperature was studied and on the basis of the correlation the daily NA values were counted as well as the values for nitrogen accumulation in different types of soil crust during vegetation period.

Key words: cyanoprokaryota, nitrogen fixation, biological soil crusts, the European north-east Russia

Введение

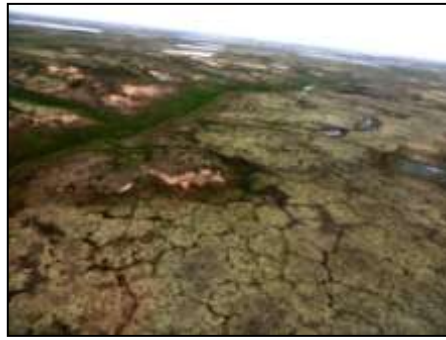
Биологические почвенные корочки (БК) которые состоят из цианопрокариот, водорослей, грибов, лишайников и мхов играют важную роль в глобальных биогеохимических циклах углерода и азота (Solheim et al., 2002; Belnap, Lange, 2003; Вьдел, 2005; Lindo et al., 2013). По предварительной оценке, на долю БК в мировых углеродных циклах приходится до ~3,6 млрд. тонн в год, а уровень фиксации азота может достигать до ~107 млн. тонн в год (Elbert et al., 2009). Значительный вклад в эти глобальные процессы вносят БК полярных, арктических и горных регионов. Суанопрокарыота благодаря уникальной способности к автотрофии по углероду и азоту, являются важным функциональным компонентом таких сообществ и часто выступают в качестве

основных азотфиксирующих компонентов БК (Vincent, 2000). Оценка вклада цианопрокариотных сообществ в баланс азота необходима для моделирования глобальных процессов происходящих в высокоширотных регионах при изменении климата Земли (Cleveland et al., 1999; Elbert et al., 2009; Yoshitake et al., 2010). Хорошо известно, что арктические экосистемы особенно чувствительны к климатическим изменениям (Hobbie, Chapin, 1998; Zaehle et al., 2010; Yoshitake et al., 2010). Прогнозируемое повышение температуры в высоких широтах (Anisimov et al., 2007), несомненно, приведет к изменению масштабов и скоростей протекания биогеохимического цикла азота, и в конечном итоге может вызвать трансформацию растительных сообществ полярных и горных регионов (Oechel, Vourlitis, 1994). Достоверное прогнозирование изменений в структурно-функциональной организации высокоширотных экосистем возможно лишь на основе обширных массивов оригинальных данных. Необходима оценка скорости протекания процесса азотфиксации в разнообразных зональных типах сообществ на основе суточных и сезонных показателей при разных условиях. Азотфиксирующая активность цианобактерий биологических корок изучена для ряда районов Канадской Арктики, архипелага Шпицберген и некоторых высокогорных регионов (Alexander et al., 1978; Lennihan et al., 1994; Solheim et al., 1996; Liengen, Olsen, 1997; Liengen, 1999a; Liengen, 1999b; Dickson, 2000; Zielke et al., 2002; 2005; Yoshitake et al., 2010). В российском секторе Арктики сведения об азотфиксации криптогамных корок ограничены исследованиями в европейской тундре (Getzen et al., 1997; Гецен, Костяев, 1989; Patova, Sivkov, 2002; Egorov 2007; Давыдов, 2010; Diáková et al., 2016). Как правило, расчеты балансов углерода и азота основываются на единичных измерениях в разные периоды вегетационного сезона. Для балансных оценок и составления объективных прогнозов необходимы массивы данных, охватывающих самые разные варианты полярных и горных экосистем.

Цель работы получение новых данных о видовом разнообразии и азотфиксирующей активности цианопрокариот в криптогамных корках различных типов равнинных и горных тундр европейской части Российской Арктики. Проведены полевые исследования суточной нитрогеназной активности разных типов БК с доминированием цианопрокариот. Изучена зависимость этого процесса от температуры и на ее основе рассчитаны показатели азотфиксирующей активности за вегетационный период.

Материалы и методы

Для реализации поставленной цели проведены полевые измерения суточной динамики нитрогеназной активности (НА) методом ацетиленовой редукции (АР) (Stewart et al., 1967). Активность азотфиксации рассчитана как продукция этилена в $\text{мг C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2}\text{ч}^{-1}$. В 2013–2015 гг. исследования проведены в пятнистых мохово-кустарничковых тундрах в равнинных условиях (Малоземельская тундра, в бассейне р. Печора, территория Ненецкого заказника, $68^\circ 25' \text{ N}$, $53^\circ 13' \text{ E}$, высота 28 м н.у.м.) и в горных условиях (Приполярный Урал, Национальный парк «Югыд ва», $65^\circ 11' \text{ N}$, $60^\circ 18' \text{ E}$, высота 680 м и 1305 м н.у.м.) (рис. 1). Измерения выполнены в третьей декаде июля и в начале августа, в течение нескольких суток при типичных для данного периода метеоусловиях.



1



2

Рис. 1. Районы проведения исследований:
1 – Малоземельская тундра, 2 – Приполярный Урал

Измерения НА выполнены для двух вариантов криптогамных корочек, сформированных преимущественно цианопрокариотами: V1 – корочки с пятенполигонов (образованы в результате криотурбации почв) со слабым увлажнением с доминированием видов рода *Stigonema*, V2 – корочки пятенполигонов из более сырых местообитаний, постоянно подпитываемых талыми водами ледников или водами заболоченных участков с доминированием видов рода *Nostoc* и *Scytonema*. На одном квадратном метре криптогамных корок вырезали случайным образом три цианобактериальные корочки размерами 3x4 см² с минеральным слоем почвы толщиной около 1 см и помещали в стеклянные конические колбы емкостью 130 мл. Колбы закрывали резиновыми пробками с модифицированными перегородками для отбора проб газовых смесей, откачивали воздух объемом 10 мл и вводили дополнительно около 13 мл 100%-ного ацетилена для создания в объеме колбы 10%-ной смеси ацетилен/воздух. Измерения выполнены в коротких экспозициях, что позволяет избежать перегрева пробы и сохранять постоянные температурные условия в колбе. Первую пробу газовой смеси отбирали спустя 30 мин. после ввода ацетилена, вторую пробу – спустя 1 ч. 30 мин., каждый раз отбирали 3 мл пробы и вводили в герметичные 12 мл флаконы Labco Exetainer (Англия). При необходимости пробы в колбах защищали от прямых солнечных лучей экранами из металлической сетки с целью предотвращения превышения фотосинтетически активной радиации (ФАР) более 300 мкмоль м⁻² сек⁻¹. Это позволяет предотвращать перегрев корочек – температура корочек в колбах отклонялась от температуры окружающего воздуха не более чем на 1.5 °С. Датчик ФАР логгера НОВО Н-21 фирмы Onset Computer Corporation (США) был установлен в контрольной колбе. Температуру БК также измеряли в отдельной контрольной колбе с аналогичной пробой с помощью термодатчика регистратора НОВО Н01-001-01 фирмы Onset Computer Corporation (США), углубленной на поверхности корочки на глубину до 3 мм. Эксперименты проводили во временных интервалах 1:30-4:30, 5:30-7:00, 8:30-10:00, 11:30-15:30, 17:30-18:30, 20:00-22:00 по местному времени в течение нескольких суток. После каждого измерения пробы обратно возвращали в почву в естественные условия до выполнения следующих измерений. Корочки взвешивали до помещения их в колбы и поддерживали в увлажненном состоянии, подпитывая водой (отобранной в местах сбора корочек)

с целью исключения влияния влажности на НА. В суточном эксперименте регистрировали температуру воздуха в приземном слое и ФАР с помощью автоматической микрометеостанции НОВО Н-21. В сезонной динамике температуру верхнего 0-1 см слоя почвы регистрировали с помощью гигрохрона D1923 (Dallas Semiconductor, США). Проведено изучение естественного выделения этилена корочками в контрольных образцах без внесения ацетилена. За период экспозиции ни в одной пробе данными приборными методами не обнаружено естественного выделения этилена.

Анализ этилена во флаконах выполняли в лабораторных условиях на газовом хроматографе Цвет-800 (Россия) с сорбентом Porapak N 80/100 в 2 м металлической колонке. В колонку вводили 0.8 мл газовой смеси, для калибровки использовали стандартные смеси ЛиндеГаз (Россия).

Накопление азота корочками за период вегетации рассчитано с учетом температурной зависимости азотфиксации на основании сезонных показателей температуры верхних горизонтов почвы.

В расчетах сезонных значений азотфиксации для Приполярного Урала использовали сезонный ход температуры верхнего слоя почвы (0-1 см), регистрируемого на экспериментальном участке с помощью регистратора DS-1921-Z фирмы Dallas Semiconductor (США). Температура регистрировалась, начиная от схода снега и до установления снежного покрова осенью. В расчетах сезонной азотфиксации корочек Малоземельской тундры использовали данные температуры за сезон 2015 г. по ближайшей метеостанции г. Нарьян-Мар в 85 км южнее от района исследований (данные с сайта www.rp5.ru). Пересчет на азот азотфиксирующей активности проведен с учетом конверсионного коэффициента 3:1 (Stewart et al., 1967; Chapin et al., 1991; Belnap, 2003; Zielke et al., 2005; Stewart et al., 2011).

Статистический анализ выполнен с использованием программы Statistica 6.0 (StatSoft, США). Сравнение средних значений НА корочек из разных географических районов выполняли в процедуре Т-теста. В сравнении средних значений в сезонной динамике использовали точечный НСР_{0,95} критерий (LSD-тест). Для выявления функциональной зависимости НА от температуры корочек использовали линейный регрессионный анализ. Сравнение линейных регрессий выполняли в дисперсионном анализе остатков регрессий с использованием критерия Фишера. В анализах значения $p < 0.05$ для коэффициентов и критериев считались статистически значимыми. Усы на рисунках представляют стандартные отклонения не менее чем трех независимых измерений.

Результаты и обсуждение

Разнообразие цианопрокариот в исследованных БК в большей степени зависело от экологических условий местообитания. Для БК на полигональных пятнах, характеризующихся относительно слабым увлажнением, отмечено доминирование видов рода *Stigonema* (*S. ocellatum*, *S. minutum* и *S. ocellatum*), для более сырых местообитаний, постоянно подпитываемых талыми водами ледников или водами заболоченных участков характерны БК с доминированием видов рода *Nostoc* и *Scytonema* (*N. commune* и *Sc. ocellatum*). В формировании корочек обоих исследованных вариантов принимали участие и другие азотфиксирующие виды, однако их обилие было невысоким (табл. 1).

Таблица 1.

Распределение азотфиксирующих видов цианопрокариот в двух вариантах БК в исследованных регионах Малоземельская тундра (1) и Приполярный Урал (2)

Виды	Варианты БК	
	V1	V2
Проективное покрытие корочек, % на м ²	30–50	50–100
Доминанты*	<i>Stigonema minutum</i> (C.Ag.) Hass. (1, 2) <i>Stigonema ocellatum</i> (Dill.) Thur. (1, 2)	<i>Nostoc commune</i> Vauch. ex Born. et Flah. (2) <i>Scytonema ocellatum</i> Lyngb. ex Born. et Flah. (2)
Субдоминанты	<i>Calothrix parietina</i> (Näg.) Thur. ex Born. et Flah. (1, 2) <i>Tolypothrix tenuis</i> Kütz. (1, 2)	<i>Tolypothrix tenuis</i> (2) <i>Petalonema densum</i> (A. Braun) ex Migula (2) <i>Hapalosiphon pumilus</i> Kirch. Born. et Flah. (2)
Прочие	<i>Dichothrix gypsophila</i> (Kütz.) Born. et Flah. (2)	<i>Calothrix parietina</i> (2) <i>Fischerella muscicola</i> (Thur.) Gom. (2) <i>Stigonema ocellatum</i> (2)

Примечание: * К доминантам отнесены виды, формирующие макроколонии и виды с относительным обилием в 6 баллов, субдоминанты – 5-4 балла, прочие – 3-1 балла (Patova et al., 2016).

Суточный ход НА корочек вариантов обоих районов представляют одновершинные кривые (рис. 2). Максимальная активность процесса наблюдается в дневное время (12:00–13:00), минимальная – в ночное (23:00–01:00), что ранее было отмечено другими исследованиями (Davey, 1983; Chapin et al., 1991).

