

**Д.А. Давыдов**

**ЦИАНОПРОКАРИОТЫ  
И ИХ РОЛЬ В ПРОЦЕССЕ  
АЗОТФИКСАЦИИ  
В НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ  
МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ**



РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
КОЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР  
ПОЛЯРНО-АЛЬПИЙСКИЙ БОТАНИЧЕСКИЙ  
САД-ИНСТИТУТ ИМ. Н.А. АВРОРИНА

**Д.А. Давыдов**

**ЦИАНОПРОКАРИОТЫ И ИХ РОЛЬ  
В ПРОЦЕССЕ АЗОТФИКСАЦИИ  
В НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ  
МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ**

ГЕОС  
2010

УДК 582.232

ББК

Д

Рецензенты:

*П.Г. Приймак*, кандидат биологических наук

*В.И. Костюк*, доктор биологических наук, профессор

Научный редактор

*Е.Н. Патова*, кандидат биологических наук

**Давыдов Д.А.** Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области. – М.: ГЕОС. 2010. 178 с.

**ISBN**

Впервые определен состав флоры цианопрокариот Мурманской области. Составлен аннотированный список, насчитывающий 229 видов, которые относятся к 65 родам, 19 семействам, 4 порядкам. Таксономический состав флоры в значительной степени сходен с флорами других северных регионов. Впервые для региона изучена динамика азотфиксирующей активности цианопрокариот в сообществах мохообразных. Гетеротрофы в изученных сообществах не играют заметной роли в процессе азотфиксации, поэтому весь фиксированный азот имеет цианопрокариотическую природу. Максимум азотфиксирующей активности приходится на середину вегетационного сезона.

Полученный систематический список цианопрокариот использован для составления общероссийских и региональных кадастров по почвенным водорослям, а также базы данных по Cyanoprocaryota Российской Арктики. Сведения о составе цианопрокариот исследованного региона и их функциональные характеристики могут быть использованы при организации мониторинга за состоянием экосистем Мурманской области в условиях интенсивного антропогенного воздействия.

Для специалистов по альгологии, микробиологии, экологов, ботаников, а также будет полезна для преподавателей и студентов биологических факультетов.

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, гранты № 07-04-00443а, 10-04-01446а.*

*Издание осуществлено при финансовой поддержке РФФИ по проекту № 10-04-07007*

**Davidov D.A.** Cyanoprocaryota and their role in nitrogen fixation in terrestrial ecosystems of Murmansk region. – Moscow: GEOS. 2010. 178 p.

For the first time, structure of Cyanoprocaryota flora in Murmansk region was studied. The checklist which includes 229 species belonging to 65 genera, 19 families, 4 divisions was made. The taxonomical flora structure is significantly similar to flora of other northern regions. For the first time in the region, nitrogen fixing dynamic activity of Cyanoprocaryota in mosses communities was studied. Heterotrophic organisms in studied communities do not play a significant role in nitrogen fixation, therefore, all fixed nitrogen has cyanoprocaryota nature. The maximum of nitrogen fixation activity occurs in the middle of a vegetative season.

The received list of Cyanoprocaryota was used to make all-Russian and regional cadastres on soil algae as well as database on Cyanoprocaryota in Russian Arctic regions. Data on Cyanoprocaryota structure in the investigated region and their functional characteristics can be used in monitoring of Murmansk area ecosystems under intensive anthropogenic influence. The monograph is aimed at experts on algology, microbiology, ecologists, botanists, and will be useful to teachers and students of biological faculties.

© Д.А. Давыдов, 2010  
© ГЕОС, 2010

## ВВЕДЕНИЕ

Цианопрокариоты (Cyanoprokaryota / Cyanophyta / Cyanobacteria) – окисленные фототрофные прокариоты, значительное число видов которых способно к азотфиксации. Возникнув в позднем архее, они внесли огромный вклад в становление и развитие биогеохимических циклов, определив переход к кислородной атмосфере.

Цианопрокариоты широко распространены в арктических и субарктических регионах, участвуют в продукционных и диазотрофных процессах и поэтому занимают особое место в экосистемах. Выступая как первопоселенцы на различных грунтах, почве и каменистых субстратах, лишенных растительности, цианопрокариоты составляют первый этап их биологического освоения. Учитывая, что дефицит азота в высокоширотных регионах является лимитирующим фактором, ограничивающим продукционные процессы, возрастает значение азотфиксирующих организмов, входящих в биогеоценоз. Большинство исследователей полагают, что основная продукция азотистых соединений в арктических и субарктических экосистемах осуществляется цианопрокариотами [Alexander et al., 1978; Granhall, Lid-Torsvik, 1975; Chapin et al., 1991; Lennihan et al., 1994; Liengen, Olsen, 1997].

До настоящего времени, исследования по изучению биоразнообразия Cyanoprokaryota в Арктических и Субарктических регионах, остаются немногочисленными. Наглядной иллюстрацией этого является библиография работ, посвященных инвентаризации видового состава группы. Для некоторых крупных районов российского Крайнего Севера, например, для арх. Земля Франца-Иосифа известно четыре публикации [Borge, 1899, цит. по: Ширшов, 1935; Косинская, 1933; Ширшов, 1935; Новичкова-Иванова, 1963], для арх. Новая Земля – шесть [Wille, 1879; Палибин, 1906; Флеров, 1925; Ширшов, 1935; Дексбах (?), цит. по: Ширшов, 1935; Гецен и др., 1994], для Ямала – три [Кошелева, Новичкова, 1958; Перминова, 1990; Науменко, Семенова, 1996], для Таймыра – четыре [Ермолаев и др., 1971; Дорогостайская, Сдобникова, 1973; Сдобникова, 1986; Перминова, 1990] и т.д. Исключение составляет территория восточноевропейских тундр, которой уделено большое внимание [Патова, 2004]. При относительно слабой изученности арктические



и субарктические экосистемы характеризуются высоким разнообразием цианопрокариот [Патова, Давыдов, 2006; Патова, 2009].

Изучение синезеленых водорослей Мурманской области началось в конце XIX века и наиболее активно продолжалось в период 20-х – 30-х годов XX века. В основном, эти исследования касались пресноводного фитопланктона. В 1960-х годах появляются работы, посвященные почвенным автотрофам. Значительный вклад в познание биоразнообразия цианопрокариот области внесли работы на побережьях Белого и Баренцева морей [Белякова, 1996, 2005; Уланова, 2003] и изучение фитоперифитона рек [Комулайнен и др., 2008]. Всего для территории области до начала наших исследований было известно 193 вида цианопрокариот.

В регионе детально изучена азотфиксирующая активность свободноживущих и симбиотических гетеротрофных микроорганизмов почв [Егоров, 1995], ряд работ [Костяев, 1986; Евдокимова, Мозгова, 1998; Егоров и др., 1999; Давыдов и др., 2003] посвящены роли лишайников в обеспечении экосистем связанными формами азота. Между тем, практически не уделялось внимание азотфиксации у свободноживущих *Cyanoprokaryota*.

В настоящей работе обобщены результаты многолетнего исследования видового состава и распространения цианопрокариот Мурманской области, выявления особенностей систематической и эколого-географической структуры флоры, а также определения роли цианопрокариот в процессах фиксации молекулярного азота в наземных экосистемах.

Приоритетными задачами настоящей монографии были: во-первых, выявление видового состава и распространения цианопрокариот; во-вторых, изучение особенностей систематической структуры, экологии и географии цианопрокариот Мурманской области в сравнении с другими северными территориями. Для характеристики азотфиксирующей активности была дана оценка вклада цианопрокариот в поступление азота в наземные экосистемы по сравнению с гетеротрофными азотфиксирующими микроорганизмами, и изучена сезонная динамика азотфиксации цианопрокариот.

Полученный систематический список цианопрокариот использован для составления базы данных по *Cyanoprokaryota* Российской Арктики ([www.ib.komisc.ru/add/algo](http://www.ib.komisc.ru/add/algo)) и базы данных гербария цианопрокариот ПАБСИ ([www.phpmybotan.ru/cyanokpabg/index.html](http://www.phpmybotan.ru/cyanokpabg/index.html)). Сведения о составе цианопрокариот исследованного региона и их функциональные характеристики могут быть использованы при организации мониторинга за состоянием экосистем Мурманской области в условиях интенсивного антропогенного воздействия, а также при разработке курса лекций по систематике низших растений, микробиологии и экологии.

Я выражаю глубокую благодарность своим коллегам: Н.А. Константиновой за чуткое отношение, постоянную помощь и поддержку при выполнении исследования, а также В.И. Егорову и Р.А. Мироновой за плодотворный совместный труд, без их помощи данная работа не могла бы быть выполнена. Благодарю А.Н. Савченко за помощь в подготовке карты. Искренне благодарю весь коллектив лаборатории флоры и растительности Полярно-альпийского ботанического сада-института (ПАБСИ). Благодарю своих коллег, любезно предоставивших мне свои материалы А.А. Уланову и А.Н. Шарова. Особая благодарность Е.Н. Патовой за большую редакторскую работу над этой книгой и многолетнюю помощь и поддержку. Хочу поблагодарить своих близких и друзей, общение с которыми сказалось на формировании моих научных взглядов.

Научная работа, итогом которой стала настоящая монография, была поддержана грантами РФФИ № 07-04-00443-а, 10-04-01446-а. Выход книги в свет стал возможен благодаря финансовой поддержке гранта РФФИ № 10-04-07007.

# **ГЛАВА 1**

## **ФИЗИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЕ УСЛОВИЯ, ПОЧВЫ И РАСТИТЕЛЬНОСТЬ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ**

### **1.1. Географическое положение**

Мурманская область расположена на северо-западе европейской части России (рис. 1.1.1.). На западе она граничит с Норвегией и Финляндией, на юге с Республикой Карелия, с севера омывается Баренцевым морем (акватория более 1400 тыс. км<sup>2</sup>), с востока и юга – Белым морем (около 90 тыс. км<sup>2</sup>).

В географическом отношении область охватывает Кольский полуостров и материковую часть, граница между которыми субмеридиальна и проходит по р. Коле, оз. Имандра и р. Ниве. Почти вся территория области находится за Полярным кругом в пределах 66°03'–69°57' с. ш. и 28°25'–41°26' в. д.

Максимальная протяженность с севера на юг составляет 400 км, с запада на восток – 580 км, площадь около 144.9 тыс. км<sup>2</sup>.

### **1.2. Физико-географические условия**

#### ***1.2.1. Геологическое и геоморфологическое строение***

Мурманская область является северо-восточным краем Балтийского кристаллического щита. На протяжении геологической истории развития территория отличалась интенсивным проявлением магматической деятельности. Среди интрузивных пород наибольшее распространение получили гранитоиды, особенно на ранних этапах развития, затем комплексы основных и ультраосновных пород и, наконец, уникальные массивы нефелиновых сиенитов [Никонов, Переверзев, 1989]. Четвертичные отложения, перекрывающие коренные породы, представлены песчаными и супесчаными, сильно завалуненными моренами, а на востоке области – суглинками.

Основные крупные элементы морфоструктуры формировались начиная с позднего мезозоя. Четвертичные процессы эрозии, денудации



и аккумуляции сыграли лишь моделирующую роль. В целом регион имеет платообразную поверхность, но территория Мурманской области неоднородна, выделяются две морфоструктуры: западная (более возвышенная, сложно дифференцированная) и восточная (низкая, слабо дифференцированная) [Стрелков, 1973]. Северные районы от западной границы Мурманской области до р. Вороньей занимают холмистые плато с высотами 200–250 м над ур. моря. Выходя к морю, они образуют крутые скалистые берега. Береговая линия на севере полуострова изрезана узкими заливами-фиордами и глубокими ущельями, занятыми реками, текущими с юга на север.

К юго-западу от прибрежного плоскогорья расположена Туломо-Нотозерская впадина (не более 50 м над ур. моря), она является бассейном оз. Нотозеро. В центральной части наблюдаются обширные высотные поднятия, наиболее крупные из которых Хибинские (1248 м над ур. моря) и Ловозерские (1150 м над ур. моря) горы. К западу от них расположены Волчи, Монче, Чуна и Сальные тундры (600–1072 м над ур. моря), на юге – Кандалакшские горы (600 м над ур. моря). Горные массивы отличаются плоскими, выровненными вершинами и обрывистыми склонами.

### ***1.2.2. Гидрологические условия***

В целом Мурманская область характеризуется достаточно сильно развитой гидрографической сетью. В области насчитывается более тысячи различных по величине озер. Главным образом они занимают тектонические впадины. Наиболее крупные – оз. Имандра и оз. Умбозеро.

Хорошо развита и речная сеть. Долины рек связаны с понижениями тектонического происхождения.

Равнинный рельеф многих частей области, особенно на востоке и юго-востоке, обуславливает широкое развитие болот и болотной растительности [Чернов, 1953].

## **1.3. Климат**

Климатические особенности района определяются следующими основными факторами: высокоширотным положением, значительной протяженностью береговой линии арктических морей, влиянием теплого течения Гольфстрим.

Заполярное положение определяет резкие колебания продолжительности дня – от 0 до 24 часов. В летнее время наступает период белых ночей продолжительностью 46–70 суток, а затем и полярного дня (32–72 суток). Зимой от 10 до 45 суток продолжается полярная ночь.

На поступление солнечной радиации влияет не только широта местности, но и расчлененность рельефа, в частности экспозиция и крутизна склонов.

