

На правах рукописи



Шалыгин Сергей Сергеевич

**ГРУППИРОВКИ ЭПИЛИТНЫХ И ЭПИФИТНЫХ
ЦИАНОПРОКАРИОТ ЛАПЛАНДСКОГО ЗАПОВЕДНИКА**

03.02.01 – ботаника

Автореферат

диссертации на соискание ученой степени
кандидата биологических наук

Уфа - 2012

Работа выполнена в лаборатории флоры и растительных ресурсов Федерального государственного бюджетного учреждения науки Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина Кольского научного центра РАН (ПАБСИ КНЦ РАН).

Научный руководитель: доктор биологических наук, профессор
Константинова Надежда Алексеевна

Официальные оппоненты: **Дубовик Ирина Евгеньевна**
доктор биологических наук, профессор,
ФГБОУ ВПО Башкирский государственный
университет, профессор.

Патова Елена Николаевна
кандидат биологических наук, доцент,
ФГБУН Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,
ведущий научный сотрудник

Ведущая организация: ФГБОУ ВПО Башкирский государственный педагогический университет им. М. Акмуллы

Защита состоится «20» декабря 2012 г. в 14⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета Д 212.013.11 при ФГБОУ ВПО Башкирский государственный университет по адресу: 450076, г. Уфа, ул. Заки Валиди, д. 32, биологический факультет, ауд. 332.

Факс (347)273-67-78, e-mail: disbiobsu@mail.ru

Официальный сайт БашГУ: <http://www.bsunet.ru>

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке ФГБОУ ВПО Башкирский государственный университет.

Автореферат разослан «20» ноября 2012 г.

Ученый секретарь
диссертационного совета, д.б.н.



М.Ю. Шарипова

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность темы. Одной из важнейших задач биологии является инвентаризация биологического разнообразия (Чернов, 2004). Большую роль в ее решении имеют особо охраняемые природные территории (ООПТ), и, в первую очередь, – заповедники (Юрцев, 1998; Нухимовская, 1999). Лапландский заповедник (ЛЗ) является одним из крупнейших и старейших заповедников Европы, изучение и охрана растений в нем имеет огромное значение для сохранения биоразнообразия. Цианопрокариоты (Cyanoprokaryota / Cyanophyta / Cyanobacteria) – группа микроорганизмов осуществляющих кислородный фотосинтез и играющая важную роль в функционировании арктических и субарктических экосистем. Способность большинства видов цианопрокариот к фиксации атмосферного азота и широкая экологическая пластичность позволяет им выступать пионерами различных субстратов. Несмотря на микроскопические размеры они имеют высокую скорость размножения, могут быстро накапливать значительную биомассу, что позволяет им быть основными продуцентами органического вещества в высокоширотных регионах (Solheim, Zielke, 2002; Singh et al., 2008 и др.). Изучение цианопрокариот ЛЗ проведено впервые.

Цель и задачи исследования. Цель исследования – выявление группировок эпилитных и эпифитных цианопрокариот Лапландского государственного природного биосферного заповедника.

Для ее достижения были поставлены следующие задачи:

1. Выявить видовой состав и распространение эпилитных и эпифитных цианопрокариот на территории ЛЗ.
2. Внести информацию о собранных образцах в информационную систему CYANOpro.
3. Изучить особенности систематической структуры, экологии и географии цианопрокариот этого района в сравнении с другими регионами.
4. Сравнить группировки цианопрокариот горных массивов, входящих в состав заповедника и выявить их специфические черты.

Научная новизна и практическая значимость работы. Впервые составлен аннотированный список цианопрокариот ЛЗ, включающий 140 видов, которые относятся к 42 родам, 18 семействам, 4 порядкам. Обнаружены 64 новых для Мурманской области (МО) вида, из которых 26 являются новыми для России. Уточнены распространение и экология видов цианопрокариот, найденных в заповеднике. Сопоставлены группировки цианопрокариот 4 горных массивов входящих в состав ЛЗ и выявлены их основные особенности.

Составлен иллюстрированный атлас образцов (140 видов цианопрокариот) размещенный в открытом доступе в сети Интернет (<https://picasaweb.google.com/nqcool>). Атлас может применяться для идентификации видов цианопрокариот других территорий. Собранный материал пополнил фонды гербария цианопрокариот Полярно-альпийского ботанического сада-института (КРАБГ). Данные о всех отобранных пробах внесены в информационную систему CYANOpro (<http://phpmybotan.ru/allcyano/>). Образцы цианопрокариот, хранящиеся в гербарии ПАБСИ, могут послужить материалом для выведения чистых культур и молекулярно-генетических исследований. Полученный систематический список цианопрокариот может быть использован для составления общероссийских и региональных кадастров по наземным водорослям. Сведения о составе цианопрокариот исследованного района и их функциональные характеристики могут быть использованы при организации мониторинга за состоянием экосистем МО в условиях интенсивного антропогенного воздействия, а также при разработке курса лекций по систематике низших растений, микробиологии и экологии.

Апробация. Материалы диссертации докладывались на региональных, российских и международных конференциях и симпозиумах: II всероссийской альгологической конференции «Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге» (Сыктывкар, 2009), Международной научно-практической конференции «Сохранение биологического разнообразия наземных и морских экосистем в условиях высоких широт» (Мурманск, 2009), Международной конференции «Биологическое разнообразие северных

экосистем в условиях изменяющегося климата» (Апатиты, 2009), 18th Symposium of the International Association for Cyanophyte Research (České Budějovice, 2010), III всероссийской научной конференции с международным участием «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения» (Апатиты, 2010), Всероссийской научной конференции с международным участием «Роль ботанических садов и охраняемых природных территорий в изучении и сохранении разнообразия растений и грибов» (Ярославль, 2011), IV Международной конференции «Актуальные проблемы современной альгологии» (Киев, 2012), IV всероссийской научной конференции с международным участием «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения» (Апатиты, 2012).

Публикации. По материалам диссертации опубликовано 13 работ, в том числе 3 статьи в журналах, входящих в перечень ВАК, 1 статья в центральном рецензируемом журнале, 9 статей в тематических сборниках.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 190 страницах машинописного текста и состоит из введения, 8 глав, выводов, списка литературы и приложения. Работа содержит 7 таблиц и 194 рисунка. Список литературы включает 117 наименований цитированных работ, из них 76 на иностранных языках.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1. Физико-географические условия и растительность

ЛЗ расположен на северо-западе России, в западной части МО в пределах широт с 67°39' с. ш. по 68°15' с. ш. и долгот с 31°10' в. д. по 32°45' в. д. Общая площадь заповедной территории составляет 2784.35 км². (Особо охраняемые..., 2003). Перепад высот в заповеднике, благодаря наличию крупных горных образований, и глубоких долин, достигает 1000 метров. В состав заповедника входят следующие горные массивы – Сальные тундры (СТ), Нявка-тундра (НТ), Чуна-тундра (ЧТ), Монче-тундра (МТ). Все горные массивы заповедника – это архейские интрузии с протерозойскими (ультраосновными) включениями. Озерно-речная сеть заповедника представлена 168 озерами и 63 реками (Кадастр..., 2007). Климат территории приморский субарктический – влажный, мягкий, с прохладным летом и теплой зимой, но с сильными ветрами, ввиду нахождения территории в Атлантико-Арктической зоне умеренного климата с избыточным переувлажнением (Атлас..., 1971). Основным типом почв в заповеднике являются маломощные иллювиально-гумусово-железистые подзолистые почвы. ЛЗ находится в северной подзоне таежной зоны, для всех массивов заповедника характерна высотная поясность (горно-лесной пояс до 450 м над ур. моря, пояс березовых криволесий на высотах 400-450 м над ур. моря, горно-тундровый пояс выше 450 м над ур. моря).

