

На правах рукописи



ДАВЫДОВ Денис Александрович

**СПЕЦИФИКА ЦИАНОПРОКАРИОТ ЕВРОАЗИАТСКОЙ АРКТИКИ НА
ПРИМЕРЕ ФЛОРЫ АРХИПЕЛАГА ШПИЦБЕРГЕН**

1.5.9. – «Ботаника»

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени

доктора биологических наук

Новосибирск – 2022

Работа выполнена в лаборатории флоры и растительности ФГБУН Полярно-альпийского ботанического сада-института им. Н.А. Аврорина Кольского НЦ РАН

Научный консультант: доктор биологических наук, профессор, **Константинова Надежда Алексеевна**

Официальные оппоненты: **Пивоварова Жанна Филипповна**

доктор биологических наук, профессор, ФГБОУ ВО «Новосибирский государственный педагогический университет», профессор

Комулайнен Сергей Федорович

доктор биологических наук, Институт биологии — обособленное подразделение ФГБУН ФИЦ «Карельский научный центр Российской академии наук», лаборатория экологии рыб и водных беспозвоночных, ведущий научный сотрудник

Гайсина Лира Альбертовна

доктор биологических наук, доцент, ФГБОУ ВО «Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы», кафедра биоэкологии и биологического образования, профессор

Ведущая организация Федеральное государственное бюджетное учреждение науки Федеральный исследовательский центр «Коми научный центр Уральского отделения Российской академии наук» (г. Сыктывкар)

Защита состоится 11 октября 2022 г. в 10⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета 24.1.265.01 при ФГБУН Центральном сибирском ботаническом саду СО РАН по адресу: 630090, Новосибирск-90, ул. Золотодолинская, 101. Факс: (383) 330–19–86. E-mail: botgard@ngs.ru.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБУН Центрального сибирского ботанического сада СО РАН. Сайт в Интернете: <https://csbg-nsk.ru/dissovet>.

Автореферат разослан 5 августа 2022 г.

Ученый секретарь диссертационного совета,

доктор биологических наук

Елена Петровна Храмова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Арктические экосистемы выделяются значительной экстремальностью условий обитания. Помимо сурового климата полярные биотопы характеризуются низким содержанием важнейших химических элементов, особенно доступных живым организмам форм азота. В этих условиях возрастает роль криптогамных сообществ с участием азотфиксирующих цианопрокариот (цианобактерий). Уникальное сочетание фотосинтеза и фиксации молекулярного азота позволяет считать цианопрокариоты важнейшим продукционным звеном арктических экосистем (Quesada, Vincent, 2012; Jungblut, Vincent, 2017).

Цианопрокариоты широко распространены в перигляциальных ландшафтах и постоянно присутствуют во всех типах местообитаний (Давыдов, 2019). Иногда они остаются практически единственными представителями растительного покрова (Zakhia et al., 2008; Jungblut, Vincent, 2017). Высокая адаптивность обуславливает широкое распространение цианопрокариот в Арктических экосистемах, особенно в наземных местообитаниях, где они образуют заметные обрастания на поверхности и в толще почвы.

Такие экофизиологические характеристики цианопрокариот, как способность развиваться в широком спектре температур, устойчивость к высушиванию, замораживанию, а также адаптивность к высокому уровню солнечной радиации способствуют их доминированию в арктических регионах (Vincent, 2000; Warwick, 2002; Tashyreva, Elster, 2015). Зарастая оголенные субстраты, они запускают первичное почвообразование, обеспечивают условия для сукцессионных смен.

В арктических водоемах цианопрокариоты образуют сообщества в фитопланктоне и бентосе. В северных частях Арктики в планктонных сообществах численность цианопрокариот невелика и они не образуют большой биомассы. В южных частях некоторые виды цианопрокариот могут вызывать «цветение» воды. Сформированные на дне цианобактериальные маты имеют наибольшие площади покрытия, среди всей водорослевой растительности. Широко распространены обрастания цианопрокариот в переходных водно-наземных условиях вдоль берегов озер, ручьев, в зоне заплеска водопадов, переувлажненных местообитаниях. Такие сообщества имеют наиболее высокое видовое разнообразие цианопрокариот.

Выявление разнообразия, географического распределения и экологических особенностей цианопрокариот Арктики необходимо для понимания закономерностей структурно-функциональной организации наземных экосистем.

Степень разработанности темы исследования. В настоящее время степень изученности разнообразия цианопрокариот полярных областей и особенностей распространения видов в Арктике является очень низкой. Это обусловлено как труднодоступностью многих арктических районов, так и значительной сложностью работы в них. Существующие сводки по флорам отдельных регионов Арктики фрагментарно отражают действительное биологическое разнообразие цианопрокариот. Последний сводный список цианопрокариот Шпицбергена вышел в 1996 году и включал всего 89 видов (Skulberg, 1996), что, как показали наши исследования не отражает реального биоразнообразия.

Евроазиатский сектор Арктики изучен неравномерно: наряду с районами, для которых составлены достаточно полные списки видов, велико число регионов, данные по видовому составу которых недостаточны или отсутствуют.

Цель работы: выявление разнообразия цианопрокариот и закономерностей их распространения в высокоширотных районах на примере флор архипелага Шпицберген и ряда регионов Российской Арктики.

Задачи:

- инвентаризация видового состава цианопрокариот Шпицбергена;
- выявление характерных особенностей флор отдельных территорий Шпицбергена, региональной флоры Шпицбергена и евроазиатской Арктики в целом;

- получение новых данных по экологии цианопрокариот, экологическая характеристика флоры цианопрокариот Шпицбергена;
- оценка степени изученности, составление карт распространения видов;
- обобщение данных о биоразнообразии группы в евроазиатском секторе Арктики в целом;
- выявление зональных особенностей флоры цианопрокариот евроазиатской Арктики, сравнительная характеристика флор цианопрокариот полярных пустынь, тундр и Субарктики.

Научная новизна полученных результатов. Проведено наиболее полное обобщение данных по биоразнообразию цианопрокариот Шпицбергена и евроазиатской Арктики. Впервые составлен сводный список цианопрокариот евроазиатской Арктики и Субарктики, который насчитывает 696 таксонов. В евроазиатской Арктике зафиксирован 541 вид, в Субарктике – 556. Выявлены закономерности зонального распределения цианопрокариот: показано, что на широтном градиенте наблюдается уменьшение их видового богатства от Субарктики к тундрам и полярным пустыням. В наиболее южной из рассматриваемых зональных единиц – флоре Субарктики, объединяющей лесотундру и северную тайгу, выявлен 561 таксон (556 видов). С переходом к тундровой зоне число видов цианопрокариот незначительно уменьшается до 520 видов, в самой северной, маргинальной природной зоне – полярных пустынях происходит резкое обеднение разнообразия видов (164). Выявлено высокое сходство видового состава флор цианопрокариот Субарктики и тундровой зоны Евразии, составляющее 71%.

Впервые проведено всестороннее сравнение флоры цианопрокариот Шпицбергена с флорой евроазиатской Арктики. Показано, что флора цианопрокариот Шпицбергена содержит 293 вида (321 с учетом внутривидовых таксонов) и является богатейшей в евроазиатской Арктике. Выявлено 85 новых для архипелага видов цианопрокариот. С территории Шпицбергена описан новый для науки вид *Nodosilinea svalbardensis* Davydov et Shalygin (Davydov et al., 2020).

Значительно дополнен и проанализирован видовой состав цианопрокариот Мурманской области, Полярного Урала, выявлены 5 новых для флоры России вида (*Chlorogloea purpurea* Geitl., *Chroococcus ercegovicii* Komárek et Anagn., *Gloeocapsopsis chroococcoides* (Novacek) Komárek, *Gloeocapsopsis cyanea* (Krieg.) Komárek et Anagn., *Nodularia moravica* Hindák et al.). Обнаружены штаммы, относящиеся к родам *Stenomitos*, *Drouetiella*, *Inacoccus*, которые являются новыми для науки видами и подлежат описанию.

Теоретическая значимость работы. Выявлены основные закономерности дифференциации флор цианопрокариот на широтном градиенте. Выявлено наличие криптических видов цианопрокариот в ряде широко распространенных в Арктике и Субарктике родов.

Полученные данные о разнообразии, распространении и экологии цианопрокариот на Шпицбергене и в евроазиатском секторе Арктики являются хорошей основой мониторинга видов этой группы в Арктике.

Практическая значимость. Работа вносит вклад в изучение биоразнообразия цианопрокариот высокоширотных регионов. Данные о географическом распространении всех видов внесены в общедоступную информационную систему CRIS (<http://kpabg.ru/cris/>). Обобщенный массив информации в дальнейшем может быть использован для составления различных сводок, кадастров и флор. Актуальный чек-лист цианопрокариот, содержащий данные о местонахождениях, экологии, распространении, а также фотографии многих, в том числе редких, видов, доступный в сети Интернет, может послужить основой мониторинга цианопрокариот в арктических условиях, а также использоваться исходя из локальных задач для оценки природных процессов и как справочное пособие для преподавателей ВУЗов.

Собрана коллекция образцов цианопрокариот из высокоширотных районов (Шпицберген, Мурманская область, Полярный Урал), насчитывающая 1852 гербарных образца, из которых в культуру выделено 125 штаммов цианопрокариот. Полученные штаммы потенциально являются

продуцентами биологически активных веществ, а также могут быть использованы в целях ремедиации антропогенно-трансформированных экосистем.

Методология и методы. Сбор цианопрокариот проводился традиционным маршрутно-рекогносцировочным методом. В основе изучения биоразнообразия цианопрокариот положен флористический подход (Толмачев, 1931, 1959, 1970, 1986; Юрцев, 1974, Шеляг-Сосонко, 1980), с выделением локальных флор (Ребристая, 1987). Идентификация видов проводилась по современным определителям (Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005; Komárek, 2013) на основе анатомо-морфологических признаков с использованием световой микроскопии по методу дифференциального интерференционного контраста (ДИК). Для выявления криптических видов использовались методы молекулярно-генетического анализа нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК и внутреннего спейсера 16S-23S ITS. Анализ данных проведен на основе специально разработанной информационной системы (Мелехин и др., 2013; Давыдов и др., 2017; Melekhin et al., 2019). Сравнение флор проведено с использованием коэффициентов сходства Сьеренсена, для выявления связей видового состава флор с параметрами среды применялся метод главных компонент. Расчет ширины экологической ниши у цианопрокариот проводился с применением метода, предложенного S. L. Stephenson (1988).

Защищаемые положения:

1. Флора цианопрокариот Шпицбергена репрезентативно отражает особенности флор высокоарктических территорий.

2. Флора цианопрокариот Шпицбергена является богатейшей региональной флорой евроазиатской Арктики.

3. Распространение цианопрокариот подчиняется тем же законам, что и другие группы растений – видовое разнообразие цианопрокариот на широтном градиенте убывает от южных территорий Субарктики к тундрам и полярным пустыням. Обеднение видового состава в большей степени сказывается на гидрофитах.

4. Главенствующими факторами, определяющими богатство флор отдельных районов Шпицбергена, является разнообразие ландшафтных и геологических условий.

Степень достоверности и апробация результатов. Полнота полученных данных представлена в главе «Материалы и методы» и непосредственно обсуждается в результирующей части. Применяемый подход является традиционным для флористических работ, посвященных разнообразию водорослей.

Результаты исследования прошли апробацию на следующих конференциях: «Комплексные исследования природы Шпицбергена», Мурманск, 2005, 2009, 2010, 2016; «Биоразнообразие растительного покрова Крайнего Севера», Сыктывкар, 2006, 2013; «Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере», Кировск, 2006; «Альгологические исследования: современное состояние и перспективы на будущее», Уфа, 2006; «Геосферно-биосферные взаимодействия, биоразнообразие и состояние биосистем в высоких широтах», Кировск, 2007; «Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века», Петрозаводск, 2008; «Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики», Мурманск, 2008; «Сохранение биологического разнообразия наземных и морских экосистем в условиях высоких широт», Мурманск, 2009; «Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата», Апатиты, 2009; «Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге», Сыктывкар, 2009, Борок, 2014, Санкт-Петербург, 2018, Нижний-Новгород, 2021; «Формирование баз данных по биоразнообразию - опыт, проблемы, решения», Барнаул, 2009; «Конференция по созданию программы Международного полярного десятилетия», Сочи, 2010; «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии», Иркутск, 2010; «Актуальные проблемы современной альгологии», Киев, 2012; «Биогеография: методология, региональный и исторические аспекты», Москва, 2012; «Научные основы охраны и рационального использования растительного покрова Волжского бассейна», Тольятти, 2013; «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Восточной

Фенноскандии», Апатиты, 2015; «Международная научно-практическая конференция, посвященная 105-летию со дня рожд. проф. Э.А. Штиной, Киров, 2015; «20th Cyanophyte/Cyanobacteria research symposium», Innsbruck, 2016; «Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение», Апатиты, 2016, Сыктывкар, 2019; «Использование современных информационных технологий в ботанических исследованиях», Апатиты, 2017; «Cryptogams of North Asia», Иркутск, 2018; «Актуальные вопросы изучения и сохранения растительного мира Арктики и горных районов», Апатиты, 2021.

Личный вклад автора. Диссертационная работа является самостоятельным исследованием автора. Все этапы работы, включая обоснование темы исследования, определение методов, проведение полевых сборов, определение видового состава, обработка и анализ данных, обобщение и научная интерпретация результатов, выполнены непосредственно автором. Выбор районов работ осуществлялся коллегиально группой исследователей, принимавших участие в экспедиционных работах, включая автора. Сбор цианопрокариот отдельных районов проводился при участии С.С. Шалыгина и Е.Н. Патовой, их авторство указано в аннотированном списке. Указания на совместно полученные и опубликованные результаты приводятся в соответствующих разделах диссертации. Для обобщения данных по разнообразию цианопрокариот евроазиатской Арктики использована информационная система CRIS. Разработка принципов функционирования данной системы шла при непосредственном участии автора. Диссертант не принимал участия в конфигурировании системы, но подавляющее большинство первичных данных по разнообразию цианопрокариот и все вспомогательные материалы внесены им лично.

Публикации. Основные результаты, выводы и положения докторской диссертации опубликованы в 89 печатных работах, в том числе в 5 монографиях и главах в монографиях, 12 статьях в международных журналах, индексирующихся Web of Science или Scopus, 21 статье в отечественных журналах, входящих в список ВАК, 3 статьях в периодических изданиях, не включенных в список ВАК, 48 тезисах и материалах конференций.

Структура и объем диссертации. Диссертация состоит из введения, 12 глав, заключения, выводов, списка литературы (396 наименований, в том числе 229 на иностранных языках). Работа изложена на 591 странице, включает 304 рисунка, 24 таблицы.

Благодарности. Я выражаю огромную признательность моему научному консультанту Н. А. Константиновой, а также всем моим коллегам из лаборатории флоры и растительности Полярно-альпийского ботанического сада-института, принимавших участие в организации и сопровождавшим меня во время многочисленных экспедиций. Я искренне признателен моим коллегам, которые в процессе совместных исследований стали моими друзьями Е. Н. Патовой, С. С. Шалыгину за возможность обсудить вопросы изучения цианопрокариот и за неоднократное научное сотрудничество. Я благодарен своим друзьям А. В. Мелехину и Е. А. Боровичёву за неоценимую помощь во время совместных экспедиций на Шпицбергене, в Мурманской области, на Полярном Урале и ценные советы. Отдельно я хочу поблагодарить мою семью и мою жену А. С. Давыдову за всестороннюю поддержку.

Проведение настоящего исследования было бы невозможно без регулярной поддержки грантов Российского фонда фундаментальных исследований (проекты № 12-04-31506-мол-а, 13-04-90802-мол-рф-нт, 15-29-02662-офи-м, 18-04-00171-а) и Российского научного фонда (проект № 21-14-00029).