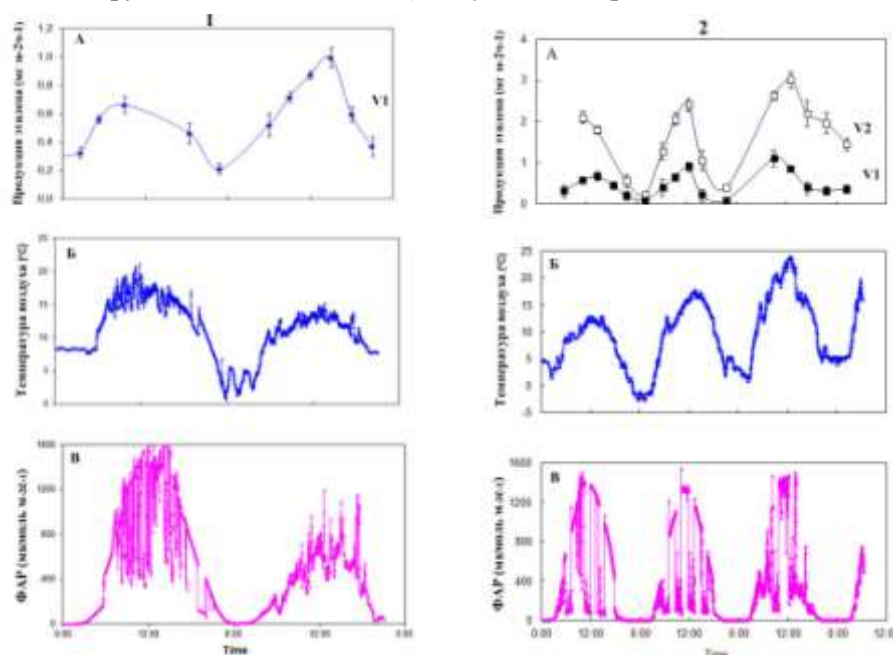


Рис. 2. Типичная дневная динамика нитрогеназной активности (за 2 дня) цианопрокариотных корочек (А), температура корочек (Б) и солнечная радиация (В) в момент измерения. 1 – корочки Малоземельской тундры, 2 – корочки Приполярного Урала).

Более низкие величины нитрогеназной активности в ночное время некоторые исследователи объясняют не только температурными изменениями, но и как приспособление к тому, чтобы не расходовать полностью запасов углеводов и таким образом до минимума сократить лаг-период в утренние часы и быстро восстанавливать НА с восходом Солнца (Fritz-Sheridan, 1988). Ход суточной кривой азотфиксации при условии поддержания постоянной влажности хорошо совпадает с ходом суточной кривой температуры воздуха (рис. 2Б) и освещенности (рис. 2В). Для разных вариантов исследованных корок ход суточной кривой сходен, но наблюдается разная интенсивность процесса. В таблице 2 показаны средние значения скорости АР для разных типов корок в исследованных вариантах горных и равнинных тундр при 15 °С и результаты процедуры на основе t-критерия с целью установления статистически достоверных отличий между средними значениями.

Таблица 2

Средние значения нитрогеназной активности ($\text{мг C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2}\text{ч}^{-1}$) при температуре 15 ± 1 °С корочек Малоземельской тундры и Приполярного Урала. Результаты представляют средние (станд. откл.) 6–9 значений.

Вариант	N_2 -фиксация
Корочки Малоземельской тундры, V1	0.65 (0.09)
Корочки Приполярного Урала, V1	0.53 (0.21)
Корочки Приполярного Урала, V2	1.76 (0.49)

Существенно более интенсивно (Т-тест, $p < 0.01$) фиксировали азот корочки V2 Приполярного Урала с доминированием *Nostoc* и *Scytonema*, что связано с более высоким проективным покрытием и обилием азотфиксирующих цианопрокариот в данном типе корочек. На интенсивность процесса азотфиксации влияет видовое разнообразие цианопрокариот, ряд авторов указывают, что *Nostoc commune* является наиболее активным азотфиксатором по сравнению с другими видами цианобактерий (Lennihan et al., 1994; Lennihan, Dickson, 1989; Kviderová et al., 2011). Корочки V2 из обоих регионов исследования по способности фиксировать азот атмосферы не имели достоверных отличий между собой (Т-тест, $p > 0.50$) (табл. 2) и в среднем при 15 ± 1 °С их активность составляла около $0.60 \text{ мг C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2}\text{ч}^{-1}$.

Измеренные нами величины азотфиксирующей активности биологических корочек сопоставимы с данными полученными для других арктических регионов. Так, в южных тундрах восточно-европейского Севера ($67^\circ 35'$ с.ш., $63^\circ 47'$ в.д.) нитрогеназная активность цианобактериальных корочек при 13°C составляла $1.06 \text{ мг м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ (Patova, Sivkov, 2002). Для корочек, собранных в более высоких широтах на арх. Шпицберген ($78^\circ 50'$ с.ш., $11^\circ 60'$ в.д.) получены значения в диапазоне $0.03\text{--}0.66 \text{ мг м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ (Liengen et al., 1997), для о. Девон (Арктическая Канада) – $0.05\text{--}1.09 \text{ мг м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ (Chapin et al., 1991), для высокогорной субальпийской зоны штата Монтана ($47^\circ 34' 57''$ с.ш., $113^\circ 54' 20''$ з.д., 2000 м н.у.м.) до $1.3 \text{ мг м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$ (Fritz-Sheridan, 1988). Полученные нами значения для равнинных и горных тундр европейской части России подтверждают предположение Liengen T. (1997), отметившего в своей работе, что фиксация азота цианопрокариотными сообществами в различных областях арктических экосистем имеет близкие величины.

С целью ранжирования факторов среды по степени их влияния на нитрогеназную активность выполнили корреляционный анализ (табл. 3).

Таблица 3.

Корреляционная таблица взаимосвязи нитрогеназной активности с факторами среды. $T_{\text{БК}}$ – температура БК и ФАР_{fls} – фотосинтетически активная радиация в колбах во время измерений. Число пар 14-17.

Факторы		Малоземельская тундра V1	Приполярный Урал	
			V1	V2
НА	$T_{\text{БК}}$	0.87(<0.001*)	0.96(<0.000)	0.91(<0.001)
НА	ФАР_{fls}	0.75(<0.004)	0.80(<0.001)	0.72(<0.006)
ФАР_{fls}	$T_{\text{БК}}$	0.94(<0.000)	0.92(<0.000)	0.92(<0.000)

Как и предполагалось, наиболее сильные положительные корреляционные связи НА во всех вариантах наблюдались с температурой корочек $T_{\text{БК}}$. Высокие статистически достоверные корреляционные связи НА корочек наблюдали также с ФАР_{fls} в момент измерений. Следует отметить, что между температурой корочек и интенсивностью солнечной радиации наблюдаются высокие взаимные связи, это позволяет для расчета НА использовать только температуру корочек.

Функциональная связь НА исследованных корочек с температурой $T_{\text{БК}}$ лучше всего описывается линейной регрессией (рис. 3). Известно, что взаимосвязь НА с температурой имеет нелинейный характер с оптимумом при 20-25 °С (Belnap, 2003; Chapin et al., 1991; Fritz-Sheridan, 1988), но, при проведении полевых экспериментов, как в Малоземельской тундре, так и на Приполярном Урале, температура корочек редко превышала 20 °С. Поэтому выявление функциональной связи азотфиксации и температуры корочек в температурном диапазоне от 0-20 °С с использованием линейной регрессии мы считаем вполне приемлемым решением (рис. 3, табл. 4).

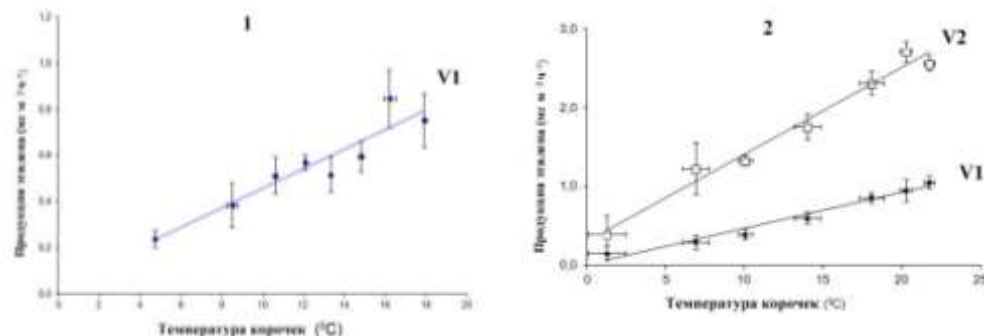


Рис. 3. Взаимосвязь НА корочек V1 и V2 с температурой корочек $T_{\text{БК}}$ для Малоземельской тундры (1) и Приполярного Урала (2) по результатам суточных измерений. Точки на графиках представляют средние \pm ст. отклонения из трех значений.

В таблице 4 показаны линейные регрессии для экспериментальных корочек и их основные статистические показатели.

Наши простые модели объясняют 72-95% вариаций НА исследованных корочек, все коэффициенты в уравнениях статистически значимые. Уровни значимости критериев Фишера существенно меньше 0.05, поэтому полученные уравнения регрессий статистически значимы. Сравнительный анализ линейных

моделей показал существенные отличия моделей корочек V1 Малоземельской тундры с моделями корочек V2 Приполярного Урала и моделей двух вариантов корочек Приполярного Урала между собой ($p < 0.000$) (табл. 4).

Таблица 4.

Скорость азотфиксации NA_{15} ($\text{мг C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2}\text{ч}^{-1}$) при 15°C , суточная нитрогеназная активность NA_d ($\text{мг C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2}\text{сут}^{-1}$), Mod – линейная модель взаимосвязи азотфиксации с температурой. $T_{\text{ок}}$ – температура корочек, $^\circ\text{C}$, N – количество переменных, R^2 – коэффициент детерминации, P – вероятность F.

Корочки	NA_{15}	NA_d	Mod	R^2	F	P
Малоземельская тундра						
V1	0.65 ± 0.09 (n=3)	11.8 ± 2.1 (n=3)	$0.0435 \cdot T_{\text{BSC}} + 0.024$	0.72	80	<0.0000
Приполярный Урал						
V1	0.53 ± 0.21 (n=3)	12.3 ± 1.8 (n=3)	$0.044 \cdot T_{\text{BSC}} + 0.026$	0.91	138	<0.0000
V2	1.76 ± 0.39 (n=3)	32.7 ± 6.2 (n=3)	$0.112 \cdot T_{\text{BSC}} + 0.220$	0.84	76	<0.0000

Суточные значения нитрогеназной активности корочек Приполярного Урала V1 с доминированием *Stigonema* в среднем достигали 12.3 ± 1.8 ($n=3$) $\text{мг C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2}\text{сут}^{-1}$, V2 с доминированием *Scytonema* и *Nostoc* 32.7 ± 6.2 ($n=4$) $\text{мг C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2}\text{сут}^{-1}$, для корочек V1 Малоземельской тундры - 11.8 ± 2.1 ($n=6$) $\text{мг C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2}\text{сут}^{-1}$ (табл. 4).

Сезонные измерения азотфиксирующей активности биологических корок затруднены вследствие труднодоступности регионов исследований для проведения стационарных сезонных наблюдений. Для расчетов вклада БК в накопление азота за период вегетации были использованы линейные модели взаимосвязи азотфиксации с температурой (табл. 4), а также сезонная динамика температуры верхнего слоя почвы (0-1 см) на экспериментальных участках (рис. 4). На основе сезонной динамики температуры корочек, измеренной с помощью автономных температурных логгеров, для корочек Приполярного Урала получены сезонные значения азотфиксации $1.10 \text{ г C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2}$ с доминированием видов рода *Stigonema*, и $4.10 \text{ г C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2}$ с доминированием родов *Scytonema*, *Nostoc* за 120 дней (за вегетационный сезон). С учетом конверсионного коэффициента 3:1 в пересчете на азот азотфиксирующая активность двух разных типов корочек составляет около 0.3 и 1.3 г N м^{-2} за 120 дн. соответственно.