Глава 2. Особенности группировок эпилитных и эпифитных цианопрокариот горных районов Евразии

Приведен обзор литературы, на основании которого обсуждены особенности цианопрокариот горных районов Евразии (Памир (Boye-Petersen, 1930; Еленкин, 1938; Базова, 1978), Шпицберген (Перминова, 1990; Sculberg, 1996; Давыдов, 2005, 2008, 2009, 2010а, 2011; Komarek et al., 2006; Matuła et al., 2007; Королева и др., 2008; Richter et al., 2009), Полярный Урал (Воронихин, 1930; Патова, Демина, 2008)). В настоящее время данные о группировках эпилитных и эпифитных цианопрокариот немногочисленны, что и определило выбор темы исследования.

Глава 3. Материалы и методы

Сбор материала производился в различных точках ЛЗ (рис. 1) маршрутным методом в бесснежный период в полевые сезоны 2008 – 2011 годов в соответствии с методикой

предложенной А.В. Мелехиным и Д.А. Давыдовым (2007). При выборе мест сборов учитывались следующие факторы: петрографический состав горных пород, геоморфологические особенности рельефа, охватывались различные типы растительных сообществ, местообитаний и микроместообитаний, для того чтобы выявить наибольшее разнообразие цианопрокариот.

Группировки эпилитных и эпифитных цианопрокариот, в основном, отбирались вместе с субстратом. Все пробы собирались в бумажные пакеты из крафта, после этого тщательно высушивались на улице или при комнатной температуре. Координаты точек сбора определялись с помощью GPS.

Всего собрано и идентифицировано около 600 образцов цианопрокариот. Все определённые образцы занесены в онлайнную информационную систему CYANOpro - <http://phrmybotan.ru/allcyano/>, и хранятся в гербарии Полярно-альпийского ботанического сада института (КРАВГ).

Для идентификации цианопрокариот были использованы микроскопы Carl Zeiss «AxioPlan 2 imaging» с встроенной цифровой фотокамерой 3CCD и с компьютерной программой AxioVision 4.8. для анализа изображений, также Carl Zeiss Axio «Scope.A1» с дифференциально интерференционным контрастом (DIC) и камерой Canon «550D».

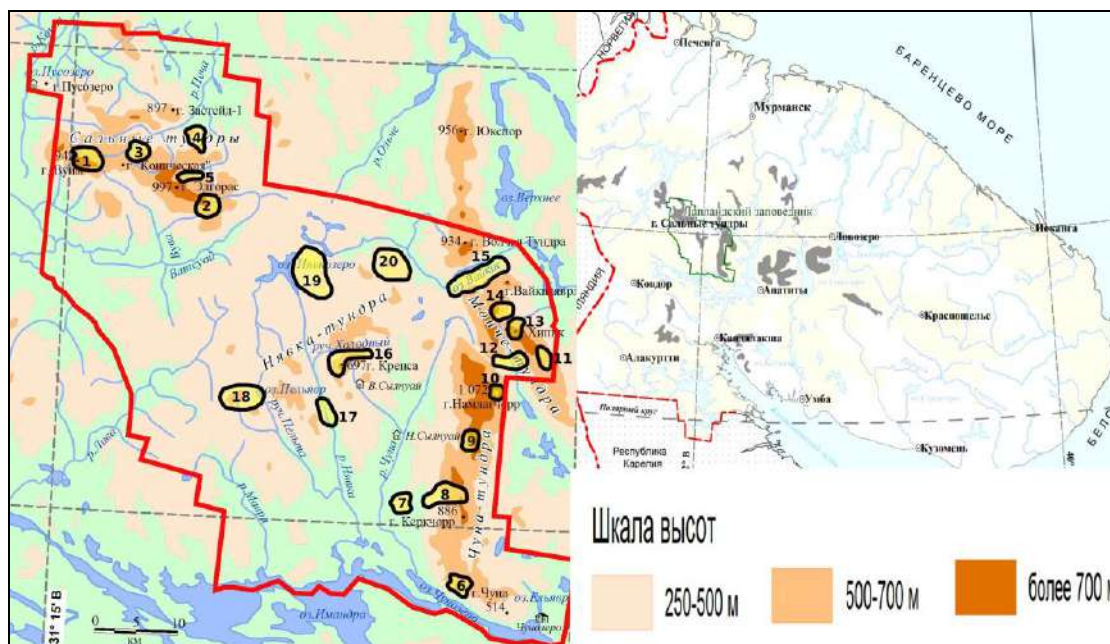


Рис. 1. Карта-схема сборов цианопрокариот на территории Лапландского заповедника. Черным контуром обозначены места сборов цианопрокариот, цифрами – номера обследованных участков. **Сальные тундры:** 1 - гора Вуим; 2 - долина истоков реки Ватсуой; 3 - долина реки Суабвой; 4 - гора Застейд; 5 - гора 901 м. **Чуна-тундра:** 6 - урочище Сейднотлаг; 7 - гора Руапнюн; 8 - гора Пяткачорр; 9 - урочище Акванюатский перевал; 10 - гора Намлагчорр. **Монче-тундра:** 11 - гора 841 м.; 12 - долина реки Вите; 13 - вершина горы Хитик; 14 - скалы различной экспозиции в ущелье между горой 911 м. и горой 895 м.; 15 - южный берег озера Вайкис. **Нявка-тундра:** 16 - гора Крeпса; 17 - скалы на левом берегу реки Нявка; 18 - гора Пельтундра; 19 - гора Мантпахк; 20 - северо-восточная оконечность массива.

Определение цианопрокариот проводилось по иностранным (Geitler, 1932 (Nostocales, Stigonematales); Starmach, 1966 (Nostocales); Komárek, Anagnostidis, 1998 (Chroococcales), 2005 (Oscillatoriales)), и отечественным ключам (Еленкин, 1936, 1949, Голлербах и др., 1953 (Nostocales, Stigonematales)). Проверка правильности определений осуществлялась Д. А. Давыдовым, О. Н. Виноградовой, J. Komárek, В. Uher, J. Johansen, которым выражаю искреннюю признательность.

Анализ флоры цианопрокариот проводился на основе ботанико-географического и сравнительно-флористического методов. Для сравнения составлены флористические списки по районам Полярного Урала (Воронихин, 1930; Патова, Демина, 2008) и арх. Шпицберген (Перминова, 1990; Sculberg, 1996; Давыдов, 2005, 2008, 2009, 2010а, 2011; Komárek et al., 2006; Matuła et al., 2007; Королева и др., 2008; Richter et al., 2009). Перед проведением сравнения произведена таксономическая унификация списков. Для выявления сходства и различия флор использован коэффициент Сьеренсена-Чекановского (Шмидт, 1974, 1980). Вычисление коэффициентов сходства и визуальное представление проводилось с помощью программного модуля «GRAPHS» (Новаковский, 2004).

