

УДК 582.26

К вопросу о распределении и особенностях функционирования популяций *Nostoc* (Cyanoprokaryota)

On the distribution and functioning peculiarities of *Nostoc* (Cyanoprokaryota) populations

Егорова И. Н., Шамбуева Г. С.

Egorova I. N., Schambueva G. S.

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск, Россия.
E-mail: egorova@sifibr.irk.ru, galina93shambueva@mail.ru

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Irkutsk, Russia

Реферат. В работе рассмотрены данные о распространении и некоторых особенностях функционирования популяций ностока в наземных экосистемах ряда территорий Южной Сибири и Монголии. Приведены сведения о числе зарегистрированных представителей, распределении носток на вертикальном и горизонтальном градиенте биогеоценозов, динамики численности в разных экологических условиях.

Summary. The paper deals with the data on the distribution and some features of the functioning of *Nostoc* populations in terrestrial ecosystems in a number of areas of southern Siberia and Mongolia. The information about the number of registered representatives is given; distribution *Nostoc* on the vertical and horizontal gradient of ecosystems; productivity of species in different plant communities, population dynamics in different ecological conditions.

Род *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault (Cyanoprokaryota) с типовым видом *Nostoc commune* был установлен в 1803 г. Vaucher (Еленкин, 1938). В первоначальном объеме включал свыше 60 видов, в настоящее время насчитывает около 250–300 видов (Komárek, 2013). Род представляет собой сложный и широко распространенный тип цианопрокариот с многими морфо- и генотипами. Молекулярными исследованиями было установлено, что традиционный род *Nostoc* гетерогенен и, по-видимому, должен быть подразделен на несколько родов. В настоящее время из рода *Nostoc* выделены роды *Mojavia* Řeháková et Jochansen, *Desmonostoc* Hrouzek et Ventura (Komárek, 2013).

Ностоки известны как свободноживущие и симбиотические организмы. На вертикальном градиенте биогеоценозов (Арнольди, Арнольди, 1963; Звягинцев и др., 1993) они занимают почвенный, наземный и надземный ярусы. На горизонтальном – распределены случайно или мозаично. Границы ареалов популяций носток часто трудно установить, поскольку анализ распределения микроскопических слоевищ на поверхности или в глубине субстрата крайне трудоемкий. Экологические ниши разных видов носток перекрываются, в одном местонахождении регистрируются иногда несколько видов.

Разные типы ностока характеризуются вариабельностью и сложностью жизненных циклов, что, вероятно, наряду с физиолого-биохимическими адаптациями позволяет представителям рода существовать в широком диапазоне экологических условий, эти водоросли найдены во всех частях света. Многие виды в течение жизненного цикла способны формировать макроскопические слоевища. Продолжительность жизни таких слоевищ различна, в природных условиях она составляет до нескольких месяцев, возможно, нескольких лет. Наличие этой стадии в цикле развития позволяет вести наблюдения за видами носток в природе, оценивая на месте их положение относительно других участников биоценоза, что является достаточно сложной задачей по отношению к видам или стадиям ностока микроскопических размеров.

Виды рода способны наращивать значительную биомассу и доминировать среди других представителей криптогамных организмов в отсутствие конкуренции со стороны сосудистых растений. С их развитием, в том числе, связывают повышенную биологическую активность в некоторых биотопах (Козлов, 1966; Перминова и др., 1982 и др.). Для ряда представителей установлена способность к фиксации атмосферного азота в аэробных условиях (Панкратова, 1972 и др.). Имеются данные, что носток может вносить значительный вклад в бюджет азота некоторых наземных экосистем (Stal, 2007 и др.).

Наши знания об особенностях распределения популяций ностока и их функционировании в настоящее время недостаточны. Этому способствуют слабая изученность многих территорий в альгологическом отношении, трудности методического характера в исследованиях водорослей в наземных условиях обитания. Вопрос о влиянии географических и экологических факторов на распределение и функционирование популяций ностока требует дальнейшего изучения.