Для корочек Малоземельской тундры, с доминированием видов рода *Stigonema*, значения составили $1.01-1.28 \text{ г C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2}$ 120 дн. или $0.3-0.4 \text{ г N м}^{-2}$ 120 дн. Учитывая, что площади участков, занимаемых корочками в пятнистых вариантах горных и равнинных тундр, составляют от 5 до 50% от общей площади растительного сообщества, а на нарушенных участках (места выпаса оленей и проезда гусеничного транспорта в Малоземельской тундре) до 90%, вклад цианопрокарриотных корок в азотный баланс равнинных и горных тундр может быть довольно существенным.

В таблице 5 показаны, как соотносятся наши результаты сезонной азотфиксации с данными исследователей в других регионах. Для удобства N_2 -фиксацию приводим в $\text{г C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2}$ и г N м^{-2} за вегетационный сезон.

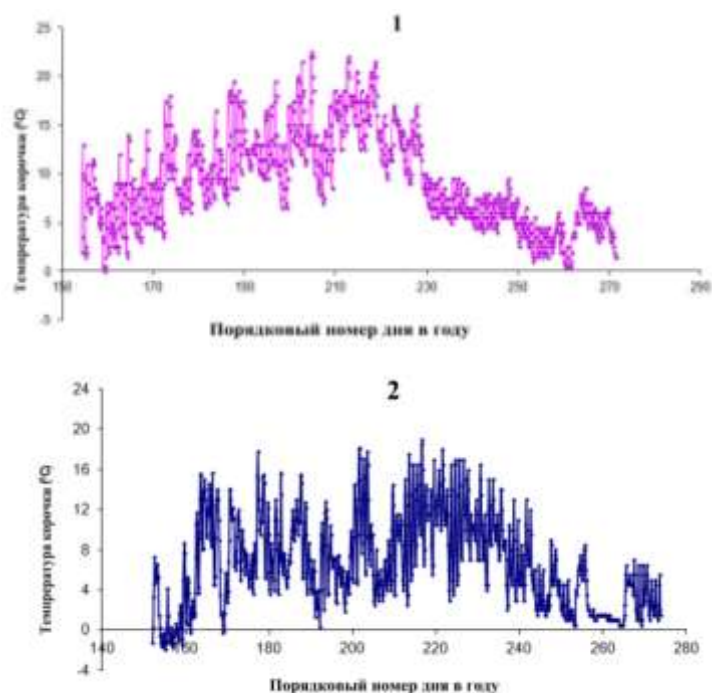


Рис. 4. Сезонная динамика температуры верхнего слоя (0-1 см) почвы на экспериментальных участках в Малоземельской тундре (1) и на Приполярном Урале (2). Температура регистрировалась с интервалом 3 часа. По оси абсцисс – температура верхнего слоя почвенной цианопрокарриотной корочки (0-1 см), по оси ординат – порядковый номер суток с начала года.

Таблица 5.
Показатели сезонной N₂-фиксации за вегетационный период в разных регионах Арктики и Субарктики в г C₂H₄ м⁻² и г N м⁻²

Район	Сообщество	N ₂ -фиксация	Источник
Приполярный Урал (65°11' с.ш., 60°18' в.д.)	Почвенные биологические корки	0.94-3.32 г C ₂ H ₄ м ⁻² или 0.31-1.10 г N м ⁻²	Patova et al., 2016
Малоземельская тундра (68°25' с.ш., 53°13' в.д.)	Почвенные биологические корки	1.01-1.28 г C ₂ H ₄ м ⁻² или 0.34-0.43 г N м ⁻²	Патова, Сивков (данная работа)
О-в Девон (75°33' с.ш., 84°24' в.д.)		0.303 г N м ⁻² год ⁻¹	Dickson, 2000
Арх. Шпицберген (78° с.ш., 16° в.д.)	Моховой покров	0.084-0.25 г C ₂ H ₄ м ⁻² или 0.03-0.08 г N м ⁻² за 40 дней вегетации	Zielke et al., 2005
Канадская Арктика	Наземные экосистемы	0.73-10.89 кг N га ⁻¹ год ⁻¹	Stewart et al., 2011
Большеземельская тундра	Наземные экосистемы	1.5-7.5 кг N га ⁻¹ в месяц (в пересчете 0.6-3 г м ⁻² за 4 месяца)	Гецен, Костяев, 1986
Кольский п-ов	Моховой покров	1-3 кг N га ⁻¹ за год (в пересчете 0.1-0.3 г N м ⁻²)	Egorov 2007; Давыдов, 2010

Заключение

Впервые для типичных почвенных корочек Приполярного Урала и Малоземельской тундры на основании экспериментальных данных получены сведения о суточной и сезонной азотфиксирующей способности цианопрокариотных корочек. Исследования показали, что суточная азотфиксация биологических корочек с участием цианопрокариот выше, чем поступление соединений азота с осадками. Региональные значения для осадков составляют $0.69 \text{ мг N м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$ для Малоземельской тундры (Walker, 2003) и $0.27\text{--}0.66 \text{ мг N м}^{-2} \text{ сут}^{-1}$ для Приполярного Урала (не опубликованные данные М.И. Василевич). Корочки с доминированием *Nostoc commune* и *Scytonema ocellatum* показывали достоверно повышенную НА, чем корочки с видами рода *Stigonema*. Это обусловлено различным видовым составом и проективным покрытием азотфиксаторов в корочках при сезонной сукцессии. Мы не обнаружили существенных отличий, как удельных скоростей, так и суточных величин НА цианобактериальных корочек Малоземельской тундры и Приполярного Урала от результатов для других районов арктической и южной тундр. Наши результаты могут служить основой для выполнения расчетов сезонной активности цианопрокариотных корочек равнинных и горных тундр востока европейской России и закрыть пробел в исследованиях по азотному обмену для этой местности.

Благодарности

Исследования выполнены при поддержке гранта РФФИ № 15-04-06346, а также в рамках Проекта комплексной программы УрОРАН № 15-12-4-1 «Разнообразии растительного мира и почвенного покрова ландшафтов, перспективных для включения в состав объекта Всемирного наследия ЮНЕСКО «Девственные леса Коми».

Литература

- Гецен М.В., Костяев В.Я. Экология азотфиксации в тундре. Сыктывкар, 1989. 24 с. (Сер. препринтов "Науч. докл."/ Коми науч. центр УрО АН СССР; Вып. 218).
- Давыдов Д.А. Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области. М.: Геос, 2010. 184 с.
- Alexander V.M., Billington M., Schell D.M. Nitrogen fixation in the arctic and alpine tundra. In: Tieszen LL (ed.). Vegetation and production ecology of an Alaskan Arctic tundra. New York: Springer-Verlag, 1978. P. 539–558.
- Anisimov O.A., Vaughan D.G., Callaghan T.V., Furgal C., Marchant H., Prowse T.D., Vilhjálmsson H., Walsh J.E. Polar regions (Arctic and Antarctic). In: Parry M.L., Canziani O.F., Palutikof J.P., van der Linden P.J. & Hanson C.E. (eds.). Climate Change 2007: impacts, adaptation, and vulnerability. The contribution of working group II to the fourth assessment report of the intergovernmental panel on climate change. Cambridge, UK: Cambridge University Press, 2007. P. 653–685.
- Belnap J. Factors influencing nitrogen fixation and nitrogen release in biological soil crusts. In: Belnap J. & Lange O.L. (eds.). Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management. Berlin: Springer, 2003. P. 241–261.
- Budel B. Microorganisms of Biological Crusts on Soil Surfaces Soil Biology. In: Buscot F., Varma A. (eds.). Microorganisms in Soils: Roles in Genesis and Functions. Berlin Heidelberg: Springer-Verlag, 2005. P. 307–322.

- Chapin D.M., Bliss L.C., Bledsoe L.J.* Environmental regulation of nitrogen fixation in a high arctic lowland ecosystem // *Can J. Bot.* 1991. Vol. 69. P. 2744–2755.
- Cleveland C.C., Townsend A.R., Schimel D.S., Fischer H., Howarth R.W., Hedin L.O., Perakis S.S., Latty E.F., Fishcer V., Elseroad J.C., Wasson M.F.* Global patterns of terrestrial biological nitrogen (N₂) fixation in natural ecosystems. *Global Biogeochemical Cycles*. 1999. Vol. 13. P. 623–645.
- Davey A.* Effects of abiotic factors on nitrogen fixation by blue-green algae in Antarctica. *Polar Biol.*, 1983. Vol. 2. P. 95–100.
- Diáková K., Biasi C., Hapek P., Martikainen P.J., Marushchak M.E., Patova E.N. & Jbantruukov H.* Variation in N₂ fixation in subarctic tundra in relation to landscape position and nitrogen pools and fluxes // *Arct. Antarct. Alp. Res.* 2016. Vol. 48(1). P. 111–125.
- Dickson L.G.* Constraints to nitrogen fixation by cryptogamic crusts in a polar desert ecosystem, Devon Island, N. W. T., Canada // *Arct. Antarct. Alp. Res.* 2000. Vol. 32. P. 40–45.
- Egorov V.I.* The nitrogen regime and biological fixation of nitrogen in moss communities (the Khibiny Mountains) // *Eurasian soil science*, 2007. Vol. 40(4). P. 463–467.
- Elbert W., Weber B., Bødel B., Andreae M.O. & Pöschl U.* Microbiotic crusts on soil, rock and plants: neglected major players in the global cycles of carbon and nitrogen? // *Biogeosciences Discuss*, 2009. Vol. 6. P. 6983–7015.
- Fritz-Sheridan R.P.* Physiological ecology of nitrogen fixing blue-green algal crusts in the upper-subalpine life zone // *J. Phycol.*, 1988. Vol. 24 (3). P. 302–309.
- Getzen M.V., Kostajev V.J., Patova E.N.* Role of nitrogen-fixing cryptogamic plants in tundra. In: Crawford R.M.M. (eds.). *Disturbance and Recovery in Arctic Lands an Ecological Perspective*. Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 1997. P. 135–150.
- Hobbie S.E., Chapin F.S.* The response of tundra plant biomass, aboveground production, nitrogen and flux to experimental warming // *Ecology*, 1998 Vol. 79. P. 1526–1544.
- Kvídiová J., Elster J., Jbimek M.* In situ response of *Nostoc commune* s.l. colonies to desiccation in Central Svalbard, Norwegian High Arctic // *Fottea*, 2011. Vol. 11(1). P. 87–97.
- Lenniham R., Chapin D.M., Dickson L.G.* Nitrogen fixation and photosynthesis in high arctic forms of *Nostoc commune* // *Can. J. Bot.*, 1994. Vol. 72. P. 940–945.
- Lenniham R., Dickson L.G.* Distribution, abundance and physiological aspects of *N. commune* in a high arctic ecosystem // *J. Phycol.*, 1989. Vol. 25. P. 16–20.
- Liengen T.* Conversion factor between acetylene reduction and nitrogen fixation in free-living cyanobacteria from high arctic habitats // *Can. J. Microbiol.*, 1999a. Vol. 45. P. 223–229.
- Liengen T.* Environmental factors influencing the nitrogen fixation activity of freeliving terrestrial cyanobacteria from a high arctic area, Spitsbergen // *Can. J. Microbiol.*, 1999b. Vol. 45. P. 573–581.
- Liengen T., Olsen R.A.* Seasonal and site-specific variations in nitrogen fixation in a high arctic area, Ny-Ålesund, Spitsbergen // *Can. J. Microbiol.*, 1997. Vol. 43. P. 759–769.
- Lindo Z., Nilsson M.C. & Gundale M.J.* Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude Biogeochemistry carbon balance in response to global change // *Global Change Biol.*, 2013. Vol. 19. P. 2022–2035.

Oechel W.C., Vourlitis G.L. The effects of climate change on land-atmosphere feedbacks in arctic tundra regions // Trends Ecol. Evolution., 1994. Vol. 9. P. 324–329.

Patova E., Sivkov M. Diversity of soil Cyanophyta, CO₂ - gas exchange and acetylene reduction of the soil crust in the cryogenic soils (East-European tundra) // Nova Hedwigia, 2002. Vol. 123. P. 387–395.

Patova E., Sivkov M., Patova A. Nitrogen fixation activity in biological soil crusts dominated by cyanobacteria in the Subpolar Urals (European North-East Russia) // FEMS Microbiology Ecology, 2016. Vol. 92 (9): fiw131 DOI. P. 1-9.

Solheim B., Johanson U., Callaghan T.V., Lee J.A., Gwynn-Jones D., Bjorn L.O. The nitrogen fixation potential of arctic cryptogram species is influenced by enhanced UV-B radiation // Oecologia, 2002. Vol. 133. P. 90–93.