Глава 4. Аннотированный список цианопрокариот

Список цианопрокариот включает 140 видов и составлен в алфавитном порядке. Названия таксонов приводятся по системе J. Komárek, K. Anagnostidis (1989, 1998, 2005; Anagnostidis, Komárek, 1990), аннотации к видам включают: места отбора проб; оценку частоты встречаемости (в градации: единично - 1 находка, редко - 2-5 находок, спорадически - 6-10 находок, часто - более 10 находок); сведения по местообитанию и микроместообитанию (субстрат, освещенность, влажность); сопутствующие виды (для единичных находок и для видов у которых наблюдалось совместное произрастание). Также для большинства таксонов приводится микрофотография.

Глава 5. Таксономический анализ флоры цианопрокариот

Оценка видового богатства флоры цианопрокариот

Видовое разнообразие цианопрокариот ЛЗ насчитывает 140 видов, что составляет 45% флоры цианопрокариот МО (51% от наземной флоры), для которой известно 275 видов, при этом территория заповедника составляет всего 2% площади области. Учитывая, что ряд видов во флоре МО имеют приморское распространение и не могут быть обнаружены в ЛЗ, а также то, что за пределами нашего изучения остались водные экосистемы, флору заповедника можно считать богатой. Более того, на данном этапе изучения это самая богатая флора в Мурманской области. Так, в Хибинах найдено 80 видов (Давыдов, 2012), в Кандалакшском заповеднике 75 видов (Белякова, 1996; Давыдов и др., 2012). Это обусловлено, как большим разнообразием природных условий, так и степенью изученности территории ЛЗ. Дальнейшее увеличение биоразнообразия цианопрокариот заповедника возможно за счет специализированного изучения пресноводной флоры.

Таксономическая структура флоры цианопрокариот ЛЗ и сравнение с флорой МО

На территории ЛЗ обнаружено 140 видов цианопрокариот, которые объединяются в 42 рода, 18 семейств, относящихся к 4 принятым порядкам.

Наибольшее число видов цианопрокариот ЛЗ (70) относится к порядку *Chroococcales* (рис. 2). Представители порядка *Oscillatoriales* занимают второе место в спектре и их доля составляет 24,2%, *Nostocales* – 17,9%. По сравнению с флорой МО довольно высока доля представителей порядка *Stygonematales* (7,9%), что связано с находками в ЛЗ довольно редких и сложных в определении видов рода *Fischerella*, а также новых для России видов *Stigonema* spp.

Ведущими семействами во флоре цианопрокариот ЛЗ являются: *Chroococcaceae*, *Synechococcaceae*, *Microcystaceae*, *Pseudanabaenaceae*, *Phormidiaceae* – их суммарная доля составляет 56,6% всего разнообразия цианопрокариот ЛЗ (табл. 1). Высокий ранг *Chroococcaceae*, *Synechococcaceae*, *Microcystaceae* подчеркивает горный характер изученной флоры. В семействе *Chroococcaceae* наряду с космополитными видами хорошо представлены монтанные (*Gloeocapsa violascea*, *Muxosarcina tatica* и др.) и арктомонтанные виды (*Gloeocapsa sanguinea*, *Gloeocapsopsis magma* и др.). Семейство *Synechococcaceae* включает 5 родов, представители которых, в основном, произрастают в наземных

экосистемах в субаэрофитных условиях (*Aphanothece saxicola*, *Gloeothece rupestris* и др.), многие из них являются космополитами (*Aphanothece caldariorum*, *A. stagnina* и др.).

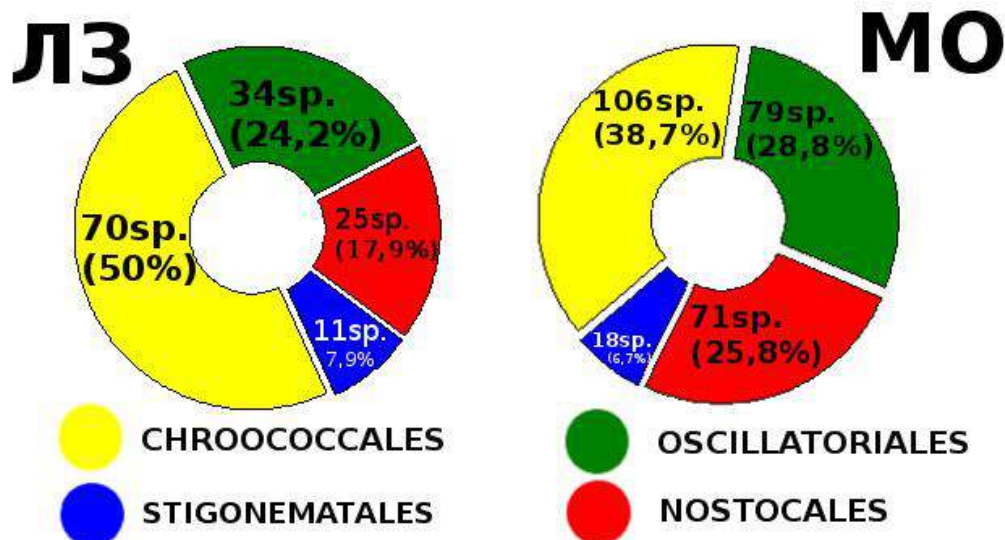


Рис. 2. Соотношение по числу видов порядков Суанопрокариота во флоре Лапландского заповедника и Мурманской области.

Таблица 1
Соотношение по числу видов семейств Суанопрокариота во флорах ЛЗ и МО.

Семейство	ЛЗ		МО	
	Место семейства в спектре	Число видов	Место семейства в спектре	Число видов
<i>Chroococcaceae</i>	1	23	5	25
<i>Synechococcaceae</i>	2	16	6-7	23
<i>Microcystaceae</i>	3-4	14	8	18
<i>Pseudanabaenaceae</i>	3-4	14	4	28
<i>Phormidiaceae</i>	5-6	12	1	33
<i>Merismopediaceae</i>	5-6	12	3	29
<i>Rivulariaceae</i>	7	9	6-7	23
<i>Nostocaceae</i>	8	7	2	31
<i>Stygonemataceae</i>	9	7	11	9
<i>Microchaetaceae</i>	10-11	6	10	10

Примечание: ЛЗ – Лапландский заповедник, МО – Мурманская область.

На третьем месте в спектре семейство *Microcystaceae*, которое представлено единственным родом *Gloeoapsa*, насчитывающим 14 видов. Высокое разнообразие видов этого рода говорит о гетерогенности условий, обусловленных горным рельефом, и о наличии большого числа подходящих местообитаний (скальные выходы различных экспозиций, небольшие горные ручьи и др.) и микроместообитаний.

Ведущими семействами во флоре МО являются – *Phormidiaceae*, *Nostocaceae*, *Merismopediaceae*, *Pseudanabaenaceae*, *Chroococcaceae* (Давыдов, 2010). Первое место в спектре занимает семейство *Phormidiaceae*, содержащее 33 вида, больше половины которых

относятся к роду *Phormidium*. Большая доля представителей *Phormidiaceae* во флоре МО по сравнению с заповедником может быть объяснена лучшей изученностью водных экосистем.

Во флоре ЛЗ *Phormidiaceae* занимает лишь 5 место, половина представителей семейства – это редкие виды из следующих родов: *Ammatoidea*, *Phormidiochaete*, *Porphyrosiphon*, *Pseudoscytonema*. Все перечисленные выше таксоны являются, в основном, субаэрофитами. Ядро *Phormidiaceae* в МО составляют космополитные представители рода *Phormidium*, а в ЛЗ это редкие виды наземных местообитаний из различных родов, характеризующиеся монтанным и арктомонтанным распространением.