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Районирование севера Евразии

В главе дан обзор взглядов на зонирование растительного покрова севера Евразии. Взгляды на зональное деление евроазиатского Севера Голарктики существенно отличаются в отечественных и зарубежных традициях. В соответствии с В.Д. Александровой (1977) и Walker et al. (2005) в настоящем исследовании за южную границу арктической зоны принимается южная граница тундр (рис. 1). С юга к

арктической зоне примыкает гипоарктический флористический пояс, включающий подзону северной тайги и переходную полосу лесотундры. Южная граница последнего проходит по линии средней и южной тайги (Yurtsev, 1994). Территория к югу от тундровой зоны до южной границы Гипоарктики отнесена в данной работе к Субарктике.

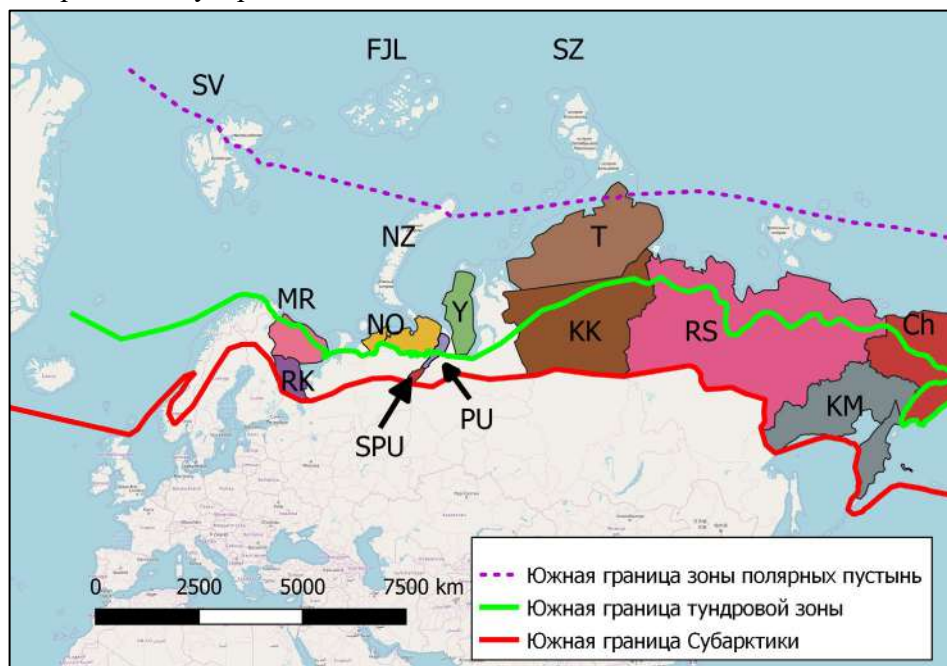


Рис. 1. Границы природных зон и регионов евроазиатской Арктики и Субарктики. Территории к северу от зеленой линии отнесены к Арктике, пространство между зеленой и красной линиями – к Субарктике. **Ch** – Чукотка, **FJL** – арх. Земля Франца-Иосифа, **KK** – Красноярский Край, **KM** – Камчатка и Магаданская обл., **MR** – Мурманская обл., **NO** – Ненецкий АО, **NZ** – арх. Новая Земля, **PU** – Полярный Урал, **RK** – Респ. Карелия, **RS** – Респ. Якутия, **SPU** – Приполярный Урал, **SV** – арх. Шпицберген, **SZ** – арх. Северная Земля, **T** – Таймыр, **Y** – Ямал.

Глава 2. Физико-географическая характеристика архипелага Шпицберген

Архипелаг Шпицберген расположен на стыке границ Северного Ледовитого океана, Гренландского и Баренцева морей. Общая площадь, занимаемая островами – 61022 км², 60% территории покрыто ледниками, в связи с общим потеплением наблюдается процесс их деградации.

Орографически Шпицберген – типичная горная страна со средними высотами 400-800 м над ур. моря, в центральной части характерны высокие пики – до 1713 м над ур. моря, рельеф резко расчлененный.

Гидрологическая сеть образована многочисленными реками, ручьями и озерами. Её питание осуществляется преимущественно за счет таяния ледников, и снега. Большинство рек сформированы ледниковыми стоками имеют мелкие русла (0.8-1.5 м), околонулевую температуру и низкую прозрачность. Зимой реки и ручьи промерзают до дна. Обильное снеготаяние в сочетании с водоупорным слоем вечной мерзлоты вызывает образование переувлажненных перенасыщенных влагой грунтов - просачиваний.

Высокоширотное положение архипелага предопределяет его суровый климат, смягченный теплыми морскими течениями, которые обуславливают высокую влажность воздуха и обилие осадков. Недостаток тепла является основным фактором, во многом определяющим качественный и количественный состав водорослевой растительности. Наиболее ярко это проявляется в зоне полярных пустынь, где он сдерживает жизнедеятельность автотрофов. Период с суточными температурами воздуха выше 0°С продолжается с 5 июня по 18 сентября (3.5 месяца).

Грунты Шпицбергена характеризуются сплошным распространением вечной мерзлоты, характерны мерзлотные формы рельефа. Замедленные темпы почвообразования приводят к формированию на архипелаге примитивных, преимущественно карбонатных почв с щелочной реакцией рН, высоким содержанием Са, что благоприятно для большинства видов цианопрокариот.

Растительность представлена арктическими тундрами и полярными пустынями (Александрова, 1971, 1977, 1983).

Глава 3. История изучения цианопрокариот Шпицбергена

В главе подробно рассмотрена история изучения цианофлоры архипелага. Первые сборы относятся к концу 19 века, они были обобщены и дополнены O. Borge (1911). В 1996 г. вышла обобщающая сводка, включающая 89 видов цианопрокариот (Skulberg, 1996). Опубликованный чек-лист являлся во многом неполным и содержал таксономические неточности, в нем не приводились ссылки на местонахождения и отсутствовали литературные цитирования для каждого вида. Кроме того, в него не вошли виды, содержащиеся в отечественных работах (Перминова, 1990).

На момент начала наших исследований на архипелаге Шпицберген в 2004 г. было известно 105 видов (Давыдов, 2010а). В последние 15 лет внимание к изучению цианопрокариот Шпицбергена увеличивается. Ряд работ посвящен изучению зарастания морен ледников и криоконита (Elster et al., 1998; Kaštovská et al., 2005, 2007; Turicchia et al., 2005; Stiball et al., 2006; Давыдов, 2009в; Kvíderová et al., 2011), таксономическим ревизиям (Komárek et al., 2006; Strunecy et al., 2012; Komárek, Kovacik, 2013) в том числе с описанием новых таксонов (Richter, Matuła, 2013; Davydov et al., 2020). Выявление биоразнообразия также являлось объектом внимания ряда авторов (Kubeckova et al., 2001; Matuła et al., 2007; Kim et al., 2008, 2011; Richter et al., 2009; Komárek et al., 2012; Palinska et al., 2017).

В процессе работы автором были составлены аннотированные списки видов ряда обследованных районов (Давыдов, 2005, 2008б, 2010в, 2009в, 2011; Королева и др., 2008; Давыдов и др., 2013; Патова, Давыдов, 2013; Davydov, 2013, 2014, 2016, 2017). Сборы на архипелаге Шпицберген были также использованы в анализе цианопрокариот зоны полярных пустынь Евразии (Patova, Davydov, 2014; Davydov, 2018; Давыдов, 2019) и Арктики (Патова и др., 2015). Обобщённые данные по разнообразию цианопрокариот Шпицбергена опубликованы автором в статье, приложением к которой является актуальный аннотированный список (Davydov, 2021a).

Глава 4. Исторический обзор исследований по биоразнообразию цианопрокариот Арктики

Большинство арктических территорий имеет длительную историю изучения, но ни одна из них не имеет схожей со Шпицбергом степени изученности, так как, в основном, исследования носили фрагментарный характер. Автором впервые проведено обобщение данных по разнообразию цианопрокариот евроазиатской Арктики и Субарктики. Общее представление о степени изученности арктических территорий можно составить, анализируя распределение находок цианопрокариот (рис. 13). Очевидно, что вся территория Арктики нуждается в дальнейшем изучении, но в то же время обращает на себя внимание равномерная изученность Шпицбергена, Восточноевропейских тундр и Полярного Урала.

Глава 5. Материалы и методы

Сборы цианопрокариот проводились в летние периоды с 2004 по 2016 гг. (за исключением 2015 г.). В наземных экосистемах использовался традиционный маршрутно-рекогносцировочный метод – однодневные радиальные пешие маршруты. Сбор цианопрокариот осуществлялся во всех возможных типах местообитаний в пакеты из крафта, которые в дальнейшем высушивались.

Водные пробы планктона на крупных озерах отобраны батометром с лодки в поверхностном слое и на глубинах 3, 6 и 10 м, которые в дальнейшем отфильтровывались на мембранных фильтрах 0.2 мкм. На поверхности водоема взяты пробы с помощью планктонной сети из мельничного газа № 76. На мелких водоемах пробы планктона и перифитона отбирали в прибрежной зоне. В момент отбора проб проведены измерения температуры, рН, электропроводности, солености с помощью прибора Hanna instruments.

Для оценки параметров среды конкретного образца использовались портативные приборы. Освещенность, УФ-излучение (А+В), влажность воздуха, измерялась с использованием ТКА-ПКМ.

Температура, pH, концентрации растворенных в воде солей, и электропроводимость измерялась с использованием приборов Testo и Hanna instruments. Определение координат местообитаний выполнено с помощью GPS навигатора Garmin 76S.

Идентификация видов проводилась на основе анатомо-морфологических признаков с использованием световых микроскопов AxioScope A1 и AxioPlan 2 imaging и AxioLab (Zeiss) с видеокамерой ProgRes Speed XT core 3 (Jenoptic) по современным определителям (Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005; Komárek, 2013). Информация о всех местонахождениях собственных сборов и литературные указания вносились в специально разработанный нами раздел информационной системы (ИС) CRIS (<http://kpabg.ru/cyanopro/>) (Мелехин и др., 2013; Melekhin et al., 2019), которая используется в качестве инструмента для внесения, хранения, организации, поиска и вывода первичных данных по биоразнообразию. Картирование видов осуществлялось в программе QGIS.

При анализе частоты встречаемости в тех или иных местообитаниях учитывались как собственные, так и литературные данные, при условии, что в источнике была необходимая первичная информация.

При анализе характера распространения видов использовались собственные и литературные данные, которые также были внесены автором в ИС. Собственные сборы на арх. Шпицберген выполнены в 15 районах (рис. 2), флоры которых рассматриваются как локальные – т.е. флоры незначительных по площади территорий (сотни км²), не ограниченные по принципу ландшафтной структуры и состава литогенной породы. Используются данные, полученные автором по другим территориям – подробно исследована Мурманская область (собрано и обработано 724 образца), проведены сборы на севере Полярного Урала (375 образцов).

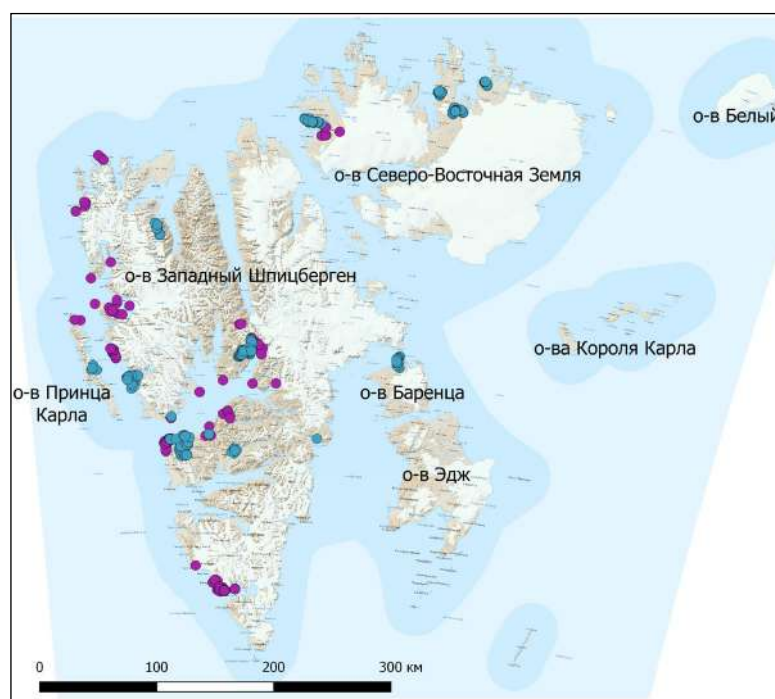


Рис. 2. Местонахождения цианопрокариот на арх. Шпицберген. Фиолетовые точки – литературные данные, сине-зеленые точки – собственные данные

Всего из литературных источников на Шпицбергене известно 235 указаний из 157 местонахождений. Собственные сборы насчитывают 753 образца из 290 местонахождений. В ИС аккумулированы также все известные литературные указания по местонахождениям цианопрокариот евроазиатской Арктики и Субарктики.

Расчёты коэффициентов флористического сходства и построение дендрограмм выполнены с помощью программных модулей GRAPHS (Новаковский, 2004) и ExelToR (Новаковский, 2016).

Использовался коэффициент сходства Сьеренсена: $KS=2a/(a+b)+(a+c)$, где a – число видов общих для двух массивов, c – число видов, встреченных только в первом массиве, b – число видов, встреченных только во втором массиве. В качестве метода группировки применялся метод среднего. Для выявления связей видового состава флор с параметрами среды применялся метод главных компонент (PCA).

Расчет ширины экологической ниши у цианопрокариот проводился методом S. L. Stephenson (1988), по следующей формуле: $NB=1/(n\sum P_{ij}^2)$, где NB – ширина экологической ниши, n – количество типов местообитаний, P_{ij} – доля i -го вида в типе местообитания, которая рассчитывается как отношение количества образцов вида i в j -типе местообитания к общему числу образцов данного вида в изучаемой флоре.

Оценка потенциального разнообразия видов произведена по формуле Chao (1984): $S_1=S_{obs}+F_1^2/2F_2$, где S_1 – число потенциально возможных видов во флоре, S_{obs} – число видов, зарегистрированных во флоре в настоящий момент, F_1 – число видов, которые найдены только в одном образце, F_2 – число видов, которые найдены только в двух образцах.

Встречаемость (постоянство) видов определялось по формуле (Кондратьева, Коваленко, 1975): $B = \frac{a}{A} * 100\%$, где B – встречаемость, a – число образцов, в которых обнаружен данный таксон, A – общее число изученных образцов.

Глава 6. Аннотированный список цианопрокариот Шпицбергена

Аннотированный список цианопрокариот Шпицбергена составлен на основе обобщений собственных и литературных данных. Все названия таксонов унифицированы в соответствии с последними таксономическими изменениям (Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005; Komárek et al., 2006, 2014; Komárek, 2010, 2013; Perkinson, 2011; Komárek, Kovacik, 2013). Виды в списке расположены по алфавиту. Для каждого местонахождения даны координаты, точность их определения, высота над уровнем моря, описание местоположения, местообитания, субстрат. Для литературных указаний приводится также ссылка на источник.

В результате исследования выявлено 85 новых для архипелага видов цианопрокариот, 74 таксона подтверждены собственными сборами, 134 – приводится только по литературным указаниям.

Глава 7. Таксономический анализ флоры цианопрокариот Шпицбергена

Во флоре архипелага выявлен 321 таксон, включая 293 вида, 28 таксонов не определены до вида, два таксона исключены. Видовое разнообразие флоры Шпицбергена является высоким, оно составляет около 7% от общемировой (по данным algaebase.org в мире насчитывается 4600 видов) и 54.2% от флоры евроазиатского сектора Арктики (составленный нами список данной территории включает 541 вид). Расширение выборки до всего циркумполярного сектора не приводит к существенному увеличению числа таксонов. С учетом Гренландии и Северной Америки в Арктике насчитывается 590 видов, т.е. в евроазиатском секторе отсутствует лишь 50 видов, известных в американском.