Для территории Южной Сибири и Монголии обобщающих исследований, посвященных этому роду, не проводилось. В целом, можно отметить немногочисленность работ, в которых изучались различные аспекты экологии, биологии и географии отдельных представителей ностока рассматриваемых регионов. Их обзор частично опубликован ранее (Егорова и др., 2014 и др.). В данном сообщении нами предпринята попытка анализа и обобщения литературных и авторских данных, полученных в ходе многолетних исследований в различных районах изучаемого региона. Так как систематика рода до конца не разработана, для сопоставления результатов, полученных более чем за полувековой период исследований водорослей в наземных экосистемах, мы придерживаемся традиционных взглядов отечественных систематиков на систему рода (Еленкин, 1938; Кондратьева, 1968).

Согласно данным Т. А. Алексахиной, Э. А. Штиной (1984) по состоянию изученности вопроса на период подготовки ими работы, в почвах бывшего СССР представители рода *Nostoc* являлись одними из рекордсменов по числу местонахождений среди других почвенных водорослей. Поскольку работа посвящена почвенным водорослям лесов, в ней приведены данные только о зарегистрированных в лесах видах с указанием их встречаемости в целом по территории бывшего СССР. Всего было выявлено 10 видов и 3 формы. Наибольшее общее количество местонахождений известно для типа рода *Nostoc* – *N. commune* f. *commune* – свыше 300 (для *N. commune* f. *microsphaericum* Kondrat. – 17, *N. commune* f. *sphaericum* (Vauch.) Elenk. – 18). Для *N. punctiforme* (Kütz.) Hariot было установлено свыше 200 местонахождений (его модификации f. *populorum* Geitl. – 90), *N. paludosum* Kütz. ex Born. et Flah. – 130, *N. muscorum* Ag. ex Born. et Flah. – более 100, *N. linckia* (Roth.) Born. et Flah. – 90, *N. calcicola* Bréb. ex Born. et Flah. – 30, *N. humiphusum* Carm. ex Born. et Flah. – 12, *N. spongiaeforme* Ag. – 4, *N. passerinianum* [DeNotaris] Born. et Thur. ex Born. et Flah. – 3, *N. ellipso sporum* [Desm.] Rabenh. ex Born. et Flah. – 2. Интересно сопоставление этих данных с таковыми, установленными для лесных почв: *Nostoc commune* и его модификации – лишь 11 местонахождений из более, чем 300. Лидирует *N. punctiforme* – 32 местонахождения (f. *populorum* – 15), затем *N. muscorum* – 25, *N. paludosum* – 20, *N. linckia* – 10 местонахождений, *N. calcicola* – 8, *N. passerinianum* – 3, *N. ellipso sporum* – 1, *N. humiphusum* – 1, *N. spongiaeforme* – 1. Данные в определенной степени характеризуют особенности распределения ностоков в почве различных биомов, но отражают и неравномерность изученности почвенных водорослей. Так, типовой вид рода широко распространен, характерен для степных, полупустынных и тундровых биогеоценозов. Он достаточно легко регистрируется при проведении исследований, благодаря наличию макроскопических слоевищ, развивающихся на поверхности субстрата или в поверхностных слоях почвы. Вид встречается и в почве лесов. Однако характер его распределения в лесных биогеоценозах не ясен. Из числа не вошедших в список видов можно отметить и *N. flagelliforme* Berk. et Kurt. ex Born. et Flah., характерный для поверхности сухих почв, особенно содержащих углекислый кальций, обычен в полупустынной зоне (Еленкин, 1938).

