

Особенности таксономической организации цианобактериально-водорослевой флоры экстремальных мест обитания как отражение различных моделей сукцессионных перестроек

Ж. Ф. ПИВОВАРОВА, А. Г. БЛАГОДАТНОВА, З. З. БАГАУТДИНОВА

Новосибирский государственный педагогический университет
630126, Новосибирск, ул. Виллюйская, 28
E-mail: zulfir-a@yandex.ru

Статья поступила 05.03.16

Принята к печати 25.04.16

АННОТАЦИЯ

В процессе первичного освоения субстратов цианобактериально-водорослевой флорой в заведомо разных регионах России (Яно-Оймяконское нагорье, северо-восток азиатской России и Западная Сибирь) обнаружено 75 видов (78 видов и внутривидовых таксонов) водорослей и цианобактерий. Анализ полученных данных позволяет судить о различном характере освоения субстратов (скальных пород и песчаного грунта). Их можно рассматривать как специфичные натурные модели протекания автогенных лито- и псамосукцессий.

Ключевые слова: цианобактериально-водорослевая флора, песок, скальные породы, северо-восток Азии, Западная Сибирь.

Вопросам изучения автогенных сукцессий уделяется достаточное внимание в научной литературе, однако они связаны в основном с высшими растениями [Ипатов, Кирикова, 1999; Миркин и др., 2002; Gutsell, 2002]. В азиатской России и в ближнем зарубежье таких работ крайне мало [Дымина и др., 2010]. Практически нет их по низшим растениям, в частности по участию цианобактерий и водорослей в процессе освоения грунтов различного типа [Paerl et al., 2000]. Поведение этой пойкилотермной (-гидровой) группы организмов как нельзя лучше соответствует R-стратегам с малой конкурентной

способностью, короткими жизненными циклами, огромной скоростью генерации. Резко возрос интерес к изучению прокариот и водорослей на молекулярно-генетическом уровне, с использованием ПЦР-технологий [Moro et al., 2009; Jernigan et al., 2015; Chaturvedi et al., 2015]. Это, безусловно, важно и актуально.

Исследования, связанные с изучением освоения экстремальных мест обитания позволяют моделировать возможные сценарии возобновления активной жизни после каких-либо катастроф (естественных или антропогенного происхождения), а со временем и

освоения “безжизненного” пространства, возможно, на Луне или Марсе [Кабилов, 2009].

Исходя из актуальности такого рода информации, цель данной работы – выявить тенденции перестройки таксономической структуры цианобактериально-водорослевой флоры экстремальных мест обитания при различных моделях протекания автогенных сукцесий.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Работы проводились в различные временные отрезки и в географически разобценных регионах. Выбраны две группы участков. В первую вошли территории, на которых изучены процессы освоения цианобактериально-водорослевой флорой выходов гранитов на северо-востоке азиатской России на Яно-Оймяконском нагорье (перигляциальные четвертичные петрофитные степи южных склонов к рекам Нера, Яна). Это экстразональные степи внутри северотаежного ландшафта. Б. А. Юрцев [1981, с. 23] называет это явление “великим противостоянием степи и северной тайги!”, а степи, в силу их уникальности, предлагает относить к особому типу “степоидов”. В пределах нагорья выбраны два варианта степей на криоаридных почвах, приуроченных к наиболее крутым южным склонам, покрытым крайне разреженной степной растительностью. Выходы материнских пород составляют существенную часть склоновых степей. Первый вариант – это заполярные степи, находящиеся на северной окраине Яно-Оймяконского нагорья. На р. Яна обследованы степные склоны левого берега у пос. Боронук, расположенного в 3 км ниже г. Верхоянска. Предельно изолированное Янское нагорье имеет суровый экстраконтинентальный климат. Второй вариант в пределах этого нагорья относится к самым южным степям. Исследованы склоновые степные острова – рефугиумы – в окрестностях пос. Балаганнах, в 30 км вверх от устья р. Неры (правого притока Индигирки). Эти степи располагаются на крутых склонах правого берега Неры, сложенных щебнистым делювием.

Во вторую группу включены участки, подвергшиеся интенсивной добыче песка. Одна площадка на вскрышных песках распо-

ложена в подзоне южной тайги Колыванского р-на Новосибирской обл. (карьерная разработка песка). В районе исследования материнскими породами для подзолистых почв служат древнеаллювиальные светло-серые и желтовато-белые супеси и пески. В пределах этого лесного сообщества с 1980–1990 гг. в промышленных масштабах проводились работы по добыче песка. Глубина вскрытия верхнего слоя почвы составляла 2–3 м. К моменту проведения альгологических исследований на данном участке более чем за четверть века восстановления лесного массива практически не произошло, за исключением отдельных куртинок мхов.

Другая площадка с намывными песками выбрана в окрестностях г. Новосибирска. Песчаный карьер, разрабатываемый с 1968 г. при углублении фарватера р. Обь, расположен возле пос. Криводановка в элювиальной позиции. Поверхность песка осваивается единичными экземплярами *Salsola collina* Psl. Субстрат достаточно подвижен, водоросли принимают активное участие в “цементировании” песчаных частиц.

Песчаные карьеры находятся на различных сукцессионных стадиях инициальных процессов. Полное отсутствие высших растений на намывных песках окрестности г. Новосибирска и Колыванский р-н – песчаный субстрат частично заселяется высшими растениями. Более того, еще сохранились достаточно обширные участки грунта, лишенные высших растений, и только по его периферии начинают появляться отдельные куртинки мха, лишайников и подрост сосны лесной [Багаутдинова, 2014].