Большое значение для климата имеет наличие горных массивов на западном побережье Скандинавии. Они задерживают воздушные массы, из-за чего по сравнению с соседними скандинавскими странами в Мурманской области наблюдается меньшее количество осадков и более низкая среднегодовая температура.

Зима длительная и снежная (период с устойчивыми морозами длится 8–9 месяцев), но сравнительно теплая, часто с сильными ветрами. Характерной чертой погоды Мурманской области является ее неустойчивость и резкая изменчивость. Частые вторжения теплых воздушных масс с Атлантики вызывают оттепели, а холодный арктический воздух – резкое и затяжное похолодание в любой период.

Короткое (около 2 месяцев), прохладное и влажное лето определяется доминированием атлантических и арктических потоков. Прогретые над континентом воздушные массы вызывают теплую, засушливую погоду.

Центральные и западные части области по сравнению с морскими побережьями характеризуются более континентальным климатом. Зимой температуры понижаются в направлении с севера на юг и с востока на запад. Летом температурный градиент имеет, в общем, противоположное направление. На побережье Баренцева моря среднегодовая температура около  $0^{\circ}\text{C}$ , а в центральных районах  $-2^{\circ}\text{C}$ . В горах летняя температура снижается на  $0.5^{\circ}\text{C}$  на каждые 100 м подъема высоты. Иногда наблюдаются температурные инверсии. Вегетационный период (со среднесуточными температурами воздуха выше  $+5^{\circ}\text{C}$ ) составляет 95–120 дней.

Среднее число дней с осадками в разных частях области колеблется от 150 до 245. Большинство из них выпадает в виде снега. Максимальная высота снежного покрова на равнине в пределах от 45 до 95 см, а в горах до 150 см. Устойчивый снежный покров значительно улучшает температурный режим почвы [Некрасова, 1938]. В среднем за год в равнинных районах северо-западной и юго-восточной частей выпадает 500–600 мм осадков. В более возвышенных районах и в северной части области, примыкающей к побережью Баренцева моря, количество осадков достигает 800 мм, а в горных массивах может превышать 1000–1200 мм. Преобладание воздушных масс морского происхождения зимой и в переходные сезоны, испарение с поверхности многочисленных озер и болот летом и осенью, а также приток влаги с окружающих морей – обуславливают высокую влажность воздуха на протяжении большей части года. Средняя годовая величина относительной влажности возду-



ха в равнинной части достигает 75–80%, а в горных районах – 85–90%. Чуть ниже она на морских побережьях 80–84%.

Следует отметить, что в тундровых и горных районах общие метеорологические характеристики являются фоном, на котором под влиянием нанорельефа создается чрезвычайно большая пестрота метеорологических условий в самом припочвенном слое воздуха и верхних слоях почвы [Романова, 1972]. На микроклиматическую изменчивость в пространстве влияют также водобалансовые особенности горного и тундрового ландшафта, в частности большая неравномерность в залегании снежного покрова вследствие его перераспределения во время зимних метелей, бурное и неравномерное таяние в весенний период [Романова, 1972].

Муссонный характер распределения давления обуславливает в Мурманской области соответствующий ему ветровой режим. Муссонный режим ветра выражен преобладанием южных и юго-западных румбов зимой, северных и северо-западных – летом. Наиболее отчетливо это проявляется на северном побережье.

#### **1.4. Почвенный покров**

В отличие от других заполярных территорий в Мурманской области из-за влияния теплого морского течения многолетняя мерзлота почти отсутствует [Никонов, Переверзев, 1989]. Единым типом минеральных почв Кольской Субарктики являются Al-Fe-гумусовые. По степени выраженности элементарных почвенных процессов элювиальной группы выделяют два подтипа: Al-Fe-гумусовые подзолы и подбуры [Никонов, Переверзев, 1989]. Почвы Мурманской области отличаются повышенным влагосодержанием, а следовательно, и большой теплоемкостью [Яковлев, 1961].

#### **1.5. Растительный покров**

Большая часть территории Мурманской области относится к подзоне северной тайги, примерно 20% занято тундровой зоной. Между ними размещается полоса лесотундры (см. рис. 1.1.1). В пределах таежной зоны расположены крупные горные массивы, растительность которых имеет поясную структуру.

##### ***1.5.1. Равнинные (зональные) тундры***

Тундровая зона занимает полосу в 20–30 км шириной, которая идет с северо-запада на юго-восток вдоль берега Баренцева моря и,

постепенно расширяясь, в средней части достигает 120 км. Далее она вновь сужается и выклинивается на побережье Белого моря западнее с. Тетрино. К типичной тундре Е.Г. Чернов [1953] относит только узкую полосу на крайнем северо-востоке полуострова (от района Семи островов до р. Поной). Остальная часть относится к подзоне южной тундры. В растительности тундровой зоны преобладают кустарничковые, лишайниково-кустарничковые и ерниковые сообщества [Цинзерлинг, 1935; Чернов, 1953; Раменская, 1983]. В кустарничковых тундрах доминируют *Empetrum hermaphroditum*<sup>1</sup>, *Betula nana*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Arctostaphylos uva-ursi*. Нередко к ним примешивается *Phyllodoce caerulea*, *Chamaepericlymenum suecicum*, *Loiseleuria procumbens* и др. При заболачивании появляются *Eriophorum* spp., *Carex rotundata*, *Rubus chamaemorus*, *Ledum palustre* и др. В лишайниково-кустарничковой тундре ярус кустарников образован в основном *Betula nana*, в напочвенном покрове преобладают *Peltigera aphthosa*<sup>2</sup>, *Alectoria nigricans*, *A. ochroleuca*, *Cetraria islandica*, *Cladonia* spp. и др. Более засушливые участки заняты лишайниковыми сообществами с доминированием *Cladonia stellaris*, *Flavocetraria nivalis*.

В ерниковой тундре высота кустарникового яруса может достигать 100–120 см. К составу доминантов здесь могут добавляться ивы (*Salix glauca*, *S. lanata*, *S. phylicifolia* и др.) и злаки. При увеличении увлажнения появляются сфагновые мхи.

### 1.5.2. Лесотундровые редколесья

Лесотундровые редколесья характеризуют зону экотона и располагаются с северо-запада на юго-восток полосой от 20 до 100 км и более шириной. За селом Стрельна они выклиниваются на побережье Белого моря. Редколесья слагаются *Betula pubescens*, *Picea obovata* встречается в виде отдельных деревьев. Под пологом широко распространен *Juniperus sibirica*, также обычна *Betula nana*, лишь изредка встречаются *Salix* spp. и *Sorbus gorodkovii*. На большей части территории подлесок вообще отсутствует. Мозаичный напочвенный покров слагается кустарничково-лишайниковыми и кустарничково-моховыми группировками.

### 1.5.3. Лесная зона

Основные типы леса в Мурманской области – это низкорослые, слабо сомкнутые ельники и сосняки. Общие площади их примерно

---

<sup>1</sup>Названия сосудистых растений приводятся по С.К. Черепанову [1995].

<sup>2</sup>Названия лишайников приводятся по R. Santesson et al. [2004].

равны. Первые сосредоточены, главным образом, на востоке и севере, вторые на западе и юге. Для ельников и сосняков характерна примесь березы (часто до 50%).

Господствующими среди еловых лесов являются ельники-зеленомошники, растущие на средневлажных, богатых почвах. Подлесок чаще отсутствует. Кустарничковый ярус в таком лесу составляют *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre*, *Chamaepericlymenum suecicum* и др. Из трав обычны *Solidago lapponicum*, *Avenella flexuosa*, *Geranium sylvaticum*. Моховой покров сплошной: *Hylocomium splendens*<sup>1</sup>, *Pleurozium schreberi*, *Aulacomnium palustre*, *Barbilophozia hatcheri*<sup>2</sup> и др. При увеличении увлажнения в моховом ярусе преобладают сфагновые мхи, в подлеске появляются ивы.

Распространены также ельники-долгомошники и ельники травяные. Последний тип отличается богатством и разнообразием разнотравья: *Geranium sylvaticum*, *Cirsium heterophyllum*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Solidago lapponicum*, *Trollius europaeus*, *Athyrium distentifolium*, *Potentilla erecta* и др.

Изредка встречаются ельники-беломошники, напочвенный покров которых близок соответствующему ярусу лишайниковых сосняков.

Сосновые леса чаще всего представлены сосняками-лишайниковыми. Они развиваются на сухих бедных подзолах [Раменская, 1983]. В этих лесах хорошо развит кустарничковый ярус (*Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Empetrum hermaphroditum*, иногда *Calluna vulgaris* и некоторые другие). Напочвенный покров обычно сомкнут, здесь доминируют *Cetraria islandica*, *Cladonia stellaris*, *C. bellidiflora*, *C. coccifera*, *C. crispata*, *C. gracilis*, *C. rangiferina*, *C. deformis*, *Stereocaulon paschale* и др. На окраинах болот произрастают сфагновые сосняки с *Eriophorum vaginatum*, *Baeothryon cespitosum*, *Carex globularis*, *Polytrichum commune*. Сосняки-зеленомошники имеют ограниченное распространение. По долинам рек могут встречаться березово-вейниковые леса и березово-осоково-вейниковые.

#### 1.5.4. Болота

Болотами занято около 40% площади Мурманской области. По территории они распространены неравномерно. Наиболее часто болота встречаются на юго-востоке области. Подавляющее большинство болотных массивов является комплексными. Характерная растительность: *Carex* spp., *Equisetum* spp., *Calliergon stramineum*, *Warnstorfia*

<sup>1</sup>Названия листостебельных мхов приводятся по М.С. Игнатову, О.А. Афониной [1992].

<sup>2</sup>Названия печеночных мхов приводятся по Н.А. Константиновой с соавт. [1992].

*exannulata*, *Paludella squarrosa*, *Philonotis fontana*, *Sphagnum* spp. Значительное распространение имеют кустарничково-сфагновые болота (с доминированием *Empetrum hermaphroditum*, *Rubus chamaemorus*, *Vaccinium myrtillus*, *V. uliginosum*, *Ledum palustre*, *Andromeda polifolia*, *Carex* spp., *Eriophorum* spp. и др.).

### 1.5.5. Луговая растительность

В области луговая растительность занимает ничтожные площади, встречаясь по руслам рек, иногда образуя пятачки в тундровой зоне. Чаше они бывают вейниковыми, разнотравными, мятликовыми, злаково-разнотравными, овсянницевыми. По морскому побережью встречаются приморские и маршевые луга, на которых доминируют *Plantago maritima*, *Agrostis straminea*, *Mertensia maritima*, *Salicornia europaea* и др. Дюнные пески на побережье Белого моря заняты *Leymus arenarius*, *Festuca arenaria*.

### 1.5.6. Растительность горных территорий

Горные районы (Хибины, Ловозерские горы, Кандалакшские горы, Сальные тундры, Монче тундра и пр.) характеризуются выраженной поясной сменой растительности. Подножия занимает **горно-лесной пояс**, чаще всего он образован различными типами елового леса, реже встречаются сосняки. Отдельные участки в пределах горно-лесного пояса представлены осинниками. Состав растительности под пологом сходен с соответствующими лесами равнин.

С поднятием до 300–400 м над ур. моря горно-лесной пояс сменяется **поясом березовых криволесий**. В зависимости от экспозиции и положения (внутри горной территории или на периферии) пояс криволесий может отсутствовать.

Напочвенный покров сформирован кустарничково-моховыми и травяно-моховыми сообществами.

**Пояс горных тундр** занимает верхние (от 450 до 1000 м над ур. моря) части склонов всех экспозиций и платообразные вершины гор. Здесь участки с хорошо развитой растительностью прерываются каменистыми осыпями и россыпями, выходами горных пород, занимающими значительные пространства. С высотой степень разреженности растительного покрова возрастает.

На границе с поясом березового криволесья, по понижениям с умеренным увлажнением и достаточным зимним снеговым покровом встречаются фрагменты ерниковых тундр. Они образованы кустарничковыми и лишайниковыми ерниками. Основу таких ценозов со-

ставляет *Betula nana*, иногда с примесью ив (*Salix glauca*, *S. lanata*, *S. reticulata* и др.). В состав доминантов здесь также входят *Vaccinium myrtillus*, лишайники: *Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *Stereocaulon paschale*, *Peltigera aphthosa*, *Cetraria islandica* и др.

Часто встречаются ерники кустарничково-моховые, в нижних ярусах которых доминируют *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*, стелющиеся *Salix reticulata*, *S. polaris*. В хорошо развитом напочвенном покрове преобладают печоночники *Barbilophozia hatcheri*, *Orthocaulis floerkei*, *O. kunzeanus*, *Ptilidium ciliare* и мхи *Aulacomnium turgidum*, *Hylocomium splendens*, *Racomitrium lanuginosum* и др.

Кустарничковые тундры располагаются на выпуклых участках склонов, обдуваемых в зимнее время ветрами и потому малоснежных, и отличаются большой сухостью почвы и недоразвитием мохового покрова.

Мохово-кустарничковые группировки занимают более влажные местообитания. Для них характерно почти постоянное присутствие *Betula nana* [Домбровская, 1970]. Кустарнички (*Arctous alpina*, *Empetrum hermaphroditum*, *Phyllodoce caerulea* и др.) образуют не вполне сомкнутый ярус. Из мхов доминируют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, встречаются также различные виды рода *Dicranum*, *Aulacomnium turgidum*, *Ptilidium ciliare*. Обычна примесь лишайников *Cetraria islandica*, *Flavocetraria nivalis*, *Cladonia stellaris*, *C. arbuscula*, *Peltigera didactyla* и др.