Опираясь на формулу Chao (1984), потенциальное богатство флоры цианопрокариот Шпицбергена составляет 396 видов, таким образом, выявленность флоры в настоящий момент – 74%. Причины богатства обусловлены уникальным географическим положением Шпицбергена в высокой Арктике, сочетанием относительно мягкого климата, расположением территории на продолжительном градиенте от тундровой зоны до полярных пустынь, значительным разнообразием ландшафтных и геологических условий, широким спектром типов местообитаний.

Таксономическая структура флоры цианопрокариот Шпицбергена репрезентативно отражает особенности флор высокоширотных территорий. Подавляющее большинство видов (140; 44%), выявленных на архипелаге, относится к подклассу Oscillatoriothycidae, что соответствует общемировому распределению (рис. 3), при этом, спектр подклассов флоры Шпицбергена совпадает с таковым для флоры всей евроазиатской Арктики и Субарктики, а, следовательно, отражает общие черты флор высоких широт.

Спектр порядков флоры Шпицбергена значительно отличается от общемирового (рис. 4). В изученном районе доминируют Synechococcales (117; 36%), остальные три крупных порядка Chroococcales (69; 22%), Nostocales (63; 20%), Oscillatoriales (62; 19%) имеют примерно равные доли. В мировой флоре цианопрокариот преобладают представители Nostocales (33%), значительна доля Oscillatoriales (29%). Такое различие проявляется из-за отсутствия на Шпицбергене видов ряда крупных семейств (*Fortiaceae* – 50 видов, *Gloeotrichaceae* – 28, *Harposiphonaceae* – 102), преимущественно распространённых в южных районах умеренной зоны, в субтропиках и тропиках, а также небольшого разнообразия во флоре Шпицбергена представителей семейств *Aphanizomenonaceae* (1.3% от известного количества видов).

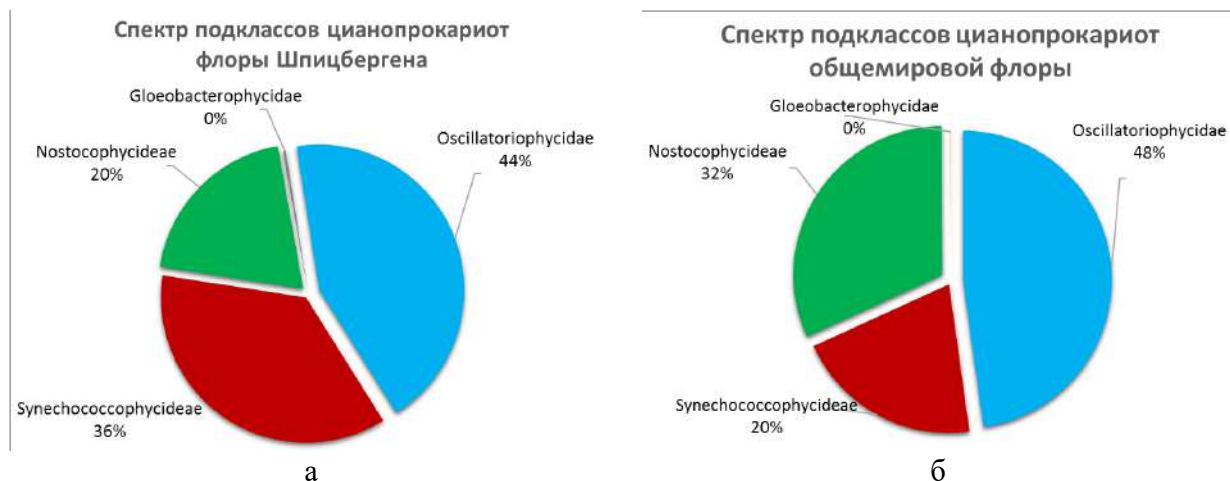


Рис. 3. Спектр подклассов цианопрокариот флоры Шпицбергена (а) и общемировой флоры (б)

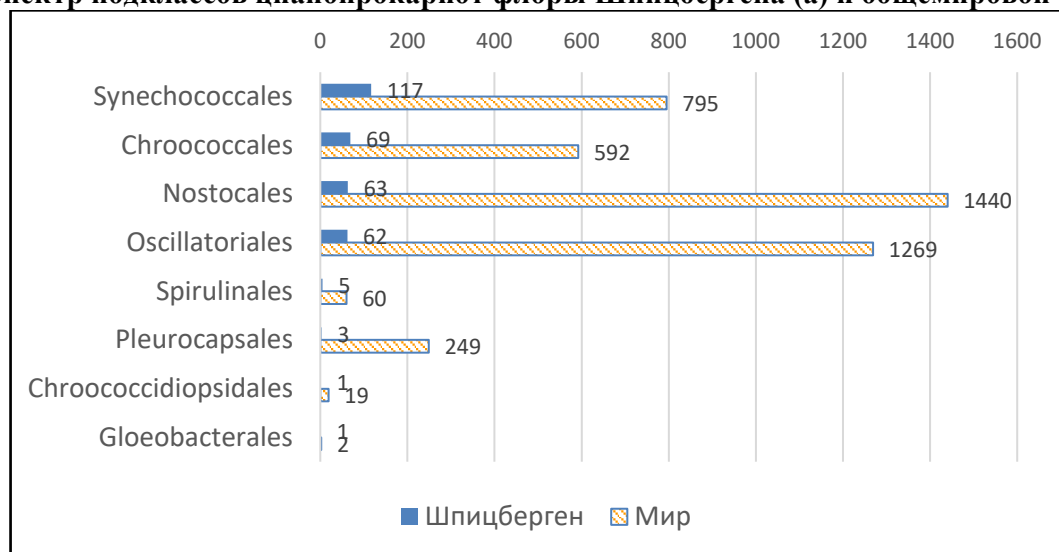


Рис. 4. Сравнение таксономических спектров порядков мировой флоры цианопрокариот и флоры Шпицбергена

В спектре порядков евроазиатского сектора Арктики повторяется отмеченное для флоры Шпицбергена доминирование Synechococcales (рис. 5). Наиболее показательным на широтном градиенте является изменение разнообразия представителей порядка Nostocales – наблюдается снижение доли видов этого порядка с продвижением на север от Субарктики. Спектр семейств флоры Шпицбергена (табл. 1) демонстрирует преобладание представителей *Chroococcaceae* (43 вида, 13.3%), *Oscillatoriaceae* (35, 11.0%) и *Leptolyngbyaceae* (31, 10.1%).

При сравнении с флорой евроазиатской Арктики констатируем, что места ведущих семейств сохраняются, но в спектре семейств Шпицбергена отчетливее проявляются черты высокоарктической флоры, а высокое разнообразие *Chroococcaceae* (20.9% всех видов) подчеркивает монотонный характер территории.

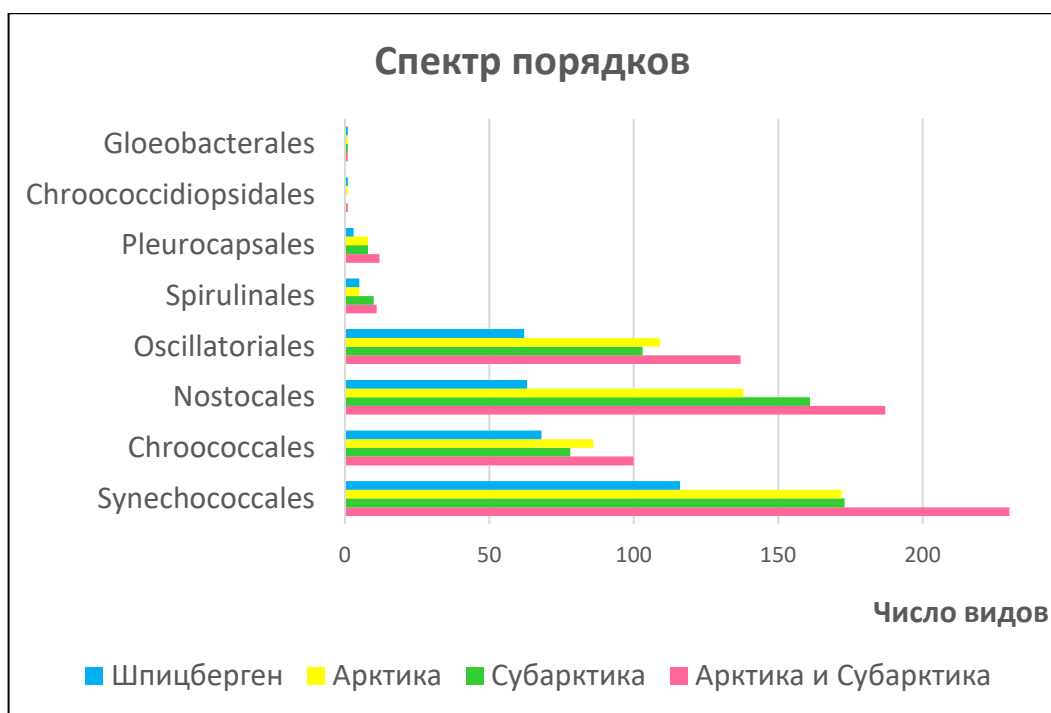


Рис. 5. Сравнение спектров порядков цианопрокариот во флорах Шпицбергена, евроазиатской Арктики и Субарктики

Табл. 1. Сравнение спектров семейств цианопрокариот во флорах Шпицбергена, евроазиатской Арктики

Место во флоре Шпицбергена	Семейство	Место во флоре Арктики	% видов во флоре Шпицбергена от числа видов Арктики	% видов флоры Арктики от общемировой
1	<i>Chroococcaceae</i>	2-3	82.4	25.4
2	<i>Oscillatoriaceae</i>	1	59.3	7.0
3	<i>Leptolyngbyaceae</i>	2-3	64.7	23.4
4	<i>Merismopediaceae</i>	5	64.3	24.3
5	<i>Nostocaceae</i>	4	46.5	10.6
6-8	<i>Pseudanabaenaceae</i>	8-9	73.9	23.7
6-8	<i>Rivulariaceae</i>	7	65.4	8.9
6-8	<i>Microcoleaceae</i>	6	50	13.0
9	<i>Aphanothecaceae</i>	10-11	87.5	14.0
10	<i>Schizotrichaceae</i>	10-11	81.3	12.4
11	<i>Tolypothrichaceae</i>	13-14	76.9	13.3
12-14	<i>Chamaesiphonaceae</i>	16	90	20.4
12-14	<i>Coelosphaeriaceae</i>	12	60	31.25
12-14	<i>Scytonemataceae</i>	15	75	6.7
15	<i>Synechococcaceae</i>	13-14	53.8	9.4
16	<i>Coleofasciculaceae</i>	17	66.7	21.4
17-19	<i>Entophysalidaceae</i>	21-22	100	7.4
17-19	<i>Spirulinaceae</i>	21-22	100	8.5
17-19	<i>Stigonemataceae</i>	18-19	62.5	10.4
20	<i>Gomphosphaeriaceae</i>	23-27	75	30.8
21-25	<i>Aphanizomenonaceae</i>	8-9	8.7	14.8
21-25	<i>Cyanobacteriaceae</i>	23-27	100	15.4
21-25	<i>Homoeothrichaceae</i>	23-27	50	10.8
21-25	<i>Hyellaceae</i>	23-27	50	3.7

21-25	<i>Microcystaceae</i>	20	28.6	4.2
26-31	<i>Borziaceae</i>	30-37	100	7.2
26-31	<i>Chroococciopsidaceae</i>	30-37	100	5.9
26-31	<i>Cyanothecaceae</i>	28-29	50	40
26-31	<i>Gloeobacteraceae</i>	30-37	100	50
26-31	<i>Heteroleibleiniaceae</i>	28-29	50	4.4
26-31	<i>Hydrococcaceae</i>	30-37	100	2.9

Совпадение спектра ведущих семейств во флорах Шпицбергена и евроазиатского сектора Арктики является отражением общности флоры Арктики, а проявляющиеся отличия от общемирового спектра – ее самобытности. Наиболее приспособленными таксонами в пределах Арктики являются представители семейств *Chroococcaceae*, *Oscillatoriaceae* и *Leptolyngbyaceae*.

Следует отметить, что для Арктики в целом, по сравнению с флорой Шпицбергена, более характерны бореальные черты (поэтому, возможно, следует сместить границу Арктики дальше на север). На Шпицбергене меньшее разнообразие *Oscillatoriaceae*, существенно меньше представителей семейства *Aphanizomenonaceae* и наиболее богатого в мире рода *Anabaena* (4 вида из 152), уменьшается число видов рода *Nostoc* (14 из 104), полностью отсутствуют представители *Cylindrospermum* (52 вида в мире), *Fischerella*, *Hapalosiphon*, *Symploca*.

Во флоре Шпицбергена зарегистрировано 79 родов, 31 из них представлен только одним видом, 30 родов имеет больше среднего (4) число видов. Наибольшее число видов (25, 8%) отмечено в роде *Leptolyngbya* (рис. 6), его видовое богатство составляет 17% от мировой флоры. В пятерку ведущих родов также входят *Phormidium* (7%), *Gloeocapsa* (6%), *Chroococcus* (4%), и *Nostoc* (4%). Родовые спектры евроазиатской Арктики и Шпицбергена совпадают за исключением рода *Anabaena*, что связано с крайне неблагоприятными условиями для развития планктонных сообществ на архипелаге.

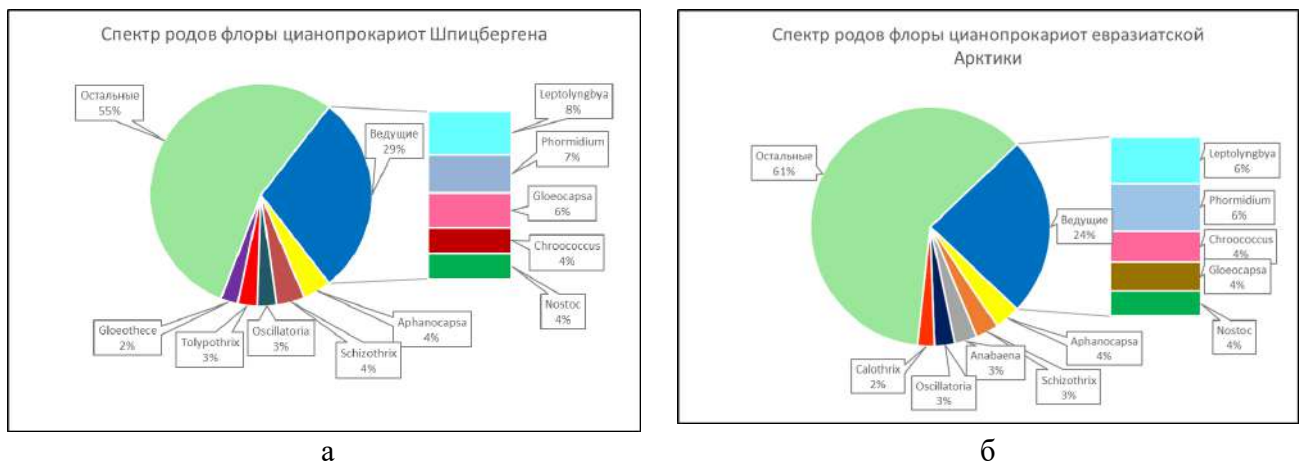


Рис. 6. Спектр родов цианопрокариот во флоре Шпицбергена (а) и евроазиатской Арктики (б)

Родовой спектр очень ярко демонстрирует характерные черты флоры Шпицбергена. Обилие наземных местообитаний, пригодных для заселения и отсутствие конкуренции со стороны других групп организмов позволяет цианопрокариотам формировать обширные обрастания в виде матов и корочек.