Материалом послужили 90 проб, состоящих каждая из 10 индивидуальных. В лабораторных условиях для выявления видовой состава водорослей и цианобактерий использовали метод водных и чашечных культур со стеклами обростания. Культивирование проводили в установке “Флора-1” при температуре 23–25 °С, освещении люминесцентными лампами (ЛБ-40) 10 ч в сут. Почву увлажняли средой Кнопа. Микроскопирование проводили с использованием световых микроскопов марки “ЛОМО” МСММ-2, ЕС БИММ Р-13-1, объектив ×20, ×40 и ×90, окуляр ×7, ×10, ×15, окулярный микрометр

×10 и микроскоп AxioLab.A1. Просмотр проб вели в течение 3–5 мес., начиная с первых признаков прорастания спор, с учетом сукцессионных этапов появления отдельных видов и групп почвенных водорослей, цианобактерий и специфики их роста.

Анализ флоры проведен с учетом видов и внутривидовых таксонов, но с целью экономии места будем пользоваться только термином “вид”. Для оценки сходства видового состава флор использован коэффициент Сёрренсена – Чекановского и меры включения [Семкин, Комарова, 1977; Седельников, 1982]. Сравнение флор проводили только по присутствию или отсутствию видов. Коэффициенты рассчитывались с помощью программного модуля “GRAPHS” [Новаковский, 2004].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Таксономическая структура флоры. Во всех обследованных регионах и на всех типах субстратов обнаружено 75 видов (78 видов и внутривидовых таксона вместе с типовым видом), которые относятся к четырём отделам, 11 классам, 15 порядкам, 29 семействам и 47 родам. Среди традиционно встречающихся в почвах четырех отделов ведущее положение занимает отдел *Cyanoprokaryota* (46 видов), включающий в себя практически 60 % всего видового состава. *Chlorophyta* представлены 16 видами, что составляет всего 1/5 часть видового состава. Такую же долю занимают желто-зеленые и диатомовые вместе взятые, имеющие по восемь видов. Соотношение отделов цианопрокариот и зеленых водорослей может служить показателем аридности или (в более широком понимании) экстремальности условий среды. Этот показатель для исследованных биотопов составляет 2,9 : 1. В плане сравнения можно привести ряд таких показателей. Так, для криоаридных степей Северо-Востока Азии – 3,8 : 1 [Пивоварова, 2009], Тянь-Шаня 3,2 : 1 [Пивоварова, 1988], 3,7 : 1 – в Чуйских степях Алтая [Стебаев, Пивоварова, 1995; Пивоварова и др., 2008, 2016]. Высокое соотношение этих отделов характерно и для ледовых щитов [Стебаев и др., 1995; Бондаренко и др., 2004], при освоении фотоавтотрофами скального грунта [Пивоварова и др., 2012],

песков [Schwabe, 1960; Пивоварова, Факторович, 2001] и других экотопов [Brock, 1969, 1973; Wells, 2015].

При всей неоднородности внутренней таксономической структуры каждого из отделов прослеживается некоторая общность. В 11 классах всего 15 порядков, а порядки имеют в среднем только по два семейства. Рода, в свою очередь, содержат 1–2 вида. Наиболее разнообразен по числу семейств и родов отдел *Cyanoprokaryota*, однако насыщенность семейств родами практически такая же, как и у *Chlorophyta* (1,8 и 1,6 соответственно). При этом число семейств и родов у зеленых водорослей в 2 раза меньше. Несмотря на то, что всего обнаружено 75 видов водорослей (78 видов и внутривидовых таксонов), некоторые показатели пропорции флоры достаточно хорошо выражены. Многовидовых семейств и родов (более пяти видов) предельно мало, они составляют в структуре спектров около 14 и 2 % соответственно. В то же время показательно высокое долевое участие (70 %) одновидовых родов (33 рода), что подчеркивает аллохтонный характер освоения первичных субстратов.

Порядковый спектр. Из четырех отделов наиболее представленным является отдел *Cyanoprokaryota*, включающий в себя пять порядков, среди которых порядки *Chroococcales*, *Nostocales* и *Oscillatoriales* имеют наибольшее таксономическое и видовое разнообразие. Именно они несут на себе большую функциональную нагрузку, являются гетерогенными по своей внутренней структуре. Их долевое участие составляет 78 % от всей флоры цианопрокариот. На скальных породах при первичном освоении субстрата своеобразными пионерами заселения являются представители порядка *Chroococcales* – одноклеточные и колониальные морфоструктуры с обильной пектиновой слизью, такие как представители семейств *Chroococcaseae*, *Cyanobacteriaceae*, *Xenococcaseae* и др. [Пивоварова и др., 2014б]. Этот факт можно объяснить особенностями осваиваемого субстрата, особенно гранитного грунта. Число видов в порядках *Nostocales* и *Chroococcales* относительно близкое (12 и 17 видов соответственно), однако порядок освоения субстрата между ними строго распределен. Кроме того, к про-