В более сухих местообитаниях формируются кустарничково-лишайниковые тундры. Из кустарничков здесь обычны *Empetrum hermaphroditum*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, *Phyllodoce caerulea*. Кустарнички вкраплены в лишайниковый ярус (*Cladonia arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. stellaris*, *Flavocetraria cucullata*, *F. nivalis* и др.) и почти не возвышаются над ним. Моховой покров развит слабо.

Собственно лишайниковая тундра отличается от кустарничково-лишайниковой только более слабым развитием кустарничков, располагается выше по склону и представляет собой переход к каменистым тундрам.

Наиболее влажные участки лишайниковой тундры заняты стереокаулоновой ассоциацией, с доминированием *Stereocaulon paschale*, в более сухих преобладают *Cladonia stellaris*, *C. arbuscula*, *C. rangiferina*, *C. gracilis*, *Peltigera canina*, *P. rufescens*, *P. malacea*. Самые сухие местообитания занимают *Flavocetraria nivalis*, *F. cucullata*, *Cetraria islandica*, *C. ericetorum*, *Alectoria ochroleuca*, *A. nigricans* и др.

Слабовогнутые участки склонов с несколько повышенным увлажнением заняты различными вариантами моховых тундр, в основном это собственно моховые и травяно-моховые тундры.

Собственно моховые тундры отличаются большой пестротой растительности, разнообразием группировок и видов. Наиболее обычны *Salix glauca*, *S. myrsinites*, *S. polaris*, *Vaccinium vitis-idaea*. Среди мхов преобладают *Hylocomium splendens* и виды рода *Dicranum* (*D. congestum*, *D. spadiceum*). Часто встречается *Aulacomnium palustre*. Печеночники (*Barbilophozia hatcheri*, *Cephalozia* spp., *Lophozia* spp., *Orthocaulis floerkei*, *O. kunzeanus*, *Sphenolobus minutus*, *Tritomaria quinquedentata*) приурочены к микропонижениям и основаниям кочек, образованных камнями, а также рассеяны в куртинах мхов. Лишайники встречаются единично [Мохообразные и сосудистые..., 2001].

Травяно-моховые тундры имеют малое распространение. Из трав в них представлены *Carex bigelowii*, *Lusula spicata*, *Oxytropis sordida*, *Pedicularis lapponica*, ярус мхов близок к аналогичному ярусу собственно моховой тундры.

Отдельно можно выделить растительность, приуроченную к хорошо увлажненным местообитаниям. Состав и структура данных сообществ зависят от степени увлажнения, характера грунтов, экспозиции склона.

Сообщества, расположенные в местах с поздно тающим снегом, отличаются доминированием мохообразных *Gymnomitrium apiculatum*, *Kiaeria starkei*, *Racomitrium sudeticum*, *Marsupella* spp., *Oligotrichum hercynicum*, *Pleurocladula albescens*, *Pohlia drummondii*, *Polytrichastrum alpinum*. Эти виды произрастают в условиях короткого вегетационного сезона и приспособлены к сезонному увлажнению [Мохообразные и сосудистые..., 2001].

Местообитания вдоль ручьев или с достаточным проточным увлажнением занимают луговины и ивняки (главным образом из *Salix lanata*, *S. glauca*, *S. reticulata*). В нижней и средней части пояса влажные участки заняты разнотравными луговинами с господством в верхнем ярусе лесных видов (*Geranium sylvaticum*, *Trollius europaeus*). Моховой покров разрежен и чаще всего образован *Brachythecium* spp., *Bryum pseudotriquetrum*, *Polytrichum juniperinum*.

На мезо- и эвтрофных субстратах в составе ценозов появляется *Bartsia alpina*, *Carex bigelowii*, *Potentilla crantzii*, *Veronica alpina*, *Antoxanthum alpinum*. Из мохообразных наиболее обычны здесь печеночники *Barbilophozia hatcheri*, *Cephalozia* spp., *Lophozia* spp., *Orthocaulis floerkei*, *Pleurocladula albescens*, *Sphenolobus minutus*, *Tritomaria quinquedentata* и мхи *Bryum elegans*, *Hylocomium splendens*, *Dicranum scoparium*, *Polytrichastrum alpinum*, *Rhizomnium pseudopunctatum*.

Более сухие местообитания могут заселять *Vaccinium myrtillus*, *Solidago lapponica*, определяющие общий облик сообщества.

На платообразных вершинах гор (Хибины, Ловозерские горы, Чуна-и Мончетундра) располагаются высокогорные пустыни.



Они представляют собой покрытую каменистыми глыбами и россыпями коренных пород лишайниковую пустошь.

Здесь в напочвенном покрове доминируют *Flavocetraria nivalis*, *Cetraria ericetorium*, *Alectoria nigricans*, *Cladonia gracilis* [Домбровская, 1970]. Отдельные куртинки *Juncus trifidus*, *Vaccinium vitis-idaea*, мелкие дерновинки мхов (*Polytrichum* spp., *Racomitrium* spp.) встречаются небольшими фрагментами растительных сообществ или в виде отдельных растений между обломками камней на пятнах щебня с мелкоземом. Здесь же можно обнаружить небольшие коврики мельчайших видов печоночников (*Cephaloziella arctica*, *Gymnomitrium* spp., *Marsupella brevissima*, *M. condensata* и др.).

Глыбы покрыты накипными лишайниками из родов *Aspicilia*, *Lecidea*, *Pertusaria*, *Rhizocarpon*, а также некоторыми кустистыми (*Stereocaulon saxatile*, *S. vesuvianum*, *Pseudephebe pubescens*) и листоватыми (*Umbilicaria* spp.), мелкими дерновинками мхов (*Andreaea rupestris*, *Racomitrium microcarpon*) и печоночников (*Gymnomitrium* spp., *Tetralophozia setiformis*) [Мохообразные и сосудистые..., 2001].

## ГЛАВА 2

# ИСТОРИЯ ИЗУЧЕНИЯ ВИДОВОГО СОСТАВА ЦИАНОПРОКАРИОТ И ПРОЦЕССОВ АЗОТФИКСАЦИИ В ЭКОСИСТЕМАХ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

### 2.1. История изучения видового состава цианопрокариот в Мурманской области

Изучение синезеленых водорослей Мурманской области началось в конце XIX века. F. Elfing в 1895 г. (цит. по: [Еленкин, 1938, 1949]) публикует работу, в которой приводит результаты своих исследований на баренцевоморском побережье в районах губ: Вайда-губа (п-ов Рыбачий), Дроздовка (село Варзино), на мысе Орлов-Терский Тонкий; по берегу Белого моря: в устьях рек Каменка, Чаваньга, Варзуга, а также в центральной части области: оз. Имандра, р. Тулома, Хибины (см. рис. 1.1.1.). Автор приводит 10 видов нитчатых цианопрокариот.

Один из основателей российской школы, изучающей синезеленые водоросли, А.А. Еленкин [1906] по результатам полевых изысканий 1905–1906 года в районе современного г. Полярный приводит два вида цианопрокариот (*Stigonema informe*<sup>1</sup>, *Rivularia atra* Roth ex Born. et Flah.<sup>2</sup>).

В тот же период изучением реликтового оз. Могильного, расположенного на о. Кильдин, занимался Б.Л. Исаченко (1906; цит. по: [Косинская, 1948]). Им обнаружена *Spirulina subsalsa*, затем приводимая из того же местообитания М. Möbius (1907; цит. по: [Косинская, 1948]) и К.М. Дерюгиным (1925; цит. по: [Косинская, 1948]). Последний указывает для оз. Могильного также *Lyngbya confervoides* Ag. ex Gom<sup>2</sup>.

В. Арнольди и М. Алексеенко [1914] обследовали фитопланктон рек Кола, Нива и озер Пулозеро и Имандра. В их работе приводится 6 видов Cyanophyta.

---

<sup>1</sup>Авторы таксонов приведены в аннотированном списке.

<sup>2</sup>Вид найден на морском побережье, экологически приурочен к морской воде, поэтому исключен из приводимого ниже аннотированного списка и анализа.

Период 20-х – 30-х годов XX характеризуется самыми активными альгологическими изысканиями в Мурманской области. А.Д. Зинова в 1927 г., обследуя Мурманское побережье, обнаружила два вида, относящихся к цианопрокариотам: *Calothrix scopulorum* (Web. et Mohe) Ag. ex Born. et Flah.<sup>1</sup>, *Calothrix pulvinata* (Mert.) Ag. ex Born. et Flah<sup>2</sup>. В 1933 г. А.Д. Зинова и А.А. Нагель исследовали озера Мончетундры и Волчьих тундр [Зинова, Нагель, 1935].

Изучавший растительность Кольского Севера Ю.Д. Цинзерлинг [1929] во время экспедиционных работ занимался и сбором водорослей, так на побережье оз. Имандра в болотах им собраны *Stigonema ocellatum*, *Woronichinia naegelianiana*, *Petalonema alatum*.

П.П. Ширишов [1933] на основании обследования бассейна р. Туломы приводит 13 планктонных и перифитонных видов. Им найдены такие довольно редкие представители, как *Chamaesiphon confervicolus*, *C. minutus*, *Nostoc kihlmanii*, *N. verrucosum*.

Е.К. Косинская [1934] работала в центральной и юго-восточной части полуострова. Ею изучено беломорское побережье, озера Масловские, Ондомозеро, Верхне-Поляцкое, Чапомское и реки: Стрельна, Чаваньга, Пурнач, Югина, Шумилова. Сборы фитопланктона в этих водоемах содержали 34 вида цианопрокариот.

Ю.Д. Цинзерлинг и Е.К. Косинская [1935] в результате работы Естественно-географического отряда Кольской экспедиции АН 1928 года обследовали северо-восточную часть полуострова. В результате изучения были выявлены 17 видов цианопрокариот. Большая часть из них обитала в небольших пресных озерах и реках, но указываются и ряд амфибиальных видов (*Anabaena cylindrica*, *Trichormus catenula*, *Chroococcus turgidus*, *Cylindrospermum minutissimum*, *Merismopedia glauca*, *M. elegans*, *M. tenuissima*, *Stigonema mamillosum*), найденных в лужах и болотах.

Н.Н. Воронихин [1935] публикует состав водорослей в оз. Имандра и оз. Нотозеро (с 1962 г. озеро вошло в состав Верхнетуломского водохранилища), содержащий и 29 видов цианопрокариот. В этот список вошли как планктонные, так и бентосные формы. Годом позже у него же выходит статья по водорослям Хибин [Воронихин, 1936]. В ней приводится 10 видов цианопрокариот. Сборы производились в озерах (оз. Малый Вудъявр, оз. Большой Вудъявр), в мелких реках центральной части массива и в наземных местообитаниях. Исследование водорослей р. Нива произведено А.А. Коршиковым [1941], им обнаружено шесть видов цианопрокариот.

---

<sup>1</sup>Вид найден на морском побережье, экологически приурочен к морской воде, поэтому исключен из приводимого ниже аннотированного списка и анализа.

После значительного перерыва исследования, касающиеся цианопрокариот, приобретают качественно иной характер. Этот этап характеризуется микробиологическими методами работы, а основным объектом выступают микроорганизмы почвы.

Исследования микрофлоры примитивных почв горно-тундрового и горно-лесного поясов Хибинских гор проводит Б.В. Громов [1956] на территории Полярно-альпийского ботанического сада-института (ПАБСИ). Методом проращивания почвенного мелкозема и предельных разведений автором получены данные по количеству почвенной альгофлоры. Синезеленые водоросли в посевах развивались редко, возможно это объясняет тот факт, что в статье приводится лишь один не установленный вид цианей – *Tolypothrix* sp.

Микробиологические исследования М.Б. Ройзина [1960] касаются и группы цианопрокариот. Эта работа также посвящена количественному учету почвенных автотрофов, показано, что первое место по числу организмов, развивающихся на камнях и скалах в верхнем ярусе горно-тундрового пояса Хибин, занимают водоросли (зеленые и синезеленые). Их численность достигает 1–10 тыс. особей в 1 г. К сожалению, автором приводится лишь один вид (*Synechocystis aquatilis*), обнаруженный в элювиальном мелкоземе на горе Вудъяврчорр.

Позднее Э.А. Штиной и М.Б. Ройзиным [1966] были проведены исследования видового состава и численности водорослей в подзолистых почвах Хибин и их предгорий. Пробы отбирались авторами на территории ПАБСИ и около г. Апатиты. С применением культуральных методов удалось обнаружить 28 видов цианопрокариот, из них только 9 в целинных почвах, большинство же видов приводятся для окультуренных почв. Доминирующими в их исследованиях были: *Nostoc linckia*, *N. punctiforme*. За исключением *Leptolyngbya nostocorum* в целинных почвах отсутствовали виды порядка *Oscillatoriales* – типичные представители пионерных стадий зарастания голых грунтов.

В окультуренных почвах видовое разнообразие было гораздо выше: из 28 видов лишь 3 не были обнаружены (*Chroococcus minutus*, *Nostoc commune*, *Stigonema minutum*). В противоположность целинным почвам большинство видов (14) относится к осцилляториевым.