По предварительным оценкам, в почве и на различных наземных субстратах в Южной Сибири и Монголии в настоящее время зарегистрировано более 10 видов рода: *N. calcicola*, *N. caeruleum* Lyngb. ex Born. et Flah., *N. cuticulare* (Bréb.) Born. et Flah., *N. commune*, *N. edaphycum* Kondrat., *N. flagelliforme*, *N. humiphusum*, *N. kihlmanii* Lemm., *N. linckia*, *N. microscopicum* Carm. ex Born. et Flah., *N. minutissimum* Kütz. ex Born. et Flah., *N. paludosum*, *N. piscinale* Kütz., *N. punctiforme*, *N. sphaeroides* Kütz., *N. spongiaeforme*, *N. zetterstedtii* Aresch. ex Born. et Flah. Выявлены также ряд их модификаций, некоторые из кото-

рых рассматриваются современными систематиками в ранге видов. В настоящее время наиболее полная картина по обследованности территории составлена авторами для Байкальского региона, понимаемого в рамках трансграничной территории, административные субъекты которой принадлежат России и Монголии и расположены в водосборном бассейне озера Байкал (Белов, Соколова, 2015). Кроме того, на этой территории были проведены исследования, в которых изучался состав водорослевых комплексов на вертикальном градиенте биогеоценозов (Судакова, 1970; Дутина и др., 1991; Сафонова, 2002; Лопатовская, Максимова, 2006; Егорова, Судакова, 2005; Егорова, 2012; Егорова, Шамбуева, 2015 и др.). К числу наиболее распространенных здесь отнесены *N. punctiforme*, *N. paludosum*, *N. linckia*, *N. commune*. Большинство местонахождений последнего вида приурочены к степным, лесостепным и луговым биогеоценозам. *N. punctiforme* зарегистрирован в разных типах растительных сообществ, один из наиболее распространенных видов. *N. paludosum* найден в значительном числе местонахождений в лесных и луговых биогеоценозах, также в сообществах антропогенно-преобразованных ландшафтов. *Nostoc punctiforme*, *N. paludosum*, *N. linckia* отмечены и в почвах, формирующихся в зонах разгрузки минеральных и термальных вод (Максимова, Лопатовская, 2004 и др.).

Известно, что ностоки не являются неотъемлемым компонентом почв хвойных лесов. В почвах многих лесных биогеоценозов с преобладанием хвойных пород при проведении работ они не обнаружены, либо крайне малочисленны, что, вероятно, обусловлено спецификой физико-химических условий (Судакова, 1981; Алексахина, Штина, 1984 и др.). Тем не менее есть данные о присутствии ностоков и наращивании ими значительной массы в составе почвенных альгокомплексов некоторых хвойных насаждений (например, сосняков, и др.), в лесных «окнах», они существенно более развиты в почве ряда лиственных насаждений. Ностоки способны достигать значительной численности в подстилке, криптогамных корках, моховом покрове, на стволах древесных растений, на отдельных камнях в лесу или скальных выходах, в то время когда они слабо представлены в почве (Перминова и др., 1982; Егорова, и др., 2014 и др.). Из четырех отмеченных выше распространенных видов рода, *Nostoc punctiforme*, *N. paludosum*, *N. linckia* обнаружены в почвах, криптогамных корках, моховом покрове, на стволах древесных растений, на поверхности каменистых субстратов. *N. commune* в лесах встречается значительно реже, чем в других типах растительных сообществ. Его регистрировали в верхнем горизонте почв, на почве и в подстилке, напочвенном моховом покрове, на каменистых субстратах и растущих здесь криптогамах. Вид не отмечен в числе характерных поселенцев на стволах древесных пород.

Ностоки широко представлены в почвенном и напочвенном ярусе тундровых, луговых, степных, полупустынных растительных сообществ. Местом их локализации здесь являются верхние горизонты почвы, слои подстилки, участки обнаженной примитивной почвы. По своей продуктивности ностоки могут значительно превосходить другие группы водорослей (Шушуева, 1982; Судакова, 1986 и др.).