цессу освоения субстратов присоединяются представители отдела Chlorophyta. Зеленые водоросли в сложении цианобактериально-водорослевой флоры по разнообразию внутренней таксономической структуры занимают второе место. Однако, имея в составе тоже пять порядков (Chlamydomonadales, Chlorococcales, Chlorosarcinales, Ulotrichales, Desmidiaceae), этот отдел менее дифференцирован. Все порядки, за исключением Chlorococcales, односемейственные и однородные. Порядок Chlorococcales содержит три семейства (Chlorococcaceae, Neochloridaceae, Chlorellaceae), семь родов и 10 видов. Следовательно, в сложении флоры ведущими являются три порядка из отдела Cyanoprokaryota и один – из Chlorophyta. Для водорослей скальные породы – более сложный субстрат для закрепления, чем, например, суглинисто-иловатые отложения полигональных полярных пустынь [Новичкова-Иванова, 1964], в которых развиваются нитчатые морфоструктуры из порядка Oscillatoriales. Однако М. Б. Ройзин [1960] отмечает, что в посевах соскобов хибинита в Хибинских горах преобладали одноклеточные коккоидные морфоструктуры зеленых водорослей, а не цианопрокариты. Это связано с химизмом субстрата и высокими широтами района исследования.

Традиционно альгологами учитывается насыщенность видами порядков Nostocales и Oscillatoriales, что является показателем зональных особенностей. Это соотношение можно использовать и для характеристики формирования цианобактериально-водорослевой

флоры в процессах автогенных сукцессий. В связи с пересмотром положения синезеленых водорослей и отнесением их в царство Молега, а также ревизией отдела синезеленых водорослей, это делать на данном этапе по имеющейся в альгологии информации не корректно.

Семейственный спектр. Многовидовые семейства включают в себя почти четверть видового состава. Головной спектр семейств объединяет около 64 % флоры обследованных территорий. Согласно работам А. И. Толмачева [1974], формирующаяся флора соответствует бореальному типу флор (табл. 1).

Из десяти ведущих семейств шесть относятся к отделу Cyanoprokaryota. Насыщенность семейств видами имеет разброс от девяти видов в семействе Microcystaceae до трех, например, Pseudanabaenaceae. Семейства Microcystaceae и Nostocaceae уверенно держат первые места, включая в себя более одной пятой всей флоры. Насыщенность видами этих двух семейств, приблизительно одинакова, однако в семействе Nostocaceae виды распределены по пяти родам, в то время как представители Microcystaceae – всего в двух родах, что косвенно может свидетельствовать о более позднем встраивании в сукцессионный процесс освоения субстрата представителей семейства Nostocaceae. Об этом же свидетельствует родовой спектр флоры. В связанных рангах приоритет отдавался тому семейству, в чей состав больше входило родов.

Родовой спектр цианобактериально-водорослевой флоры по числу видов в родах име-

Т а б л и ц а 1

Спектр ведущих семейств флоры обследованных территорий

Семейство	Число родов	Число видов	% от общего числа видов	Место
Microcystaceae	2	9	11,5	1
Nostocaceae	5	8	10,3	2
Naviculaceae	4	6	7,6	3-4
Phormidiaceae	3	6	7,6	3-4
Chlorococcaceae	3	4	5,1	5-7
Merismopediaceae	2	4	5,1	5-7
Сyanobacteriaceae	1	4	5,1	5-7
Chlorellaceae	2	3	3,8	8-14
Chlamydomonadaceae	1	3	3,8	8-14
Pseudanabaenaceae	1	3	3,8	8-14

ет ровный характер. Девять ведущих родов включают в себя более 40 % всего видового состава флоры. Весь головной спектр представлен родами *Cyanoprocarvota* за исключением единственного рода *Chlamydomonas* из зеленых водорослей. Все рода цианопрокариот коккоидной или колониальной природы, за исключением только двух родов нитчатого морфотипа – *Phormidium* и *Leptolyngbya*. Число видов в родах колеблется в незначительных пределах от трех до пяти. На один род в среднем приходится всего два вида. Доля одновидовых родов более 60 %, что косвенно может свидетельствовать об активно идущих процессах эцезиса – миграции видов на свободную поверхность субстрата из окружающих эту территорию уже сформировавшихся сообществ. Большая часть родов находятся в связанных рангах, и их истинное положение можно установить только по эколого-ценотической значимости в сложении цианобактериально-водорослевых группировок.

Определенный интерес представляет характер освоения разного типа скальных пород и песчаного грунта. Их можно рассматривать как две натурные модели протекания автогенных сукцессий [Пивоварова, Стебаев, 1990].

Проведенные исследования на протяжении более 20 лет в горных степях Северо-Востока Азии, Алтае-Саянской горной системы, Тянь-Шаня позволили сделать некоторые заключения об особенностях формирования цианобактериально-водорослевых флор, об удивительных адаптивных возможностях почвенных водорослей. Общими чертами для всех исследованных типов степей в пределах этих регионов характерны почвы каштанового ряда с процессами почвенного криогенеза, дефицитом влаги в вегетационный период.

В пределах Яно-Оймяконского нагорья Северо-Востока Азии на открытом скальном грунте, часто весьма щебнистом и подвижном, лишенном высших растений, всего обнаружено четыре отдела, девять порядков, 16 семейств, 28 родов и 38 видов (41 вид и внутривидовой таксон). Отделы традиционно представлены *Cyanoprocarvota*, *Bacillariophyta*, *Xanthophyta* и *Chlorophyta*. Внутренняя таксономическая структура отделов по

отношению друг к другу достаточно разнообразна. Цианопрокариоты явно лидируют, составляя более 70 % в общей организации флоры. Они в 3–4 раза превышают другие отделы по числу семейств и минимум в 3 раза – по числу родов. Остальные три отдела представлены весьма бедно как по видовому составу, так и по таксономической структуре. Несмотря на то, что диатомовые водоросли составляют около 16 % флоры, абсолютное их число – всего шесть видов вместе с внутривидовыми таксонами, что в 2–3 раза больше, чем в других отделах.