М.В. Петровской [1966] на некоторых участках плеса Большая Имандра (оз. Имандра) было отмечено массовое развитие некоторых представителей рода *Anabaena*, а на участках Йокостровской Имандры «цветение», которое вызывали *Anabaena* spp., *Anabaenopsis* spp.

В 1975 г. В.Н. Никулина приводит для двух озер (Зеленецкое и Акулькино) баренцевоморского побережья сведения о 31 виде цианопрокариот – обитателей планктона и частично бентоса.

По результатам исследований оз. Имандра в 1983–1985 гг. [Моисеенко, Яковлев, 1990] выявлено обильное развитие синезеленых водорослей (*Aphanizomenon flos-aquae*, *Leptolyngbya foveolarum*, *Planctothrix agardhii*) во второй половине летнего сезона. Позднее А.Н. Шаров [2000, 2002], изучая воздействие аэротехногенного загрязнения на фитопланктон в Мурманской области, обнаружил 27 видов цианопрокариот.

Сведения о 107 видах синезеленых водорослей, обитающих в приливно-отливной зоне и внутренних водоемах островов Ряжков и Телячий (Кандалакшский заповедник, Белое море), приводятся в статье Р.Н. Беляковой [1996].

В водоемах переменной соленостью на Мурманском побережье Баренцева моря А.А. Улановой [2003] обнаружено 22 вида цианопрокариот. Собственные и литературные данные по цианопрокариотам Восточного Мурмана обобщены Р.Н. Беляковой [2005].

Долголетние и планомерные исследования фитоперифитона рек проведены С.Ф. Комулайненом с коллегами. Видовой состав цианопрокариот в этих водоемах содержит 39 видов [Комулайнен и др., 2008].

Всего для территории Мурманской области до начала наших исследований было известно 193 вида цианопрокариот.

## **2.2. История изучения процессов азотфиксации в экосистемах Мурманской области**

Первой работой, посвященной азотфиксации почвенными водорослями, является статья В. Frank (1889, цит. по: [Голлербах, Штина, 1969]). К. Drewes (1928, цит. по: [Голлербах, Штина, 1969]), а позднее F.E. Allison и H.J. Morris (1930, 1932, цит. по: [Голлербах, Штина, 1969]) приводят доказательства (с использованием метода чистых культур) способности *Cyanoprokaryota* фиксировать атмосферный азот. Важным шагом в изучении цианопрокариотической азотфиксации явилось открытие способности нитрогеназы восстанавливать ацетилен до этилена [Schöllhorn, Burris, 1966] и разработка чувствительного метода ацетиленовой редукции [Stewart et al., 1968]. Использование этого метода позволило доказать способность гетероцист фиксировать азот [Stewart et al., 1968; Wolk et al., 1974]. Позже было установлено, что и безгетероцистные формы способны к фиксации азота в анаэробных условиях, а некоторые из них и в аэробных [Rippka et al., 1971; Калининская и др., 1981; Bergman et al., 1997]. По нашим подсчетам к азотфиксаторам можно отнести 1110 видов цианопрокариот<sup>1</sup>.

<sup>1</sup>Данные получены путем подсчета числа гетероцистных видов мировой флоры и безгетероцистных азотфиксаторов по литературным данным [Rippka et al., 1971; Панкратова, 1980; Калининская и др., 1981; Bergman et al., 1997].

В арктических и субарктических регионах, включая и Фенноскандию, основными азотфиксаторами являются цианопрокариоты [Alexander, 1974]. Они образуют корочки на голых субстратах, входят в состав цианобионтных лишайников, образуют ассоциации с мохообразными (выступая как эпифитами, так и эндофитами).

Роль гетеротрофных азотфиксаторов в высокоширотных экосистемах, как считают некоторые авторы [Jordan et al., 1978], незначительна, хотя в некоторых участках они являются доминантами [Stutz, Bliss, 1975].

Азотфиксирующая активность свободноживущих и симбиотических гетеротрофных микроорганизмов целинных и окультуренных почв на территории Мурманской области всесторонне изучена [Егоров, 1995].

Среди свободноживущих диазотрофов в северной части Мурманской области доминируют анаэробные маслянокислые бактерии (*Clostridium* spp.), в центральной и южной частях – факультативные анаэробы. Численность несимбиотических азотфиксаторов в целинной почве может достигать 208 тыс. на 1 г. В ризосфере злаков количество анаэробных азотавтотрофов возрастает до миллионов – десятков миллионов клеток в 1 г почвы. Обычно анаэробные диазотрофы составляют незначительную часть почвенной микрофлоры. Их численность возрастает, когда в почве исчерпываются запасы доступных форм связанного азота. Количество олигонитрофильных азотфиксаторов в разных типах почв варьирует от 60 до 600 тыс. клеток на 1 г. Аэробные диазотрофы типа *Azotobacter*, так же как энтеробактерии и водородоокисляющие бактерии в условиях Мурманской области не играют заметной роли в процессе азотфиксации.

Интенсивность азотфиксации почв верхнего подпояса горно-тундрового пояса Хибин составила в среднем 5.5 мкг N/kg за сутки в анаэробных и 22 мкг N/kg за сутки в аэробных условиях. В почвах лесной зоны она была в 2–4 раза выше.

Симбиотическая азотфиксация клубеньковыми микроорганизмами гороха, измеренная методом ацетиленовой редукции, в неудобренной почве составила в среднем  $1.42 \pm 0.31$   $C_2H_4$  мкмоль в час на растение в чистом посеве, и  $2.44 \pm 0.34$  мкмоль в час на растение – в посеве с овсом, что составляет 15 и 8 мг азота в сутки на га соответственно [Егоров, 1995].

Ряд работ [Костяев, 1986; Евдокимова, Мозгова, 1998; Егоров и др., 1999; Давыдов и др., 2003] посвящен роли лишайников в обеспечении экосистем связанными формами азота. Азотфиксация у различных видов лишайников невысока и не превышает 0.02 мкг N/(мг в сут.). При повышении влажности талломов до 100% она возрастает до 4.2 мкг N/(мг в сут.) [Костяев, 1986].



В течение 1970-х годов вышло значительное число работ, посвященных диазотрофии в сообществах мохообразных в арктических и субарктических (преимущественно болотных) экосистемах [Alexander, Schell, 1973; Granhall, Selander, 1973; Basilier et al., 1978; Jordan et al., 1978 и др.]. Большинство исследователей выделяют ассоциации *Sphagnum* spp. и азотфиксирующих цианопрокариот, которые растут на поверхности мхов или эндофитно в гиалиновых клетках. Позднее были проведены исследования в канадском секторе Арктики [Lennihan et al., 1989, 1994] и на арх. Шпицберген [Liengen, Olsen, 1997; Liengen, 1999; Solheim et al., 2002; Zielke et al., 2005] выяснено, что роль цианопрокариот как диазотрофов чрезвычайно значительна.

На территории российской Арктики детально изучена азотфиксирующая активность в Большеземельской тундре. Прослежено распространение и вклад цианобионтных лишайников в обеспечение экосистем азотом [Костяев, Маковкина, 1990; Getsen et al., 1997], особенности их азотного обмена [Овсова, Грунина, 1993]. Дана количественная оценка цианопрокариотической азотфиксации [Гецен, Костяев, 1982; Грунина, Гецен, 1984; Гецен, 1985; Getsen et al., 1997; Patova, Sivkov, 2001]. В поверхностном слое почвы азотфиксация составила 2–7 мкг N на 1 м<sup>2</sup> в сутки. Интенсивность азотфиксации в присутствии мха с водорослями варьировала от 0.11 до 2.6 мг N на м<sup>2</sup> в сутки [Костяев, 1986].

Работ, посвященных данному феномену в более южных районах немного [Basilier, 1979]. Крайне ограничены исследования по активности цианопрокариот в естественных условиях. Установлено, что в шведской части тундры в присутствии *Sphagnum* spp. и *Drepanocladus* spp., окруженных свободноживущими водорослями из родов *Calothrix*, *Hapalosiphon*, *Nostoc*, *Scytonema*, при температуре 7° C азотфиксация составила 1.33 мг N на м<sup>2</sup> в сутки, а во мхах с эпифитными цианопрокариотами она достигала 29.4 мг N на м<sup>2</sup> в сутки [Granhall, Selander, 1973].

Азотфиксирующая активность цианопрокариот в Мурманской области ранее не изучалась. Наши исследования имеют приоритетный характер и дополняют представления о роли этой группы организмов в обеспечении экосистем связанными формами азота.

## **ГЛАВА 3**

### **МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ**

#### **3.1. Методы исследования видового состава цианопрокариот**

В работе применялся традиционный маршрутный метод сбора образцов. Пробы отбирались в 2002–2005 гг. в вегетационные периоды с июня по сентябрь в наземных местообитаниях. Районы работ приведены на рис. 1.1.1. При сборе материала мы старались охватить все возможные типы растительных сообществ и местообитаний. Помимо обрастаний различных субстратов большое внимание было уделено сбору мохообразных и их дальнейшему обследованию на предмет цианопрокариот – эпифитов. Образцы водорослевых обрастаний по возможности отбирали вместе с субстратом, помещали в бумажные пакеты из крафта и высушивали для дальнейшего хранения, если непосредственное определение было невозможно. Изучение численности и видового состава цианопрокариот азотфиксаторов осуществлялось в 2004 г. Отбор и посевы почвенных и растительных образцов осуществлялись в следующие сроки: I посев – 17.06.04–18.06.04; II посев – 6.07.04–8.07.04; III посев – 28.07.04; IV посев – 18.08.04. Почву отбирали почвенным буриком на глубину верхнего горизонта, растения мохообразных отбирались на всю высоту куртины.

Для выявления азотфиксирующих видов также использовался метод посева на питательные среды по Голлербаху но без азотнокислого натрия [Сэги, 1983]. Перед посевом 1 г образца (почвы или мохообразных) с добавлением небольшого количества стерильной дистиллированной воды диспергировали (растирали) в течение 5 минут в фарфоровой чашке, чтобы разбить колонии микроорганизмов и отделить их от субстрата. Посев производился методом предельных разведений в трехкратной повторности.

После посева пробирки культивировали в течение 30 суток (2000 лк, комнатная температура 20–22° С). Через 30 дней выращивания отмечалось наличие или отсутствие в пробирках образовавшихся колоний цианопрокариот (в том числе с использованием индуцирован-

ного свечения хлорофилла в ультрафиолете). В образцах, показавших наличие колоний, путем микрофотоирования исследовался качественный состав.

Идентификация обнаруженных микроорганизмов осуществлялась на световом микроскопе Carl Zeiss «Axioplan 2 imaging» с встроенной цифровой фотокамерой 3CCD и с прилагающейся компьютерной программой AxioVision 3.1. для анализа изображений. Для определения использованы отечественные [Голлербах и др., 1953] и зарубежные [Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005] определители.

Также в лаборатории ПАБСИ определялось содержание в образцах общего азота по Кьельдалю, влажность, pH и содержание нитратного азота – стандартными методами [Аринушкина, 1960].

### 3.2. Определение азотфиксирующей активности

Для определения азотфиксирующей активности использовался метод ацетиленовой редукции [Stewart et al., 1968]. Для осуществления реакции восстановления азота до аммиака необходимо шесть электронов, а для восстановления ацетилена до этилена два электрона, поэтому конверсионный фактор, принятый для пересчета скорости восстановления ацетилена на скорость восстановления молекулярного азота, теоретически близок к трем [Hardy et al., 1973; Stewart, 1973]. Однако было показано [Hardy et al., 1973; Peterson, Burris, 1976; Панкратова, 1980; Millbank, 1982; Montoya et al., 1996; Liengen, 1999], что в зависимости от экологических условий и физиологического состояния организмов он может варьировать от 2 до 25 [Панкратова, 1980], а в наземных местообитаниях даже от 0.56 [Millbank, 1982]. Это объясняется тем, что восстановление азота до аммиака значительно меньше подвержено влиянию кислорода, чем восстановление ацетилена. Так как ацетилен ингибирует выделение водорода, то происходит снижение связывания водородом кислорода. В анаэробных условиях значение конверсионного фактора равны 6.1–7.9 [Ohmory, Nattori, 1979a]. Уровень выше 4 может быть обусловлен и лучшей растворимостью ацетилена в воде, что делает его более доступным нитрогеназе, чем азот [Fritz-Sheridan, 1998]. Коэффициент ниже 3 объясняется ингибированием микробного роста ацетиленом, повышенной чувствительностью к кислороду или адсорбцией ацетилена коллоидами [Knowles, 1981]. В условиях, наиболее близких к району наших исследований (арх. Шпицберген), было показано [Liengen, 1999], что конверсионный фактор у колоний *Nostoc commune* варьирует от 0.11 до 0.48. Для точного определения скорости азотфиксации необходимо в каждом конкретном случае измерять конверсионный фактор, что практически

ки невозможно. Это безусловно влияет на полученные результаты и делает условными сравнения уровней азотфиксирующей активности с опубликованными в литературе. Особо стоит отметить попытку развития направления, которое, возможно, позволит проводить постоянный поточный мониторинг нитрогеназной активности. Эта система позволит проводить любое измерение этилена с помощью газовой хроматографии или лазерного детектора с различной величиной чувствительности [Stal, 2001].