Stewart K.J., Coxson D., Grogan P. Nitrogen inputs by associative cyanobacteria across a low Arctic tundra landscape // Arct. Antarct. Alp. Res., 2011. Vol. 43(2). P. 267–278.

Stewart W.D., Fitzgerald G.P., Burris R.H. In situ studies on N₂ fixation using the acetylene reduction technique // Proceedings National Acad Sci USA, 1967. Vol. 58. P. 2071–2078.

Vincent W.F. Cyanobacterial dominance in the polar regions. In: Whitton BA & Potts M (eds.). The ecology of cyanobacteria: their diversity in time and space. Dordrecht, London, Boston: Kluwer Academics Publishers, 2000. P. 321–340.

Walker T.R. Terrestrial pollution in the Pechora basin, north-eastern European Russia. PhD thesis Faculty of Science, School of Biosciences, University of Nottingham, Nottingham, 2003. 186 pp.

Yoshitake S., Uchida M., Koizumi H., Kanda H., Nakatsubo T. Production of biological soil crusts in the early stage of primary succession on a High Arctic glacier foreland // New Phytologist, 2010. Vol. 186. P. 451–460.

Zaehle S., Friedlingstein P., Friend A. Terrestrial nitrogen feedbacks may accelerate future climate change. Geophys. Res. Lett., 2010. 37. L01401, DOI:10.1029/2009gl041345.

Zielke M., Ekker A.S., Olsen R.A., Spjelkavik S., Solheim B. The influence of abiotic factors on biological nitrogen fixation in different types of vegetation in the high arctic, Svalbard // Arct. Antarct. Alp. Res., 2002. Vol. 34. P. 293–299.

Zielke M., Solheim B., Spjelkavik S., Olsen R.A. Nitrogen fixation in the high arctic: Role of vegetation and environmental conditions // Arct. Antarct. Alp. Res., 2005. Vol. 37. P. 372–378.

Дата поступления: 4.10.2016

Сведения об авторах

Патова Елена Николаевна

кандидат биологических наук, доцент, заведующий лабораторией Института биологии Коми НЦ УрО РАН, patova@ib.komisc.ru.

Сивков Михаил Дмитриевич

ведущий инженер Института биологии Коми НЦ УрО РАН, sivkov@ib.komisc.ru.

**ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ИНФОРМАЦИОННОЙ СИСТЕМЫ CRIS
ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ БИОГЕОГРАФИИ ЦИАНОПРОКАРИОТ
ЕВРО-АЗИАТСКОЙ АРКТИКИ**

Аннотация. Проведен географический анализ флоры цианопрокариот евразийского сектора Арктики. Инструментом для наиболее удобного проведения географического анализа следует считать создание и наполнение информационных систем, которые позволяют обрабатывать большие массивы данных. В созданной нами информационной системе CRIS (www.kpabg.ru/cris) в разделе по цианопрокариотам внесено более 3000 записей о распространении видов данной группы организмов.

Ключевые слова: Cyanoprokaryota, CRIS, информационные системы, CYANOpro, географическое распространение.

D. A. Davydov

**THE APPLICATION OF THE CRIS INFORMATION SYSTEM
FOR STUDY OF CYANOPROKARYOTES BIOGEOGRAPHY
IN THE EURASIAN ARCTIC**

Abstract. The paper presents the results of the geographical analysis of the cyanoprokaryotes flora in the Eurasian Arctic. Information systems and databases, which allow to process large data sets are supposed to be the most appropriate tool for the geographic analysis. We used a previously created CRIS (www.kpabg.ru/cris) information system where we incorporated more than 3000 records on the species distribution.

Key words: Cyanoprokaryota, CRIS, information system, CYANOpro, diversity, species distribution.

Введение

Изучение вопросов биогеографии той или иной группы организмов базируется на анализе ареалов распространения видов. Для составления карт распространения необходимо стремиться учитывать все известные местонахождения, приводящиеся в литературе, а также данные о гербарных образцах. В докомпьютерную эпоху этот трудоемкий и сложный процесс мог быть реализован только в виде публикации атласов и карт распространения. Применительно к географии цианопрокариот прецеденты создания таких атласов нам неизвестны. В обобщающих монографиях распространение таксонов обычно анализируется перечислением крупных регионов, в которых вид отмечен, реже приводится его географическая характеристика.

На современном этапе рационально использовать базы данных, в которых можно накапливать, хранить и обрабатывать большие объемы информации по распространению видов.

Использование различных информационных систем (ИС), обобщающих информацию о биоразнообразии в данном регионе, посвященных различным группам организмов, становится международной практикой. Как правило, эти ресурсы основаны на следующих принципах: доступность, открытость для всех пользователей, консолидации исследователей различных институтов.

Мы создали интернет-информационную систему CRIS (www.krabg.ru/cris), в которой данные о распространении цианопрокариот (раздел по адресу www.krabg.ru/cyanopro) каталогизированы и доступны для использования в любых последующих исследованиях.

Материалы и методы

Для анализа распространения видов цианопрокариот Арктики использовались собственные сборы, литературные источники, а также данные собранные в Global Biodiversity Information Facility (<http://data.gbif.org>). Проанализированы следующие литературные источники: для арх. Шпицберген (Wittrock, Nordstedt, 1882; Wittrock, 1883; Lagerheim, 1894; Stockmayer, Kleiner, 1906; Borge, 1911; Summerhayes, Elton, 1923; Thomasson, 1958, 1961; Willen, 1980; Matuła, 1982; Plichta, Luscinska, 1988; Перминова, 1990; Oleksowicz, Luścińska, 1992; Skulberg, 1996; Давыдов, 2005, 2008а,б, 2009, 2010а,б, 2011; Komárek et al., 2006, 2012; Stibal et al., 2006; Matuła et al., 2007; Kim et al., 2008, 2011; Komárek J., Kovacik L., 2013; Richter et al., 2009; Strunecky et al., 2012; Davydov, 2013, 2014, 2016; Richter, Matuła, 2013;); для арх. Земля Франца-Иосифа (Borge, 1899; Косинская, 1933; Новичкова-Иванова, 1963; Ширшов, 1935); для арх. Новая Земля (Wille, 1879; Палибин, 1903-1906; Флеров, 1925; Косинская, 1933; Ширшов, 1935); для Ненецкого автономного округа (Гецен и др., 1994; Патова, 2001); для Республики Коми (Воронихин, 1930; Еленкин, 1938; Дорогостайская, Новичкова-Иванова, 1967; Патова, 2005; Патова, Демина, 2008; Биоразнообразие ..., 2010; Новаковская и др., 2012); для Ямало-Ненецкого автономного округа (Воронков, 1911; Воронихин, 1930; Кошелева, Новичкова, 1958; Перминова, 1990; Богданов и др., 1991, 2004; Науменко, Семенова, 1996); для арх. Северная Земля (Патова, Белякова, 2006); для п-ова Таймыр (Ермолаев и др., 1971; Дорогостайская, Сдобникова, 1973; Ермолаев, 1981; Сдобникова, 1986; Перминова, 1990); для Якутии (Дорогостайская, 1959; Васильева, 1989; Флора..., 1991; Разнообразие..., 2005; Габышев, Габышева, 2009а,б, 2010а,б, 2011; Габышев, 2015); для Чукотского автономного округа (Дорогостайская, 1959; Батов и др., 1978; Белякова, 2001); для Магаданской области (Габышев, 2015; Кузьмин, 1986; Перминова, 1990).

Все данные размещены в созданный ранее раздел ИС CRIS – CYANOpro (www.krabg.ru/cyanopro). ИС построена на основе CMS Drupal. Для построения списка видов, встречающихся на территории евразийской Арктики, использовалось ГИС-приложение Qgis. Всего в анализе использованы данные о 3367 записях, размещенных в информационной системе.

Результаты и обсуждение

Выделение географических элементов у цианопрокариот не является общепризнанной практикой. На это есть ряд причин, во-первых, это сложившееся мнение о космополитном распространении группы и большинства ее представителей (Geitler, 1932). Следствием этого является игнорирование географических закономерностей при анализе флор. Критика такого подхода рассмотрена Э.Г. Кукком (1969). Во-вторых, даже при неглубоком анализе ареалов многих видов становится очевидна их широта. Насколько объективными являются причины таких широких ареалов? С одной стороны, цианопрокариоты имеют древний возраст происхождения, а, следовательно, имели возможность приспособиться и распространиться по всему миру. Также многие цианопрокариоты относятся к гидрофитным организмам, они приурочены к водным экосистемам, что приводит к интразональному характеру их распространения. Многие наземные виды также могут встречаться в водных экотопах, это сказывается на величине их ареалов, охватывающих обширные пространства по всему Земному шару или на значительной его территории. Ареалы видов наземных местообитаний имеют более конкретные, узкие очертания, но такие *Cyanoprokaryota* уступают по численности гидрофитам и водно-наземным формам.

С другой стороны, простая морфология значительного числа видов приводит к сомнениям в таксономической идентичности. Одни и те же виды обнаруживаются разными исследователями в экологически контрастных местообитаниях, например, в плактоне озер, заболоченных водоемах, горных ручьях, морской литорали и т.д. Достоверность определений в данном случае установить невозможно. Ясность могли бы внести современные методы идентификации на основе молекулярно-генетических анализов, но они возможны только после выделения штаммов в культуру. Такие исследования пока еще очень редки. Наблюдается типичная для прокариот ситуация, когда генотипическое разнообразие превышает фенотипическое, и, следовательно, многие морфотипы цианопрокариот могут иметь ареалы, охватывающие обширные пространства по всему Земному шару или на значительной его территории.

Современный подход к таксономии, основанный на комбинации филогенетических данных изучения ультраструктуры, морфологии и экологии привел к выделению ряда новых криптоических видов из ранее описанных, широко распространенных цианопрокариот. Такие виды чаще всего оказываются эндемиками определенных регионов. Вовлечение все большего числа изолятов в молекулярно-генетические исследования приведет к возрастанию числа эндемиков среди цианопрокариот.

Специальные работы, посвященные выделению и характеристике географических элементов флор цианопрокариот, немногочисленны (Donat, 1926; Ширшов, 1935; Кукк, 1969; Костиков, 1991). Описанный нами ранее подход (Давыдов, 2010), заимствованный из географии других криптогамных организмов, широкого применения во флористических исследованиях не нашел. Тем не менее, нам представляется, что отнесение видов к выделенным географическим элементам позволяет довольно корректно проводить сравнительный географический флористический анализ.

Обобщенный список цианопрокариот евразийской Арктики включает 435 видов. Наибольшее число таксонов выявлено во флорах арх. Шпицберген (281) и Большеземельской тундры (191). Высокое разнообразие видов отмечено на п-ве Таймыр (125) и на Полярном Урале (119). Все остальные территории характеризуются меньшим числом видов, что связано с меньшей изученностью, так на Чукотке выявлено 84 вида, на арх. Земля Франца-Иосифа – 68, в Малоземельской тундре – 67,

на арх. Новая Земля – 54, на Ямале – 56. Еще меньшее разнообразие выявлено в Магаданской области (48) и на арх. Северная Земля (41).

Географический анализ флоры евразийского сектора Арктики в целом проведен на основе выделенных ранее географических элементов (Давыдов, 2010) (рис. 1).

В анализируемой флоре преобладают космополиты (46%), что является характерным для всех флор цианопрокариот. Велика доля бореальных видов (10%), которые широко представлены в более южных районах, но могут встречаться и в арктических местообитаниях. Схожее число видов насчитывает и аркто-бореальная группа (9%). Эти виды одинаково широко распространены как в бореальной, так и в арктической зоне.

Доля видов, связанных в своем распространении с арктическими и высокогорными местообитаниями – арктомонтанных цианопрокариот, также высока (7%). Доли типичных арктических (3%), монтанных видов (2%) и широко распространенных арктобореально-монтанных (3%) – невелики.

Арктических видов, не встречающихся в других зонах, – нет, большинство из них проникают в соседние районы Субарктики. Сюда также включены и биполярные виды, обнаруженные в Арктике и в Антарктике.

Значительное число видов не имеют четких ареалов, которые можно было бы подвергнуть анализу, поэтому они помещены в группу видов с неясным распространением (20%).