В целом, виды рода редки в минеральных почвенных горизонтах. Отмечается и определенная их избирательность по отношению к качеству субстрата. Они предпочитают менее кислые почвы, способны колонизировать только определенных представителей мохообразных и древесных растений, наблюдается и различное их отношение к качеству каменистого субстрата.

Динамика популяций ностока в различных условиях обитания в настоящее время изучена недостаточно. Изменения численности индивидов может быть достаточно быстрым, происходить всего за несколько дней. Такая динамика довольно обычна для популяций видов, обитающих в почве и на ее поверхности. При этом численность популяции может изменяться кардинально. В случае негативного сценария практически нет данных о том, происходит ли полное исчезновение популяции, или переживание неблагоприятных ситуаций связано с интенсивным образованием специализированных клеток, которые и сохраняются в почве или иных субстратах, давая возможность последующему воспроизведению. При исследовании водорослевых сообществ, развивающихся в ассоциациях с высшими растениями (мохообразными, древесными), нами было установлено, что в ряде случаев ностоки как колониальные индивиды в течение сезона вегетации являются постоянным их компонентом (на стволах некоторых ивовых и эпифитирующих на них мхах). При этом и зимой могут сохраняться колониальные индивиды как стадия развития, что наблюдалось нами в моховой дернине без снегового укрытия на стволе тополя. Для *N. commune* установлено, что в некоторых популяциях макроскопические колонии

вида регистрируются в течение всего периода вегетации, тогда как в других их образование и функционирование приурочено к определенным условиям, связано с увеличением количества осадков во второй половине лета, что характерно для региона.

В заключение необходимо отметить, что вопросы распределения популяций водорослей в наземных экосистемах и особенности их функционирования являются важными для понимания функционирования экосистем в целом и заслуживают пристального внимания.