Второе место во флоре МО занимает семейство *Nostocaceae* (31 вид). Примерно половина представителей семейства являются водными и амфибиальными видами следующих родов *Anabaena*, *Aulosira*, *Nodularia* (отсутствуют в родовом спектре ЛЗ). Высокое разнообразие перечисленных родов закономерно отражает широкую представленность озерно-речной сети, т.к. представители перечисленных выше родов довольно обычны в пресноводных местообитаниях. Помимо этого во флоре МО области присутствуют водные представители рода *Nostoc* (*Nostoc pruniforme*, *N. ellipso sporum*), которые во флоре ЛЗ не обнаружены.

Доли *Merismopediaceae* в обеих флорах примерно одинаковы (во флоре ЛЗ составляет 8,6%, во флоре МО – 10,6%). Семейство *Pseudanabaenaceae* в сравниваемых флорах занимает четвертое место. Ранг *Chroococcaceae* во флоре МО ниже, следует отметить, что практически все виды *Chroococcaceae*, присутствующие во флоре МО найдены в ЛЗ.

Во флоре цианопрокариот ЛЗ насчитывается 42 рода. Пять родов, перечисленных ниже: *Chroococcus*, *Gloeocapsa*, *Leptolyngbya*, *Aphanocapsa*, *Stigonema* составляют ядро флоры ЛЗ, насчитывая в родовом спектре 37,8% (рис. 3).

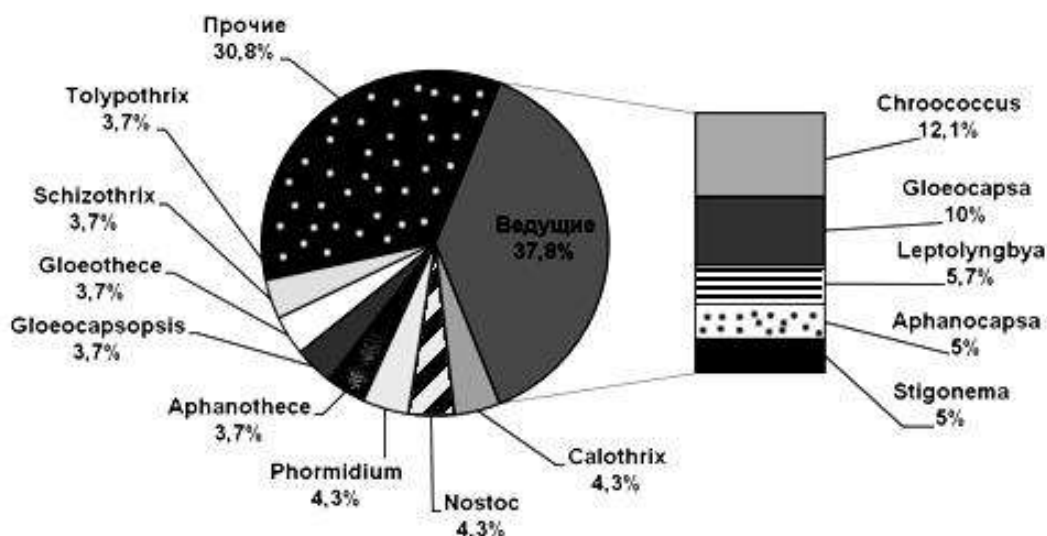


Рис. 3. Спектр родов Суанорпрокариота во флоре Лапландского заповедника.

Ведущими во флоре МО также являются *Chroococcus*, *Gloeocapsa*, род *Leptolyngbya* перемещается на четвёртое место, на третьем располагается *Phormidium*. Более высокое место занимает род *Nostoc*, из-за большого количества водных видов. В целом, родовые спектры флор ЛЗ и МО схожи (рис. 4).

Сравнение флоры цианопрокариот ЛЗ с другими территориями.

Особенности флоры нагляднее всего проявляются при сравнении с флорами других районов. Для сравнения были выбраны Полярный Урал и архипелаг Шпицберген. Главным критерием выбора сравниваемых территорий являлась полнота списков цианопрокариот.

Половина представителей флоры цианопрокариот ЛЗ относятся к порядку *Chroococcales*. По этому показателю флора цианопрокариот ЛЗ близка к флоре архипелага

Шпицберген, обе эти флоры можно охарактеризовать как горные с большим представительством семейств *Chroococcaceae* и *Microcystaceae*.

Во флоре Полярного Урала наибольшее число видов относится к порядку Oscillatoriales, что связано с лучшей изученностью амфибиальных местообитаний.

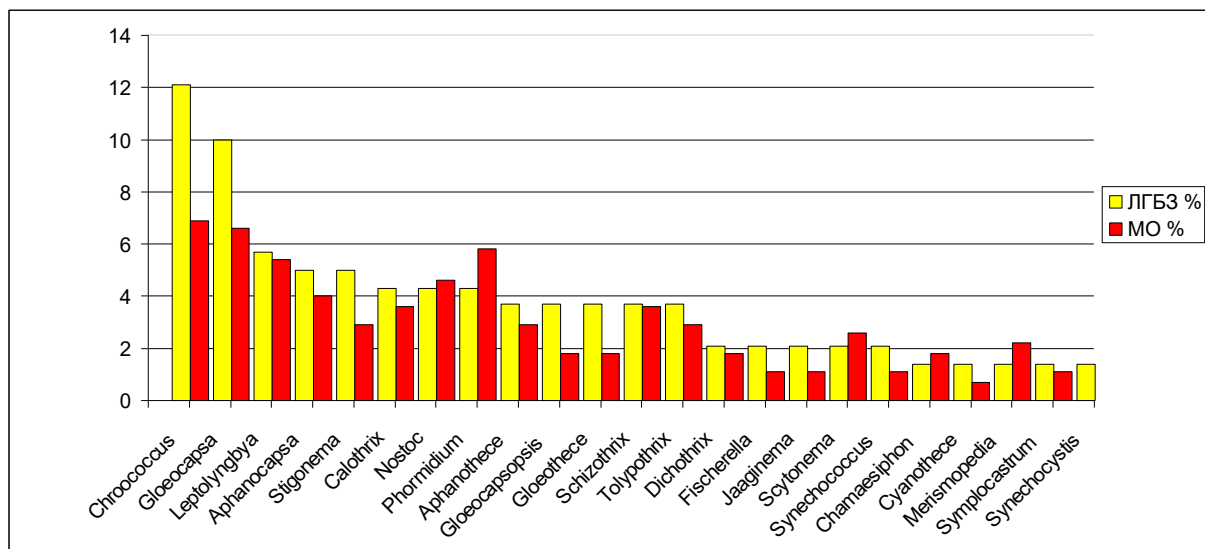


Рис. 4. Спектры родов Лапландского заповедника и Мурманской области (ЛЗ – Лапландский заповедник, МО – Мурманская область).

Доли представителей порядка Nostocales во флорах ЛЗ и Шпицбергена, примерно, равны. Во флоре Полярного Урала процент представителей данного порядка значительно выше за счет водных цианопрокариот (например, *Anabaena* spp.).

Небольшое разнообразие Stigonematales объясняется общим небольшим числом видов мировой флоры. Качественный состав Stigonematales во флорах ЛЗ и Полярного Урала отличается, хотя процент в спектре, примерно, равный. В ЛЗ это представители рода *Stigonema* и *Fischerella*, на Полярном Урале – *Stigonema* и *Hapalosiphon*. Небольшой процент Stigonematales во флоре Шпицбергена объясняется недоизученностью скальных местообитаний. Семейственный спектр сравниваемых цианофлор демонстрирует значительное различие.