Важным моментом при работе с ацетиленовым методом является выбор продолжительности экспозиции, так как ацетилен подавляет восстановление азота (а все электроны направляются исключительно к ацетилену) и может привести к азотному голоданию [Ohmory, Natori, 1979b] (это возможно только при отсутствии минерального азота в среде, чего чаще всего не наблюдается). При наличии в воздухе 10% ацетилена восстановление азота полностью тормозится и протекает только этиленообразование [Умаров, 1986]. Кроме того, при длительных экспозициях непропорционально возрастает скорость восстановления ацетилена, что может привести к переоценке размеров истинной азотфиксации [David, Fay, 1977]. Однако в полевых условиях короткие экспозиции часто бывают недостаточными, особенно при работе с организмами, выделяющими значительную слизь [Костяев, 1986].

В нашей работе использовался ацетиленовый метод определения азотфиксирующей активности. Поле инкубации с ацетиленом в газовой пробе определяли количество восстановленного этилена. Разделение газовой смеси осуществлялось в металлических колонках, заполненных адсорбентом – силикагелем АСК. Анализы проводили на газовом хроматографе ЛХМ-80 с пламенно-ионизационным детектором. Параметры хроматографирования: расход газа-носителя (азот) – 60 мл/мин, водорода – 80 л/мин, сжатого воздуха – 400 мл/мин; температура колонки – 100° С, испарителя – 125° С; время удерживания этилена – 25 с., ацетилена – 45 с.

Образцы во всех случаях помещали в пенициллиновые склянки и закрывали резиновыми пробками, для обеспечения герметичности пробку фиксировали к горлу склянки металлическим пробкодержателем. К воздуху в склянке медицинским шприцем через пробку вводили 1 см<sup>3</sup> ацетилена. После инкубации газовую пробу (1 см<sup>3</sup>) также шприцем вносили в пробоприемник хроматографа.

При определении азотфиксирующей активности в природных условиях (*in situ*) отбирали образцы мохообразных (куртинка около 1 см<sup>2</sup> на всю высоту очеса) и помещали в пенициллиновые склянки. Из-под образца одновременно брали пробы почвы с глубины 2–5 см, так как с большей глубиной происходит резкое уменьшение количества циа-

нопрокариот [Голлербах, Штина, 1969]. Образцы мохообразных инкубировались на месте сбора 24 часа. После этого образцы либо сразу анализировали на хроматографе, либо, если непосредственный анализ был невозможен, в склянку добавляли 2 мл реактива Неслера, чтобы остановить нитрогеназную реакцию.

Чтобы исключить неспецифическую продукцию этилена растительными образцами, в качестве контроля использовали склянки, в которые помещались куртинки мхов, но не добавлялся ацетилен. Другим контролем являлись пустые склянки, без мохообразных, в которые добавляли ацетилен.

При определении способности к азотфиксации культур микроорганизмов, выращенную культуру переносили в склянки, добавляли ацетилен и инкубировали в тех же условиях, что и при культивации в течение 24 часов.

### **3.3. Исследование сезонной динамики видового состава цианопрокариот, ассоциированных с мохообразными, их азотфиксирующей активности**

В различных местообитаниях в предгорных и горных районах Хибин исследовалась сезонная динамика видового состава цианопрокариот, ассоциированных с мохообразными. Одновременно изучалась азотфиксирующая активность *Cyanoprokaryota*. Сделана попытка выявить взаимосвязь изменения видового состава и уровня азотфиксации с некоторыми экологическими факторами. В синузиях мохообразных в различных фитоценозах были заложены 20 стационарных площадок (табл. 3.3.1).

Первичный выбор площадок в 2002–2003 гг. обусловливался азотфиксирующей активностью образцов и наличием в них цианопрокариот. Для выявления присутствия цианей проводилось микроскопирование свежесобранных образцов по стандартным методикам [Голлербах, Штина, 1969]. Небольшие порции почвы и растительных образцов рассматривали под микроскопом в обычных препаратах в капле воды.

Те образцы, что показали наличие в них объектов изучения, подверглись более тщательному анализу с помощью культурального метода. Благодаря сочетанию метода прямого микроскопирования, метода культур и метода ацетиленовой редукции стало возможным наиболее полно судить о видовом разнообразии цианопрокариот.

В 2004 г. микроскопирование нативного материала не проводилось. Для исследования качественного состава образцов применялся только культуральный метод посева на жидкую питательную среду Голлербаха [Сэги, 1983].

Таблица 3.3.1. Местообитание и видовой состав мохообразных стационарных площадок (1–20)

№	Местообитание	Видовой состав мохообразных
1	2	3
1	Северный склон г. Вудъяврчорр. Нижний подпояс горно-тундрового пояса (гтп). На почве.	<i>Sanionia uncinata</i>
2	Северный склон г. Вудъяврчорр. Нижняя граница гтп. Русло временного водотока. На мелкозем.	<i>Anthelia juratzkana</i>
3	Там же.	<i>Gymnocolea inflata</i> ; <i>Lophozia</i> sp.
4	Северный склон г. Вудъяврчорр. Нижняя граница гтп. На камне.	<i>Limprichtia revolvens</i> ; <i>Tritomaria quinquedentata</i>
5	Южный склон г. Вудъяврчорр. В поясе березовых криволесий. В проточном низинном болотце.	<i>Philonotis fontana</i>
6	Южный склон г. Вудъяврчорр. В поясе березовых криволесий. На почве.	<i>Marchantia alpestris</i>
7	В горно-лесном поясе. Ельник зеленомошный с примесью березы. На почве, в понижении.	<i>Blasia pusilla</i>
8	В горно-лесном поясе. Ельник зеленомошный с примесью березы. Болотце у ручья Вудъяврйок.	<i>Bryum weigeli</i>
9	Там же. На берегу ручья Вудъяврйок. На песчаной почве.	<i>Scapania uliginosa</i>
10	В горно-лесном поясе. Ельник зеленомошный с примесью березы. На влажной древесине у безымянного ручья.	<i>Tritomaria quinquedentata</i>
11	Там же. На почве.	<i>Hygrohypnum duriusculum</i>
12	Предгорья Хибин. Пушицево-сфагновое болото. На кочках.	<i>Aulacomnium palustre</i>
13	Предгорья Хибин. Сосняк кустарничковый с примесью березы. На старой лесной дороге. На почве.	<i>Sanionia uncinata</i>
14	Предгорья Хибин. Заболоченный березняк с примесью ели. На почве.	<i>Tomentipnum nitens</i>
15	Предгорья Хибин. Пушицево-сфагновое болото. На кочках.	<i>Campilium stellatum</i>



Окончание таблицы 3.3.1

1	2	3
16	Предгорья Хибин. Пушицево-сфагновое болото. Между кочек в понижении.	<i>Limprichtia cossonii</i>
17	Предгорья Хибин. Окраина пушицево-сфагнового болота. Между кочек.	<i>Calliergon stramineum</i>
18	Предгорья Хибин. Пушицево-сфагновое болото. В понижении.	<i>Scorpidium scorpioides</i>
19	Предгорья Хибин. Заболоченный березняк с примесью ели.	<i>Polytrichum juniperinum</i>
20	Предгорья Хибин. Ивняк разнотравный. По мелиоративной канаве. На почве.	<i>Marchantia alpestris</i>

## ГЛАВА 4

### АННОТИРОВАННЫЙ СПИСОК ЦИАНОПРОКАРИОТ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

В аннотированном списке цианопрокариот Мурманской области таксоны расположены в систематическом порядке по системе J. Komárek, K. Anagnostidis [1986, 1989, 1998, 2005; Anagnostidis, Komárek, 1988, 1990]. Таксоны, сведения об изменении названия которых не найдены, даются по номенклатуре принятой в определителе А.А. Еленкина [1936, 1938, 1949] и в «Определителе пресноводных водорослей СССР. Вып. 2» [Голлербах и др., 1953]. Виды внутри родов расположены по алфавиту.

Аннотации к видам составлены по литературным и оригинальным материалам. Они содержат: основные наиболее распространенные в отечественной литературе синонимы, вынесенные в квадратные скобки; краткое описание морфологии (только для видов, обнаруженных в собственных сборах); экологическую характеристику по литературным данным (виды сильно увлажненных и заболоченных местообитаний характеризовались как амфибиальные, водные виды выделены с характеристикой гидрофит, аэрофитные виды с разделением на экобиоморфы: Ch, C, X, P, M, N)<sup>1</sup> [Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976; Штина и др., 1981; Алексахина, Штина, 1984; Штина, 1990]; азотфиксирующие виды приводятся с указанием соответствующего символа «F» после индекса экобиоморфы; географическую характеристику<sup>2</sup>; сведения по местообитанию по собственным и литературным данным; встречаемости в наших сборах (в градации: единично – редко – часто – очень часто). При отсутствии отсылок к литературе вид приводится по собственным сборам.

Виды, найденные в приливно-отливной зоне морских побережий или в соленых водоемах и при этом экологически строго приуроченные к морским местообитаниям, не включены в список, так как это сделало бы невозможным проведение корректного флористического анализа.

---

<sup>1</sup>Подробнее см. главу 7.

<sup>2</sup>Подробнее см. главу 6.

ОТДЕЛ CYANOPROKARYOTA / CYANOBACTERIA /  
CYANOPHYTA

Пор. CHROOCOCCALES<sup>1</sup>

Сем. Synechococcaceae Komárek et Anagn.

Подсем. Aphanothecoideae Komárek et Anagn.

**1. *Cyanobacterium cedrorum* (Sauv.) Komárek et al.** [= *Synechococcus cedrorum* Sauv.]. Клетки одиночные или по две во время деления, эллиптические или цилиндрические, бледно-сине-зеленые или зеленоватые. 7.5–8 мкм в длину, 4–4.5 в ширину. Аэрофит (Ch). Бореальный, биполярный.

Предгорья Хибин, пушицево-сфагновое болото, мочажина, эпифит на *Scorpidium scorpioides*<sup>2</sup>. Обнаружен при посеве на питательной среде. Единично.

**2. *Cyanothece aeruginosa* (Näg.) Komárek** [= *Synechococcus aeruginosus* Näg.]. Клетки одиночные или по две во время деления, округло-овальные, чаще цилиндрически вытянутые, с закругленными концами, сине-зеленые или желтоватые, 6.5 мкм в ширину, 10–11 мкм в длину. Амфибиальный (ChF). Арктомонтанный, биполярный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон восточной экспозиции, Ботанический цирк, горно-тундровый пояс, 67°38'30.93" с.ш., 33°38'07.20" в.д., ок. 600 м над ур. моря, разлом, ручейки со стекающей водой, на мохообразных. Предгорья Хибин, пушицево-сфагновое болото, кочки с *Aulacomnium palustre*, в верхнем почвенном горизонте под мхами. Кандалакшские горы, гора Окатьева, склон восточной экспозиции, 67°06'00" с.ш., 32°51'10" в.д., около 300 м над ур. моря, влажные скалы со стекающей водой, на камне. Редко.

Р. Стрельна [Косинская, 1934]; озера Зеленецкое, Акулькино [Никулина, 1975]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Ярнышная [Белякова, 2005].

**3. *Cyanothece major* (Schröt.) Komárek** [= *Synechococcus major* Schröt.]. (прил. 4, рис. 7). Клетки одиночные, овальные, сине-зеленые с грануляциями, собственная слизистая оболочка выражена слабо, 20 мкм шириной и 35 мкм длиной. Амфибиальный (ChF). Арктомонтанный, биполярный.

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, 69°11'02.37" с.ш., 35°07'03.29" в.д., 20 м над ур. моря, на склоне холма западной экспозиции, на влажных камнях. Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северо-восточной экспозиции, нижний

<sup>1</sup>Эта часть аннотированного списка была опубликована нами ранее [Давыдов, 2009а].

<sup>2</sup>Определение листостебельных мхов, указанных в тексте, проводилось О.А. Белкиной.

подпояс горно-тундрового пояса, 67°39'05.46" с.ш., 33°38'27.59" в.д., 450 м над ур. моря, кустарничково-моховая тундра, на влажных камнях и эпифит на мохообразных. Редко.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**4. *Aphanothece castagnei* (Bréb.) Rabenh.** [= *Gloeothece heufleri* Grun. (?)]. Колонии макроскопические, слизистые. Клетки эллипсоидные 3.2–3.5 мкм шириной и около 5 мкм длиной, с плохо заметными слизистыми оболочками. Аэрофит (CF). Космополитный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон восточной экспозиции, горно-тундровый пояс, 67°39'02.18" с.ш., 33°38'47.81" в.д., ок. 600 над ур. моря, эпифит на *Tritomaria quinquedentata*<sup>1</sup> и *Lophozia sudetica*, растущих на мелкозем; горно-лесной пояс, ельник зеленомошный с примесью березы, эпифит на *Barbilophozia hatcheri*. Обнаружен при посеве на питательной среде. Редко.

Между с. Тулома и с. Рестикенти [Воронихин, 1935].

**5. *Aphanothece microscopica* Näg.** Амфибиальный (C). Арктобореальный, евразийский.

Р. Тулома [Ширшов, 1933]; оз. Нотозеро<sup>2</sup> [Воронихин, 1935]; Белое море, острова Ряжков и Телячий (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**6. *Aphanothece minutissima* (W. West) Kom.-Legn. et Cronb.** [= *Microcystis minutissima* W. West]. Гидрофит (hydr.). Бореальный, европейский.

Оз. Имандра [Шаров, 2002].

**7. *Aphanothece nidulans* P. Richt.** [= *Aphanothece saxicola* f. *nidulans* (P. Richt.) Elenk.]. Амфибиальный (amph.). Арктобореальный, евразийский.