Семейственный спектр включает в себя 16 семейств, из которых только сем. *Microcystaceae* уверенно удерживает первое место, вобрав в себя практически одну пятую часть всей флоры (табл. 2).

Все семь ведущих семейств – представители цианопрокариот, за исключением сем. *Naviculaceae*. Интересно, что это семейство – из диатомовых водорослей, представители которого по многочисленным исследованиям являются психрофильными организмами, по праву занимает одно из ведущих мест в семейственном спектре флор скального грунта. Ведущие пять семейств объединяют 58,6 % флоры, соответствуя типично бореальной флоре. Многовидовых семейств (5 и более видов) всего два, что составляет 12,5 %. Только семейства *Neochloridaceae* и *Chroococcaceae* имеют по два вида. Обнаружено семь одновидовых семейств (43,8 %), среди которых наряду с относительно крупным семейством *Nostocaceae*, следует отметить семейство *Scytonemataceae*, которые вместе играют существенную роль в азотфиксации.

Т а б л и ц а 2

Семейственный спектр флоры скальных пород Яно-Оймяконского нагорья

Семейство	Число видов	% от всей флоры	Место
<i>Microcystaceae</i>	8	19,5	1
<i>Nostocaceae</i>	5	12,2	2
<i>Naviculaceae</i>	4	9,8	3-4
<i>Merismopediaceae</i>	4	9,8	3-4
<i>Cyanobacteriaceae</i>	3	7,3	5-7
<i>Phormidiaceae</i>	3	7,3	5-7
<i>Synechococcaceae</i>	3	7,3	5-7

Родовой спектр представлен 28 родами, шесть из которых являются олиговидовыми и объединяют в себе более 40 % всей флоры. Обращает на себя внимание, что все шесть родов головного спектра являются представителями цианобактерий. Пять из них относятся к безгероцистным, колониальным или коккоидным морфотипам, имеющим, как правило, хорошо выраженную пектиновую слизь. Именно они являются пионерами заселения (эцезиса) скального грунта. Здесь уместно пояснить, почему представители семейства *Microcystaceae* в числе первых осваивали субстраты, а представители сем. *Nostocaceae* позднее встраивались в автогенную сукцессию. Единственных два рода *Gloeocapsa* и *Microcystis*, которые занимают два первых места в родовом спектре и представляют семейство *Microcystaceae*, выработали уникальные возможности к жизни в экстремальных условиях. В ход пущены все ухищрения жизни: короткие жизненные циклы, огромная скорость размножения, столь же быстрое отмирание образованной биомассы, что весьма важно в плане создания первых запасов органического вещества. Наличие пектиновых слизистых чехлов, которые защищают клетку от избыточной инсоляции, перепада температур, обезвоживания, способствуют уже на первых порах чисто физическому, а также биохимическому выветриванию материнской породы. Способность их к эстивации, т. е. “жизни пунктиром” [Генкель, Пронина, 1972], довольствие малой долей условий среды, которые может предоставить открытая голая скальная поверхность, вызывает восхищение перед силой жизни. Стократ прав В. И. Вернадский, утверждая, что в биосфере нет азойных мест, провозглашая “всюдность жизни”. Представители же семейства *Nostocaceae* – явно второй эшелон в освоении субстрата. Это достаточно крупноформенные организмы в мире микромира. Обладая всеми выше перечисленными свойствами, имеют довольно сложный цикл развития, и, кроме того, являются азотфиксаторами, обогащая уже образованный органоминеральный субстрат вместе с мортмассой водорослей и цианобактерий фиксированными формами азота, доступными растениям. Только вторая волна вселенцев (сингенеза) представлена ге-

тероцистными цианобактериями, в частности видами родов *Anabaena*, *Nostoc*, *Nodularia*, *Cylindrospermum*, *Stigonema*, *Trichormus*. Многовидовых родов нет. Одновидовыми являются 22 рода, что составляет 78,6 % от всего родового спектра и 53,7 % от всей флоры. Это дает основание считать, что освоение скальных гранитных пород и формирование флоры соответствует аллохтонному типу.

Пропорции флор свидетельствуют об относительно слабой насыщенности таксонов: в среднем видов в семействе 2,6; родов в семействе – 1,8; видовая насыщенность родов составляет 1,6. Последний показатель, следуя А. И. Толмачеву [1974], еще раз подтверждает аллохтонность формирования нагорной флоры низших растений. Интересно отметить, что ранее проведенными исследованиями [Киншт, Пивоварова, 1985] на скальных породах Тянь-Шаня в урочище Семизбель (Иссык-Кульская котловина) выяснено, что в шлифах налетов цианобактерий материнская порода изменяется незначительно. Появляются только следы вторичного мелкоземистого материала в виде отдельных частиц размером несколько микрометров. Признаков вторичной органики в поле зрения микроскопа не отмечалось. Культуральным путем удалось обнаружить виды цианобактерий: *Microcystis pulvereae* (Wood) Forti, *Gloeocapsa varia*, *Aphanothece castagnei* (Brèb.) Rabenh., биомасса которых составляла 2×10^{-1} мг/см². *Protozoa* в такого рода шлифах не обнаружены. Именно такой же вариант освоения субстрата этими видами оказался характерен для исследованных нами скальных пород Северо-Востока Азии. Группа консументов, представленная микроскопическими видами из *Nematoda*, *Rotatoria*, *Protozoa* (*Amoeba*, *Mastigophora*, *Ciliata*), появляются только под слоевищами листоватых лишайников (*Parmellia*, *Xanthoria*) и не отмечены под корковыми лишайниками. К этому сукцессионному времени складывается уже полноценный пионерный биогеоценоз скального субстрата. Несколько позднее [Стебаев, Пивоварова, 1995] рассмотрены тенденции развития первичных биогеоценозов на скалах, через бифуркации, вызванные порой даже слабыми внешними воздействиями.