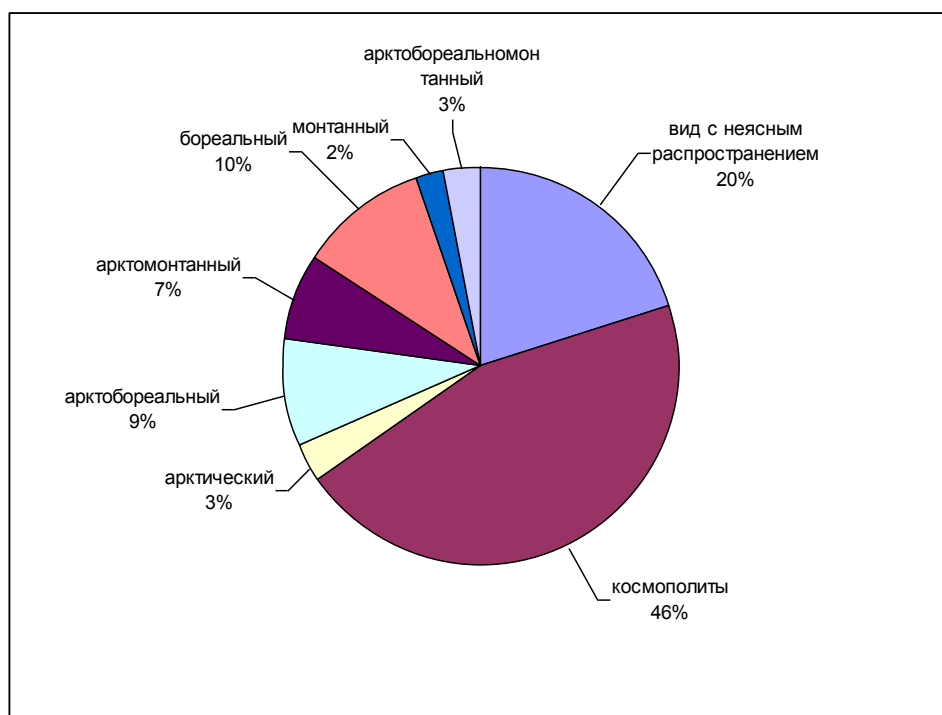


Рис. 1. Распределение видов цианопрокариот евразийского сектора Арктики по географическим элементам.

Сложение в общую флору видов такой значительной и гетерогенной территории, как евразийская Арктика, размывает характерные черты, которые четче проявляются при географическом анализе флор отдельных хорошо изученных регионов. Так, географический анализ флоры цианопрокариот Шпицбергена демонстрирует следующее распределение видов (рис. 2).

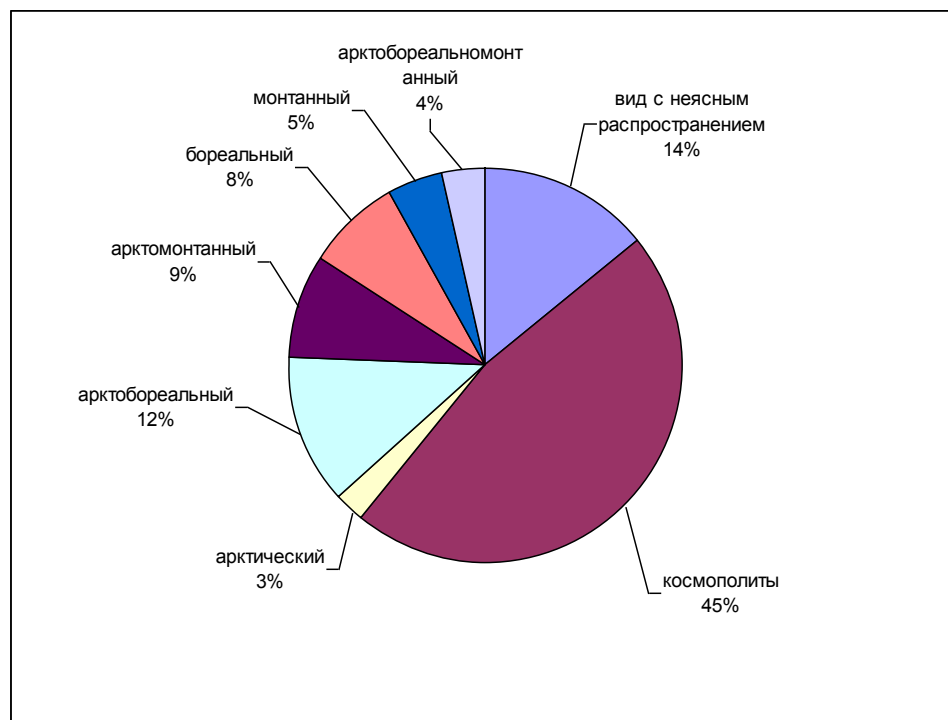


Рис. 2. Распределение видов цианопрокариот архипелага Шпицберген по географическим элементам.

Доля космополитов остается неизменной (45%), также как не увеличивается и доля арктических видов (3%). Характерно уменьшение числа бореальных видов (8%), по сравнению с флорой евразийского сектора Арктики, так как флора Шпицбергена – высокоарктическая, часть территории архипелага входит в зону полярных пустынь. Увеличивается доля арктобореальных (12%), арктомонтанных (9%) и монтанных видов (5%). Последнее отражает особенности территории Шпицбергена, как типичной горной страны, что проявляется и в видовом составе цианопрокариот. Немного возрастает доля арктобореально-монтанных цианопрокариот (4%).

Во флоре Большеземельской тундры (рис. 3) характерные черты проявляются в увеличении доли бореальных видов – в связи с большей представленностью планктонных форм, характерных для озер бореальной зоны. Соотношение других групп примерно соответствует общему для проанализированного сектора Арктики.

Анализ других арктических территорий на сегодняшний день преждевременен, так как их нельзя считать полно изученными, следовательно, и выводы о географическом спектре будут необъективными.

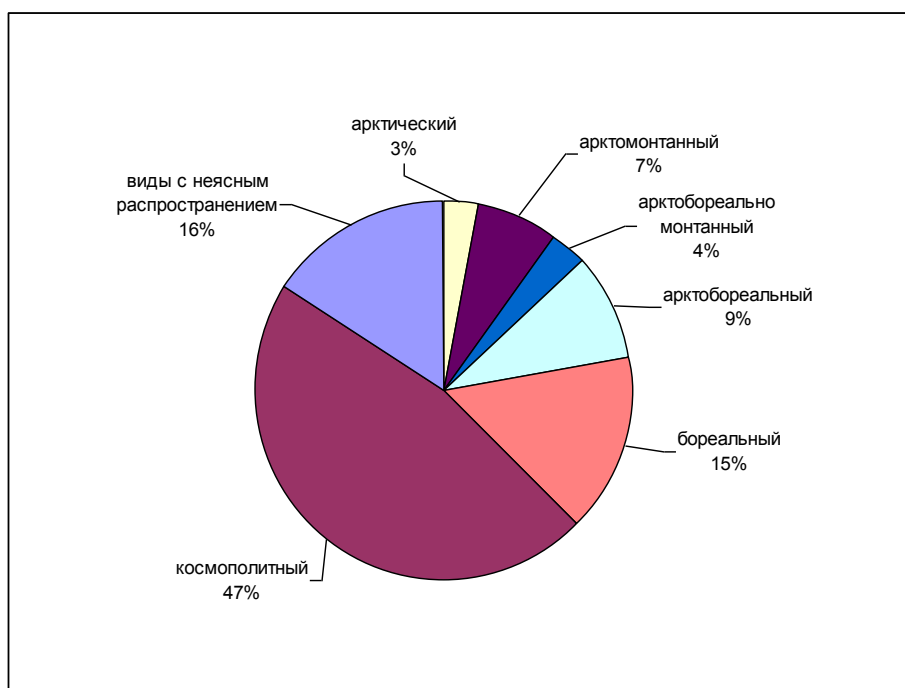


Рис. 3. Распределение видов цианопрокариот Большеземельской тундры по географическим элементам.

Заключение

Подход к выделению географических элементов для видов цианопрокариот на наш взгляд объективно отражает особенности флоры, поэтому может использоваться при проведении флористических анализов.

Проведение географического анализа различных флор цианопрокариот наиболее удобно проводить с использованием информационных систем, которые позволяют хранить и обрабатывать большие массивы данных. В нашем случае использовалась информационная система CRIS, в раздел которой мы внесли более 3000 записей о распространении видов.

Обобщенный список цианопрокариот евразийской Арктики включает 435 видов. Наибольшее разнообразие выявлено во флорах арх. Шпицберген (281), Большеземельской тундры (191).

Во флоре цианопрокариот евразийской Арктики, как и в любой флоре мира, преобладают космополиты (46%), также велика доля бореальных видов (10%), и аркто-бореальных видов (9%). Значительное число видов связаны в своем распространении с арктическими местообитаниями и их аналогами в высокогорьях – это арктомонтанные цианопрокариоты (7%). Доли типичных арктических (3%), монтанных видов (2%) и широко распространенных арктобореально-монтанных (3%) невелики.

Благодарности

Исследование выполнено при частичной поддержке грантов РФФИ № 14-04-98810, 15-04-06346, 15-29-02662.

Литература

Батов В.А., Вайн-Риб М.А., Соколова М.А. К изучению термофильной альгофлоры высокоширотных гидротерм Чукотки // Флора и растительность Чукотки. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1978. С. 122-131.

Белякова Р.Н. Синезеленые водоросли района Кукуньских (Лоринских) горячих ключей (Чукотский полуостров) // Новости систематики низших растений, 2001. Т. 34. С. 10-21.

Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Гаврилов А.Л., Мельниченко И.П., Степанов Л.Н., Ярушина М.И. Биоресурсы водных экосистем Полярного Урала. Екатеринбург: УрО РАН, 2004. 167 с.

Богданов В.Д., Богданова Е.Н., Мельниченко И.П., Мельниченко С.М., Степанов Л.Н., Ярушина М.И. Биология гидробионтов экосистемы реки Морды-Яхи. Ин-т экол. и жив. УрО АН СССР. Свердловск, 1991. Деп. в ВИНТИ 06.06.91, N 2367-B91. 76 с.

Васильева И.И. Анализ видового состава и динамики развития водорослей Якутии: Препринт. Якутск: Изд-во Якутского науч. центра СО АН СССР, 1989. 48 с.

Воронихин Н.Н. Водоросли Полярного и Северного Урала // Труды ленинградского общества естествоиспытателей, 1930. Т. 60. Вып. 3. С. 1-71.

Воронков Н.В. Планктон водоемов полуострова Ямал // Ежегодник Зоол. музея Имп. АН. 1911. Т. 16. с. 180-214.

Габьшев В.А. Фитопланктон крупных рек Якутии и сопредельных территорий Восточной Сибири // Дисс. ... доктора биол. наук. Якутск, 2015. 406 с.

Габьшев В.А., 2015; Кузьмин Г.В. К флоре водорослей низовья р. Ямы (Магаданская область) // Ботанический журнал, 1986 Т. 71. № 4. С. 513-527.

Габьшев В.А., Габьшева О.И. Водоросли планктона реки Анабар // Вестник Томского госуниверситета, 2009. № 324. С. 354-359.

Габьшев В.А., Габьшева О.И. К изучению фитопланктона и физико-химических параметров вод р. Оленек // Вестник СВНЦ ДВО РАН, 2010. №3. С. 51-55.

Габьшев В.А., Габьшева О.И. Особенности развития фитопланктона и физико-химические свойства вод реки Яны в летний период // Известия Иркутского государственного университета Серия «Биология. Экология», 2010. Т. 3, № 4. С. 82-94.

Габьшев В.А., Габьшева О.И. Особенности развития фитопланктона и физико-химических свойств воды р. Индигирка // Вестник СВНЦ ДВО РАН, 2011. № 3. С. 42-50.

Габьшев В.А., Ремигайло П.А. Таксономический состав фитопланктона реки Алдан (Якутия) // Ботанический журнал, 2009. Т. 94, №12. С. 1771-1777.

Гецен М.В., Стенина А.С., Патова Е.Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: УИФ "Наука", 1994. 148 с.

Давыдов Д.А. Суанорпрокарыота Шпицбергена, состояние изученности флоры // Ботанический журнал, 2010. Т. 95. № 2. С. 169-176.

Давыдов Д.А. Видовой состав Суанорпрокарыота западного берега залива Грен-фьорд (архипелаг Шпицберген) // Ботанический журнал, 2011. Т. 96. № 11. С. 1409-1420.