Сравнение видового состава флор с использованием коэффициента Сьеренсена-Чекановского показывает (рис. 5), что флора цианопрокариот ЛЗ наиболее схожа с флорой арх. Шпицберген (коэффициента сходства 42).

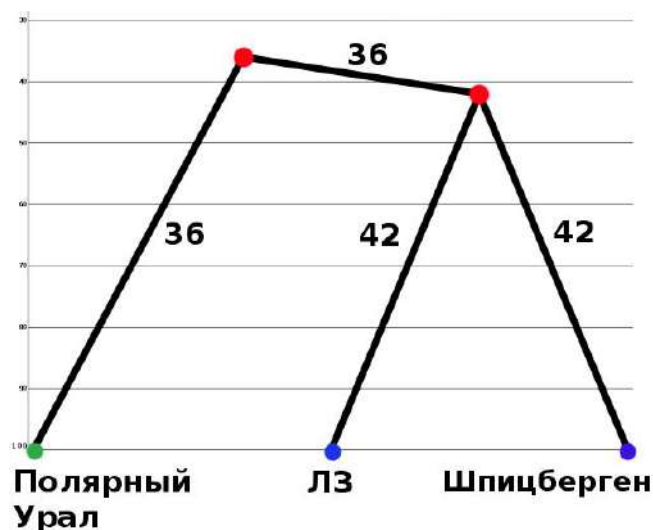


Рис. 5. Граф сходства сравниваемых флор (по коэф. Сьеренсена-Чекановского; ЛЗ – Лапландский заповедник).

Флора Полярного Урала существенно отличаются от флоры ЛЗ. Вероятно, это связано со спецификой сборов проб в данных районах. На Полярном Урале большое внимание уделялось водным и амфибиальным местообитаниям.

Сравнение флор горных массивов МО

Сравнительный анализ видового состава флор цианопрокариот четырех горных массивов, входящих в состав ЛЗ и флоры Хибин свидетельствует о том, что в целом флоры отдельных горных массивов схожи (рис. 6). В общую группу попадают флоры горных массивов Чуна-тундра и Сальные тундры (коэффициент сходства 68) – это объясняется схожестью природных условий – оба массива высокогорные с примерно равной площадью.

Монче-тундра характеризуется незначительной площадью, но на её территории представлены обширные выходы кальцийсодержащих пород, на которых произрастает большое количество специфических видов.

Нявка-тундра - самый низкогорный массив с большим числом болот и других водных объектов попадает в отдельную группу – это связано с тем, что на территории данного горного массива найдены специфические амфибиальные цианопрокариоты например *Chroococcus quaternarius*.

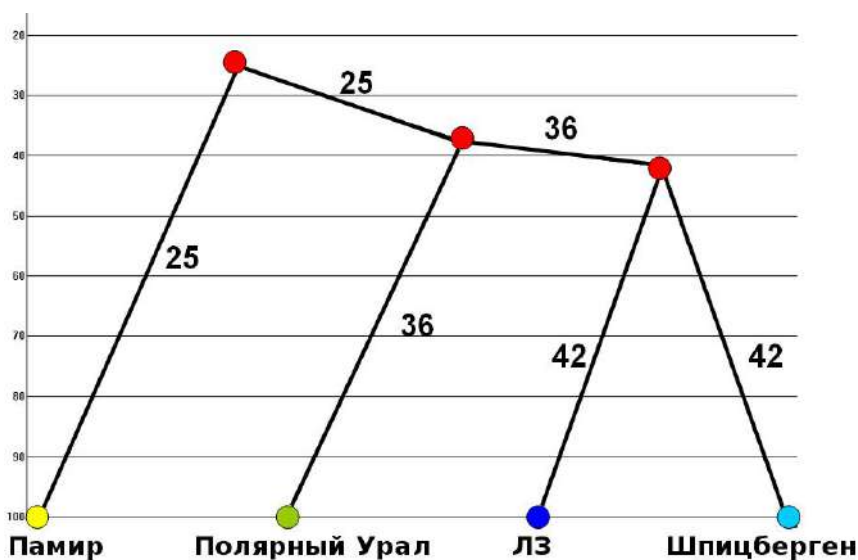


Рис. 6. Граф сходства горных массивов входящих в состав Лапландского заповедника и Хибин (НТ – Нявка-тундра, МТ – Монче-тундра, ЧТ – Чуна-тундра, СТ – Сальные тундры).

Природные условия Хибин и ЛЗ во многом схожи, тем не менее, флора Хибин значительно отличается от флор горных массивов заповедника, это, вероятно, связано, прежде всего с более слабой изученностью Хибин и тем, что на территории этого массива в разное время работали специалисты с различными и, преимущественно, неинвентаризационными альгологическими задачами. Кроме того, во флоре Хибин начитывается значительное количество таксонов требующих ревизии.

Глава 6. Географический анализ флоры цианопрокариот

В данной работе использована система географических элементов, предложенная Д. А. Давыдовым (2010). Во всех изученных флорах, как впрочем, и в любых мировых флорах цианопрокариот ведущими по числу видов являются космополиты (рис. 7). Во флоре цианопрокариот ЛЗ довольно высок процент видов, тяготеющих к горам - 20,6%. Значительная доля принадлежит бореальной группе видов (бореальный, арктобореальный, арктобореально-монтанный) – 18,5%. В остальных сравниваемых флорах наблюдается подобное распределение.



Рис. 7. Сравнение спектров географических элементов флоры цианопрокариот Лапландского заповедника с другими территориями (ЛЗ – Лапландский заповедник, ПУ – Полярный Урал).

Процент различных типов ареалов в сравниваемых флорах, примерно равный (рис. 8), однако, во флоре цианопрокариот ЛЗ несколько выше процент европейских и евразийских видов. В остальных флорах доля вышеперечисленных типов ареалов меньше.

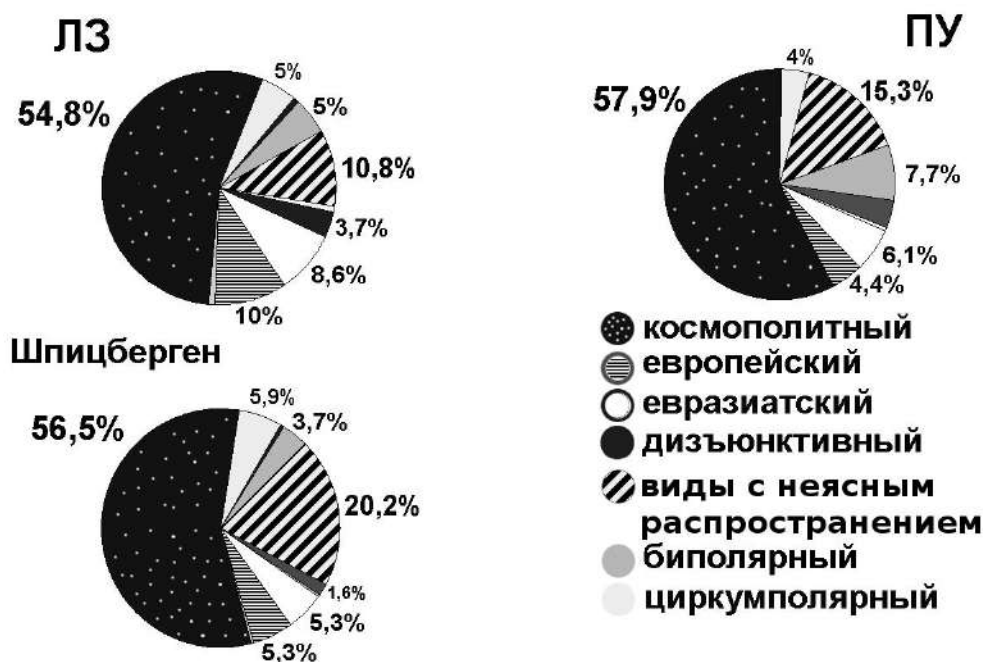


Рис. 8. Сравнение спектров типов ареалов флоры цианопрокариот Лапландского заповедника с другими территориями (ЛЗ – Лапландский заповедник, ПУ – Полярный Урал).