Таксономическая структура цианобактериально-водорослевой флоры песчаного грунта

Отдел	Порядок	Семейство	Род	Вид и в/в*	% от флоры
Cyanoprokaryota	4	9	17	24	50,0
Bacillariophyta	1	1	4	3	6,3
Xanthophyta	2	4	6	6	12,5
Chlorophyta	5	7	10	15	31,2
Всего	12	21	37	48	

Другой моделью освоения цианобактериально-водорослевой флоры являются песчаные субстраты.

В экстремальных почвенно-экологических условиях там, где высшие растения не могут активно заселять субстрат, цианобактерии и водоросли являются основной группой фотоавтотрофов. У этой группы организмов имеется четкая субстратоспецифичность (песок), частично выраженная в особенностях таксономической структуры [Пивоварова и др., 2014а; Park, 2015].

Всего в исследованных песках обнаружено 48 видов и внутривидовых таксонов водорослей и цианобактерий. Выявленные виды почвенных водорослей и цианобактерий исследованных районов относятся к четырем отделам, 12 порядкам, 21 семейству, 37 родам (табл. 3).

Явно преобладают представители Cyanoprokaryota, составляя половину видового спектра. Экстремальность экотопических условий (подвижный песчаный грунт, дефицит влаги), а также способность к азотфиксации некоторых цианопрокариот обуславливают их успешность при первичном освоении субстрата. Именно в пределах этого отдела наблюдается наибольшее число таксономических единиц всех рангов [Пивоварова и др., 2014в, 2015]. Зеленые водоросли во флоре исследованных песков занимают второе место (более 30 % от общего числа видов). Соотношение Cyanoprokaryota к Chlorophyta составляет 1,6 : 1, что косвенно может указывать на экстремальность условий среды. Несмотря на явное превалирование цианопрокариот по видовому составу перед зелеными водорослями, первыми на песчаных субстратах поселяются именно широко распространенные виды-убиквисты из числа одноклеточных зеленых, устойчивые к антропоген-

ному воздействию: *Chlamydomonas atactogama* Korsch., *Chlorococcum infusionum* (Schrank) Menegh. [Пивоварова и др., 2014б].

Анализ пропорции цианобактериально-водорослевой флоры для исследованных песчаных субстратов указывает на достаточную бедность состава. По мнению В. М. Шмидта, “родовой коэффициент” (род/семейство) наиболее достоверен, так как менее зависим от площади сравниваемых флор. Этот показатель для песчаных субстратов составляет 1,8, указывая на бедность флоры. Среднее число видов в роде подтверждает скудность флористического состава исследованных песчаных субстратов (1,3). Наибольшее разнообразие зафиксировано на уровне вид – семейство, которое составляет 2,3. Наличие водорослей отделов диатомовых и желто-зеленых в песчаном грунте связано с прилегающими лесными экосистемами (естественные таежные или городские леса как остаточные массивы зональных лесов).

Семейственный спектр флоры водорослей и цианобактерий исследованных песков включает 21 семейство, из которых девять ведущих содержат 34 вида (табл. 4), что составляет более 70 % от всей флоры.

Свидетельством того, что семейственная структура может быть отражением экологической ситуации является наличие в числе ведущих семейств Nostocaceae, Phormidiaceae, Chlorococcaceae и Chlorellaceae. Представители этих семейств достаточно хорошо дополняют друг друга в общей организации пробиогеноценозов, занимая всевозможные экологические ниши [Благодатнова, 2014]. Среди представителей есть все морфотипы от коккоидных (Chlorellaceae), колониальных (Nostocaceae, Microcystaceae) до разной степени интеграции в пучки, жгуты нитчатых морфотипов (Phormidiaceae, Scytonemata-

Т а б л и ц а 4

Спектр ведущих семейств флоры песчаных грунтов

Семейство	Число видов	% от всей флоры	Место
Nostocaceae	5	10,4	1-2
Phormidiaceae	5	10,4	1-2
Microcystaceae	4	8,3	3-5
Chlamydomonadaceae	4	8,3	3-5
Chlorococcaceae	4	8,3	3-5
Pseudanabaenaceae	3	6,2	6-9
Naviculaceae	3	6,2	6-9
Pleurochloridaceae	3	6,2	6-9
Chlorellaceae	3	6,2	6-9

seae). Именно виды трихальной морфоструктуры, обладающие слизистыми чехлами и способными к перемещению, начинают заселять субстрат после одноклеточных коккоидных зеленых водорослей. Большая часть семейств является маловидовыми. На долю одновидовых семейств приходится около 21 % от всего видового состава водорослей и цианобактерий.