Доминирующими видами в них являются *Leptolyngbya*, *Phormidium*, *Microcoleus*, в водных биотопах бентосные сообщества помимо названных родов содержат *Oscillatoria*. Вторая группа видов приурочена к скальным стенам: *Gloeocapsa*, *Chroococcus*, *Aphanocapsa*, *Calothrix*. Планктонные сообщества постоянных олиготрофных водоемов небольшой глубины преимущественно содержат представителей *Merismopedia*, *Gomphosphaeria*, *Woronichinia*.

Глава 8. Местообитания цианопрокариот в условиях архипелага Шпицберген

При анализе видового состава флор цианопрокариот или характера распространения их в ландшафтах Шпицбергена очевидна приуроченность отдельных групп видов к типам местообитаний (биотопам), а отдельных видов – к микроместообитаниям.

Генеральным фактором, определяющим развитие цианопрокариот, следует считать обводненность. В наземных полярных экосистемах для многих растений требования к режиму увлажнения являются более значимыми, чем минеральное питание или сумма эффективных температур (Svoboda, Henry 1987; Kennedy 1993; Bliss et al., 1994; Elster, 2002). Распределение водорослей, их численность и видовое разнообразие варьируют в зависимости от характеристик среды обитания (микросреды). В местах с устойчивым запасом влаги и питательных веществ обилие и видовое разнообразие цианопрокариот достаточно высокое. По мере ухудшения природных условий – изменений, связанных с дегидратацией, численность и разнообразие видов снижается.

Для континентальных (не морских) условий можно выделить две больших группы местообитаний: **водные** и **наземные** (табл. 2). Последнюю группу, в свою очередь, можно разделить на две подгруппы субаэрофитные (амфибиальные) местообитания и аэрофитные. Вариабельность полярных местообитаний Шпицбергена также можно представить в виде градиента увлажнения от типично водных через субаэрофитные до сухих наземных. Эти группы местообитаний различаются по периодичности, амплитуде и регулярности увлажнения. Естественным откликом на дифференцировку местообитаний являются различные адаптивные стратегии обитающих в них видов и сам видовой состав.

Видовое богатство и частота встречаемости в разных типах экотопов сильно варьирует (табл. 2). Наибольшее число видов выявлено в сообществах почвенных корочек (111), на скалах (105), в постоянных медленных ручьях (105), на просачиваниях (98).

Почти такое же распределение наблюдается и при сравнении числа находок, но с явным доминированием скальных выходов – они являются самым «популярным» типом местообитаний. С одной стороны, это отражает разнообразие и частоту встречаемости данных местообитаний, с другой – наиболее ярко подчеркивает экологические предпочтения видов цианопрокариот во флоре Шпицбергена и во всей высокоширотной Арктике в целом. С продвижением на юг из-за роста конкуренции в плакорных типах наземных местообитаний, влажные скалы выходят на первое место среди экотопов, определяющих богатство видового состава цианопрокариот.

Наибольшее разнообразие и заметное участие в формировании растительного покрова цианопрокариоты играют в экотопах «непривлекательных» для других групп организмов, большие площади обрастаний они формируют на влажных скальных стенках, оголенных грунтах, перенасыщенных водой почвах, а также на дне и берегах мелких хорошо прогреваемых медленных ручьев.

В более сухих аэрофитных местообитаниях цианопрокариоты формируют биологические почвенные корки вместе с грибами, лишайниками и мохообразными. В силу переувлажнения из-за обильного снеготаяния и сезонного оттаивания слоя мерзлоты такие сообщества на Шпицбергене не испытывают лимитирования по фактору увлажнения и поэтому на архипелаге встречается много видов с субаэрофитными предпочтениями.

С продвижением на юг почвенные корки вытесняются высшими растениями и могут формироваться только на первичных грунтах, которые характерны для высокогорий, мерзлотных нарушений, локальных поднятий в рельефе. Во всех случаях наблюдается смена режима увлажнения на неблагоприятный для цианопрокариот. Перманентная нехватка влаги лимитирует развитие в верхнем почвенном слое большинства видов, остаются только очень выносливые к высушиванию (*Nostoc commune*, *Microcoleus vaginatus*, *Stigonema* spp.). Аналогично в сообществах просачиваний на широтном градиенте отмечается вытеснение цианопрокариот с продвижением на юг. Возросший пресс

конкуренции «выдавливает» цианопрокариоты, для которых остаются только типично водные экотопы и скальные сообщества.

Табл. 2. Видовое богатство и число находок цианопрокариот в различных экотопах Шпицбергена

№	Местообитание	Число видов	Общее число находок
А) Водные			
<u>А1) Континентальные водные бассейны</u>			
A1-1.1)	Планктон озер	27	82
A1-1.2)	Бентосные сообщества	32	57
A1-1.3)	Тихопланктонные сообщества	13	14
A1-2.1)	Термальные водотоки	7	17
A1-2.2)	Постоянные быстрые турбулентные ручьи и водопады	42	84
A1-2.3)	Постоянные медленные ручьи	105	362
A1-2.4)	Реки	7	7
В) Наземные			
<u>Ва) Субаэрофитные</u>			
Ва1-1)	Приморские дюны и песчаные побережья	29	84
Ва1-2)	Приморские галечниковые пляжи	3	4
Ва1-3)	Скалы, скальные карнизы и берега	7	11
Ва2)	Лужи, эфемерные водоемы	95	211
Ва3-1)	Галечниковые и песчаные берега пресноводных озер	59	155
Ва3-2)	Галечниковые и песчаные берега ручьев	47	114
Ва3-3)	Галечниковые и песчаные берега рек	7	9
Ва4)	Минеротрофные болота	24	31
Ва5)	Насыщенные водой грунты в условиях вечной мерзлоты – просачивания.	98	295
<u>Вб) Аэрофитные</u>			
Вб1)	Тундровые ценозы	66	134
Вб2)	Луговины	6	8
Вб3)	Эвтрофные сообщества под птичьими базарами	19	53
Вб4-1)	Биологические почвенные корки	111	319
Вб4-2)	Небольшие пещерки	9	10
Вб4-3)	Осыпи	5	5
Вб4-4)	Скалы, каменные блоки и обнажения	105	645
Вб4-5)	Валуны и останцы на плакоре	9	10
Вб5-1)	Каменистый моренный материал, криоконит	16	16
Вб5-2)	Мерзлотные формы рельефа	26	39

Сходство видового состава цианопрокариот различных местообитаний невелико и не превышает 50% (рис. 7). Группу, наиболее схожих между собой типов, формируют флоры скальных стен и просачиваний (55 общих видов), к ним примыкает флора литорали озер и флора медленных ручьев. По всей видимости, пластичные виды (например, *Aphanocapsa grevillei*, *A. rivularis*, *Calothrix parietina*, *Chroococcus cohaerens*, *C. turgidus*, *C. varius*, *Dichothrix gypsophila*, *Tolypothrix tenuis* и др.) нуждаются в относительно постоянном увлажнении и наличии твердого субстрата.

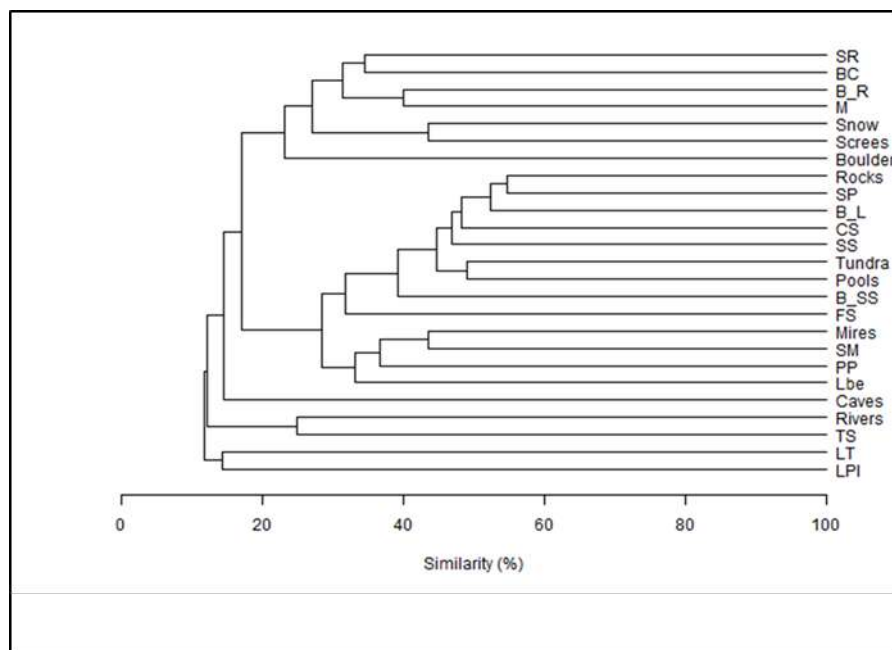


Рис. 7. Сходство флор различных местообитаний. **B_L** - берега озер, **B_R** - берега рек, **B_SS** – берега ручьев, **BC** – сообщества под птичьими базарами, **Boulder** - валуны на плакоре, **Caves** – небольшие пещерки, **CS** – корочки на почве, **FS** – быстрые ручьи, **Lbe** – озеро, бентос, **LPI** – озеро, планктон, **LT** - озеро, тихопланктон, **M** – луговины, **Mires** – минеротрофные болота, **Pools** – лужи, эфемерные водоемы, **PP** – мерзлотные формы рельефа, **Rivers** – реки, **Rocks** – скалы, **Screes** – осыпи, **SM** – приморские песчаные побережья, **Snow** - каменистый моренный материал, **SP** – просачивания, **SR** – приморские скалы, **SS** – медленные ручьи, **TS** – термальные источники, **Tundra** – тундра.

Второй кластер формируют флоры субаэрофитных местообитаний: эфемерных водоемов, луж и влажной тундры, к которому примыкает флора побережий ручьев и флора быстрых ручьев. Типичными видами здесь являются *Aphanocapsa fonticola*, *A. muscicola*, *Aphanothece microscopica*, *Calothrix parietina*, *Dichothrix gypsophila*, *Gloeocapsa atrata*, *G. violascea*, *Oscillatoria tenuis*.

Аутэкологический анализ отдельных видов имеет ряд специфических проблем. Как указывалось ранее (Hoffmann, 1989), макро- и мезоклиматические характеристики, такие как температура, инсоляция и т.д. могут быть сильно трансформированы специфическими микроусловиями. При этом оценить или измерить конкретные экологические параметры микроместообитаний очень трудно. Вторым важным аспектом проявляется при сравнении большого объема литературных указаний. Один и тот же вид зачастую приводится в большом числе совершенно несхожих местообитаний. Соответственно, либо этот вид следует считать эврибионтом, либо его микрониша должна быть описана более подробно и корректно, либо определение данного вида в ряде местонахождений неверно. В каждом случае для конкретного вида необходим анализ факторов микросреды и в идеале – экспериментальной проверки его экологической пластичности.

Для цианопрокариот характерно низкое фенотипическое разнообразие в сочетании с высокой генетической вариабельностью (Dvořák et al., 2015), что приводит к существованию большого числа «криптических» с точки зрения морфологии видов.

Хотя многие цианопрокариоты проявляют эврибионтные черты, все же во флоре Шпицбергена нет таких видов, которые бы встречались во всех типах местообитаний. Среди выявленных таксонов нет ни одного вида, который бы демонстрировал равномерное по частоте встречаемости распределение по типам занятых местообитаний, всегда можно четко определить несколько наиболее характерных.

В наибольшем числе местообитаний (20) во флоре Шпицбергена отмечен *Nostoc commune*. Экологические предпочтения вида (рис. 8) действительно неясны, но очевидно, что он, в основном, растет на скалах, на почвенных корочках и во влажной тундре.

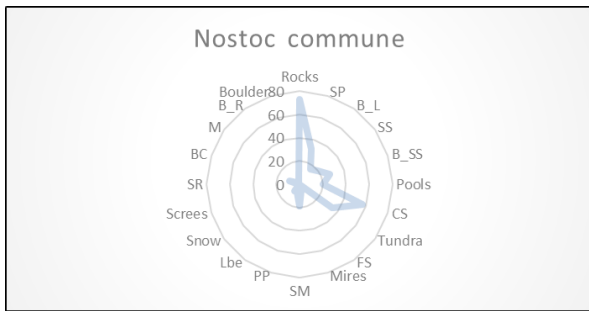
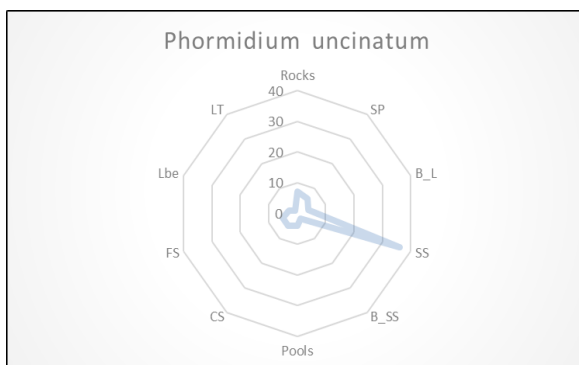


Рис. 8. Распределение находок *Nostoc commune* по типам местообитаний: **B_L** - берега озер, **B_R** - берега рек, **B_SS** – берега ручьев, **BC** – сообщества под птичьими базарами, **Boulder** - валуны на плакоре, **CS** – корочки на почве, **FS** – быстрые ручьи, **Lbe** – озеро, бентос, **M** – луговины, **Mires** – минеротрофные болота, **Pools** – лужи, эфемерные водоемы, **PP** – мерзлотные формы рельефа, **Rocks** – скалы, **Screes** – осыпи, **SM** – приморские песчаные побережья, **Snow** - каменистый моренный материал, **SP** – seerages, **SR** – приморские скалы, **SS** – медленные ручьи, **Tundra** – тундра.

Для большинства видов явно выявляется зона оптимума, например, *Phormidium uncinatum* приурочен к медленным ручьям, хотя и обнаружен в 11 типах местообитаний (рис. 9а). Отсутствие четких экологических предпочтений, как например у *Pseudanabaena frigida* (рис. 9б) является признаком «криптического» таксона – такие популяции нуждаются в молекулярно-генетических исследованиях.



а



б

Рис. 9. Распределение находок *Phormidium uncinatum* (а) и *Pseudanabaena frigida* (б) по типам местообитаний: **B_L** - берега озер, **B_R** - берега рек, **B_SS** – берега ручьев, **BC** – сообщества под птичьими базарами, **CS** – корочки на почве, **FS** – быстрые ручьи, **Lbe** – озеро, бентос, **LT** - озеро, тихопланктон, **M** – луговины, **Mires** – минеротрофные болота, **Pools** – лужи, эфемерные водоемы, **Rocks** – скалы, **SM** – приморские песчаные побережья, **SP** – seerages, **SS** – медленные ручьи, **Tundra** – тундра

Кластерный анализ видового состава цианопрокариот демонстрирует, что некоторые виды имеют сходное распределение по местообитаниям. Высокая совместная встречаемость выявлена у *Phormidium uncinatum* и *Chamaesiphon polonicus*, а также *Microcoleus vaginatus* и *Dichothrix gypsumphila*.

В одну группу объединены виды, которые обитают только на почвенных корочках (*Schizothrix lardacea*, *Dichothrix fusca*, *Scytonema tolypothrichoides*, *Aphanocapsa fusco-lutea*, *Jaaginema geminatum*, *Nostoc minutum*). Группа видов встречается с равной вероятностью в лужах и в переувлажненных тундровых сообществах: *Cyanosarcina chroococcoides*, *Nostoc minutissimum*, *Woronichinia tenera*. Вместе объединены виды, предпочитающие амфибиальные местообитания, встречающиеся на просачиваниях, в лужах и, вероятно, способные переносить временное высыхивание, так как они обитают еще и в корочках на почве: *Eucapsis minor*, *E. prescottii*, *Gloeocapsa punctata*, *Merismopedia sphagnicola*.