Белое море, о. Данилов в юго-восточной части п-ова [Косинская, 1934].

**8. *Aphanothece pallida* (Kütz.) Rabenh.** Колонии микроскопические, слизистые, аморфные, клетки в колонии вытянутые, овальные, оливково-зеленые, 7.5 мкм длиной и около 5 мкм шириной. Амфибиальный (amph.F). Арктобореально-монтажный, биполярный.

Хибинские горы, морена в долине оз. Малый Вудъявр, ручей в березняке разнотравном, эпифит на *Fontinalis antipyretica*. Обнаружен при посеве на питательной среде. Единично.

**9. *Aphanothece saxicola* Näg.** Колонии бесформенные слизистые, зеленоватого цвета. Клетки располагаются беспорядочно; цвет кле-

<sup>1</sup>Определение печеночных мхов, указанных в тексте, проводилось Н.А. Константиновой и В.А. Бакалиным

<sup>2</sup>С 1962 г. входит в состав Верхнетуломского водохранилища

ток – зеленый. Клетки от более или менее округлых до удлинённых, 1.7 мкм шириной и 4.5 мкм длиной. (Аннотация составлена по материалам собранным на о. Костьян, Белое море, административно относящемуся к Республике Карелия [Давыдов, 2005б]). Аэрофит (С). Арктобореальный, биполярный.

Оз. Имандра [Воронихин, 1935].

**10. *Aphanothece stagnina* (Spreng.) A. Br.** [= *Aphanothece stagnina* (Spreng.) B. Peters. et Geitl.; *Microcystis roseana* (De Bary) Elenk.]. Амфибиальный (amph.F). Космополитный.

Оз. Нотозеро [Воронихин, 1935]; р. Югина [Косинская, 1934]; оз. близ пос. Лумбовка [Цинзерлинг, Косинская, 1935].

**11. *Gloeotheca confluens* Näg.** Аэрофит (С). Арктобореально-монтанный, дизъюнктивный.

Белое море, о. Ряжков [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Дальнезеленцкая, мыс Аварийный [Белякова, 2005].

**12. *Gloeotheca heufleri* Grun.** Образует оформленное кожистое слоевище неправильной формы, окрашенное в темно-желтый цвет, наподобие *Nostoc commune*, но гораздо более плотное. Клетки эллипсоидные или коротко цилиндрические, около 4 мкм шириной, 7–7.5(9.5) мкм длиной, слабо-зеленоватые, в колонии расположены беспорядочно, собственные слизистые оболочки отчетливые, но могут сливаться с общей слизью. Аэрофит (N), кальцефил. Монтанный, дизъюнктивный.

Хибиинские горы, южное Прихобины, развалины старого известкового завода в районе апатитонегелиновой обогатительной фабрики № 3 (АНОФ III), в лесной зоне, на известковом каменистом субстрате и на почве. Единично.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

*Примечание.* Этот вид, описанный из Австрии, позднее был найден на Кавказе (Грузия) [Воронихин, 1924; цит. по: Еленкин, 1938] и в горах Родопы (Болгария) на известковых скалах [Komárek, Anagnostidis, 1998], а также приводится для почв степной зоны Украины (рисовые чеки) [Приходькова, 1992] и на заболоченных берегах р. Ест, в окрестностях сомона Эрдене в Хангайско-Хэнтейской горной области (Монголия) на мхах и между мхов [Дорофеюк, Цецегама, 2002]. В определителе J. Komárek, K. Anagnostidis [1998] отнесен к неясным, не ревизованным таксонам, с указанием на возможную принадлежность к *Chlorogloea*. Со знаком вопроса приводится как синоним *Aphanothece castagnei*. На мой взгляд, по характеру слоевища вид действительно не может быть включен в *Gloeotheca*, но я привожу его под этим названием, так как переименование его не было произведено. В отличие от *A. castagnei* вид имеет гораздо более вытянутые клетки. Длина клеток нашего образца в некоторых случаях несколько больше приводимого в диагнозе, но в целом описание вполне ему соответствует. Приводимый вид

наиболее близок к *Chlorogloea novacekii*, но отличается от последнего постоянно вытянутыми клетками. Находка является самой северной точкой ареала вида.

**13. *Gloeotheca rupestris* (Lyngb.) Born.** [= *Gloeotheca rupestris* f. *maxima* (W. West) Hollerb.]. Аэрофит (C). Космополитный.

Белое море, о. Рязков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Дальнезеленецкая, мыс Аварийный [Белякова, 2005].

Подсем. Synechococcoideae Komárek et Anagn.

**14. *Rhabdogloea smithii* (R. Chod. et F. Chod.) Komárek** [= *Dactylococcopsis raphidioides* Hansg. sensu G.M. Smith; *Dactylococcopsis smithii* R. Chod. et F. Chod.]. Гидрофит (hydr.). Бореальный, биполярный.

Оз. Зеленецкое, [Никулина, 1975].

**15. *Rhabdoderma compositum* (G. M. Smith) Fedor.** [= *Rhabdoderma lineare* f. *compositum* (G. M. Smith) Hollerb.; *Gloeotheca linearis* f. *unicellularis* Hollerb.]. Колонии 6–8-клеточные. Клетки удлинненно-цилиндрические, 3–3.5 мкм шириной и около 7 мкм длиной, располагающиеся рядами друг за другом, окружены слизистыми оболочками. Гидрофит (hydr.). Бореальный, циркумполярный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северной экспозиции, нижняя граница горно-тундрового пояса, 67°39'02.18" с.ш., 33°38'47.81" в.д., 450 м над ур. моря, эпифит на *Limprichtia revolvens*, *Tritomaria quinquedentata*, растущих на камне при постоянном увлажнении. Обнаружен при посеве на питательной среде. Единично.

**16. *Rhabdoderma irregulare* (Naum.) Geitl.** Гидрофит (hydr.). Вид с неясным распространением.

Баренцево море, ручей в губе Ярнышная [Уланова, 2003].

**17. *Rhabdoderma lineare* Schmidle et Laut.** Колонии небольшие, клетки расположены последовательно друг за другом с образованием цепочки. Клетки прямые, вытянутые, цилиндрические, 3 мкм в ширину и до 6–7 мкм в длину. Гидрофит (hydr.). Бореальный, циркумполярный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон восточной экспозиции, горно-лесной пояс, заболоченный ельник зеленомошный с примесью березы, эпифит на *Barbilophozia hatcheri*, растущей на почве. Обнаружен при посеве на питательной среде. Единично.

Оз. Зеленецкое, оз. Акулькино [Никулина, 1975].

**18. *Synechococcus elongatus* (Näg.) Näg.** (прил. 4, рис. 9). Клетки одиночные, от овальных до цилиндрических, вытянутых, сине-зеленые, 2.5–4.5 мкм длиной и 1.1–1.3 мкм шириной. Субаэрофит (amph.). Бореальный, циркумполярный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северной экспозиции, нижняя граница горно-тундрового пояса, русло временного водотока,

встречается как эпифит на *Anthelia juratzkana*, *Polytrichum strictum*, *Scapania irrigua*, *Sarmentyphnum sarmentosum*; склон восточной экспозиции, горно-тундровый пояс, ок. 600 м над ур. моря, на *Gymnomitrion concinnatum* и *Chiloscyphus polyantos*; пояс березовых криволесий, на *Orthocaulis floerkei*; горно-лесной пояс, ельник зеленомошный с примесью березы, на *Blasia pusilla*, растущей на почве, в понижении; в заболоченных участках на *Bryum weigeli*; на каменистых выходах – на *Diplophyllum taxifolium*, *Tritomaria quinquedentata* и *Hygrohypnum duriusculum*; на *Ptilidium pulcherrimum*, который растет на древесине поваленной ели; на *Scapania subalpina*, растущей на песчаной почве и на *Barbilophozia hatchery*, растущей на подзолистой почве. Лапландский биосферный заповедник, Чунатундра, ручей в 300 м к югу от выхода из ущелья Карнескорч к долине р. Вите, на *Scapania paludosa*; дальняя часть ущелья Леммкорр, борт северной экспозиции, влажные скалы, на *Scapania hyperborea* и *Scapania crassiretis*; каменистая россыпь с текущей водой со снежника, на *Protololophozia debiliformis* var. *concolor*, *Blepharostoma trichophyllum* и *Scapania irrigua*; лужа при входе в ущелье Леммкорр, на *Pressia quadrata*; 1 км выше оз. Сейдъявр по ручью к Лемкорру, ельник разнотравный с примесью березы, на *Lepidozia reptans*, *Sphenolobus minutus*, *Cephaloziella divaricata*, растущих на камне; Мончетундра, верховья ручья – правого притока Сейтер-вуомь, мелкозем на месте стаявшего снежника, на *Gymnomitrion concinnatum* и *Pleuroclauda albescens*. В районе оз. Гремяха и оз. Вырмес, на *Scapania uliginosa*.

Обнаружен в нативных сборах и при посеве на питательной среде. Очень часто.

### Сем. **Merismopediaceae** Elenk.

#### Подсем. Merismopedioideae Komárek et Anagn.

**19. *Synechocystis aquatilis* Sauv.** Клетки одиночные или скупенные, бледно-сине-зеленые, шаровидные, 4.5–6 мкм в диаметре. Амфибиальный (?) (X). Арктобореальнономонтанный, циркумполярный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северной экспозиции, 67°39'02.18" с.ш., 33°38'47.81" в.д., 450 м над ур. моря, нижняя граница горно-тундрового пояса, русло временного водотока, встречается как эпифит на *Anthelia juratzkana*, растущей на мелкозем; склон восточной экспозиции, верхняя часть горно-тундрового пояса, на *Chiloscyphus polyantos*; пояс березовых криволесий на *Pohlia wahlenbergii*; горно-лесной пояс, ельник зеленомошный с примесью березы, на *Blasia pusilla*; перевал Юкспоррлак, склон северо-западной экспозиции, 67°39'39.64" с.ш., 33°50'42.06" в.д., 700 м над ур. моря, горно-тундровый пояс, на камне. Лапландский биосферный заповед-



ник, Чунатундра, вход в ущелье Корнескорч, р-н водопада, камни в ручье, эпифит на *Jungermania eucordifolia*; ручей в 300 м к югу от выхода из ущелья Карнескорч к долине р. Вите, на *Scapania paludosa*, *Saccobasis polymorpha*, *Scapania uliginosa*; лужа при входе в ущелье Леммкорп, на *Pressia quadrata*; средняя часть ущелья Леммкорп, каменистая россыпь, на *Tetralophozia setiformis*; дальняя часть ущелья Леммкорп, борт северной экспозиции, влажные скалы, на *Marsupella emarginata*, *Scapania crassiretis*, *Scapania hyperborea*, *Gymnomitrium apiculatum* и *Lophozia sudetica*; каменистая россыпь с текущей водой со снежника, на *Protololophozia debiliformis* var. *concolor*, *Blepharostoma trichophyllum*, *Scapania irrigua*; 200 м к ущелью Леммкорп от оз. Сейдъявр, ельник зеленомошно-черничный, камень в русле ручья, на *Scapania undulata* и *Orthocaulis kunzeanus*; 500 м к ущелью Леммкорп от оз. Сейдъявр, ельник разнотравно-кустарничковый, мочажина, на *Pellia neesiana*; 1 км выше оз. Сейдъявр по руч. Леммкорп, ельник разнотравный с примесью березы, на *Barbilophozia lycopodioides*, *Sphenolobus minutus*, *Cephaloziella divaricata*, *Lepidozia reptans*, *Sphenolobus minutus*; проточное озерцо со сфагновым болотцем по берегу, в 6 км выше Сейдъявра, на *Orthocaulis floerkei*, *Scapania uliginosa*, *Lophozia ventricosa*, *Marsupella brevissima* и *Harpanthus flotovianus*. Мончетундра, верховья ручья – правого притока Сейтер-вуомь; мелкозем на месте стаявшего снежника, на *Marsupella condensata*, *Gymnomitrium concinnatum*, *Pleuroclauda albescens*.

Обнаружен при посеве на питательной среде и в нативных сборах. Очень часто.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорп, на поверхности выветривания хибинитов в верхней части горно-тундрового пояса [Ройзин, 1960]; Белое море острова Ряжков и Телячий (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; оз. Имандра [Шаров, 2002]; Баренцево море, губа Дальнезеленецкая, мыс Аварийный [Уланова, 2003]; Баренцево море, губа Ярнышная [Белякова, 2005].

*Примечание.* По современным представлениям [Komárek, Anagnostidis, 1998] этот вид обитает в планктоне и метафитоне небольших пресных водоемов и луж, а указания на обнаружение его в аэрофитных условиях ошибочны. Между тем, вид в понимании А.А. Еленкина [1938] и следующих за ним авторов [Голлербах и др., 1953] многократно отмечался в почве и на ее поверхности [Штина и др., 1981; Алексашина, Штина, 1984; Перминова, 1990; Гецен и др., 1994; Штина и др., 1998 и др.]. Возможно, все указания для наземных местообитаний относятся к другому виду (экотипу?) цианопрокариот. Из-за сложности определения приоритетного диагностического признака – количества плоскостей деления – точное отнесение к какому-либо таксону невозможно. Предположительно все указания для почвы могут быть отнесены к *Aphanocapsa fusco-lutea*, но, вслед за большинством российских исследователей, я

считаю необходимым оставить многочисленные находки вида под названием *Synechocystis aquatilis*.