Родовой спектр содержит 37 родов, из которых шесть ведущих объединяют 18 видов, что составляет около 38 % всего видового состава. Как в семейственном спектре, так и в родовом большая часть родов находится в связанных рангах. При построении ранжированных рядов в этом случае первенство отдается родам, виды которых проявляют большую (по отношению к сравниваемому таксону) ценотическую нагрузку. Примечательно, что 25 родов (67,7 %) из всего спектра являются одновидовыми и включают более половины (52,1 %) всей флоры песков. Это дает основание считать, что освоение песчаных субстратов и формирование флоры соответствует аллохтонному типу. В головном спектре из шести ведущих родов четыре – представители цианопрокариот, и только два (*Chlamydomonas*, *Chlorococcum*) – зеленых водорослей (табл. 5). Именно последние два рода играют важную роль в первичном освоении песков.

Виды рода *Chlamydomonas* способны быстро переходить в палмеллоидное состояние, что позволяет им существовать в достаточно агрессивных условиях песчаных субстратов. В то же время на песках на одно из пер-

Т а б л и ц а 4

Спектр ведущих семейств флоры песчаных грунтов

Семейство	Число видов	% от общего числа видов	Место
Chlamydomonas	4	8,3	1
Gloeocapsa	3	6,3	2-5
Nostos	3	6,3	2-5
Phormidium	3	6,3	2-5
Leptolyngbya	3	6,3	2-5
Chlorococcum	2	4,1	6

вых мест из всех сторон жизнедеятельности водорослей должно быть поставлено их участие в фиксации подвижной поверхности оголенных от растительности песков [Благодатнова, Кулятина, 2014]. В этом процессе помимо зеленых водорослей велико значение нитчатых форм, особенно представителей родов *Phormidium*, *Leptolyngbya*. К примеру, длина нитей только цианобактерий в формации шибляка в Туркменистане может достигать 177 м/г песчаного грунта [Маркова, 1976], являясь хорошим фактором закрепления песка, а на скальном грунте участвует в биогеохимической деструктуризации породы. Род *Gloeocapsa*, тяготеющий к лесным почвам, находясь в числе ведущих родов, свидетельствует о влиянии почвенной цианобактериальной флоры лесов, окружающих исследованные песчаные субстраты. Следует обратить внимание на отсутствие в головном спектре представителей диатомовых и желто-зеленых водорослей, которые неустойчивы к высоким температурам, недостаточному увлажнению, и в последнюю очередь заселяют песчаные субстраты.

Таким образом, на первых этапах освоения песчаного субстрата появляются одноклеточные виды убиквисты из отдела зеленых водорослей, а затем встраиваются как нитчатые, так и колониальные цианопрокариоты, образующие обильную слизь. Только потом в уже сложившихся благоприятных условиях внедряются диатомовые и нитчатые желто-зеленые водоросли.

Флоры описанных двух натуральных моделей возможного освоения разного типа субстратов имеют некоторые черты общности. Коэффициент Сёренсена – Чекановского составляет 20 %, что свидетельствует об относи-

тельно низкой степени сходства. Вероятно, этот факт можно объяснить некоторой субстратоспецифичностью определенных видов водорослей и цианобактерий. В частности, такие представители, как *Gloeocapsopsis kutzingiana* Näg, *Microcystis grevillei* (Hass.) emend Elenk., *Myrmecia incisa* Reisingl, *Palmella miniata* Leibl. диагностированы только на скальном субстрате. Для песков специфичны такие виды, как *Pleurocapsa minor* Hansg. et. Geitl, *Tolypothrix distorta* (Fl. Dan.) Kütz., *Plektonema edaphicum* (Holler.) Vul., *Nitzschia acuta* Hantzsch, *Heterothrix stichococcoides* Pasch. и др. С другой стороны, меры включения свидетельствуют о том, что флора скальных субстратов почти на 1/3 включает в себя флору песков, в то время как флора песков включает в себя вышеуказанную флору чуть менее 1/4. Это еще раз дает основания полагать, что освоение скального субстрата и песков – это разные натурные модели свободного жизненного пространства. Следовательно, вполне можно считать, что эти модели освоения имеют определенную субстратоспецифичность, тем не менее реализуя общий тренд освоения субстрата в рамках теории классической автогенной сукцессии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формирование первичных цианобактериально-водорослевых ценозов соответствует классическим моделям автогенных сукцессий. В связи с этим даже начальные лито- и псамосукцессии целесообразно рассматривать как натурные модели инициальных стадий метаморфоза биогеоценозов. Для цианобактериально-водорослевой флоры как скальных, так и песчаных субстратов среди таксонов высшего ранга характерно превалирование *Suaenoprokaryota*. На уровне семейственного и родового состава различия существенны. Протекание литосукцессий связано с доминированием представителей *Microcystaceae* на семейственном и *Microcystis*, *Gloeocapsa* – на родовом уровне. Для псамосукцессий среди семейств лидируют *Nostocaceae* и *Phormidiaceae*, а среди родов – *Chlamydomonas*. На видовом уровне как коэффициенты сходства, так и меры включения показали слабую степень родства цианобактериально-водорослевой флоры разных типов субстрата.

Имеется четкая субстратоспецифичность (будь то горные породы или песчаный грунт) протекания автогенных сукцессий, которая, прежде всего, выражается в особенностях таксономической структуры формирующейся цианобактериально-водорослевой флоры и очередности освоения субстрата.