Глава 7. Экологический анализ цианопрокариот

До настоящего времени универсальная система классификации видов цианопрокариот по экологическим признакам не разработана. Попытка деления почвенных водорослей на

экобиоморфы (Штина, Голлербах, 1976) имеет ряд минусов, к примеру, в данной системе учитывается вид макроскопической колонии, который не всегда возможно учесть.

Для проведения экологического анализа цианопрокариот ЛЗ мы воспользовались экологической системой цианопрокариот разработанной J. Komárek и K. Anagnostidis (1998) с некоторыми дополнениями.

Распределение по отношению к увлажнению

По характеру увлажнения все виды флоры цианопрокариот ЛЗ были разделены на три крупные группы: 1) водные виды, 2) наземные виды, 3) амфибиальные виды. В свою очередь внутри групп были выделены следующие категории:

1) водные виды:

- планктонные виды;
- виды приуроченные к водным объектам, но не встречающиеся в планктоне.

2) наземные виды:

- аэрофиты – виды использующие воду атмосферных осадков (виды встречающиеся на почве, коре деревьев, на скалах вершинных останцев)
- субаэрофиты – виды использующие текущую воду, но не приуроченные к водным объектам – рекам, озерам, ручьям.

3) амфибиальные виды:

- водно-субаэрофитные виды - преимущественно обитают в реках, озерах, ручьях и, как исключение, могут встречаться в наземных местообитаниях
- субаэрофитно-водные виды – в основном предпочитают наземные местообитания и, как исключение, могут встречаться в водных местообитаниях.

Во флоре цианопрокариот ЛЗ преобладают наземные виды (рис. 9), составляя 70% от всех таксонов. Большинство наземных цианопрокариот являются субаэрофитными – 67,9%, в то время как аэрофитные виды встречаются довольно редко, во флоре ЛЗ они составляют 2,1%. Так, например, аэрофитные виды - *Gloeocapsopsis chroococcoides*, *Scytonema stuposum* приурочены к скальным местообитаниям в пределах вершинных останцев.

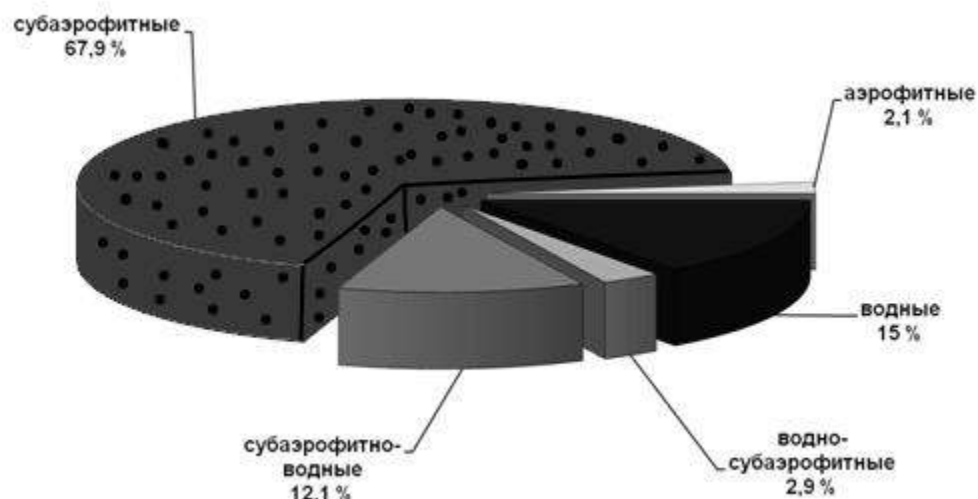


Рис. 9. Распределение видов цианопрокариот во флоре Лапландского заповедника по отношению к фактору увлажнения.

По 15% во флоре занимают водные и амфибиальные виды. Большая часть водных видов – это космополитные представители порядка Chroococcales: планктонные - *Chroococcus dispersus*, *C. limneticus*, бентосные - *Merismopedia arctica*, *M. glauca*, эпифит - *Chamaesiphon incrustans*. Четыре вида принадлежат порядку Oscillatoriales, *Leptolyngbya subtruncata*, *Oscillatoria ornata* были обнаружены в планктоне, *Leibleinia epiphytica* произрастала на нитях зелёных водорослей, *Schizothrix fuscescens* найден на «бескальциевом» камне.

Основная часть амфибиальных видов встречалась, как правило, в наземных местообитаниях, изредка они были приурочены к различным водным объектам, что позволило классифицировать их как субаэрофитно-водные (12,1%). Довольно широко распространенные в пределах ЛЗ *Chroococcus turicensis*, *Hapalosiphon fontinalis*, *Phormidium formosum* встречаются на разнообразных субстратах. В отличие от типично водных видов, которые в большинстве случаев являются космополитами, среди субаэрофитно-водных цианопрокариот большую долю занимают виды бореального распространения, такие как *Gloeocapsopsis crepidinum*, *Phormidiochaete nordstedtii*, *Tapinothrix fusca*.

Четыре вида были отнесены к водно-субаэрофитным: *Ammatoidea normannii*, *Aphanothece stagnina*, *Calothrix fusca* *Chroococcus prescottii*.

Распределение по типам субстратов.

При анализе субстратной приуроченности были выделены 9 групп субстратов:

1. «Бескальциевый» камень, 2. «Кальцийсодержащий» камень, 3. Мелкозем, 4. Песок, 5. Ил, 6. Растительные остатки, 7. Мохообразные, 8. Древесина, 9. Водные растения.

Большинство (91,4%) видов, собранных на территории ЛЗ, оказались приурочены к определенным типам субстратов, остальные 8,6% были найдены в планктоне, например *Oscillatoria ornata*, *Synechocystis aquatilis*, *Woronichinia karelica*.

Среди 128 видов, произрастающих на определенном субстрате, преобладают полисубстратные виды (71,2%). Моносубстратных видов, обнаруженных только на одном типе поверхности - 28,6%. Основная часть моносубстратных видов приурочены к «бескальциевым» камням, как в водных местообитаниях, так и в наземных. Остальные моносубстратные виды найдены единично, например *Scytonema stuposum* произрастала на мелкозем. Предполагается, что в ходе дальнейших исследований количество типов субстратов на которых подобные редкие виды могут встречаться будет увеличиваться.