Давыдов Д.А. Дополнение к флоре цианопрокариот полярных пустынь Земли принца Оскара (о. Северо-Восточная Земля, Шпицберген) // *Материалы X Международной научной конференции «Комплексные исследования природы архипелага Шпицберген»* (Мурманск, 27-30 октября 2009 г.). М., 2010. С. 374-376.

Давыдов Д.А. Наземные цианобактерии восточного побережья Грен-фьерда (Западный Шпицберген) // *Комплексные исследования природы Шпицбергена*. Вып. 5. Апатиты, 2005. С. 377-382.

Давыдов Д.А. Цианопрокариоты полярных пустынь Земли принца Оскара (о. Северо-Восточная Земля, Шпицберген) // *Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики*. Вып. 8. Материалы Международной научной конференции. М., 2008. С. 85-90.

Дорогостайская Е.В. К вопросу о почвенной альгофлоре пятнистых тундр Крайнего Севера // *Ботанический журнал*, 1959. Т. 44. №3. С. 312-321.

Дорогостайская Е.В., Новичкова-Иванова Л.Н. Об изменении альгофлоры тундровых почв в результате их освоения // *Ботанический журнал*, 1967. Т. 52. № 4. С. 461-468.

Дорогостайская Е.В., Сдобникова Н.В. Почвенные водоросли тундр Западного Таймыра // *Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность*. Л., 1973. Вып. 2. С. 128-138.

Еленкин А.А. Синезеленые водоросли СССР. Специальная (систематическая) часть. Вып. 1. М.-Л. Изд-во АН СССР, 1938. – 985 с.

Ермолаев В.И. Общая характеристика альгофлоры водоемов Таймыра // *Биол. проблемы Севера: Тез. докл. IX Симпозиума*. Сыктывкар, 1981. Ч.1. С.61.

Ермолаев В.И., Левадная Г.Д., Сафонова Т.А. Альгофлора водоемов окрестностей Таймырского стационара // *Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность*. Л., 1971. С. 116-129.

Копырина Л.И. Водоросли водоемов-отстойников бассейна верхнего течения реки Индигирки (северо-восточная Якутия) // *Вестник СВФУ*, 2010. Т. 7. № 4.

Королева Н.Е., Константинова Н.А., Белкина О.А., Давыдов Д.А., Лихачев А.Ю., Савченко А.Н., Урбанавичене И.Н. Флора и растительность побережья залива Грен-Фьорд (архипелаг Шпицберген). Апатиты, 2008. 132 с.

Косинская Е.К. Критический список пресноводных водорослей, собранных В. П. Савичем в Арктической правительственной экспедиции 1930 г. // *Тр. Ботан. ин-та. Акад. Наук СССР*. Сер. 2. Л., 1933, вып. 1. С. 35-51.

Кошелева И.Т., Новичкова Л.Н. О пятнистых тундрах Западной Сибири и их альгофлоре // *Ботанический журнал*, 1958. Т. 43. № 10. С. 1478-1485.

Науменко Ю.В., Семенова Л.А. К изучению водорослей некоторых водоемов полуострова Ямал (Западная Сибирь) // *Новости систематики низших растений*, 1996. Т. 31. С. 46-52.

Новаковская И.В., Патова Е.Н., Шабалина Ю.Н. Почвенные водоросли горно-тундровых сообществ Приполярного Урала (Национальный парк "Югыд Ва") // *Ботанический журнал*, 2012. Т. 97. № 3 С. 305-320.

Новичкова-Иванова Л.Н. Смены синузид почвенных водорослей Земли Франца-Иосифа // *Ботанический журнал*, 1963. Т. 48. № 1. С. 42-53

Палибин И.В. Ботанические результаты плавания ледокола "Ермак" в Северном Ледовитом океане летом 1901 г. - Петербург, 1903-1906.

Патова Е.Н., Белякова Р.Н. Наземные Cyanoprokaryota острова Большевик (Архипелаг Северная Земля) // *Новости систематики низших растений*, 2006. Т. 40. С. 83-91.

- Патова Е.Н.* Первые сведения о синезеленых водорослях Ненецкого заповедника // *Новости систематики низших растений*, 2001. Т. 34. С. 34-38.
- Патова Е.Н.* Разнообразиие Суанophyta водоемов бассейна реки Малый Паток (Приполярный Урал, национальный парк "Югыд Ва") // *Новости систематики низших растений*, 2005. Т. 39. С. 51-61.
- Патова Е.Н., Демина И.В.* Водоросли водоемов Полярного Урала, не подверженных антропогенному воздействию // *Биология внутренних вод*, 2008. № 1. С. 58-67.
- Перминова Г.Н.* Почвенные водоросли некоторых районов севера Евразии и Дальнего Востока. Киров, 1990. 41 с. Деп. в ВИНТИ, № 4471-В90.
- Разнообразие* растительного мира Якутии / Отв. ред. Н.С. Данилов. Новосибирск, 2005. 328 с.
- Сдобникова Н.В.* Почвенные водоросли в южных тундрах Таймыра // *Южные тундры Таймыра*. Л., 1986. С. 68-79.
- Флеров Б.К.* Пресноводные водоросли Белушьяго полуострова на Новой Земле // *Тр. Плов. Морск. Ин-та.*-1925.Т. 1. Вып. 12. С. 13-48.
- Флора* тундровой зоны Якутии / Егорова А. А., Васильева И. И., Степанова Н. А., Н. Н. Фесько. Якутск: ЯНЦ СО АН СССР, 1991. 186 с.
- Шуришов П.П.* Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца-Иосифа // *Тр. Аркт. ин-та*. Л., 1935. Т. 14. С. 73-162.
- Borge O.* Die Süßwasseralgenflora Spitzbergens // *Videnskapsselskapets Skifter*. I. Mat.-Natur. Kl. 1911. N. 11. P. 1-38.
- Borge O.* Süßwasseralgen von Franz Josefs-Land: gesammelt von der Jackson-Harmsworth'schen Expedition // *Öfversigt af Kongl. Vetenskaps-akademiens förhandlingar*, Stockholm, 1899. N. 7. P. 751-766.
- Davydov D.* Diversity of the Cyanoprokaryota in polar deserts of Innvika cove North-East Land (Nordaustlandet) Island, Spitsbergen // *Czech Polar Reports*, 2016. Vol. 6(1). 66-79.
- Davydov D.* Diversity of the Cyanoprokaryota in polar deserts of Rjipfjorden east coast, North-East Land (Nordaustlandet) Island, Spitsbergen // *Algological Studies*, 2013. Vol. 142. P. 29-44.
- Davydov D.* Diversity of the Cyanoprokaryota of the area of settlement Pyramiden, West Spitsbergen Island, Spitsbergen archipelago // *Folia Cryptog. Estonica*, 2014. Vol. 51. P. 13-23.
- Kim G.H., Klochkova T. A., Kang S. H.* Notes on freshwater and terrestrial algae from Ny-Ålesund, Svalbard (high Arctic sea area) // *Journal of Environmental Biology*, 2008. Vol. 29. N. 4. P. 485-491.
- Kim G.H., Klochkova T.A., Han J.W., Kang S.-H., Choi H.G., Chung K.W., Kim S.J.* Freshwater and Terrestrial Algae from Ny-Ålesund and Blomstrandhalvøya Island (Svalbard) // *Arctic*, 2011. Vol. 64. N. 1. P. 25-21.
- Komárek J., Kovacik L.* Schizotrichacean cyanobacteria from central Spitsbergen (Svalbard) // *Polar Biol.*, 2013. Vol. 36. P. 1811-1822.
- Komárek J., Kovacik L., Elster J., Komárek O.* Cyanobacterial diversity of Petuniabukta, Billefjorden, central Spitsbergen // *Polish Polar Research*, 2012. Vol. 33. N. 4. P. 347-368.
- Komárek J., Taton A., Sulek J., Wilmotte A., Kastovksa K., Elster J.* Ultrastructure and taxonomic position of two species of the cyanobacterial genus Schizothrix // *Cryptogamie, Algologie*, 2006. Vol. 27. P. 53-62.
- Lagerheim G.* Ein Beitrag zur Schneeflora Spitzbergens // *La nuova notarisia*. 1894. P. 650-654.

Matula J. Investigations on the algal flora of West Spitsbergen // Acta Universitatis Wratislaviensis, 1982. N. 525. P. 173–194.

Matula J., Pietryka M., Richter D., Wojtuń B. Cyanoprokaryota and algae of Arctic terrestrial ecosystems in the Hornsund area, Spitsbergen // Pol. Polar Res., 2007. Vol. 28. N. 4. 283-315.

Oleksowicz A.S., Luścińska M. Occurrence of algae on tundra soils in Oscar II Land, Spitsbergen // Polish Polar Research, 1992. Vol. 13. N. 2. P. 131-147.

Plichta W., Luscinska M. Blue–green algae and their influence on development of tundra soils in Kaffiöyra, Oscar II Land, Spitsbergen // Polish Polar Research, 1988. Vol. 9. N. 4. P. 475–484.

Richter D., Matula J. *Leptolyngbya sieminskae* sp. n. (Cyanobacteria) from Svalbard // Polish Polar Research, 2013. Vol. 34. N. 2. P. 151-168.

Richter D., Matula J., Pietryka M. Cyanobacteria and algae of selected tundra habitats in the Hornsund fiord area (West Spitsbergen) // Oceanological and Hydrobiological Studies, 2009. Vol. 38. N. 2. P. 65-70.

Skulberg O.M. Terrestrial and limnic algae and cyanobacteria // A catalogue of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria. Elvebakk A., Prestrud P. (eds.). Norsk Polarinstitut, Skrifer, 1996. P. 383 – 395.

Sibal M., Sabacka M., Kastovska K. Microbial Communities on Glacier Surfaces in Svalbard: Impact of Physical and Chemical Properties on Abundance and Structure of Cyanobacteria and Algae // Microbial Ecology, 2006. Vol. 52. P. 644–654.

Stockmayer S. Kleiner Beitrag zur Kenntnis der Süßwasseralgenflora Spitzbergens // Österreich. bot. Zeitschr. 1906. Bd. 56. P. 47-53.

Strunecky O., Komárek J., Elster J. Biogeography of *Phormidium autumnale* (Oscillatoriales, Cyanobacteria) in western and central Spitsbergen // Polish Polar Research, 2012. Vol. 33. N. 4. P. 369-382.

Summerhayes V.S., Elton C.S. Contributions to the ecology of Spitsbergen and Bear Island // Journal of Ecology, 1923. Vol. 11. N. 2. P. 214-286.

Thomasson K. Zur planktonkunde Spitzbergens, 1. // Hydrobiologia. 1958. Vol. 12. N. 2-3. P. 226-236.

Thomasson K. Zur planktonkunde Spitzbergens, 2. // Hydrobiologia. 1961. Vol. 18. N. 3. P. 192-198.

Wille N. Ferskvandsalger fra Novaja Semlja samlede af Dr. F. Kjellman paa Nordenskiöld's Expedition 1875 // Öfversigt af kongl. Vet.-Akad. Forhandl. 1879, No. 5. S. 13-74.

Willen T. Phytoplankton from Lakes and Ponds on Vestspitsbergen // Acta phytogeographica suecica, 1980. Vol. 68. P. 173-188.

Wittrock V.B. Über die Schnee – und Eisflora, besonders in den arktischen Gegenden // In: Nördenskiöld A. E. (ed.) Studier och Forskningar Föränledda af Mina Resor i Höga Norden. Stockholm, 1883. H. 2–3.

Wittrock V.B., Nordstedt O. Algae aquae dulcis exsiccatae. Upsaliae, Lundae et Stockholmiae, 1882. 21 s.

Дата поступления: 1.10.2016

Сведения об авторах

Давыдов Денис Александрович

кандидат биологических наук, старший научный сотрудник Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н. А. Аврорина Кольского НЦ РАН, Апатиты, d_disa@mail.ru.

**ЦИАНОПРОКАРИОТЫ В КОЛЛЕКЦИИ ЖИВЫХ КУЛЬТУР
ИНСТИТУТА БИОЛОГИИ КОМИ НЦ УРО РАН (SYKOA)**

Аннотация. В статье представлено описание штаммов из отдела Cyanoprokaryota содержащихся в коллекции живых культур цианопрокариот и водорослей SYKOA из наземных и водных местообитаний арктических регионов России. Приведены места сбора, морфологические и молекулярно-генетические данные для таксонов, а также сведения об использовании штаммов для научных и прикладных задач.