Авторы выражают глубокую благодарность д-ру биол. наук, профессору, зав. лабораторией биоценологии ИБП Севера ДВО РАН (Магадан) Даниилу Иосифовичу Берману за предоставленную в свое время возможность работы в экспедиции и частичное предоставление почвенных образцов.

ЛИТЕРАТУРА

- Багаутдинова З. З. Фитоценотическая организация почвенных водорослей в подзоне южной тайги Западной Сибири // Вестн. Новосиб. гос. пед. ун-та. 2014. Т. 18, № 2. С. 170–174.
- Благодатнова А. Г. Цианобактериально-водорослевые ценозы как отражение палеоэкологической специфики почв голоцена // Там же. С. 163–169.
- Благодатнова А. Г., Кулятина А. Н. Структура цианобактериально-водорослевой флоры как показатель освоения первичных субстратов // Вестн. Краснояр. гос. аграр. ун-та. 2014. № 9. С. 97–101.
- Бондаренко Н. А., Оболкина Л. А., Тимошкин О. А. Лед – хранитель жизни // Наука из первых рук. 2004. № 4. С. 78–83.
- Генкель П. А., Пронина Н. Д. Физиология анабиоза при высыхании у некоторых водорослей, лишайников и мхов // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей / Тр. Кировского с.-х. ин-та. Киров: Изд-во Пермск. с.-х. ин-та, 1972. С. 106–112.
- Дымина Г. Д. Классификация, динамика и онтогенез фитоценозов (на примере регионов Сибири). Новосибирск: Изд-во Новосиб. гос. пед. ун-та, 2010. 212 с.
- Ипатов В. С., Кирикова Л. А. Фитоценология. СПб.: Изд-во С.-Петербург. ун-та, 1999. 316 с.
- Кабиров Р. Р. О возможности использования водорослей при создании искусственных экосистем и биосфер на других планетах // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использования в мониторинге. Сыктывкар: Филигрань, 2009. С. 338–340.
- Киншт А. В., Пивоварова Ж. Ф. Первичная сукцессия на скальных породах Тянь-Шаня // Экология. 1985. № 6. С. 59–61.
- Маркова Г. И. Динамика развития синезеленой водоросли *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom. в группировке шибляка миндальника эфемерово-ячменного // Ботан. журн. 1976. Т. 61, № 3. С. 369–373.
- Миркин Б. М., Наумова Л. Г., Соломеч А. И. Современная наука о растительности. М.: Логос, 2002. 264 с.