Для анализа полисубстратных видов был построен граф сходства (рис. 10). Самыми распространёнными субстратами, на которых были обнаружены цианопрокариоты, являются: «бескальциевый» камень (110 видов), «кальцийсодержащий» камень (69 видов), мохообразные (66 видов), мелкозем (34 вида). Причем виды, произраставшие на «бескальциевом» камне, встречались и на 8 остальных типах субстратов. Чаще всего они были найдены также на «кальцийсодержащем» камне (коэффициент сходства - 66), мохообразных (коэффициент сходства - 65), мелкозем (коэффициент сходства - 43).

Рис. 10. Граф сходства субстратных групп по видовому составу цианопрокариот («БК» - «бескальциевый» камень, «КК» «кальцийсодержащий» камень). В центр звезды помещён самый распространённый субстрат, длина и толщина ребер отражает сходство элементов.

Пять широко распространённых наземных цианопрокариот (*Gloeocapsopsis magma*, *Hapalosiphon fontinalis*, *Scytonema mirabile*, *Stigonema hormoides*, *S. ocellatum*) имели самый большой диапазон субстратов, они встречались на «бескальциевом» камне, «кальцийсодержащем» камне, мохообразных, мелкозем, песке, иле.

Из 110 видов, найденных на «бескальциевом» камне, 30 встречались только на данном типе субстрата. Можно с уверенностью прогнозировать нахождение видов, встречающихся на «бескальциевом» камне, на других типах субстратов. Четыре субаэрофитных вида были найдены только на «кальцийсодержащем» камне - *Calothrix braunii*, *Chroococcus distans*, *Gloeocapsa bituminosa*, *Petalonema densum*, из них лишь *Gloeocapsa bituminosa* является облигатным кальцефилом.

Многие виды, найденные на «кальцийсодержащем» камне, встречались так же на «бескальциевом», например *Gloeocapsa biformis*, *Gloeocapsopsis dvorakii*, *Nostoc calcicola*. Можно констатировать, что кальцефильные виды могут произрастать на «бескальциевом» камне, но все же предпочитают эвтрофные скальные местообитания.

Виды, найденные на мелкозем, являются широкораспространёнными полисубстратными цианопрокариотами (*Chroococcus minor*, *Phormidium kuetzingianum*,

Tolypothrix tenuis и др.). Специфичных видов, произрастающих только на иле, не было обнаружено. Приуроченности определённых видов к произрастанию на растительных остатках не наблюдалось, все виды, обнаруженные на данном типе субстрата являются полисубстратными (*Pseudanabaena minima*, *Stigonema mamillosum*).

Большая часть видов, произрастающих на мохообразных - это представители полисубстратных космополитов.

Известно, что цианопрокариоты могут произрастать на коре деревьев (Егорова, 2006), в ЛЗ единично был обнаружен *Nostoc microscopicum* на коре рябины на территории южной оконечности горного массива Волчьей тундры, не включенного в анализ. В остальных частях заповедника 4 вида цианопрокариот были найдены на гниющей древесине в различных местообитаниях. Все они оказались субаэрофитами с различным географическим распространением. Два редких вида в ЛЗ - *Leibleinia epiphytica*, *Synechocystis pevalekii* произрастали на поверхностях водорослей. Первый таксон найден в обычных для представителей данного рода условиях, второй помимо водорослей был найден на поверхности «бескальциевого» камня.

Таким образом, проведенный субстратный анализ флоры цианопрокариот ЛЗ показал, что большинство видов флоры являются полисубстратными, за исключением некоторых специфических, приуроченных к определённым условиям, например, *Gloeocapsa bituminosa* - облигатный кальцефил, *Leibleinia epiphytica* - облигатный эпифит на водорослях.

Анализ совстречаемости видов цианопрокариот позволил выделить следующие группировки (устойчивые комплексы): *Stigonema ocellatum* в 75% случаев произрастает совместно с *Gloeocapsopsis magma*, *Stigonema hormoides*, *Gloeocapsa kuetzingiana*, *G. biformis*, *Nostoc commune* в 63% случаев произрастает совместно с *Chroococcus tenax*, *C. pallidus*, *Stigonema ocellatum*, *Gloeocapsa sanguinea*, *Chroococcus pallidus* в 54% случаев произрастает совместно с *Aphanocapsa muscicola*, *Gloeocapsa kuetzingiana*, *Stigonema ocellatum*, *Gloeocapsopsis magma*.

Глава. 8. Анализ встречаемости. Новые для Мурманской области и России виды цианопрокариот

Большинство видов (73,6%), обнаруженных на территории ЛЗ, имеют низкую частоту встречаемости (редкие и единичные находки), что связано с приуроченностью цианопрокариот к микроместообитаниям и локальным характером распространения популяций (рис. 11).

В процессе инвентаризации флоры цианопрокариот ЛЗ обнаружено 26 новых для России и 64 новых для МО видов. Новыми для флоры России видами цианопрокариот являются: *Aphanocapsa fonticola* Hansg., *Aphanocapsa hyalina* Hansg., *Calothrix breviariculata* W. West et G. S. West, *Chroococcus prescottii* Drouet, *Chroococcus spelaeus* Erceg., *Fischerella mirabilis* (Beck-Mannag.) Elenk., *Fischerella thermalis* (Schwabe) Gom., *Gloeocapsa novacekii* Kom. et Anagn., *Gloeocapsa tornensis* Skuja, *Gloeothece cyanochroa* Kom., *Gloeothece fuscolutea* Näg., *Jaaginema neglectum* (Lemm.) Anagn. et Kom., *Myxosarcina tatrlica* (Starm.) Kom. et Anagn., *Petalonema densum* [A. Braun] ex Migula, *Phormidiochaete nordstedtii* (Born. et Flah.) Kom., *Porphyrosiphon notarisii* Kütz. ex Gom., *Pseudoscytonema subclavatum* (Starm.) Anagn. et Kom., *Schizothrix facilis* (Skuja) Anagn., *Schizothrix simplicior* Skuja, *Scytonema stuposum* Kütz., *Stigonema multipartitum* Gardn., *Stigonema robustum* Gardn., *Symplocastrum penicillatum* (Kütz. ex Gom.) Anagn., *Synechococcus brunneolus* Rabenh., *Synechococcus sciophilus* Skuja, *Tapinothrix fusca* (Starm.) Bohunická et Johansen.

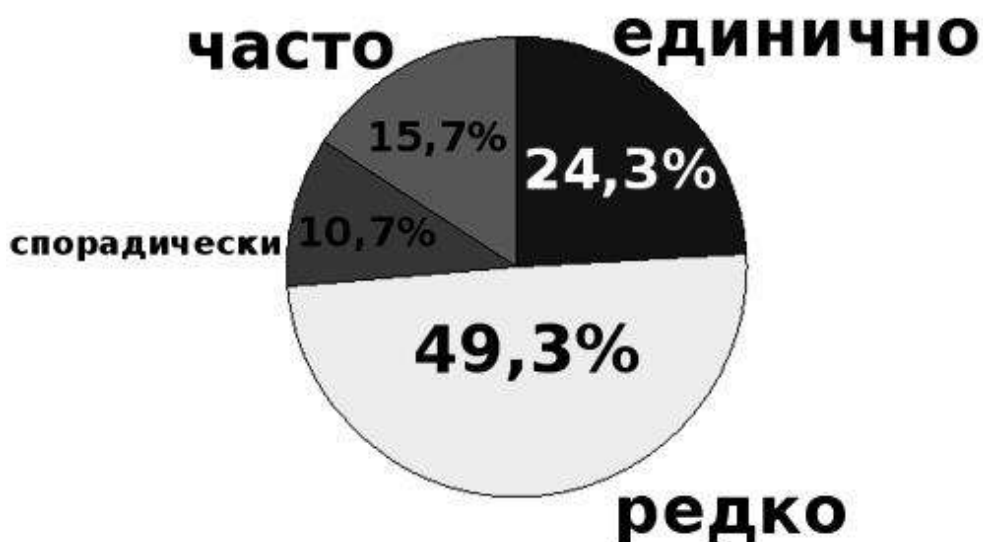


Рис. 11. Оценка частоты встречаемости цианопрокариот Лапландского заповедника.