**20. *Synechocystis crassa* Voronich.** Клетки шаровидные 6.2–7 мкм в диаметре, собраны группами, слизь незаметная. Амфибиальный (?) (X). Бореальный, евразийский.

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, на склоне холма западной экспозиции, эпифит на *Anthelia juratzkana*.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северо-восточной экспозиции, нижний подпояс горно-тундрового пояса, кустарничково-моховая тундра, на влажных камнях; долина р. Петрелиуса, в районе горы Часначорр, 4 км от дороги на Кировскую спасательную станцию (КСС) к западу, 400 м над ур. моря, пояс березовых криволесий, на земле; долина оз. Малый Вудъявр, в воде среди зеленых водорослей. Предгорья Хибин, пушицево-сфагновое болото, между кочек в понижении, эпифит на *Limprichtia cossonii*. Обнаружен в нативных сборах и при посеве на питательной среде. Нередко.

Оз. Зеленецкое [Никулина, 1975].

*Примечание.* Этот вид был описан из соленых водоемов [Воронихин, 1928, цит. по: Еленкин, 1938] и характеризуется [Komárek, Anagnostidis, 1998] как обитатель минеральных и соленых озер, но к 1981 году [Штина и др., 1981] в пределах СССР был обнаружен в почве в 13 местонахождениях. По той же причине, что и *Synechocystis aquatilis*, считаю необходимым оставить обнаруженный вид под этим названием.

**21. *Synechocystis endobiotica* (Elenk. et Hollerb.) Elenk. et Hollerb.** [= *Synechococcus endobioticus* Elenk. et Hollerb.]. Обитает в слизи других водорослей. Вид с неясным распространением.

Оз. Имандра [Воронихин, 1935].

**22. *Synechocystis parvula* Perf.** Гидрофит (hydr.). Вид с неясным распространением.

Оз. Зеленецкое [Никулина, 1975].

**23. *Synechocystis pevalekii* Erceg.** Субаэрофит (C), кальцефил. Вид с неясным распространением.

Белое море, о. Рязков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Ярнышная [Белякова, 2005].

**24. *Synechocystis salina* Wisl.** [= *Synechocystis aquatilis* var. *minor* Geitl.; *Synechocystis aquatilis* f. *salina* (Wisl.) Komárek]. Клетки сферические одиночные или по две, слабо-сине-зеленые, 2.5–3 мкм в диаметре. Амфибиальный (?) (C). Монтанный (?), евразийский.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, горно-лесной пояс, ельник зеленомошный с примесью березы, болотце у ручья Вудъяврйок, встречается как эпифит на *Bryum weigelia*, растущем на торфянистой почве; на берегу ручья Вудъяврйок, на *Scapania uliginosa* и *Hygrohypnum*

*duriusculum*. В предгорьях Хибин, в пушицево-сфагновом болоте, на *Aulacomnium palustre* и *Campilium stellatum*, растущих на кочках; между кочек в понижении на *Limprichtia cossonii* и *Scorpidium scorpioides*; в сосняке кустарничковом с примесью березы, на *Sanionia uncinata*, в заболоченном березняке, на *Tomentipnum nitens* и в торфянистой почве под мхом, в разнотравном ивняке на *Marchantia alpestris*. Обнаружен при посеве на питательной среде и в нативных сборах. Часто.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**25. *Synechocystis sallensis* Skuja** [= *Synechococcus euryphytes* Beck-Mann.]. Клетки одиночные или после деления по две, сферические, довольно ярко-сине-зеленые. Окружены тонкой, но явственно заметной слизистой оболочкой. Диаметр клеток 16–17.5 мкм. Деление клеток в двух взаимно перпендикулярных плоскостях. Слизистая оболочка отличает указанный вид от близкого *S. septentrionalis*. Гидрофит (hydr.). Арктобореально-монтажный, биполярный.

Баренцево море, о. Кильдин, оз. Могильное<sup>1</sup>. Единично.

**26. *Aphanocapsa conferta* (W. West et G. S. West) Kom.-Legn. et et Cronb.** [= *Microcystis pulverea* f. *conferta* (W. et G. S. West) Elenk.]. Гидрофит (hydr.). Арктический, евразийский.

Р. Тулома [Ширшов, 1933]; в озерах на юго-западе Кольского п-ова [Косинская, 1934]; оз. Имандра и Нотозеро [Воронихин, 1935].

**27. *Aphanocapsa delicatissima* W. West et G. S. West** [= *Microcystis pulverea* (Wood) Forti f. *delicatissima* (W. West et G. S. West) Elenk.]. Гидрофит (hydr.). Бореальный, циркумполярный.

Оз. Имандра [Шаров, 2002].

**28. *Aphanocapsa fusco-lutea* Hansg.** [= *Microcystis hansgirgiana* Elenk.]. Колонии слизистые, бесформенные, темно-желтого цвета. Клетки сферические, желтоватые, около 1.5 мкм в диаметре. Аэрофит, эдафотрофный (С). Арктобореальный, евразийский.

Хибинские горы, гора Юкспорр, склон северо-северо-западной экспозиции, горно-тундровый пояс, 67°38'47.49" с.ш., 33°42'52.54" в.д., 450 м над ур. моря, воронично-чернично-лишайниковая тундра, эпифит на мохообразных. Единично.

**29. *Aphanocapsa grevillei* (Hass.) Rabenh.** [= *Microcystis grevillei* (Hass.) Elenk.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный (голарктический (?)).

Оз. Зеленецкое, [Никулина, 1975], р. Пана [Комулайнен и др., 2008].

**30. *Aphanocapsa holsatica* (Lemm.) Cronb. et Komárek** [= *Microcystis pulverea* (Wood) Forti f. *holsatica* (Lemm.) Elenk.]. Гидрофит (hydr.).

<sup>1</sup>Сборы на о. Кильдин любезно предоставлены мне С.С. Малавендой.

Космополитный (голарктический (?)).

Оз. Зеленецкое, [Никулина, 1975].

**31. *Aphanocapsa incerta* (Lemm.) Cronb. et Komárek** [= *Microcystis pulvereae* (Wood) Elenk.]. Колонии микроскопические, сферические или неправильные. Клетки 1–2 мкм в диаметре, желтовато-зеленые. Амфибиальный (amph.). Космополитный (голарктический (?)).

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северной экспозиции, нижняя граница горно-тундрового пояса, эпифит на *Anthelia juratzkana*; склон восточной экспозиции, горно-тундровый пояс, 67°39'02.18" с.ш., 33°38'47.81" в.д., 600 м над ур. моря, эпифит на *Tritomaria quinque-dentata*, *Lophozia sudetica*; пояс березовых криволесий, эпифит на *Orthocaulis floerkei* и *Lophozia sudetica*; горно-лесной пояс, ельник зеленомошный с примесью березы, болотце у ручья Вудъяврйок, эпифит на *Bryum weigelii*. Предгорья Хибин, пушицево-сфагновое болото, эпифит на *Campilium stellatum*. Часто.

Р. Тулома [Ширшов, 1933]; мелкие озерах на юго-востоке Кольского п-ова [Косинская, 1934]; озера Имандра и Нотозеро [Воронихин, 1935]; Хибины, долина Кукисвум, на мелкоземке [Воронихин, 1936]; в окультуренной почве в предгорьях Хибин и в окультуренной слабо-подзолистой гумусо-иллювиальной почве в горно-лесном поясе, 340 м над ур. моря, в ельнике черничнике с примесью березы; в тундровой почве горы Вудъяврчорр на склоне юго-восточной экспозиции, 390 м над ур. моря [Штина, Ройзин, 1966]; озера Зеленецкое и Акулькино [Никулина, 1975]; Баренцево море, губа Дальнезеленецкая, мыс Аварийный [Уланова, 2003].

**32. *Aphanocapsa kovacekii* Beljak.** [= *Microcystis stagnalis* var. *pulchra* Lemm.; *Microcystis pulvereae* (Wood) Elenk. f. *pulchra* (Lemm.) Elenk.]. Колонии микроскопические, расширяющиеся, продырявленные, неправильной формы. Колониальная слизь бесцветная, наружный слой расплывающийся. Клетки около 2.5 мкм в диаметре, бледно-сине-зеленые. Располагаются довольно рыхло. Амфибиальный (?) (amph.). Арктобореальный, европейский.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон восточной экспозиции, пояс березовых криволесий, эпифит на *Marchantia alpestris*; горно-лесной пояс, ельник зеленомошный с примесью березы, эпифит на *Blasia pusilla* и *Bryum weigelii* и в верхнем почвенном горизонте под ним; в песчаной почве под *Scapania uliginosa*; на влажном камне у безымянного ручья эпифит на *Tritomaria quinque-dentata*. Часто.

**33. *Aphanocapsa muscicola* (Menegh.) Wille** [= *Microcystis muscicola* (Menegh.) Elenk.]. Колонии бесформенные сине-зеленые. Клетки шаровидные 2.7–4 мкм в диаметре, тесно скученные, сине-зеленые. Аэрофит, эдафотрофный (С). Арктобореальный, биполярный.

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, 69°11'04.24" с.ш., 35°06'57.39" в.д., 50 м над ур. моря, на влажных камнях, совместно с *Gloeocapsa atrata*, *G. rupestris*. Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северной экспозиции, нижняя граница горно-тундрового пояса, 67°39'02.18" с.ш., 33°38'47.81" в.д., эпифит на *Limprichtia revolvens*, *Tritomaria quinquedentata*; горно-лесной пояс, ельник зелено-мошный с примесью березы, эпифит на *Ptilidium pulcherrimum*, растущем на древесине поваленной ели; в березняке разнотравном, в ручье, эпифит на *Fontinalis antipyretica*; гора Юкспорр, склон северо-северо-западной экспозиции, нижний подпояс горно-тундрового пояса, 67°38'55.14" с.ш., 33°42'35.88" в.д., 550 м над ур. моря, воронично-чернично-моховая тундра, на влажном камне; долина р. Петрелиуса, в районе гора Часначорр, 4 км от дороги на КСС к западу, 400 м над ур. моря, пояс березовых криволесий, эпифит на *Racomitrium microcarpon*. В районе оз. Гремяха и оз. Вырмес, эпифит на *Anthelia juratzkana*. Кандалакшские горы, гора Окальева, склон восточной экспозиции, 67°06'00" с.ш., 32°51'10" в.д., 300 м над ур. м., влажные скалы со стекающей водой, на камне. Нередко.

Оз. Нотозеро [Воронихин 1935].

**34. *Aphanocapsa planctonica* (G. M. Smith) Komárek et Anagn.** [= *Microcystis pulvereae* f. *planctonica* (G. M. Smith) Elenk.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Оз. Зеленецкое, [Никулина, 1975]; оз. Имандра [Шаров, 2002].

**35. *Merismopedia convoluta* Bréb.** [= *Merismopedia willei* Gardn.; *Pseudoholopedia convoluta* (Bréb.) Elenk.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный (?).

Баренцево море, губа Ярнышная [Белякова, 2005], р. Порья [Комулайнен и др., 2008].

**36. *Merismopedia elegans* A. Br.** Колонии многоклеточные, клетки округлые насыщенно зеленые, 7–8 мкм в диаметре. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Хибинские горы, долина р. Петрелиуса, в районе горы Часначорр, 4 км от дороги на КСС к западу, 400 м над ур. моря, пояс березовых криволесий, на земле (на месте пересохшего водотока). Единично.

Белое море, мыс Святой Нос, в луже с каменистым дном на берегу, в ручье близ р. Западной; болото близ г. Мурманска [Цинзерлинг, Косинская, 1935]; Белое море, о. Рязков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**37. *Merismopedia glauca* (Ehr.) Kütz.** Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Р. Нива [Коршиков, 1941]; оз. Зеленецкое, [Никулина, 1975], Белое море, о. Рязков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996], р. Пила, р. Умба, р. Вяла [Комулайнен и др., 2008].

**38. *Merismopedia punctata* Meyen.** Гидрофит (hydr.). Космополитный. Оз. Зеленецкое, [Никулина, 1975]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, ручей в губе Ярнышная [Уланова, 2003].

**39. *Merismopedia tenuissima* Lemm.** Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Озера Зеленецкое и Акулькино [Никулина, 1975]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Ярнышная [Белякова, 2005].

Подсем. Gomphosphaerioideae (Elenk.) Komárek et Hind.

**40. *Coelosphaerium kuetszingianum* Näg.** Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Р. Тулома [Ширшов, 1933]; озера Зеленецкое и Акулькино [Никулина, 1975]; р. Лямукса [Комулайнен и др., 2008].

**41. *Coelomoron pusillum* (Van Goor) Komárek** [= *Coelosphaerium pusillum* Van Goor]. Гидрофит (hydr.). Космополитный (?).

Белое море, о. Ряжков [Белякова, 1996].

**42. *Snowella atomus* Komárek et Hind.** Гидрофит (hydr.). Бореальный, европейский.

Оз. Имандра [Шаров, 2002].

**43. *Snowella lacustris* (Chod.) Komárek et Hind.** [= *Gomphosphaeria lacustris* Chodat; *Coelosphaerium lacustre* (Chodat) Ost.]. Гидрофит (hydr.) Космополитный.

Р. Тулома [Ширшов, 1933]; оз. Имандра [Воронихин, 1935]; р. Нива [Коршиков, 1941]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**44. *Snowella litoralis* (Häyrén) Komárek et Hind.** [= *Gomphosphaeria litoralis* Häyrén]. Гидрофит (hydr.). Бореальный, европейский.