- Новаковский А. Б. Возможности и принципы работы программного модуля Сыктывкар: Изд-во "Graphs", 2004. 31 с.
- Новичкова-Иванова Л. Н. О почвенных водорослях Земли Франца-Иосифа // Проблемы Севера. М.: Наука, 1964. № 8. С. 247–253.
- Пивоварова Ж. Ф. Почвенные водоросли Тянь-Шаня: VIII Делегатский съезд ВБО. Алма-Ата, 1988. С. 93–94.
- Пивоварова Ж. Ф. Особенности и генезис альгофлоры горных степей Улуг-Хемской котловины Тывы // Экосистемы Центральной Азии: исследования, проблемы охраны и природопользования. Кызыл: ГУП Тываполиграф, 2008. С. 34–36.
- Пивоварова Ж. Ф. Особенности альгофлоры горных степей Северо-Востока Азии // Биологическая наука и образование в педагогических вузах. Новосибирск, 2009. Вып. 6. С. 198–200.
- Пивоварова Ж. Ф., Багаутдинова З. З. Участие почвенных водорослей и цианобактериот в формировании пионерных биогеоценозов на антропогенно нарушенных субстратах. Ярославль: Филигрань, 2014а. С. 172–173.
- Пивоварова Ж. Ф., Благодатнова А. Г., Багаутдинова З. З., Кулятина А. Н. Таксономическая структура цианобактериально-водорослевой флоры как возможный показатель моделей первичного освоения различных субстратов // Вестн. Краснояр. гос. аграр. ун-та, 2014б. № 11. С. 111–116.
- Пивоварова Ж. Ф., Илюшенко А. Е., Благодатнова А. Г., Чумачева Н. М., Малахова Н. А., Белич Н. Ю., Багаутдинова З. З. Почвенные водоросли антропогенно нарушенных экосистем. Новосибирск: Изд-во Новосибир. гос. пед. ун-та, 2014в. 146 с.
- Пивоварова Ж. Ф., Благодатнова А. Г., Илюшенко А. Е., Чумачева Н. М., Факторович Л. В., Малахова Н. А., Багаутдинова З. З. Фитоценотическая организация группировок почвенных водорослей антропогенно нарушенных экосистем. Новосибирск: Изд-во Новосибир. гос. пед. ун-та, 2015. 217 с.
- Пивоварова Ж. Ф., Благодатнова А. Г. Фитоценотическая организация альгогруппировок как возможный показатель трофности болотных экосистем // Экология. 2016. № 2. С. 1–7 [Pivovarova J. F., Blagodatnova A. G. Phytocenotic algogruppirovok organization as a potential indicator of trophic wetland ecosystems // Rus. Journ. Ecol. 2016. Vol. 21, N 6. P. 807–815].
- Пивоварова Ж. Ф., Стебаев И. В. Принципы натурального моделирования в Убсунурской котловине Тувы на примере останцовых гор // Информационные проблемы изучения биосферы. Убсунурская котловина – природная модель биосферы. Пуццино: Центр, 1990. С. 212–242.
- Пивоварова Ж. Ф., Факторович Л. В. Почвенные водоросли пойменных субстратов континентальной дельты реки Шивилиг-Хем Убсунурской котловины Тувы // Сиб. экол. журн. 2001. № 4. С. 435–441.
- Пивоварова Ж. Ф., Факторович Л. В., Благодатнова А. Г. Особенности таксономической структуры почвенных фотоавтотрофов при освоении первичных субстратов // Растительный мир Азиатской России, 2012. Т. 9, № 1. С. 16–21.
- Пивоварова Ж. Ф., Факторович Л. В., Круне Т. Почвенные водоросли Горного Алтая // XII съезд РБО. Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI в. Петрозаводск, 2008. Ч. 2: Альгология, микология, лишенология. С. 71–73.
- Ройзин М. Б. Микрофлора скал и примитивных почв высокогорной арктической пустыни // Ботан. журн. 1960. Т. 45, № 7. С. 16–21, 997–1007.
- Седельников В. П. К применению мер включения в сравнительной флористике // Нетрадиционные методы в исследованиях растительности Сибири. 1982. С. 32–35.
- Семкин Б. И., Комарова Т. А. Анализ фитоценологических описаний с использованием мер включения (на примере растительных сообществ р. Анегуемы на Чукотке) // Ботан. журн. 1977. Т. 62, № 1. С. 54–63.
- Стебаев И. В., Колпаков В. Э., Горелова Т. А., Пивоварова Ж. Ф. Становление биогео- и гидроценозов у горно-ледниковых истоков рек // Сиб. экол. журн. 1995. № 4. С. 353–362.
- Стебаев И. В., Пивоварова Ж. Ф. Возникновение и развитие биогеоценозов на скалах // Журн. общ. биологии. 1995. № 5. С. 715–729.
- Толмачев А. И. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та, 1974. 244 с.
- Юрцев Б. А. Реликтовые степные комплексы северо-восточной Азии. Проблемы реконструкции криоксеротических ландшафтов Беренгии. Новосибирск: Наука, 1981. 168 с.
- Brock T. D. Primary colonization of Surtsey with special reference to the blue-green algae // Oikos. 1973. Vol. 24. P. 239–243.
- Brock T. D. Microbial growth under extreme environments // Symp. Soc. Gen. Microbiol. 1969. N 19. P. 15–41.
- Park C. H., Kim K. M., Elvebakk A., Kim O.-S., Jeong G., Hong S. G. Algal and Fungal Diversity in Antarctic Lichens // J. Eukaryotic Microbiol. 2015. Vol. 62, N 2. P. 196–205.
- Chaturvedi P., Agrawal M. K., Bagchi S. N. Microcystin-producing and non-producing cyanobacterial blooms collected from the Central India harbor potentially pathogenic *Vibrio cholerae* // Ecotoxicol. Environ. safety. 2015. Vol. 115. P. 67–74.
- Moro C. V., Crouzet O., Rasconi S., Thouvenot A., Coffe G., Batisson I., Bohatier J. New Design Strategy for Development of Specific Primer Sets for PCR-Based Detection of Chlorophyceae and Bacillariophyceae in Environmental Samples // Appl. Environ. Microbiol. 2009. Vol. 75, N 17. P. 5729–5733.
- Gutsell S. L., Jonson E. A. Accurately ageing trees and examining their height-growth rates: implications for interpreting forest dynamics // J. Ecol. 2002. Vol. 140, N 2–3. P. 193–213.
- Jernigan A., Hestekin C. Capillary. Electrophoresis single-strand conformational polymorphisms as a method to differentiate algal species // J. Analytical Methods in Chem. Vol. 2015. P. 2015.

- Wells M. L., Trainer V. L., Smayda T. J., Karlson B. S. O., Trick Ch. G., Kudela R. M., Ishikawa A., Bernard S., Wulfi A., Anderson D. M., Cochlan W. P. Harmful algal blooms and climate change: Learning from the past and present to forecast the future // *Harmful Algae*. 2015. Vol. 49. P. 68–93.
- Paerl H. W., Pinckney J. L., Steppe T. F. Cyanobacterial-bacterial mat consortia: examining the functional unit of microbial survival and growth in extreme environments // *Environ. Microbiol.* 2000. Vol. 2(1). P. 11–26.
- Schwabe G. H. Blaualgen aus ariden Baden // *Forsch. und Fortschr.* 1960. Vol. 34, N 7. P. 194–197.

Features of Taxonomic Organization of Cyanobacterial-Algal Flora of Extreme Habitats as a Reflection of the Different Models of Successional Transformations

J. F. PIVOVAROVA, A. G. BLAGODATNOVA, Z. Z. BAGAUTDINOVA

*Novosibirsk State Pedagogical University
630126, Novosibirsk, Viluiskaya str., 28
E-mail: zulfir-a@yandex.ru*

During the primary colonization of substrates by cyanobacterial-algal flora in obviously different regions of Russia (Yano-Oimyakon Highlands, Northeast of Asian Russia and West Siberia), 78 specific and intraspecific taxa of algae and cyanobacteria were found. The analysis of obtained data gives an indication of different nature of the development of substrates (rocks and sandy soils). It is quite possible to consider them as specific situ models throughout autogenous litho- and psamosuccessions.

Key words: cyanobacterial-algal flora, rock, sand, north-eastern Asia, West Siberia.