Поскольку МО является одними из наиболее изученных в альгологическом плане регионов РФ, нахождение новых, ранее не известных на её территории видов цианопрокариот, представляет огромный интерес. В главе приводится подробное описание морфологии природных популяций новых для России видов, их мировое распространение, также представлены карты географического распространения в мире и в пределах Лапландского заповедника.

Многие новые для МО виды цианопрокариот крайне редко встречаются на территории России и в основном известны из одной, двух точек, так например *Chroococcus turicensis*, *Gloeocapsa haematodes* найдены только на Новой земле (Флеров, 1925), *Gloeocapsopsis dvorakii* на Приполярном Урале (Новаковская и др., 2012).

Выводы

1. Впервые выявлена флора цианопрокариот ЛЗ, составлен аннотированный список, включающий 140 видов, 64 вида впервые приводятся для МО, из них 26 видов являются новыми для России, так же внесена информация о собранных образцах в информационную систему СУАНОрго, доступная в сети Интернет. На данный момент флора цианопрокариот ЛЗ составляет 45% флоры цианопрокариот МО (51% от наземной флоры).
2. В ходе проведенного сравнения флоры ЛЗ с флорами двух крупных горных районов выявлено, что по таксономической структуре флора ЛЗ в значительной степени отличается от флор Шпицбергена, Полярного Урала. Во флоре ЛЗ доминируют представители порядка *Chroococcales*, семейств *Chroococcaceae*, *Synechococcaceae*, *Merismopediaceae*, родов *Chroococcus*, *Gloeocapsa*.
3. Видовой состав флоры горных массивов, входящих в состав заповедника, демонстрирует сходство, в отдельный кластер выделяются флоры Чуна-тундры и Сальных тундр, что обусловлено наибольшим перепадом высот, ярко выраженным горным рельефом и более сопоставимой площадью данных массивов.
4. Наряду с космополитными основу флоры ЛЗ составляют монтанные виды и виды относящиеся к бореальному элементу, что характерно также для флор Шпицбергена и ПУ. Значительное сходство трех сравниваемых флор отмечено и в спектрах типов ареалов, однако доля европейских и евразийских видов во флоре ЛЗ заметно выше.
5. Среди экологических групп, выделенных по характеру увлажнения, ведущими во флоре являются наземные виды (70%), по 15% насчитывают водные и амфибиальные виды. Анализ субстратной приуроченности выявил преобладание полисубстратных видов, которые

произрастают, в основном, на «бескальциевом» и «кальцийсодержащем» камне, мохообразных и мелкозёме.

б. Большинство видов, обнаруженных на территории ЛЗ, имеют низкую частоту встречаемости (редкие и единичные находки), что связано с приуроченностью цианопрокариот к микроместообитаниям и локальным характером распространения популяций.

Список работ, опубликованных по теме диссертации

Статьи в журналах из списка ВАК

Боровичев Е.А., Шалыгин С.С., Давыдов Д.А. Дополнение к флоре цианопрокариот и печеночников Лапландского заповедника (Мурманская область) // Ученые записки ПетрГУ. Серия: Естественные и технические науки. 2010. № 8 (113). С. 7-10.

Боровичев Е.А., Костина В.А., Шалыгин С.С. Некоторые ключевые ботанические территории Лапландского заповедника (Мурманская область) // Труды КарНЦ РАН. № 2. Сер. Биогеография. Вып. 12. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2011. С. 48-55.

Шалыгин С.С. Новые для России виды Cyanoprokaryota из Лапландского заповедника (Мурманская область) // Ботанический журнал, 2012. Т. 97, № 5. С. 659-663.

В прочих изданиях

Давыдов Д.А., Шалыгин С.С. Цианопрокариоты планктона озера Большой Вудъявр (Кольский п-ов) // Биологическое разнообразие северных экосистем в условиях изменяющегося климата: тезисы докладов междунауч. конф., Апатиты, 10-12 июня 2009 г. – Апатиты: «К&М», 2009. – С.36-37.

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: Матер. Междунауч.-практич. конф. Мурманск, 13-15 апреля 2009 г. – Мурманск: МГПУ, 2009. – С. 58-59.

Шалыгин С.С., Давыдов Д.А. Цианопрокариоты хребта Монче-тундра (Лапландский заповедник) // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Материалы II всероссийской конференции (Сыктывкар, 5-9 октября 2009 г.) [Электронный ресурс]. – Сыктывкар: Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2009. – С. 245-247. – Режим доступа: http://ib.komisc.ru/add/conf/algo_2009/, свободный.

Боровичев Е.А., Костина В.А., Шалыгин С.С. Редкие виды цианопрокариот, печеночников и сосудистых растений во флоре скальных обнажений северо-восточного берега озера Вайкис (Лапландский заповедник) // Материалы III всероссийской научной конференции с международным участием «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения». Апатиты, 2010. Часть 1. С. 57-60.

Shalygin S.S. Terrestrial Cyanoprokaryotes on rocks of the Monche-tundra mountains (Lapland Biosphere Reserve, Murmansk region, Russia) // Book of Abstracts of 18th Symposium of the International Association for Cyanophyte Research. České Budějovice, 2010. 34 p.

Боровичев Е.А., Костина В.А., Мелехин А.В., Шалыгин С.С. Разнообразие растений, лишайников и цианопрокариот Лапландского заповедника (Мурманская область) // Материалы Всероссийской научной конференции с международным участием «Роль ботанических садов и охраняемых природных территорий в изучении и сохранении разнообразия растений и грибов». Ярославль, 2011. С. 118-122.

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.

Давыдов Д. А., Шалыгин С. С. Видовое разнообразие цианопрокариот зональных и горных тундр Мурманской области // Тезисы докладов IV Международной конференции «Актуальные проблемы современной альгологии». Киев. 2012. С. 89-90.

Шалыгин С.С. Морфология, экология и распространение рода *Gloeocapsa* в Лапландском заповеднике (Мурманская область, Россия) // Тезисы докладов IV Международной конференции «Актуальные проблемы современной альгологии». Киев. 2012. С. 329-330.

Шалыгин С.С. Цианопрокариоты горного массива Сальные тундры (Лапландский заповедник, Мурманская область) // Материалы IV всероссийской научной конференции с международным участием «Экологические проблемы северных регионов и пути их решения». Апатиты, 2012. Часть 2. С. 169-170.

Подписано в печать 19.11.2012 Формат 60x84/16.

Печать цифровая. Объем 1 п.л.

Тираж 100 экз. Заказ № 115

184256, Мурманская обл., г. Кировск, Ботанический сад

Отпечатано на оборудовании Лаборатории флоры и растительности Федерального государственного бюджетного учреждения науки Полярно-альпийский ботанический сад-институт им. Н. А. Аврорина Кольского научного центра РАН (ПАБСИ КНЦ РАН).