Близки друг другу по своим предпочтениям виды, обитающие в медленных ручьях и на просачиваниях *Leptolyngbya valderiana*, *Phormidium kuetzingianum*, *Pseudanabaena minima*, *Rivularia biasolettiana*, *Siphononema polonicum*. Единую группу видов формируют обитатели скал, больше нигде не произрастающие: *Coleodesmium wrangelii*, *Dichothrix orsiniana*, *Gloeocapsopsis pleurocapsoides*, *Nodosilinea epilithica*, *Pleurocapsa fusca*.

Ряд видов обнаруживается преимущественно в планктоне озер *Aphanocapsa incerta*, *Dolichospermum planctonicum*, *Limnococcus limneticus*, *Nostoc kihlmanii*.

С коэффициентом сходства более 90% объединены в один кластер *Petalonema incrustans* и *Tolypothrix tenuis*, к ним примыкает и *Stigonema minutum*. Анализ их местообитаний показывает, что, преимущественно, это скальные виды, которые могут произрастать на каменистых субстратах на берегах водоемов (характерно для *Tolypothrix tenuis* и *Stigonema minutum*) или просачиваниях и берегах ручьев (рис. 10). Анализ приуроченности цианопрокариот к субстрату (рис. 11) демонстрирует, что наибольшее число видов цианопрокариот встречено на почве (144, 56.4%), каменистых субстратах (142, 55.7%), и мохообразных (113, 44.3%). Соответственно, эти три группы и формируют общий кластер – всего общих видов для этих трех субстратов насчитывается 50 (19.5%). К ним примыкают виды, произрастающие на мелкозем (73, 28.6%) и песке (65, 25.4%). Выявлено сходство видового состава ценофлор каменистых субстратов и почв, а также мелкозема. К последнему наиболее близка ценофлора песчаных субстратов.



Рис. 10. Распределение по числу находок видов *Petalonema incrustans*, *Tolypothrix tenuis*, *Stigonema minutum* в различных местообитаниях.

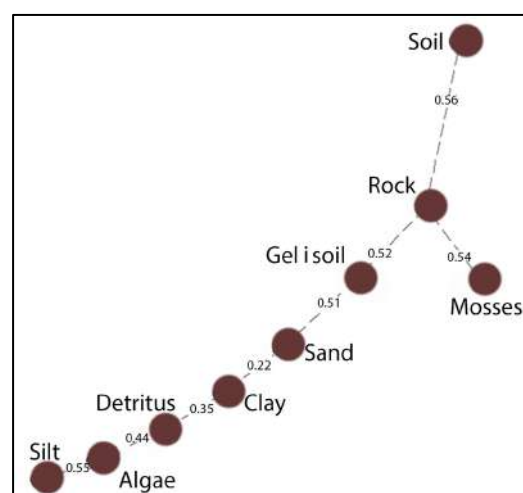


Рис. 11. Дендрит сходства видового состава цианопрокариот различных типов субстратов во флоре Шпицбергена.

Глава 9. Экологические особенности флоры цианопрокариот евроазиатской Арктики

Основываясь на результатах, полученных для Шпицбергена и дополнив их сведениями по другим территориям в главе сформулировано обобщенное представление о видовом составе типичных местообитаний высоких широт.

В водных экосистемах одной из главных особенностей является заметное уменьшение разнообразия цианопрокариот с юга на север. В условиях низкой трофности и неблагоприятного климата видовой состав и биомасса цианопрокариот планктона и бентоса чрезвычайно бедны. Относительное богатство наблюдается только в мелких водоемах. Выявлено низкое разнообразие типичных планктонных видов из родов *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Dolichospermum*, в южных тундрах по сравнению с высокими широтами их разнообразие заметно возрастает.

Видовой состав рек в высокоширотных районах обеднен и сходен с быстрыми ручьями, в южных наблюдается большее разнообразие. Типичными обитателями рек в пределах южных тундр следует считать *Merismopedia* spp., *Microcystis aeruginosa*, *Coelospherium kuetzingianum*, *Chamaesiphon confervicolus*, *C. rostafinskii*, *Stigonema mamillosum*, *Nostoc linckia*, *Dolichospermum* spp., *Aphanizomenon flos-aquae*, *Tolypothrix* spp., *Rivularia* spp.

Массовое развитие цианопрокариот отмечено только в зонах эстуариев крупных рек, «цветение» вызывали: *Aphanizomenon flos-aquae*, *Anabaena circinalis* var. *macrospora*, *Tychonema granulatum*, *Nodularia harveyana*.

На широтном градиенте с юга на север происходит обеднение видового состава перифитонных форм. Доминанты обрастаний южных рек: *Nostoc caeruleum*, *Planktothrix agardhii* исчезают либо встречаются только в ручьях (*Stigonema mamillosum*, *Dichothrix gypsophila*, *Tolypothrix saviczii*, *T. tenuis*, *Oscillatoria limosa*).

Разнообразие цианопрокариот наземных местообитаний выше, чем водных, при этом оно возрастает с юга на север, что связано со снижением конкуренции со стороны высших растений и увеличением числа экологических ниш. Однако повышение числа видов идет до определенного предела: в условиях экстремальных и для самих цианопрокариот – в зоне полярных пустынь – их разнообразие резко снижается.

Самое высокое разнообразие цианопрокариот наблюдается в субаэрофитных местообитаниях. Они характеризуются смешанным видовым составом – встречаются как типичные гидрофиты, так и виды, приуроченные к аэрофитным условиям.

К аэрофитным цианопрокариотам относятся обитатели скальных субстратов и поверхности почвы. Горные поднятия широко распространены на территории Арктики и Субарктики. Большое разнообразие пород и отсутствие конкуренции благоприятно влияют на видовое богатство цианопрокариот скальных местообитаний, где они характеризуются наибольшим обилием. Видовой состав доминирующих видов горных районов различных территорий Арктики и Субарктики является стабильным. С продвижением на север видовое богатство скальных обнажений увеличивается.

Цианопрокариоты, образующие разрастания на поверхности грунтов, разнообразны по составу и формируют специфические криптогамовые корочки. Благодаря большой представленности оголенных участков в арктических регионах такие разрастания могут занимать большие площади.

Глава 10. Флоры Шпицбергена

На архипелаге изучено 12 флор, из них 4 территории относятся к зоне полярных пустынь, 8 – к тундровой зоне. В исследование также включены литературные данные по флорам, для которых известны полные списки видов. Наибольшее число видов выявлено во флоре залива Хорнсунд (100), наименьшее (12) в слабоизученной флоре верховий долины Рейндален (табл. 3).

Средняя флора Шпицбергена содержит порядка 30 видов, флоры, включающие больше 40 таксонов, следует считать богатыми.

Самые богатые из изученных нами локальных флор формируются на территориях, имеющих значительную дифференциацию литологических и орографических условий, а также в районах с концентрацией карбонатных пород. Самые бедные флоры выявлены на однотипных силикатных породах. Разная степень изученности территории сказывается и на дифференциации видового состава. Коэффициенты сходства между изученными флорами невелики (табл. 4).

Сравнение четырех флор цианопрокариот территории полярных пустынь Северо-Восточной Земли позволяет говорить об общности видового состава. Высокие коэффициенты сходства получены для пар флор залива Иннвика и бухты Сетер (67%), Иннвики и Мерчисонфиорда (56%), бухты Сетер и Мерчисонфиорда (56%). Особняком в ряду флор Северо-Восточной Земли стоит флора восточного берега Рийпфиорда. Она лишь на 34% схожа с флорой залива Иннвика, такой же коэффициент получен и при сравнении ее с флорой бухты Сетер. Вся изученная территория Рийпфиорда относится к свите гранитоидов. В пределах Северо-Восточной Земли она встречается также в районе Иннвики. Таким образом, сходство геологических условий объясняет и флористические связи этих двух флор.

Сходство флор Иннвики и бухты Сетер характеризуется самым высоким коэффициентом среди всех пар флор цианопрокариот Шпицбергена. Большую часть территории этих районов занимают одинаковые породы мигматитового комплекса Дувефиорда: мигматиты, граниты и гнейсы. В других обследованных участках таковых формаций не отмечается. Видовой состав цианопрокариот сильно зависит от характеристик горных пород, которые слагают экотопы. Влияние происходит как непосредственно через

характеристики субстрата, так и опосредованно – через создание необходимых условий рН, доступность микроэлементов, которые попадают в водные растворы, характеристик водного режима в зависимости от дренируемости породы.

Табл. 3. Число таксонов цианопрокариот в изученных флорах Шпицбергена

Флора	Число таксонов
В – флора залива Бокк-фиорд	26
ВІ – флора северной части о-ва Баренца	23
EG – флора восточного берега залива Гренфиорд	23
Н – флора залива Хорнсунд (Matula et al., 2007, Richter et al., 2009)	100
I – флора залива Иннвика	74
К – флора залива Мерчисонфиорд	64
KF – флора побережья Каффиыра (Plichta, Luścińska, 1988; Oleksowicz, Luścińska, 1992)	37
Р – флора окрестностей пос. Пирамида	74
PB – флора залива Петунья (Komárek et al., 2012)	37
R – флора восточного берега залива Рийпфиорд	37
RD – флора верховий долины Рейндален	12
S – флора залива Сетер	63
ST – флора района мыса Старостина	33
WG – флора западного берега залива Гренфиорд	48
WO – флора Земли Оскара II	52

Табл. 4. Коэффициенты сходства флор арх. Шпицберген

Флора	В	ВІ	EG	Н	I	К	KF	Р	PB	R	S	ST	WG	WO
В		36	20	12	28	35	12	32	12	22	35	23	24	41
ВІ			8	11	28	41	13	30	13	23	34	20	28	42
EG				14	10	9	20	8	3	30	11	16	14	8
Н					26	26	13	19	11	21	24	25	17	25
I						56	14	51	12	34	67	22	32	61
К							19	49	19	31	56	22	28	62
KF								21	10	32	16	15	11	15
Р									21	25	54	22	36	57
PB										10	20	6	11	22
R											34	28	30	29
S												24	30	59
ST													27	28
WG														38

Примечание: аббревиатуры названий флор соответствуют табл. 3.

Высокий коэффициент сходства (61%) выявлен и для пары флор Иннвика – западная часть земли Оскара II, помимо геологических причин, вероятно сказывается и значительная обследованная площадь на горных вершинах земли Оскара II (выше 500 м над ур. моря), что соответствует поясу полярных пустынь.

Таким образом, флоры территорий с широким распространением карбонатных пород – Мерчисонфиорда, Пирамиды имеют высокое сходство с флорой западной части Земли Оскара II (62% и 57% соответственно). В то же время и флоры «силикатных» районов (Западный Гренфиорд, мыс Старостина, Бокк-фиорд и о-в Баренца) в значительной степени сходны с вышеназванной. Флора окрестностей Пирамиды наиболее близка к флоре западного берега Земли Оскара II (57%), флоре бухты

Сетер (54%) и флоре Иннвики (51%), т.е. другим хорошо изученным флорам, с богатым видовым составом. Недостаточно изученные флоры Бокк-фиорда и острова Баренца кластеризуются отдельно от остальных.

Построенный на основе коэффициента сходства дендрит (рис. 12) демонстрирует, что флора западной части земли Оскара II занимает центральное положение и «связывает собой» ряд флор. Объяснение этому факту также следует искать в геологическом строении района. На данной территории сочетаются как карбонатные породы, так и силикатные формации.

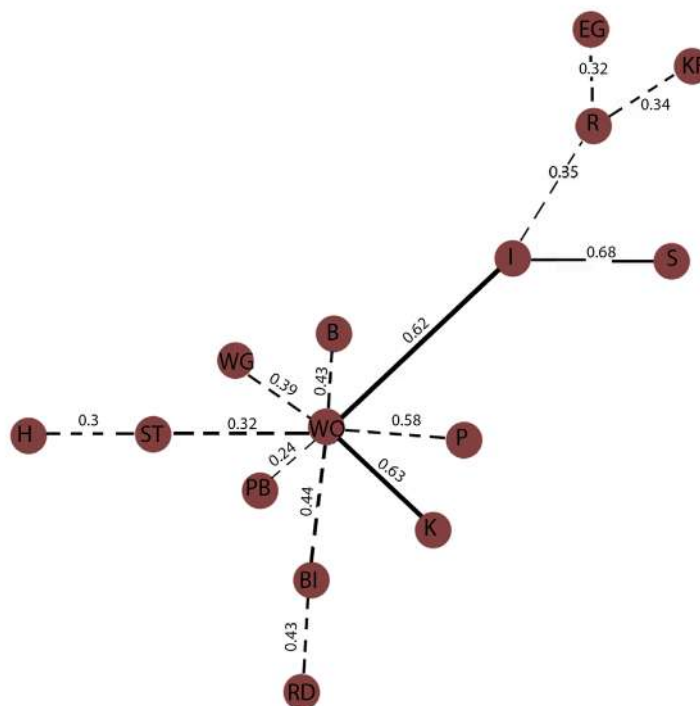


Рис. 12. Дендрит сходства флористического состава, построенный на основе коэф. Сьеренсена. Аббревиатуры названий флор соответствуют табл. 3.

Невысокие коэффициенты сходства являются характерной чертой, отражающей распространение видов. Локальные участки отличаются своеобразием флоры, невелико число видов, которые произрастают повсеместно. Анализируя встречаемость цианопрокариот в флорах Шпицбергена обнаружено, что 147 видов (50% от общего числа) выявлено только в какой-то одной флоре, 55 (18%) отмечены в двух флорах, 27 (9.3%) – в трех. Такое распределение, с одной стороны, является следствием неполной изученности территории и неравномерности проводимых сборов, с другой – отражением экологических стратегий многих цианопрокариот, предпочитающих специфические микроклиматы. Массовые виды, произрастающие в 6 и более флорах, составляют только 10% от общего числа видов Шпицбергена. Наиболее часто встречаются *Nostoc commune*.

Широко распространены также *Microcoleus autumnalis*, *Aphanocapsa muscicola*, *Chroococcus turgidus*, *Calothrix parietina*, *Dichothrix gypsophila* и *Leptolyngbya* cf. *gracillima* (виды отмечены на 12 и более локальных территориях).

Глава 11. Сравнительная характеристика флор евроазиатской Арктики и Субарктики

Сравнение числа видов на зональном градиенте от Субарктики до полярных пустынь демонстрирует закономерное уменьшение видового разнообразия цианопрокариот. В самой северной, маргинальной природной зоне – полярных пустынях выявлено 164 вида. С переходом от суровых условий полярных пустынь к тундрам число видов цианопрокариот значительно увеличивается – во флоре евроазиатских тундр насчитывается 520 видов. В наиболее южной из рассматриваемых зональных единиц – флоре Субарктики, объединяющей лесотундру и северную тайгу, выявлено 561 таксон (556 видов).

Таким образом, наблюдаемый на примере других групп растений, тренд снижения флористического разнообразия с увеличением широты отчетливо проявляется и у цианопрокариот. Снижение видового богатства цианопрокариот полярных пустынь по сравнению со всей флорой Арктики находится на уровне мохообразных: 30.3% - у цианопрокариот, 40.88% - у мохообразных, тогда как у сосудистых в полярных пустынях произрастает только 5.6% видов (Матвеева, 2015).

Низкое видовое разнообразие цианопрокариот полярных пустынь связано в основном с отсутствием типичных гидрофитов, широко представленных в планктоне и бентосе более теплых водоемов тундр.