Ключевые слова: Cyanoprokaryota, коллекция водорослей, штамм, культура.

I. V. Novakovskaya, E. N. Patova

**CYANOPROKARYOTA IN THE COLLECTION OF ALIVE CULTURES
INSTITUTE OF BIOLOGY, KOMI SCIENCE CENTRE (SYKOA)**

Abstract. The article deals with Cyanoprokaryota strains from alive collection of algae and cyanoprokaryota cultures (SYKOA). Cyanoprokaryota strains were collected in terrestrial and aquatic habitats in arctic regions of Russia. In the article, we describe habitats where the samples were taken, morphological and genetic features of the specimens, and practical use of the strains for scientific and other purposes.

Key words: Cyanoprokaryota, collection, strain, culture.

Введение

Цианопрокариоты и эукариотные водоросли играют большую роль в наземных и водных экосистемах. Они выделяют в окружающую среду биологически активные вещества, участвуют в создании органической продукции почвы и в круговороте биогенных элементов. Повсеместное распространение, большое разнообразие, высокая скорость роста и содержание различных веществ (масла, витамины, липиды и др.) определяет широкое использование этих микроорганизмов в промышленности и в сельском хозяйстве. Создание и поддержание живых коллекций является необходимым для использования водорослей в фундаментальных и прикладных исследованиях. Коллекции имеют большое значение для сохранения биоразнообразия микроорганизмов и изучения их свойств.

Коллекция живых культур цианопрокариот и водорослей (SYKOA) из наземных и водных местообитаний арктических регионов России создана в 2010 г. под эгидой гербария SYKO Института биологии (ИБ) Коми НЦ УрО РАН.

Основная задача коллекции – поддержание и пополнение фонда штаммами цианопрокариот и эукариотных водорослей, выделенных из арктических регионов России с целью дальнейшего их использования при проведении флористических, систематических, эволюционных, молекулярно-генетических

исследований. Актуально использование выделенных штаммов, как биотехнологических объектов для решения прикладных задач, таких, как поиск перспективных видов водорослей для получения биодизеля, изучения токсичных видов, для биологической рекультивации и ремедиации техногенно нарушенных земель, очистки сточных вод, производства удобрений и биологически активных веществ, научного и коммерческого обмена штаммами с ведущими европейскими исследовательскими центрами, а также для использования в научно-образовательном процессе.

Материалы и методы

В коллекции представлены штаммы цианопрокариот выделенные из почвенно-альгологических и водных проб, собранных на Полярном и Приполярном Урале (крайний северо-восток Европейской части России), из южной части архипелага Шпицберген, Иркутской и Вологодской области. Кроме северных и арктических регионов поддерживаются штаммы из горных районов Абхазии и Украины. Большая часть проб отобрана Е.Н. Патовой и И.В. Новаковской (при сборе другими специалистами в статье указывается автор).

Выделенные штаммы хранятся в стеклянных пробирках на 20 мл с притертыми пробками на агаризованной и жидкой (часть штаммов) питательной среде Bg 11 – рН 7.06 (Каталог ..., 1991). Каждый штамм представлен в двух повторностях (1 – возраст до 3–12 месяцев, 2 – до 1.5–2 года). Культуры поддерживаются в холодильной установке при температуре +10–14 °С, оснащенной дополнительной лампой дневного освещения – ЛБ–40 (ФАР 15 мкмоль м²с⁻¹), с соблюдением соотношения периодов свет/темнота – 12/12 часов. Пересевы культур проводятся один раз в 6–12 месяцев. Чистота штаммов контролируется при пересеве на свежие питательные среды, а также при проведении научно-исследовательских работ с конкретными штаммами и при выдаче штаммов по заявкам. Идентификация видов проводится на основе морфологических параметров с использованием отечественных и зарубежных определителей (Голлербах, 1953; Komárek 1998, 2013; Komárek, Anagnostidis, 2005). Для ряда штаммов проведен молекулярно-генетический анализ на базе центра коллективного пользования Института биологии «Молекулярная биология» на основе изучения 16S рРНК.

Результаты и обсуждение

На сайте Института биологии Коми НЦ УрО РАН создан электронный каталог коллекции (<http://ib.komisc.ru/sykoa>), где для каждого штамма указан коллекционный номер, место сбора, растительное сообщество из которого был изолирован штамм, питательная среда, используемая для культивирования, а также авторы определения. Для всех штаммов имеются микрофотографии. Коллекция SYKOA зарегистрирована во Всемирном каталоге коллекций культур микроорганизмов GCM (Global Catalogue of Microorganisms) под номером 1125 (<http://gcm.wfcc.info/>).

Всего в коллекционном фонде представлено 240 альгологически чистых штаммов (Новаковская, Патова, 2012), которые относятся к 5 отделам (рис. 1). Основу коллекционного фонда составляют зеленые водоросли; цианопрокариоты представлены 25 штаммами из 5 семейств и 8 родов (табл. 1). Все штаммы являются альгологически чистыми, не аксеничными.

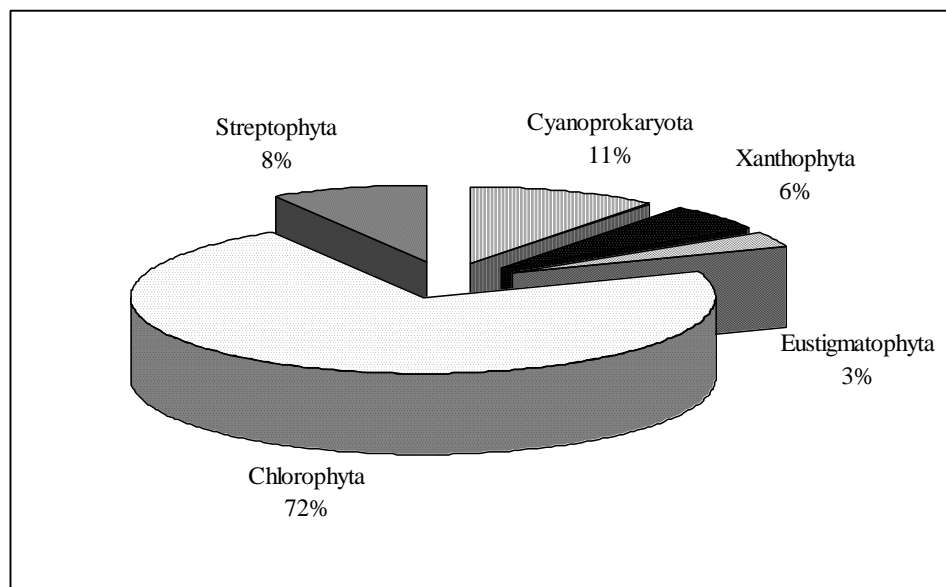


Рис. 1. Соотношение видового разнообразия водорослей, представленных в коллекции SYKOA по отделам.

Таблица 1

Таксономическая структура Суанопрокарьюта

Таксон	Число штаммов
Класс Oscillatoriophycideae	11
Порядок Oscillatoriales	11
Семейство Pseudanabaenaceae	5
Род <i>Pseudanabaena</i>	1
Род <i>Leptolyngbya</i>	4
Семейство Phormidiaceae	4
Род <i>Phormidium</i>	4
Семейство Microcoleaceae	2
Род <i>Porphyrosiphon</i>	1
Род <i>Pseudophormidium</i>	1
Класс Nostocophycideae	14
Порядок Nostocales	14
Семейство Microchaetaceae	1
Род <i>Tolypothrix</i>	1
Семейство Nostocaceae	13
Род <i>Nostoc</i>	12
Род <i>Desmonostoc</i>	1

Основная часть культур, содержащихся в коллекции, относится к роду *Nostoc*, виды которого являются доминантами в наземных и водных сообществах арктических регионов, довольно легко выделяются в культуру. Ниже приведено описание штаммов.

Nostoc commune Vauch. ex Born. et Flah. – молодые колонии шаровидной формы, с возрастом приобретают форму в виде плоско-распростертых слоевищ оливково-зеленого, желтокоричневого, коричневого и темнокоричневого цвета. Клетки короткочечкообразные или почти сферические до 5 мкм в диаметре. В культуре морфология макроскопических талломов меняется, разрастания представлены в основном шаровидными колониями, распростертые плоские слоевища не формируются. Вид космополитный. Штаммы депонированы: Е. Н. Патовой, А. Д. Патовой.

В коллекционном фонде содержится 8 штаммов:

SYKOA C-021-11 – архипелаг Шпицберген, Норвегия, 2011 г. (78°04'29.0"с.ш.; 13°47'07.3"в.д.). Результаты анализа депонированы в GenBank: KF361485.

SYKOA C-022-12 – бассейн р. Балбанью, на г. Баркова, хр. Малдыиз, Приполярный Урал, Россия, 2012 г. (1308 м над ур. м., 65°11'18.5"с.ш.; 60°18'24"в.д.). Результаты анализа депонированы в GenBank: KF361486.

SYKOA C-023 Забайкальский край, межгорные котловины Хэнтей-Чикойского нагорья, Россия, 2012 г. Результаты анализа 16S рРНК зарегистрированы в GenBank под номером KF361487. Сборы И.Н. Егоровой.

SYKOA C-024-06 – г. Мамзышха, Абхазия, 2006 г. (230 м над ур. м., 43°18'54"с.ш., 40°15'11"в.д.). Результаты анализа 16S рРНК зарегистрированы в GenBank под номером KF361488.

SYKOA C-025-13 – окрестности оз. Очеты, Полярный Урал, Россия, 2013 г. (288 м над ур. м., 68°06'37"с.ш., 65°49'27"в.д.).

SYKOA C-026-13 – Днепропетровская обл., Украина, 2013 г. Сборы С.А. Ярового.

SYKOA C-027-13 – Желтокаменский известняковый карьер Апостоловский район, Днепропетровская область, Украина, 2013 г. Результаты анализа 16S рРНК зарегистрированы в GenBank под номером KF361482. Сборы С.А. Ярового.

SYKOA C-028-13 – окрестности оз. Есто-то, Полярный Урал, Россия, 2013 г. (249 м над ур. м., 67°19'13"с.ш., 65°36'46"в.д.).

Nostoc pruniforme С. Ag. ex Born. et Flah. – колонии шаровидной или эллипсоидной формы, яркосинезеленые, оливковые или чернокоричневые. Клетки короткочечкообразные или удлиненные до 5.5 мкм в диаметре. В культуре морфология талломов меняется, разрастания представлены в основном неправильно-шаровидными слоевищами, круглые макроскопические колонии не формируются. Редкий вид, внесен в Красную книгу Республики Коми (2009) и списки редких видов ряда сопредельных регионов. Вид космополитный. В коллекции представлен тремя штаммами:

SYKOA C-029-14, **SYKOA C-030-14**, **SYKOA C-031-14** – оз. Дмитриевское, Вологодская область, Россия, 2014 г. (170 м над ур. м., 59°17'04"с.ш., 39 04'44"в.д.). Сборы Д.А. Филиппова. Депонирован: Е.Н. Патовой.

Nostoc punctiforme (Kütz. ex Hariot) Hariot – колонии микроскопические, неправильно-шаровидной формы, темносинезеленые. Клетки короткочечкообразные, иногда сферические или эллипсоидные, до 4.5 мкм в диаметре. Отмечается с высокой частотой встречаемости в наземных сообществах горно-тундровых регионов. Вид космополитный.

SYKOA C-004-09 выделен из почвы кустарничково-лишайникового сообщества г. Баркова, Приполярный Урал, Россия, 2009 г. (650 м над ур. м., 65°12'59.1"с.ш.; 60°15'40.1"в.д.). Депонирован: И.В. Новаковской, Е.Н. Патовой.

Desmonostoc muscorum (C. Ag. ex Born. et Flah.) Hrouz. et Ventura – молодые колонии шаровидной формы, с возрастом плоско-распростертые в поперечнике, синезеленого, желтокоричневого и оливковозеленого цвета. Клетки короткобоченкообразные или цилиндрические, до 4.5 мкм в диаметре. Доминирует либо отмечается с высокой частотой встречаемости в наземных сообществах горно-тундровых регионов. Вид космополитный.