Благодарности. Авторы выражают глубокую признательность Т. И. Морозовой. Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ 12-04-01365-а, а также в рамках Гос. задания 52.1.10.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексахина Т. А., Штина Э. А.* Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. – М.: Наука, 1984. – 150 с.
- Арнольди К. В., Арнольди Л. В.* О биогеоценозе как одном из основных понятий экологии, его структуре и объеме // Зоологический журнал, 1963. – Т. 42. – С. 161–163.
- Белов А. В., Соколова Л. П.* Новая обзорно-справочная карта растительности Байкальского региона // Геоботаническое картографирование, 2015. – С. 22–41.
- Дутина О. П., Судакова Е. А., Захурнаева Н. Н.* Почвенные альгосинузии лесных сообществ Прибайкалья // Рациональное использование и охрана растительных ресурсов Центральной Сибири. Сб. науч. тр. – Иркутск: Иркутский ун-т, 1991. – С. 39–48.
- Егорова И. Н.* Видовой состав водорослей в ассоциациях с *Rhytidium rugosum* (BRYOPHYTA) в Сохондинском заповеднике (Забайкальский край) // Бот. журн., 2012. – Т. 97, № 8. – С. 1051–1061.
- Егорова И. Н., Коновалов М. С., Патова Е. Н., Сивков М. Д., Степанов А. В.* *Nostoc commune* (CYANOPHYTA / CYANOBACTERIA / CYANOPROKARYOTA) в наземных экосистемах Байкальского региона // Известия Иркутского гос. ун-та. Сер. «Биология. Экология», 2014. – Т. 9. – С. 21–43.
- Егорова И. Н., Коновалов М. С., Шергина О. В., Патова Е. Н., Сивков М. Д.* О некоторых аспектах экологии альгобриофитных сообществ лесных экосистем // Проблемы устойчивого управления лесами Сибири и Дальнего Востока: Материалы всеросс. конф. с междун. участием (г. Хабаровск, 1-3 октября 2014 г.). – Хабаровск: Изд-во ФБУ «ДальНИИЛХ», 2014. – С. 424–427.
- Егорова И. Н., Судакова Е. А.* Эпифитные водоросли Южного Предбайкалья // Новости систематики низших растений. – СПб., 2005. – Т. 38. С. 47–57.
- Егорова И. Н., Шамбуева Г. С.* К экологии и географии *Nostoc commune* (Cyanoprokaryota) // Тезисы докладов III (XI) Междун. ботан. конф. молодых ученых (4–9 октября 2015 г., г. Санкт-Петербург). – СПб.: БИН РАН, 2015. – С. 51.
- Еленкин А. А.* Синезеленые водоросли СССР. Специальная часть. – М.–Л., 1938. – Вып. 1. – 984 с.
- Звягинцев Д. Г., Бабьева И. П., Добровольская Т. Г., Зенова Г. М., Лысак Л. В., Мирчинк Т. Г.* Вертикально-ярусная организация микробных сообществ лесных экосистем // Микробиология, 1993. – Т. 62, В. 1. – С. 5–36.
- Козлов К. А.* Биологическая активность примитивных почв Восточного Саяна // Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей СССР. Тезисы докладов межвузовской конф. (15–19 ноября 1966 г., г. Киров). – Киров: Кировский с.-х. ин-т, 1966. – С. 18–19.
- Кондратьева Н. В.* Визначник прісноводних водоростей Української РСР. I. Синьо-зелені водорості – Cyanophyta. Ч. 2. Клас Гормогонієві – Hormogoniophyceae. – Київ: Наук. думка, 1968. – 524 с.
- Лопатовская О. Г., Максимова Е. Н.* Почвы минеральных источников Байкальской Сибири и их альгологическая характеристика. – Иркутск: Изд-во ИГПУ, 2006. – 92 с.
- Максимова Е. Н., Лопатовская О. Г.* Почвенно-альгологическая характеристика термоминеральных источников долины р. Шумак (Восточный Саян) // Естественные и технические науки, 2004. – №2(11). – С. 148–152.
- Панкратова Е. М.* Роль синезеленых водорослей в обогащении почвы азотом // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Тр. Кировского сельскохозяйственного ин-та, 1972. – С. 98–106.
- Перминова Г. Н., Гутишвили И. С., Китаев Е. В.* Почвенные водоросли фитоценозов Байкальского заповедника // Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР. Сб. науч. тр. – М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1989. – С. 17–26.
- Перминова Г. Н., Кабиров Р. Р., Киприянов В. М.* Водоросли как продуценты тундровых биогеоценозов // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Тр. Коми филиала Академии наук СССР, 1982. – № 49. – С. 81–94.
- Сафонова Т. А.* Синезеленые водоросли (CYANOPROKARYOTA) на каменистых субстратах Прибайкалья // Turczaninowia, 2002. – Т.5. Вып. 1. – С. 68–75.

Судакова Е. А. Водоросли целинных и пахотных дерново-лесных почв правобережной Ангары // Почвы юга Средней Сибири и их использование. – Иркутск, 1970. – С. 60–64.

Судакова Е. А. Альгофлора дерново-подзолистых почв Усть-Илима // Биологические проблемы Севера. Тезисы докладов IX симпозиума. – Сыктывкар, 1981. – Часть 1. – С. 73.

Судакова Е. А. Почвенные водоросли луговых биогеоценозов // Экология лугов западного участка зоны БАМ. – Новосибирск: Наука, 1986. – С. 35–44.

Шушueva М. Г. Почвенные водоросли степных сообществ Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. – Наука: Новосибирск, 1982. – С. 121–129.

Kotárek J. Cyanoprokaryota III. Nostocales, Stigonematales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. – Jena-Stuttgart-Lübeck-Ulm, 2013. – Bd. 19(3). – 1131 p.

Stal L. J. Cyanobacteria: Diversity and Versatility, Clues to Life in Extreme Environments // Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments / J. Seckbach (eds.). – Springer, Dordrecht, 2007. – P. 661–683.