Как в полярных пустынях (более отчетливо), так и в тундрах наблюдается ограниченное число доминирующих видов цианопрокариот. Повсеместно распространены и играют заметную роль в формировании растительного покрова *Nostoc commune*, *Phormidium uncinatum*, *Oscillatoria tenuis*, *Microcoleus autumnalis*, *M. vaginatus*, *Aphanocapsa grevillei*, *A. muscicola*, *Calothrix parietina*, *Tolypothrix tenuis*, *Trichocoleus sociatus*, *Dichothrix gypsophila*, *Gloeocapsa ralfsii*, *G. sanguinea*, *G. violascea*. Эти виды не являются специфичными арктическими по своему распространению, а обладают более широкими ареалами, часто имеют множество указаний в бореальной зоне.

Общими для флор полярных пустынь и тундр евроазиатской Арктики является 141 вид. Специфические виды во флоре полярных пустынь, не встречающиеся в тундрах или в Субарктике, немногочисленны (10 / 23 с учетом неопределенных до вида таксонов), но коэффициент сходства двух флор из-за дисбаланса в видовом богатстве составляет 42%.

Большинство невыявленных в тундрах видов широко распространены, в частности произрастают в Субарктике и более южных районах. Можно констатировать, что флора зоны полярных пустынь не имеет специфических черт, видовой состав цианопрокариот практически совпадает с более южными регионами, эндемизм, по крайней мере, в понимании видов, описанных / определенных без участия молекулярных методов, отсутствует.

Флористическое сходство между тундровой зоной и Субарктикой более высоко – коэф. сходства Сьеренсена составляет 71%, 371 общий таксон. Число видов, характерных только для тундровой зоны, составляет 129. Следует подчеркнуть, что специфика флоры тундровой зоны во многом также носит стохастический характер, так как подавляющее большинство таксонов из указанной группы «специфических» имеет широкое мировое распространение.

Велико число специфичных для Субарктики видов. Так найдены в Субарктике, но не обнаружены в тундровой зоне 159 видов цианопрокариот (146 из них отсутствуют и в полярных пустынях). В Субарктике возрастает число видов водной флоры: увеличивается представительство родов *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Chamaesiphon*, *Dolichospermum*, *Jaaginema*, *Microcystis*, *Phormidium*, *Planktothrix*, *Schizothrix*, *Spirulina*, *Stigonema*, *Tapinothrix*, в основном, за счет видов бореального географического элемента. Существенно видовое сходство флоры полярных пустынь с флорой Субарктики (41%).

Анализ распространения цианопрокариот в евроазиатском секторе Арктики и Субарктики (рис. 13) отчетливо демонстрирует неравномерность их изученности в пределах данной территории. Лучше изучена европейская часть, а вся азиатская нуждается в дальнейших исследованиях. Равномерными сборами покрыта территория Швеции, Мурманской области и Карелии, большое число сборов зафиксировано в Ненецком АО и на территории Полярного и Приполярного Урала, Камчатки. Остальная часть может быть охарактеризована как район фрагментарных сборов. Биоразнообразие цианопрокариот Шпицбергена на сегодняшний день является самым высоким среди всех флор евроазиатского сектора Арктики (рис. 14).



Рис. 13. Карта-схема местонахождений цианопрокариот в евроазиатской Арктике и Субарктике

Флоры Субарктики в большинстве своем также уступают Шпицбергену по числу видов, за исключением флоры субарктической части Мурманской области (337 видов). Флоры вышеназванных территорий, а также Ненецкого АО (251), Полярного Урала (179), Приполярного Урала (164) можно считать хорошо изученными, а видовое богатство – репрезентативным. Средняя степень изученности у флор лесной зоны Камчатки и Магаданской области (186), лесной зоны Якутии (179), тундровой зоны Мурманской области (140), Таймыра (129). Среди недостаточно изученных флор следует отметить, что абсолютно равнинные территории, такие как Ямал (58) или с преимущественно равнинным рельефом, – тундровая зона Якутии (90) вряд ли будут иметь высокое видовое богатство даже при тщательном обследовании.

Изученная флора Шпицбергена демонстрирует высокий уровень сходства только с флорой субарктической части Мурманской области (56%, 174 общих вида) (рис. 15). Такое сходство отражает характер распространения хорошо изученных горных массивов последней, которые расположены в пределах лесной зоны, так как общими являются, в основном, монтанные виды.

Схожи между собой флоры субарктической части Мурманской области и тундр Ненецкого АО, флора которого в свою очередь демонстрирует связи с Приполярным Уралом, Полярным Уралом и флорами Якутии: сказывается общность видов равнинных тундр и хорошая выявленность гидрофитов.

Сходны по видовому составу флоры Ненецкого АО и Приполярного Урала (57%, 118). К ним примыкает флора Полярного Урала, таким образом, формируется вполне естественный кластер трех близко расположенных территорий. Очевидно, что сходство проявляется за счет лучшей выявленности интразональных видов гидрофитов.

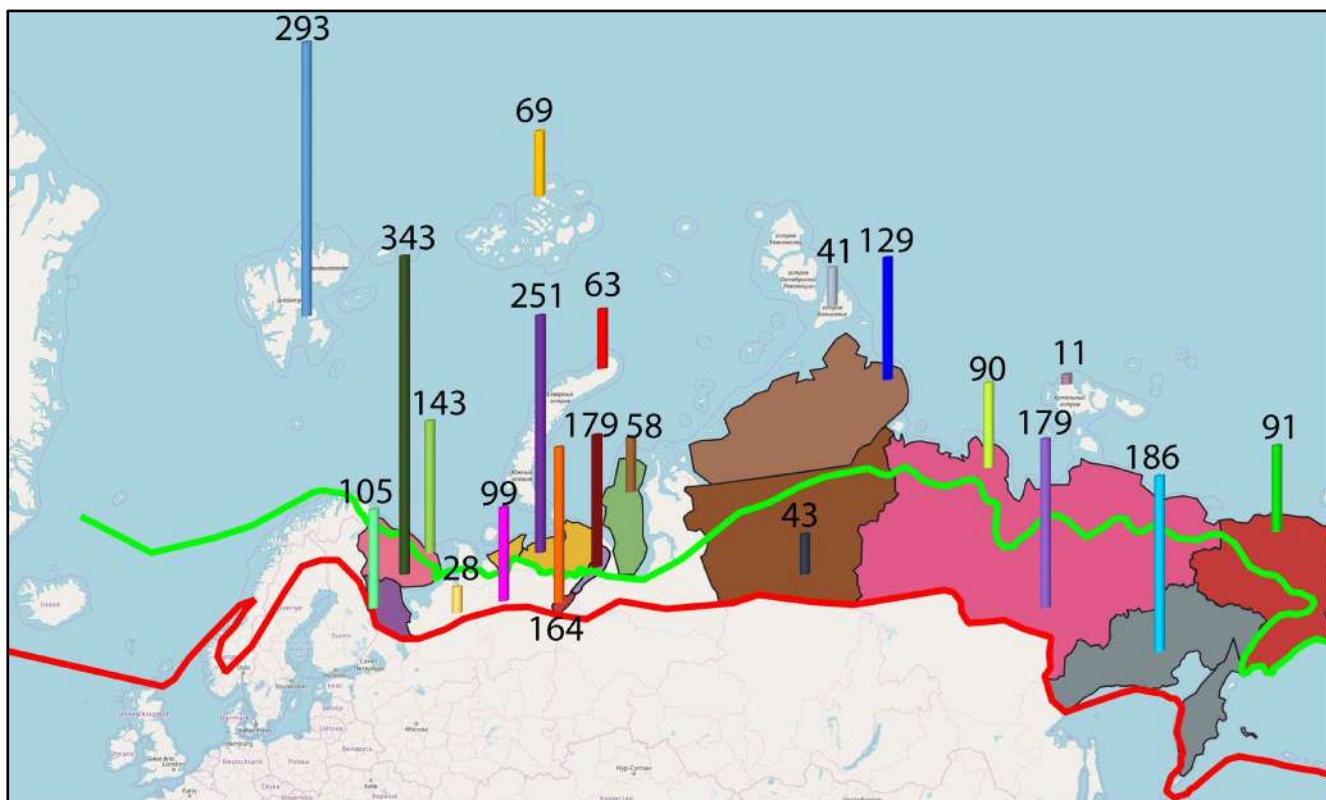


Рис. 14. Соотношение видового богатства цианопрокариот отдельных территорий Арктики и Субарктики

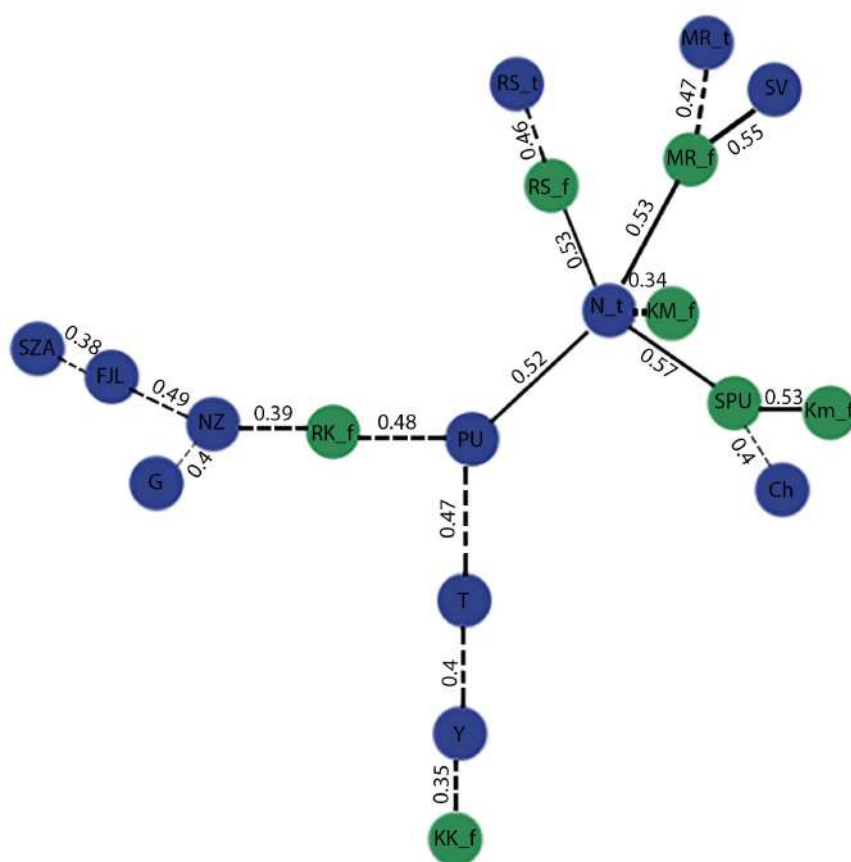


Рис. 15. Дендрит сходства флор отдельных территорий, построенный на основе коэффициента Сьерсенена. Флоры Арктики выделены синим, флоры Субарктики – зеленым; Ch – флора тундровой зоны Чукотки, FJL – флора арх. Земля Франца-Иосифа, G – флора Гренландии, KM_f – флора субарктической

части Камчатки и Магаданской области, **KK_f** – флора субарктической части Красноярского Края, **Km_f** – флора лесной зоны Республики Коми, **MR_f** – флора субарктической части Мурманской области, **MR_t** – флора тундровой зоны Мурманской области, **N_t** – флора тундровой зоны Ненецкого АО, **NZ** – флора арх.

Новая Земля, **PU** – флора Полярного Урала, **RK** – флора Республика Карелия, **RS_f** – флора субарктической части Республики Саха, **RS_t** – флора тундровой зоны Республики Саха, **SPU** – флора Приполярного Урала, **SV** – флора арх. Шпицберген, **SZA** – флора арх. Северная Земля, **T** – флора Таймыра, **Y** – флора Ямала

К кластеру восточноевропейских тундровых флор и Урала примыкают хорошо изученные в отношении водных видов субарктические флоры Якутии и Карелии. Хотя это сходство имеет в своем основании очень небольшое число общих видов. Флоры Полярного и Приполярного Урала, тундр Ненецкого АО объединяет с флорой Якутии только 45 видов; с флорой Карелии – 38.

Флористические связи, изученной флоры Шпицбергена велики и с другими хорошо изученными флорами европейской Арктики. С флорой тундр Ненецкого АО выявлен 121 общий вид, 102 вида являются общими для флоры Шпицбергена и Приполярного Урала. Если рассматривать все пять упомянутых флор, то общими являются 46 видов. Таким образом, общность флор преимущественно наблюдается среди горных районов.

При сравнении флоры Шпицбергена с флорами районов Арктики, расположенными по долготному градиенту, наиболее схожей (по числу общих видов) территорией оказывается тундровая зона Ненецкого АО и Полярный Урал. В большей степени данный факт отражает не природные закономерности, а степень изученности, в то же время, возможная общность флорогенеза Шпицбергена и Гренландии (Шпицберген отделился от Гренландии примерно 200 млн. лет назад) не прослеживается – коэф. сходства 31%. Вероятно, что существовавшая реликтовая флора была уничтожена сплошным оледенением и заселение территории архипелага после отступления ледника происходило с юга. Большая флористическая общность с флорой Мурманской области подтверждает эту гипотезу.

Отдельный обособленный кластер объединяет флоры арктических архипелагов: Земля Франца-Иосифа, Новая Земля (схожи друг с другом на 49%) и Северная Земля. Пару флор Земля Франца-Иосифа и Новая Земля (36 общих видов) характеризует примерно равная изученность, которая недостаточна и не позволяет делать достоверные выводы о флористических связях. Следует ожидать как минимум трехкратного увеличения числа видов при дальнейших исследованиях. Из-за недостаточной изученности флор Земли Франца-Иосифа и Новой Земли флористическое сходство флоры Шпицбергена и флор указанных архипелагов невысоко. В паре Шпицберген – Земля Франца-Иосифа оно составляет 25%, в паре Шпицберген – Новая Земля (26%).

Определенное сходство флор прослеживается в группе Полярный Урал – Таймыр – Ямал – Красноярский Край, а также в ряду флор арктических архипелагов: Северная Земля, Земля Франца-Иосифа, Новая Земля. Все флоры группируются в естественные кластеры, отражающие близость территорий и общность происхождения их флор.

Несмотря на значительную разницу изученности отдельных территорий, проведенный флористический анализ позволяет утверждать, что флора цианопрокариот Шпицбергена имеет относительно высокое сходство с флорами тундровой зоны и субарктической части Мурманской области. В свою очередь флора Мурманской области демонстрирует общность и явные флористические связи с флорой Ненецкого АО. Последняя является связующей для ряда территорий – Полярный и Приполярный Урал, Якутия. Четкий и обособленный кластер объединяет флоры Полярного Урала с расположенными восточнее Ямалом, Таймыром, Красноярским Краем. Флоры арктических архипелагов также имеют сходство и объединяются в одну группу: Земля Франца-Иосифа, Новая Земля, Северная Земля, Гренландия. Отсутствие в этом кластере Шпицбергена свидетельствует о его специфике, отражает более мягкий климат (больше число видов, наличие видов характерных для южных флор). Эти особенности подчеркивают, что флора Шпицбергена в зональном отношении отражает всю евроазиатскую Арктику, а не только суровые высокоширотные районы.

Глава 12. Анализ ареалов видов цианопрокариот на арх. Шпицберген, в евроазиатской Арктике и Субарктике

В главе приводится описание распространения видов на Шпицбергене и в Арктике. Принципы выделения географических элементов сформулированы ранее (Давыдов, 2010). Данные по мировому распространению приводятся по общедоступным сводкам, а карты распространения видов построены по двум источникам – информационной системе CRIS и порталу GBIF.