SYKOA C-005-09 изолирован из кустарничково-лишайникового сообщества г. Баркова, Приполярный Урал, Россия, 2009 г. (650 м над ур. м., 65°12'59.1"с.ш.; 60°15'40.1"в.д.). Депонирован: И.В. Новаковской, Е.Н. Патовой.

Phormidium aerugineo-caeruleum (Gom.) Anagn. et Komárek – формирует слизистое слоевище или представлен отдельными распростертыми нитями темносинезеленого цвета. Трихомы бледно или яркосинезеленого цвета, шириной 5-6 мкм и длиной 5-7.8 мкм. Вид космополитный.

SYKOA C-006-10 изолирован из почвы осоково-лишайниково-мохового сообщества, Приполярный Урал, Россия, 2010 г. (1331 м над ур. м., 65°11'18.5"с.ш., 60°18'14.8"в.д.). Депонирован: И.В. Новаковской, Е.Н. Патовой.

Phormidium ambiguum Gom. – распростертое слоевище от яркосинезеленого до темнозеленого или желтозеленого цвета. Трихомы яркосинезеленые или оливковозеленые 4-5 мкм шириной и 3-5 мкм длиной. Отмечается с высокой частотой встречаемости в наземных сообществах горно-тундровых регионов. Вид космополитный. Олигогалоб-индифферент. Нейтрофил.

SYKOA C-007-10 изолирован из почвы осоково-мохового сообщества, Приполярный Урал, Россия, 2010 г. (1301 м над ур. м., 65°11'26.6"с.ш., 60°18'00.5"в.д.). Депонирован: И.В. Новаковской, Е.Н. Патовой.

Phormidium autumnale (C. Ag.) Trev. ex Gom. – формирует распростертое плотное кожистое слоевище темнокоричневого, темносинезеленого, коричневозеленого или оливкового цвета. Трихомы яркосинезеленые или темнозеленые, 4-5 мкм шириной и до 5 мкм длиной. Отмечается с высокой частотой встречаемости в наземных сообществах горно-тундровых регионов. Космополитный.

SYKOA C-008-11 выделен из почвы травяно-моховой тундры, Полярный Урал, Россия, 2011 г. (186 м над ур. м., 68°28'236"с.ш., 66°20'315"в.д.). Депонирован: И.В. Новаковской, Е.Н. Патовой.

Phormidium corium Gom. – слоевище тонкое, распростертое синезеленого, темнозеленого или темнокоричневого цвета. Трихомы яркосинезеленые, темнозеленые или изумруднозеленого цвета, 4-6 мкм шириной и до 5 мкм длиной. Космополитный.

SYKOA C-009-09 изолирован из почвы пятнисто-каменисто-лишайникового сообщества, Приполярный Урал, Россия, 2009 г. (700 м над ур. м., 65°09'21.0"с.ш.; 60°13'54.6"в.д.). Депонирован: И.В. Новаковской, Е.Н. Патовой.

Leptolyngbya voronichiniana Anagn. et Komárek – нити на поверхности субстрата образуют дерновинки хлопьевидной формы синезеленого цвета. Трихомы 0.8-1.3 мкм ширины и 1.2-1.5 мкм длины.

СЮКОА С-001-09 выделен из почвы травянистых ивняков, Приполярный Урал, Россия, 2009 (650 м над ур. м., 65°12'59.1"с.ш.; 60°15'40.1"в.д.). Депонирован: И.В. Новаковской, Е.Н. Патовой.

Leptolyngbya foveolarum (Rabenh. et Gom.) Anagn. et Komárek – формирует тонкое черноватозеленоватое слоевище. Трихомы яркосинезеленые 1.5-2 мкм ширины и 1-2 мкм длины. Отмечается с высокой частотой встречаемости в наземных сообществах горно-тундровых регионов. Вид космополитный. Депонирован: И.В. Новаковской, Е.Н. Патовой.

СЮКОА С-002-10 – изолирован из почвы участка, с нарушенным растительным покровом в следствие перевыпаса оленей, Приполярный Урал, Россия, 2009 г. (690 м над ур. м., 65°09'21.0"с.ш., 60°13'54.6"в.д.).

СЮКОА С-003-10 – изолирован из почвы кустарничково-лишайниково-мохового сообщества, Приполярный Урал, Россия, 2010 г. (803 м над ур. м., 65°18'19.2"с.ш., 60°31'24.7"в.д.).

СЮКОА С-015-09 – из почвы пятнисто-каменисто-лишайникового сообщества, Приполярный Урал, Россия, 2009 г. (700 м над ур. м., 65°09'21.0"с.ш.; 60°13'54.6"в.д.).

Pseudanabaena frigida (Fritsch) Anagn. – слоевище синезеленое, тонкое, кожистое. Трихомы 1-1.5 мкм шириной и 1.5-2 мкм длиной. Отмечается с высокой частотой встречаемости в наземных сообществах горно-тундровых регионов. Космополитный.

СЮКОА С-012-10 – изолирован из осоково-лишайниково-мохового сообщества, Приполярный Урал, Россия, 2010 г. (1331 м над ур. м., 65°11'18.5"с.ш., 60°18'14.8"в.д.). Депонирован: И.В. Новаковской, Е.Н. Патовой.

Pseudophormidium hollerbachianum (Elenk.) Anagn. – слоевище слизистое, тонкое, темнокоричневозеленого или яркооливковозеленого цвета. Трихомы яркосинезеленые 3-4 мкм ширины и 3-5 мкм длины.

СЮКОА С-013-09 – г. Баркова, антропогенно трансформированный участок без растительности с выносом кварцевого песка из штольни, Приполярный Урал, Россия, 2009 (850 м над ур. м., 65°13'35.3"с.ш., 60°14'43.7"в.д.). Депонирован: И.В. Новаковской, Е.Н. Патовой.

Tolypothrix tenuis Kütz. ex Bornet et Flahault – слоевище кустистое синезеленое, оливковозеленое или коричневое. Трихомы синезеленые или оливковозеленые, 3-8 мкм шириной и 3-8 мкм длиной. Доминант или отмечается с высокой частотой встречаемости в наземных сообществах горно-тундровых регионов. Арктобореальный.

СЮКОА С-014-11 изолирован из ерниково-травяно-мохового сообщества, Полярный Урал, Россия, 2011 г. (185 м над ур. м., 68°76'779"с.ш., 66°18'717"в.д.). Депонирован: И.В. Новаковской, Е.Н. Патовой.

Porphyrosiphon lomniczensis (Kol) Anagn. et Komárek – дерновинки желтокоричневого цвета. Ширина трихомов 3-4 мкм, с чехлом до 5 мкм и длина 1.5 мкм. Впервые отмечен для России и Арктики. Этот вид ранее был обнаружен только в горных экосистемах Альп (Komárek, Anagnostidis, 2005).

СЮКОА С-011-09 выявлен из антропогенного местообитания на кварцевом песке штольни, г. Баркова, Приполярный Урал, Россия, 2009 г. (850 м над ур. м., 65°13'35.3"с.ш., 60°14'43.7"в.д.). Депонирован: И.В. Новаковской, Е.Н. Патовой.

Заключение

Созданная коллекция SYKOA имеет научное значение для расширения представлений о видовом разнообразии фототрофных азотфиксирующих микроорганизмов в арктических и горных регионах России. Выделенные штаммы активно исследуются с привлечением широкого круга специалистов биологов и биотехнологов Институты биологии и физиологии Коми НЦ УрО РАН, Национального исследовательского центра «Курчатовский институт». Ряд штаммов, культивируемых в коллекции SYKOA используются для решения прикладных биотехнологических задач совместно с компанией ООО «БИОЭКОБАЛАНС». Определено содержание внеклеточных полисахаридов и аминокислотный состав (Шубаков и др., 2015; Khudyakov et al., 2015) для штаммов рода *Nostoc*. Проводятся исследования по оценке эффективности использования ряда штаммов цианобактерий для очистки сточных вод промышленных предприятий, нефтезагрязненных вод и почв (Щемелинина и др., 2015). Живые штаммы из коллекции SYKOA используются на лабораторных и практических занятиях в Сыктывкарском государственном университете имени Питирима Сорокина.

Для развития коллекции SYKOA планируется:

- пополнить коллекционный фонд цианобактерий,
- освоить приемы культивирования редких видов и штаммов, перспективных для решения прикладных задач.
- провести молекулярно-генетический анализ выделенных штаммов и депонировать полученные данные в GenBank.
- освоить новые методы хранения штаммов (криоконсервирование).
- провести исследование функциональных и биохимических особенностей выделенных штаммов с привлечением специалистов из разных научных учреждений.
- обмениваться штаммами с различными исследовательскими центрами.
- использовать штаммы в научно-образовательном процессе.

Благодарности

Исследования выполнены при финансовой поддержке гранта РФФИ «Исследование роли цианобактерий криптогамных корок и моховых ассоциаций в циклах углерода и азота наземных экосистем Российской Арктики в условиях меняющегося климата» № 15-04-06346, ГР 115012130014 и РФФИ-Коми «Оценка состояния и динамики популяций редких видов растений, грибов и животных, занесенных в Красные книги Республики Коми и Российской Федерации» № 16-44-110167.

Литература

Голлербах М.М., Коссинская Е.К., Полянский В.И. Синезеленые водоросли. Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 2. М.: Сов. наука, 1953. 630 с.

Каталог культур микроводорослей в коллекциях СССР. Отв. ред. В.Е. Семенов. М., 1991. 227 с.

Красная книга Республики Коми. Сыктывкар, 2009. 791 с.

Новаковская И.В., Патова Е.Н. Коллекция живых штаммов микроводорослей Института биологии Коми НЦ УрО РАН и перспективы ее использования // Изв. Коми научного центра УрО РАН, 2012. № 2 (10). С. 36-41.

Шубаков А.А., Патова Е.Н., Понейко О.В., Витязев Ф.В., Михайлова Е.А. Общая химическая характеристика внеклеточных полисахаридов цианобактерии *Nostoc muscorum* Ag. ex Born. et Flah. // Бутлеровские сообщения. 2015. Т. 44, № 11. С. 146-150.

Щемелинина Т.Н., Патова Е.Н., Тарабукин Д.В., Анчугова Е.М., Очеретенко Д.П., Володин В.В. Очистка сточных вод лесопромышленного комплекса с использованием микроводорослей // Экология и промышленность России. 2015. Т. 19. № 7. С. 44-47

Khudyakov A.N., Polezhaeva T.V., Zaitseva O.O., Günter E.A., Solomina O.N., Popeyko O.V., Shubakov A.A., Vetoshkin K.A. The cryoprotectant effect of polysaccharides from plants and microalgae on human white blood cells // Biopreservation and Biobanking. 2015. Vol. 13, № 4. P. 240-246.

Komárek J. Cyanoprokaryota 1. Teil: *Chroococcales* / J. Komárek, K. Anagnostidis. Heidelberg, Berlin: Spektrum Akademischer Verlag, 1998. 584 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd. 19/1).

Komárek J. Cyanoprokaryota 3. Teil: Heterocytous genera / J. Komárek. Berlin, Heidelberg.: Springer-Spektrum, 2013. 1130 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd. 19/3).

Komárek J., Anagnostidis K. Cyanoprokaryota I. Teil: *Oscillatoriales* // Süßwasserflora von Mitteleuropa. München. 2005. Bd. 19 (2). 643 p. (Süßwasserflora von Mitteleuropa; Bd. 19/2).

Дата поступления: 28.09.2016

Сведения об авторах

Новаковская Ирина Владимировна

кандидат биологических наук, научный сотрудник Института биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар, novakovskaya@ib.komisc.ru.

Патова Елена Николаевна

кандидат биологических наук, доцент, заведующий лабораторией Института биологии Коми НЦ УрО РАН, patova@ib.komisc.ru.

Научное издание

ТРУДЫ
КОЛЬСКОГО НАУЧНОГО ЦЕНТРА РАН

Прикладная экология Севера
Спецвыпуск

Технический редактор В.Ю. Жиганов

Подписано к печати 05.12.2016
Формат бумаги 70x108 1/16.
Гарнитура Times New Roman
Усл. печ. л. 10.5. Заказ № 47. Тираж 300 экз.

Российская Академия Наук

Федеральное государственное бюджетное учреждение науки
Кольский научный центр Российской академии наук
184209, Апатиты, Мурманская область, ул. Ферсмана, 14