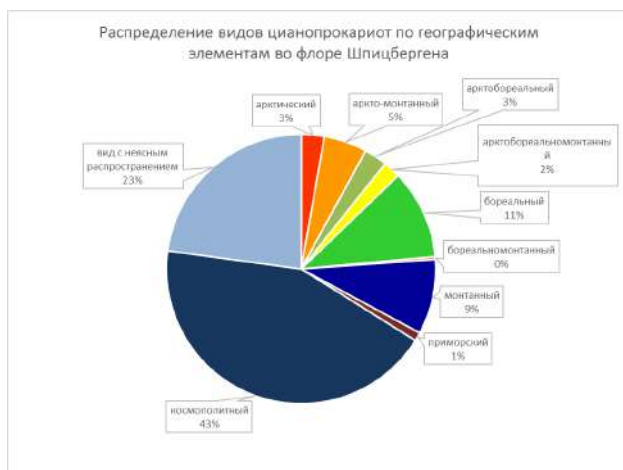


Рис. 16. Распределение видов цианопрокариот флоры Шпицбергена по географическим элементам

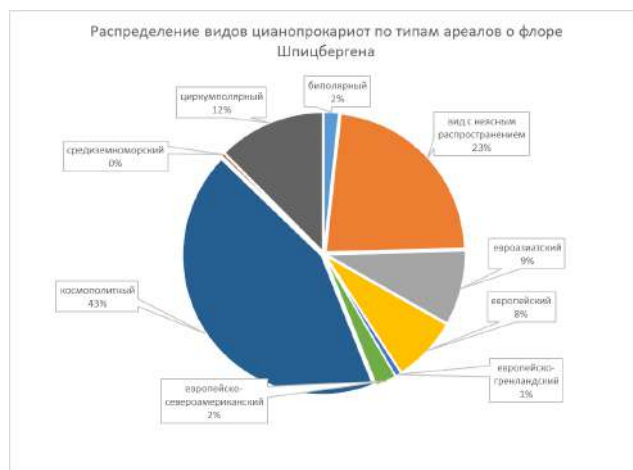


Рис. 17. Распределение видов цианопрокариот флоры Шпицбергена по типам ареалов

Анализируя характер распространения видов флоры Шпицбергена в мире можно констатировать, что подавляющее большинство из них (43%) относится к представителям космополитного географического элемента (рис. 16). Большую долю составляют бореальные виды (11%), прежде всего за счет гидрофитов. Арктическая специфика подчеркивается как видами непосредственно арктического географического элемента (3%), так и арктобореальными видами (3%). Характерной чертой флоры Шпицбергена является высокий процент монтанных (9%) и арктомонтанных видов (5%). Небольшое число видов характеризуется преимущественно арктобореально-монтанным распространением (2%). Значительное число видов не удалось отнести к какому-либо географическому элементу (23%). Распределение видов цианопрокариот по типам ареалов (рис. 17) свидетельствует о преобладании таксонов с широким распределением по долготным секторам – наряду с космополитными преобладают циркумполярные (12%) и евроазиатские (9%) виды.

Заключение

Исследование флоры цианопрокариот архипелага Шпицберген позволило выявить 321 таксон, включая 293 вида, что составляет 54.2% от флоры Арктики. Впервые на архипелаге выявлено 85 видов (29% от флоры). Флора архипелага является богатейшей среди всех регионов евроазиатского сектора Арктики. Это обусловлено географическим положением Шпицбергена в высокой Арктике, сочетанием относительно мягкого климата, расположением территории на продолжительном градиенте от тундровой зоны до полярных пустынь, значительной дифференциацией и разнообразием ландшафтных и геологических условий, широким спектром типов местообитаний.

В результате исследования существенно дополнены данные по видовому составу архипелага Шпицберген, Мурманской области, Полярного Урала. С использованием интегративного подхода описан 1 новый для науки вид цианопрокариот, также выявлено 4 видовых таксона, явственно обособленных и подлежащих описанию.

Таксономическая структура флоры цианопрокариот Шпицбергена репрезентативно отражает

особенности флор высокоширотных территорий. Подавляющее большинство видов, выявленных на архипелаге, относится к подклассу *Oscillatoriophyceae*, что соответствует общемировому распределению. Спектр подклассов флоры Шпицбергена совпадает с таковым для флоры всей евроазиатской Арктики и Субарктики. Наиболее показательно на широтном градиенте изменяется разнообразие представителей порядка *Nostocales*. Наблюдается снижение доли видов этого порядка с продвижением на север. В высокоширотных флорах, в частности на Шпицбергене, исчезают виды ряда крупных семейств (*Fortiaceae*, *Gloeotrichaceae*, *Hapalosiphonaceae*) снижается разнообразие *Scytonemataceae*, *Aphanizomenonaceae*. Суровость арктических условий в первую очередь сказывается на разнообразии видов планктона – низко разнообразие *Anabaena* (4 вида) *Dolichospermum* (1), отсутствуют *Sphaerospermopsis*, *Anabaenopsis*, *Aphanizomenon*, а также на обитателях почв – отсутствуют *Cylindrospermum*, *Fischerella*. Высокое разнообразие представителей *Chroococcaceae* и *Gloeocapsa* подчеркивает обилие горных местообитаний.

Предложена классификация местообитаний цианопрокариот Шпицбергена, которая также применима и для других арктических территорий. Все местообитания разделены на две большие группы - **водные** и **наземные**. Последняя группа разделена на субаэрофитные (амфибиальные) и аэрофитные местообитания. Их вариабельность можно представить в виде градиента увлажнения от типично водных через субаэрофитные до сухих аэрофитных. Наибольшее разнообразие цианопрокариот в условиях Шпицбергена и всей высокой Арктики выявлено 1) в скальных сообществах, 2) на оголенных грунтах, на которых формируются специфические корочковые сообщества, 3) в медленных хорошо прогреваемых ручьях, 4) в специфических переувлажненных местообитаниях – просачиваниях. С продвижением на юг в большинстве этих местообитаний происходят значительные трансформации – в них возрастает пресс конкуренции со стороны растений и лишайников, из-за которого здесь снижается видовое богатство цианопрокариот и их обилие в большинстве вышеназванных экотопов. Высокое видовое разнообразие и заметная роль в сложении растительного покрова остается за цианопрокариотами на скалах и частично в сообществах почвенных корочек.

Проанализированы экологические особенности отдельных видов цианопрокариот. Показано, что наибольшую пластичность проявляют: *Nostoc commune*, *Microcoleus autumnalis*, *Calothrix parietina*, *Oscillatoria tenuis*, *Pseudanabaena frigida*. Все виды цианопрокариот имеют узкую экологическую амплитуду, опровергнуты представления об эврибионтных свойствах большинства видов цианопрокариот. Анализ субстратной приуроченности демонстрирует, что наибольшее число видов цианопрокариот встречено на почве, каменистых субстратах и мохообразных.

Обнаружено, что зональные изменения в выделенных экологических группах выражены по-разному. В водных экосистемах число видов уменьшается с юга на север. В условиях низкой трофности и неблагоприятного климата высокоарктических территорий видовой состав и биомасса цианопрокариот планктона и бентоса чрезвычайно бедны. В южных тундрах и Субарктике разнообразие данной экологической группы заметно возрастает. Наземные местообитания имеют большее разнообразие, чем водные. Видовой состав цианопрокариот наземных местообитаний возрастает с юга на север, что связано со снижением конкуренции и увеличением числа экологических ниш.

Флоры цианопрокариот отдельных районов в пределах полярных пустынь Шпицбергена демонстрируют высокую общность видовой состава. Показано, что разнообразие видов отдельных территорий определяется разнообразием ландшафтных и геологических условий. Наибольшее сходство видовой состава имеют флоры районов с превалированием карбонатных пород.

Выявлен локальный характер распространения большинства видов – 50% от общего числа таксонов обнаружены только в одной флоре, 18% отмечены в двух флорах, 9.3% – в трех, что связано с экологическими стратегиями наземных цианопрокариот, предпочитающих специфические микрониши. Низко число видов (7) распространенных во всех обследованных флорах.

Впервые составлен общий список цианопрокариот евроазиатской Арктики и Субарктики, который насчитывает 696 таксонов. Выявлены закономерности зонального распределения в широтном градиенте: наблюдается уменьшение видового богатства цианопрокариот от Субарктики (561) к тундрам (520). В полярных пустынях из-за высокой экстремальности условий происходит резкое обеднение разнообразия (164 вида).

Сходство флор полярных пустынь евроазиатского сектора и тундровой зоны составляет 42%. Специфические виды, не встречающиеся в тундрах, Субарктике или более южных территориях отсутствуют. Изменение видового состава во флоре полярных пустынь происходит за счет сокращения числа видов, но не за счет появления новых таксонов. Выявлено высокое сходство между флорами тундровой зоны и Субарктики (71%). Специфика нахождения видов (129 видов не найдены в полярных пустынях или Субарктике) во флоре тундровой зоны во многом носит стохастический характер – подавляющее большинство таксонов имеют широкое мировое распространение. Во флоре Субарктики возрастает число специфических видов (146), которые, преимущественно, относятся к бореальным гидрофитам из родов: *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Chamaesiphon*, *Dolichospermum*, *Jaagineta*, *Microcystis*, *Phormidium*, *Planktothrix*, *Schizothrix*, *Spirulina*, *Stigonema*, *Tapinothrix*.

Географический анализ флоры цианопрокариот Шпицбергена показал, что большинство видов флоры имеют широкие ареалы и характеризуются космополитным распространением (43%). Число специфических арктических (3%) и арктобореальных (3%) видов невелико. В то же время во флоре Шпицбергена отчетливо проявляются бореальные черты (11%), прежде всего за счет гидрофитных видов. Высокий процент составляют монτανные виды (9%).

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Монографии и главы в монографиях

1. 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.
2. Белкина О.А., Блинова И.В., Боровичев Е.А., **Давыдов Д.А.**, Другова Т.П., Константинова Н.А., Костина В.А., Лихачев А.Ю., Мелехин А.В., Савченко А.Н., Филимонова Т.А. Разнообразие растений, лишайников и цианопрокариот Мурманской области: итоги изучения и перспективы охраны. СПб., 2009. 120 с.
3. **Давыдов Д.А.** Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области. М., 2010. 184 с.
4. Матвеева Н.В., Заноха Л.Л., Афонина О.М., Потемкин А.Д., Патова Е.Н., **Давыдов Д.А.**, Андреева В.М., Журбенко М.П., Конорева Л.А., Змитрович И.В., Ежов О.Н., Ширяев А.Г., Кирцидели И.Ю. Растения и грибы полярных пустынь северного полушария. СПб., 2015. 320 с.
5. Белкина О.А., Константинова Н.А., Королева Н.Е., Конорева Л.А., **Давыдов Д.А.**, Савченко А.Н., Лихачев А.Ю. Мохообразные, лишайники и цианопрокариоты окрестностей поселка Пирамиды (Шпицберген): краткий путеводитель. СПб., 2015. 222 с. / Belkina O.A., Konstantinova N.A., Koroleva N.E., Konoreva L.A., **Davydov D.A.**, Savchenko A.N., Likhachev A.Yu. Bryophytes, lichens and Cyanoprokaryotes in surroundings of Pyramyden (Svalbard): a concise guide-book. St.-Petersburg, 2015. 201 p.

Статьи в Scopus / Web of Science

1. **Davydov D.** Diversity of the Cyanoprokaryota in polar deserts of Rijpfjorden east coast, North-East Land (Nordaustlandet) Island, Spitsbergen // *Algological Studies*, 2013. Vol. 142. P. 29–44.
2. **Davydov D.** Diversity of the Cyanoprokaryota of the area of settlement Pyramiden, West Spitsbergen Island, Spitsbergen archipelago // *Fol. Cryptog. Est.*, 2014. Vol. 51. P. 13–23.
3. **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.
4. **Davydov D.** Cyanoprokaryota of the Polisarka, Pana, Varzuga Rivers District (Murmansk Region, Russia) // *International Journal on Algae*, 2016. Vol. 18. N. 4. P. 387–395.
5. **Davydov D.** Cyanoprokaryotes of the west part of Oscar II Land, West Spitsbergen Island, Spitsbergen archipelago // *Czech Polar Reports*, 2017. Vol. 7(1). P. 94–108.

6. **Davydov D.**, Patova E. The diversity of Cyanoprokaryota from freshwater and terrestrial habitats in the Eurasian Arctic and Holarctic // *Hydrobiologia*, 2018. Vol. 811. N 1. P. 119–138.
 7. **Davydov D.** Checklist of cyanobacteria from the European polar desert zone // *Botanica*, 2018. Vol. 24. P. 185–201.
 8. Melekhin A.V., **Davydov D.A.**, Borovichev E.A., Shalygin S.S., Konstantinova N.A. CRIS – service for input, storage and analysis of the biodiversity data of the cryptogams // *Fol. Cryptog. Est.*, 2019. Vol. 56. P. 99–108.
 9. **Davydov D.**, Shalygin S., Vilnet A. New cyanobacterium *Nodosilinea svalbardensis* sp. nov. (Prochlorotrichaceae, Synechococcales) isolated from alluvium in Mimer river valley of the Svalbard archipelago // *Phytotaxa*, 2020. Vol. 442(2). P. 61–79.
 10. **Davydov D.** Cyanobacterial diversity of Svalbard Archipelago // *Polar Biol.*, 2021. Vol. 44(10). P. 1967–1978.
 11. **Давыдов Д.А.**, Боровичев Е.А., Петрова О.В. Концепция зонирования ООПТ Полярно-Альпийский ботанический сад-институт в целях охраны редких видов и развития туризма // *Интеркарто. Интергис*, 2021. Т. 27. № 3. С. 312–322.
 12. **Davydov D.** Cyanobacterial Diversity of the Northern Polar Ural Mountains // *Diversity*, 2021. Vol. 13(11): 607.
- Статьи в российских журналах из списка ВАК в том числе в журналах, которые входят в международные реферативные базы данных и системы цитирования**
1. **Давыдов Д.А.** Наземные цианопрокариоты на территории Полярно-альпийского ботанического сада-института (Хибины, Кольский полуостров) // *Бюлл. МОИП. Отд. биологический*, 2008. Т. 113. № 1. С. 72–75.
 2. **Давыдов Д.А.** Конъюнкции биологических систем как явление самоорганизации // *Вестн. мурманского гос. технич. унив.*, 2008. Том 11. № 3 С. 526–532.
 3. **Давыдов Д.А.** Аннотированный список цианопрокариот Мурманской области. I. Chroococcales // *Новости систематики низших растений*, 2009. Т. 43. С. 50–62.
 4. **Давыдов Д.А.** Аннотированный список цианопрокариот Мурманской области. II. Oscillatoriales // *Новости систематики низших растений*, 2009. Т. 43. С. 63–70.
 5. **Давыдов Д.А.** Аннотированный список цианопрокариот Мурманской области. III. Nostocales, Stigonematales // *Новости систематики низших растений*, 2010. Т. 44. С. 56–68.
 6. **Давыдов Д.А.** Суанопрокариота Шпицбергена, состояние изученности флоры // *Ботанический журнал*, 2010. Т. 95. № 2. С. 169–176.
 7. **Давыдов Д.А.** Особенности географического распределения и анализа цианопрокариот (Суанопрокариота/Суанобактерия) на примере биоты Мурманской области // *Бюлл. МОИП. Отд. биологический*, 2010. Т. 115. № 4. С. 43–54.
 8. Боровичев Е.А., Шалыгин С.С., **Давыдов Д.А.** Дополнение к флоре цианопрокариот и печеночников Лапландского заповедника (Мурманская область) // *Ученые записки Петрозаводского гос. унив. Сер. Естеств. и техн. науки*, 2010. № 8 (113). С. 7–10.
 9. **Давыдов Д.А.** Видовой состав Суанопрокариота западного берега залива Грен-фьорд (архипелаг Шпицберген) // *Ботанический журнал*, 2011. Т. 96. № 11. С. 1409–1420.
 10. **Давыдов Д.А.** Наземные цианопрокариоты западной части Хибин // *Бюлл. МОИП. Отд. биологический*, 2012. Т. 117. № 5. С. 72–77.
 11. **Давыдов Д.А.**, Мелехин А.В., Боровичев Е.А. Цианопрокариоты, лишайники и печеночники Айновых островов (Кандалакшский заповедник) Мурманская область // *Ученые записки Петрозаводского гос. унив. Сер. Естеств. и техн. науки*, 2012. № 4 (125). С. 33–38.
 12. Луценко Е.С., Шалыгин С.С., **Давыдов Д.А.** Перифитонные цианобактерии литорали Кольского залива Баренцева моря // *Вестн. мурманского гос. техн. унив.*, 2013. Т.16. №3. С. 472–477.
 13. 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) // *Бюлл. МОИП. Отд. биологический*, 2013. Т. 118. № 6. С. 51–56.
 14. **Давыдов Д.А.** Цианопрокариоты зональных и горных тундр Мурманской области // *Труды Карельского научного центра РАН*, 2014. № 2. С. 66–76.
 15. Константинова Н.А., Белкина О.А., **Давыдов Д.А.**, Конорева Л.А., Вильнет А.А. Современный этап и задачи изучения разнообразия печеночников, мхов, лишайников и цианопрокариот Архипелага Шпицберген // *Теоретическая и прикладная экология*, 2014. № 1. С. 26–31.

16. **Давыдов Д.А.** Находки новых видов цианопрокариот в ущелье Айкуайвенчорр (Хибины, Мурманская область) // Труды Карельского научного центра РАН, 2018. № 8. С. 132–140.
17. **Давыдов Д.А.** Сравнительная характеристика флор цианопрокариот полярных пустынь и тундр Европы // Труды Карельского научного центра РАН, 2019. № 1. С. 3–21.
18. Кожин М.Н., Боровичев Е. А., Белкина О.А., **Давыдов Д.А.**, Денисов Д.Б., Исаева Л.Г., Константинова Н.А., Мелехин А.В., Попова К.Б., Урбанавичюс Г.П., Химич Ю.Р. История и основные итоги изучения криптогамных организмов Зеленого пояса Фенноскандии в пределах Мурманской области // Труды Карельского научного центра РАН, 2019. № 4. С. 64–88.
19. Кожин М.Н., Боровичев Е. А., Белкина О.А., Мелехин А.В., **Давыдов Д.А.**, Костина В.А., Константинова Н.А. К флоре памятников природы «Ущелье Айкуайвенчорр», «Криптограммовое ущелье» и «Юкспоррлак» (Мурманская область) // Труды Карельского научного центра РАН, 2019. № 8. С. 62–79.
20. **Давыдов Д.А.**, Патова Е.Н., Шалыгин С.С., Вильнет А.А., Новаковская И.В. Проблема скрытого разнообразия цианопрокариот арктических территорий // Теоретическая и прикладная экология. 2020. № 1. С. 110–116.
21. **Давыдов Д.А.**, Редькина В. В. Водоросли и цианопрокариоты на участках самозарастания золошлакоотвалов ТЭЦ города Апатиты (Мурманская область) // Труды Карельского научного центра РАН, 2021. № 1. С. 51–68.

Статьи в периодических изданиях, не включенных в список ВАК

1. **Давыдов Д.А.** Цианофлора окрестностей Беломорской биостанции МГУ // Труды Беломорской биол. станции им. Н.А. Перцова Биологического факультета МГУ, 2005. С. 68–72.
2. Константинова Н.А., Белкина О.А., Боровичев Е.А., **Давыдов Д.А.**, Костина В.А., Лихачев А.Ю., Мелехин А.В., Шалыгин С.С. Обзор разнообразия растений, лишайников и цианопрокариот на особо охраняемых природных территориях Мурманской области // Вестник Кольского научного центра РАН, 2011. № 2. С. 63–73.
3. **Давыдов Д.А.** Использование информационной системы CRIS для изучения биогеографии цианопрокариот евро-азиатской Арктики // Труды Кольского научного центра РАН. Серия Прикладная экология Севера, 2016. Вып. 4. С. 102–112.

Материалы и тезисы

1. **Давыдов Д.А.** Предварительные данные о цианофлоре Мурманской области // Микол. и альгол. – 2004. Мат. конф. М., 2004. С. 51–52.
2. **Давыдов Д.А.** Наземные цианобактерии (Cyanobacteria / Cyanophyta) в районе Териберкской губы, Баренцево море // Мат. докл. 15 Коми респ. мол. науч. конф. Сыктывкар, 2004. С. 73–75.
3. **Давыдов Д.А.** Цианобактерии – эпифиты мохообразных на Кольском Севере // Мат. VIII Мол. конф. ботаников в Санкт-Петербурге (17–21 мая 2004 года). СПб., 2004. С. 92.
4. **Давыдов Д.А.**, Егоров В.И. Сообщества эпифитных цианобактерий в синузиях мохообразных горных и предгорных районов Хибин (Кольский п-ов) // Экологические проблемы северных регионов и пути их решения. Часть 2. Мат. межд. конф., 2004. С. 8–9.
5. **Davydov D.** *Cyanobacteria* associated with *Bryophyta* in Kola Peninsula // 16th Symposium of the International Association for Cyanophyte Reserch – Luxembourg 2004. Abstracts. Ed. L. Hoffman. P. 84.
6. **Давыдов Д.А.** Наземные цианобактерии восточного побережья Грен-фьерда (Западный Шпицберген) // Комплексные исследования природы Шпицбергена. Вып. 5. Апатиты, 2005. С. 377–382.
7. **Davydov D.** Terrestrial *Cyanoprokaryota* of the Khibiny Mountains // Algae in terrestrial ecosystems, Intern. Conf. Kaniv Reserve, Kaniv, Ukraine, September 27–30, 2005. Progr. and Abstr. Nizhyn, 2005. P. 24.
8. **Давыдов Д.А.** Таксономическая структура флоры цианопрокариот Мурманской области // Биоразнообразие растительного покрова Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана: Мат. Всеросс. конф. (Сыктывкар, 2006). Сыктывкар, 2006. С. 20–21.
9. **Давыдов Д.А.** Таксономическая структура флоры цианопрокариот наземных местообитаний Мурманской области // Устойчивость экосистем и проблема сохранения биоразнообразия на Севере. Мат. межд. конф., Кировск, 26–30 августа 2006 года. Кировск, 2006. С. 60–64.
10. Патова Е.Н. **Давыдов Д.А.** Разнообразие и экология Cyanoprokaryota европейского сектора российской Арктики // Альгологические исследования: современное состояние и перспективы на будущее. Мат. I Всеросс. науч.-практ. конф. (16–18 ноября 2006 г. Уфа). Уфа, 2006. С. 89–91.

11. Мелехин А.В., **Давыдов Д.А.** «Микроместообитание» как базовое понятие в изучении экологии лишайников и цианопрокариот // Геосферно-биосферные взаимодействия, биоразнообразие и состояние биосистем в высоких широтах: сб. докл. мол. науч. конф. Апатиты, 2007. С.42–45.
12. **Давыдов Д.А.** Подход к географическому анализу цианопрокариот на примере флоры Мурманской области // Фундаментальные и прикладные проблемы ботаники в начале XXI века. Часть 2. Петрозаводск, 2008. С. 29–32.
13. **Давыдов Д.А.** Цианопрокариоты полярных пустынь Земли принца Оскара (о. Северо-Восточная Земля, Шпицберген) // Природа шельфа и архипелагов европейской Арктики. Вып. 8. М., 2008. С. 85–90.
14. **Давыдов Д.А.**, Шалыгин С.С. Биоразнообразие цианопрокариот на особо охраняемых природных территориях Мурманской области // Сохранение биологического разнообразия наземных и морских экосистем в условиях высоких широт. Мурманск, 2009. С. 58–59.
15. **Давыдов Д.А.**, Шалыгин С.С. Цианопрокариоты планктона озера Большой Вудъявр (Кольский п-ов) // Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата: тез. докл. межд. науч. конф. Апатиты, 2009. С. 36–37.
16. **Давыдов Д.А.** Цианопрокариоты западного берега Грен-Фьерда (Архипелаг Шпицберген) // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Мат. II всеросс. конф. Сыктывкар: Ин-т биол. Коми НЦ УрО РАН, 2009. С. 173–175.
17. Шалыгин С.С., **Давыдов Д.А.** Цианопрокариоты хребта Монче-тундра (Лапландский заповедник) // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Мат. II всеросс. конф. (Сыктывкар, 5-9 октября 2009 г.). Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2009. С. 245–247.
18. Мелехин А. В., **Давыдов Д.А.** Использование системы баз данных в гербарии Полярно-альпийского ботанического сада-института // Формирование баз данных по биоразнообразию – опыт, проблемы, решения. Барнаул, 2009. С. 160–166.
19. **Давыдов Д.А.** Цианопрокариоты, участвующие в зарастании моренных отложений в долине ледника Альдегонда (Западный Шпицберген) // Проблемы морской палеоэкологии и биогеографии в эпоху глобальных изменений. М., 2009. С. 223–228.
20. **Давыдов Д.А.** Дополнение к флоре цианопрокариот полярных пустынь Земли принца Оскара (о. Северо-Восточная Земля, Шпицберген) // Мат. X межд. науч. конф. «Комплексные исследования природы архипелага Шпицберген». М., 2010. С. 374–376.
21. **Давыдов Д.А.**, Патова Е.Н. Состояние биологического разнообразия цианопрокариот архипелагов российской Арктики // Тез. конф. по созданию программы Международного полярного десятилетия. Сочи, 2010. С.85.
22. **Давыдов Д.А.**, Патова Е.Н. База данных Cyanoprocarota/Cyanophyta европейской Арктики // Мат. всеросс. конф. посв. памяти Л.В. Бардунова (1932-2008) «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии». Иркутск, 2010. С. 665–666.
23. Патова Е.Н., **Давыдов Д.А.** Цианопрокариоты и эукариотные водоросли в наземных экосистемах полярных пустынь Северного полушария // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. IV Межд. конференции. Киев, 2012. С. 233–234.
24. **Давыдов Д.А.**, Шалыгин С.С. Видовое разнообразие зональных и горных тундр Мурманской области (Россия) // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. IV Межд. конф. Киев, 2012. С. 89–90.
25. **Давыдов Д.А.**, Патова Е.Н. Географический анализ флоры цианопрокариот российского сектора Арктики // Биогеография: методология, региональный и исторические аспекты. М, 2012. С. 67–69.
26. **Давыдов Д.А.** Изученность биоразнообразия цианопрокариот на территории Мурманской области // Биология: теория и практика. Череповец. 2012. С. 106–117.
27. Константинова Н.А., Белкина О.А., **Давыдов Д.А.**, Конорева Л.А., Вильнет А.А. Современный этап и задачи изучения разнообразия печеночников, мхов, лишайников и цианопрокариот Архипелага Шпицберген // Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана. Мат. всеросс. конф. Сыктывкар, 2013. С. 9–12.
28. **Давыдов Д.А.**, Денисов Д.Б., Патова Е.Н. Водоросли и цианопрокариоты в разнотипных озерах восточной части Архипелага Шпицберген // Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана. Мат. всеросс. конф. Сыктывкар, 2013. С. 197–200.
29. Патова Е.Н., **Давыдов Д.А.** Разнообразие цианопрокариот в трех крупных озерах архипелага

- Шпицберген // Современная ботаника в России. Труды XIII Съезда Русского ботанического общества. Т. 1. Тольятти, 2013. С. 123–124.
30. Мелехин А.В., **Давыдов Д.А.**, Боровичев Е.А. Информационная система по биоразнообразию криптогамных растений, созданная на базе гербария ПАБСИ // Современная ботаника в России. Труды XIII Съезда Русского ботанического общества. Т. 1. Тольятти, 2013. С. 201–202.
31. **Давыдов Д.А.** Информационная система CRIS как основа для составления флоры цианопрокариот России // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге. Ярославль, 2014. С. 54–55.
32. **Davydov D.** Diversity of the Cyanoprokaryota of the area of settlement Pyramiden (Svalbard) // Polar Ecology Conference, 2014. Abstr. Polar Ecology Conference, České Budějovice, 2014. P. 41.
33. Patova E., **Davydov D.** Diversity of terrestrial cyanoprokaryotes in polar desert of the northern hemisphere // Polar Ecology Conference, 2014. Abstr. Polar Ecology Conference, České Budějovice, 2014. P. 110.
34. **Давыдов Д.А.** Цианопрокариоты тундр Мурманской области // Межд. совещание «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Восточной Фенноскандии». Тез. докл. Апатиты, 2015. С. 23.
35. Патова Е.Н., **Давыдов Д.А.** Сравнительная характеристика наземных цианопрокариот в горно-тундровых местообитаниях Хибин и Полярного Урала // Межд. совещание «Проблемы изучения и сохранения растительного мира Восточной Фенноскандии». Тез. докл. Апатиты, 2015. С. 71–72.
36. **Давыдов Д.А.** Некоторые особенности экологии цианопрокариот Шпицбергена // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах. Киров, 2015. С. 93–97.
37. **Davydov D.**, Patova E. The diversity of cyanoprokaryota from freshwater and terrestrial habitats in the Eurasian Arctic and Subarctic // 20th Cyanophyte / Cyanobacteria research symposium. Innsbruck, 2016. P. 54.
38. **Давыдов Д.А.** Систематика цианопрокариот – традиции российской школы и современное состояние // Межд. научная школа-конференция «Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение». Апатиты, 2016. С. 49–51.
39. **Давыдов Д.А.**, Патова Е.Н. Биогеография цианопрокариот на примере флоры Арктики. // Межд. научная школа-конференция «Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение». Апатиты 5-9 сентября 2016 г. Тез. докл. Апатиты, 2016. С. 52–53.
40. **Давыдов Д.А.** Азотфиксирующие цианопрокариоты архипелага Шпицберген // XIII Всеросс. конф. с межд. участием «Комплексные исследования природы Шпицбергена и прилегающего шельфа». Ростов-на-Дону, 2016. С. 84–87.
41. Зенкова И.В., Боровичев Е.А., Королева Н.Е., **Давыдов Д.А.** Биота северотаежного соснового леса на иллювиально-гумусовом подзоле // Научные основы устойчивого управления лесами. М., 2016. С. 31. –32.
42. **Давыдов Д.А.**, Мелехин А.В., Константинова Н.А., Боровичев Е.А. Возможности информационной системы Cryptogamic Russian Information System // Использование современных информационных технологий в ботанических исследованиях». Тез. докл. Апатиты, 2017. С. 32–34.
43. **Давыдов Д.А.** Изучение биоразнообразия цианопрокариот полярных пустынь Северного полушария на основе информационной системы CRIS // Использование современных информационных технологий в ботанических исследованиях». Тез. докл. Апатиты, 2017. С. 34–36.
44. **Давыдов Д.А.** Флора цианопрокариот Шпицбергена в контексте анализа флоры Арктики // IV Всероссийская научная конф. с международным участием «Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге». СПб., 2018 С. 160-164.
45. **Давыдов Д.А.** Сравнительная характеристика флор цианопрокариот европейской и азиатской Арктики // The international field workshop «Cryptogams of North Asia», 2018. P. 1–2.
46. **Давыдов Д.А.**, Патова Е.Н., Шалыгин С.С., Вильнет А.А., Новаковская И.В. Проблема скрытого разнообразия цианопрокариот арктических территорий // Цианопрокариоты (цианобактерии): систематика, экология, распространение. Сыктывкар, 2019. С. 22–28.
47. **Davydov D.** Cyanobacterial diversity and distribution on the Svalbard Archipelago // Czech Polar Reports, 2021. Vol. 11(1). P. 181-182.
48. **Давыдов Д.А.**, Кашулина Г.М., Константинова Н.А. и др. Результаты работ Полярно-альпийского ботанического сада-института по изучению фиторазнообразия, растительности и почв в экосистемах архипелага Шпицберген в 2020 году // Итоги эксп. иссл. в 2020 г. в Мировом океане и внутр. водах: тез. докл. всеросс. науч. конф., Москва, 24–26 февраля 2021 г. – Севастополь, 2021. – С. 59-61.