Оз. Имандра [Шаров, 2002].

**45. *Woronichinia elorantae* Komárek et Kom.-Legn.** Гидрофит (hydr.). Бореальный, циркумполярный.

Оз. Имандра [Шаров, 2002].

**46. *Woronichinia naegeliana* (Ung.) Elenk.** [= *Coelosphaerium naegelianum* Ung.; *Gomphosphaeria naegeliana* (Ung.) Lemm.]. Гидрофит (hydr.). Арктобореальный, циркумполярный

Реки Кола, Нива, озера Имандра, Пулозеро [Арнольди, Алексеенко, 1914]; р. Нива [Коршиков, 1941]; окрестности оз. Имандра, болото близ ручья Жемчужного, в мочажинах [Цинзерлинг, 1929]; р. Тулома [Ширшов, 1933]; озера Имандра и Нотозеро [Воронихин, 1935].

**47. *Gomphosphaeria multiplex* (Nyg.) Komárek.** Гидрофит (hydr.). Вид с неясным распространением.



Белое море, о. Телячий (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]<sup>1</sup>.

**48. *Gomphosphaeria virieuxii* Komárek et Hind.** [= *Gomphosphaeria aponina* var. *delicatula* (Vir.) Komárek et Hind.]. Гидрофит (hydr.). Вид с неясным распространением.

Белое море, о. Телячий (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

#### Сем. *Microcystaceae* Elenk.

**49. *Microcystis aeruginosa* (Kütz.) Kütz.** Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Оз. Имандра [Моисеенко, Яковлев, 1990; Шаров, 2002]; реки Лувеньга, Пила, Умба, Вяла, Томинга, Югина [Комулайнен и др., 2008].

**50. *Microcystis flos-aquae* (Wittr.) Kirchn.** [= *Microcystis aeruginosa* f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk.]. Колонии микроскопические неправильной формы, сплошные, колониальная слизь слегка желтовато-сероватая, бесструктурная. Клетки округлые, 3.4–3.6 мкм в диаметре, расположены беспорядочно, плотно друг к другу. Гидрофит (hydr.) Бореальный, биполярный.

Хибинские горы, ущелье Гакмана, ручей около 3 км от входа, напротив штолен, 67°40'19.98" с.ш., 33°49'49.17" в.д., 600 м над ур. моря, во временном водоеме в злаково-лишайниково-моховой тундре, эпифит на печоночных мхах. Южное Прихибинье, развалины старого известкового завода в районе АНОФ III, в лесной зоне, в ручье, вытекающем с озера, расположенного на болоте (в районе отмечены выходы кальция). Редко.

**51. *Microcystis pulverea* (Wood) Forti f. *irregularis* (B.-Peters.) Elenk.**<sup>2</sup> [= *Aphanocapsa elachista* var. *irregularis* B.-Peters.]. Амфибиальный (amph.). Арктический, евразийский.

Оз. Акулькино [Никулина, 1975].

**52. *Gloeocapsa alpina* (Näg.) Brand.** Субаэрофит (C). Арктомонтанный, циркумполярный.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море губы Ярнышная и Дальнезеленецкая [Белякова, 2005].

**53. *Gloeocapsa atrata* Kütz.** [= *Gloeocapsa montana* Kütz.; *Gloeocapsa polydermatica* Kütz.]. Колонии в форме темно-серых скоплений, реже коричневатого цвета, состоят из субколоний. Клетки тесно сгруппированные,

<sup>1</sup>По представлениям J. Komárek и K. Anagnostidis [1998] вид отсутствует в Европе.

<sup>2</sup>Вид приводится по номенклатуре А.А. Еленкина [1938]; в определителе J. Komárek, K. Anagnostidis [1998] отнесен к неревизованным таксонам.



в субколониях по две, реже больше. Собственная слизь выражена довольно четко. Слизистые оболочки узкие, слоистые или однородные, бесцветные. Клетки сферические, без оболочек 3–5–7 мкм в поперечнике, с оболочками – около 8 мкм. Субаэрофит (С). Арктобореально-монтанный, циркумполярный (?).

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, 69°11'04.24" с.ш., 35°06'57.39" в.д., 50 м над ур. моря, склон холма западной экспозиции, на влажных камнях, образует слизистый налет. Единично.

**54. *Gloeocapsa compacta* Kütz.** Субаэрофит (amph.). Арктомонтанный, евразийский.

Оз. Имандра, на камнях напротив ст. Хибины [Воронихин, 1936].

**55. *Gloeocapsa kuetzingiana* Näg.** Колонии микроскопические, шаровидные. Клетки в колониях по 2–4, с четко выраженными собственными слизистыми оболочками, сферические, сине-зеленые, 3–5 мкм в диаметре. Субаэрофит (amph.). Арктомонтанный, биполярный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, 67°39'05.46" с.ш., 33°38'27.59" в.д., 300 м над ур. моря, склон северной экспозиции, нижняя граница горно-тундрового пояса, эпифит на *Anthelia juratzkana*. Единично.

Оз. Нотозеро [Воронихин, 1935], р. Умба [Комулайнен и др., 2008].

**56. *Gloeocapsa punctata* Näg.** Колонии неявственно зеленые, 19 мкм шириной, с широкой слизью, собственные клеточные чехлы выражены неотчетливо, слизь бесцветная. Клетки зеленоватые, по 2 или в неопределенном количестве, 2.8–3 мкм шириной, вытянутые. Субаэрофит (С). Арктомонтанный, циркумполярный.

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, 69°11'02.37" с.ш., 35°07'03.29" в.д., 20 м над ур. моря, на мохообразных, растущих на почве. Хибинские горы, гора Юкспорр, 67°38'55.14" с.ш., 33°42'35.88" в.д., 250 м над ур. моря, склон северо-северо-западной экспозиции, нижний подпояс горно-тундрового пояса, воронично-чернично-моховая тундра, на влажном камне. Редко.

**57. *Gloeocapsa rupestris* Kütz.** [= *Gloeocapsa muralis* Kütz.] (прил. 4, рис. 4). Колонии микроскопические желтого цвета, состоящие из 2–4 реже большего числа клеток, слизистые. Слизистые оболочки однородные, довольно узкие. Клетки шаровидные или вытянутые 5–6 мкм шириной и 4–5 мкм длиной. Субаэрофит (С). Арктомонтанный, циркумполярный.

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, 69°11'04.24" с.ш., 35°06'57.39" в.д., 50 м над ур. моря, склон холма западной экспозиции, на влажных камнях, образует слизистый налет совместно с *Gloeocapsa atrata*, *Aphanocapsa muscicola*. Единично.

**58. *Gloeocapsa rupicola* Kütz.** Цвет колоний красноватый. Клетки в колониях по 2, тесно сближенные мелкие. Ширина клеток в поперечнике 2–3.8 мкм. Слизистые оболочки красно-коричневого цвета, по краям колоний – бесцветные. Аэрофит (С). Монтанный, европейский.

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, 69°11'13.10" с.ш., 35°05'51.92" в.д., 50 м над ур. моря на вершине сопки и на склоне холма западной экспозиции, на влажных камнях, образуя видимый слизистый налет, совместно со *Stigone-ma minutum*. Редко.

**59. *Gloeocapsa sanguinea* (C. Ag.) Kütz.** [= *Gloeocapsa itzigsohnii* Born.]. Субаэрофит (С). Арктомонтанный, европейский.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**60. *Eucapsis alpina* Clem. et Shantz.** Гидрофит (hydr.). Арктомонтанный, циркумполярный.

Окрестности с. Тетрино и оз. Первое Масловское между д. Чапома и р. Пурнач [Косинская, 1934].

#### Сем. **Chroococcaceae** Näg.

**61. *Gloeocapsopsis crepidium* (Thur.) Geitl. ex Komárek** [= *Protococcus crepidium* Thur.; *Gloeocapsa crepidium* (Thur.) Thur.; *Pleurocapsa crepidium* (Thur.) Egec.]. Гидрофит (галофильный) (hydr.). Бореальный, амфиокеанический. Редкий вид.

Оз. Зеленецкое [Никулина, 1975]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Дальне-зеленецкая, мыс Аварийный, губа Плохие Чевры, южное побережье, губа Большие Чевры, западное побережье, Кольский залив, о. Малый Олений, северное побережье [Белякова, 2005].

**62. *Gloeocapsopsis magma* (Bréb.) Komárek et Anagn.** [= *Protococcus magma* Bréb.; *Pleurococcus magma* (Bréb.) Menegh.; *Gloeocapsa magma* (Bréb.) Kütz.; *Chroococcus simmeri* Schmid.; *Gloeocapsa magma* var. *simmeri* (Schmid.) Nováček ex Geitl.] (прил. 4, рис. 5). Колонии крупные, шаровидные, окрашены в розовый цвет. Клетки полушаровидные, тесно сближенные по две, зеленые, либо бледно-сине-зеленые. Ширина клеток в поперечник 5–6 мкм. Колониальная слизь окрашенная, красновато-розовая. Последовательно включенные слизистые пузыри выражены только для 4–8 клеточных агрегатов. Слизь гомогенная. Субаэрофит (С). Арктомонтанный, циркумполярный.

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, 69°11'04.24" с.ш., 35°06'57.39" в.д., склон восточной экспозиции, на камнях со стекающей водой, совместно с *Gloeocapsa atrata*, образует слизистый налет розового цвета, а также на вершине плато в застойных водоемах эпифитно на мохообразных, совместно с

*Hapalosiphon* sp. Хибинские горы, перевал Юкспоррлак, 67°39'39.64" с.ш., 33°50'42.06" в.д., склон северо-западной экспозиции, 700 м над ур. моря, горно-тундровый пояс, эпифит на мохообразных, растущих на камне. Кандалакшские горы, гора Окатьева, склон восточной экспозиции, 67°06'00" с.ш., 32°51'10" в.д., около 300 м над ур. м., влажные скалы со стекающей водой, в маленькой лужице, среди мхов. Панские тундры, гора Каменник, вершина, 67°31'53.99" с.ш., 35°17'42.25" в.д., 480 м над ур. моря, горная тундра, курумное пятно, в углублении, на безкальциевом валуне (Собр. А.В. Мелехиным). Очень часто.

Р. Стрельна [Косинская, 1934], небольшое тундровое озерко близ оз. Пашково (Пашкявр), озеро близ р. Кашкаракка, ручей впадающий в р. Поккруэй [Цинзерлинг, Косинская, 1935].

**63. *Gloeocapsopsis pleurocapsoides* (Nováček) Komárek et Anagn.** [= *Gloeocapsa pleurocapsoides* Nováček] (прил. 4, рис. 3). Молодые колонии почти сферической формы, небольшие, более взрослые – расплывающиеся неправильной сферической формы, сливающиеся. Клетки в колониях расположены беспорядочно, нерегулярно, субсферические, 5.1–5.5 мкм в диаметре. Колониальная слизь у молодых колоний почти бесцветная, слегка желтоватая, у старых – темно желтая, оливково-желтая. Клетки сине-зеленые, ярко окрашенные. Аэрофит (С). Монтанный, дизъюнктивный.

г. Апатиты, пл. Ленина, 4а, на стене здания почтового отделения, на цементе, в местах постоянного стока дождевой воды под водосливом, соседствует с зелеными одноклеточными водорослями, *Leptolyngbya foveolarum* и *Bryum* sp. Единично.

*Примечание.* Этот вид описан из Западной Моравии (Чехия), имеется несколько находений в высокогорьях Гималаев и Мандалаев (Мьянма), а также в Тьера-дель-Фуего (Аргентина) (Komárek, Anagnostidis, 1998). На мой взгляд, этот монтанный вид, видимо, имеет более широкое распространение, но ни одного указания его для территории России нет из-за того, что он не приводится в русскоязычных определителях.

**64. *Chroococcus cohaerens* (Bréb.) Näg.** [= *Chroococcus bituminosus* (Bory) Hansg.; *Gloeocapsa cohaerens* (Bréb.) Hollerb.]. Колонии микроскопические, состоящие из 2–4 реже 8 клеток, окруженных общей слизистой оболочкой. Слизь однородная, собственные слизистые чехлы не выражены. Клетки грязно-зеленого цвета, 5.5–5.8 мкм в диаметре. Субаэрофит (С). Арктобореально-монтанный, биполярный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северо-восточной экспозиции, 67°39'05.46" с.ш., 33°38'27.59" в.д., 320 м над ур. моря, нижний подпояс горно-тундрового пояса, на влажных камнях, в кустарничково-моховой тундре. Единично.

**65. *Chroococcus limneticus* Lemm.** [= *Chroococcus limneticus* var. *carneus* (Chod.) Lemm.; *Gloeocapsa limnetica* (Lemm.) Hollerb.; *Anacys-*

*tis limnetica* (Lemm.) Drouet et Daily; *Anacystis thermalis* f. *major* (Lag.) Drouet et Daily]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Озера Зеленецкое и Акулькино [Никулина, 1975].

**66. *Chroococcus minimus* (Keissl.) Lemm.** [= *Chroococcus minimus* var. *minimus* Keissl.; *Ch. dispersus* var. *minor* G. M. Smith; *Gloeocapsa minima* f. *typica* (Keissl.) Hollerb.]. Колонии из 2 клеток, реже клетки одиночные, слегка эллипсоидные, сине-зеленые или зеленоватые. Ширина клеток в поперечнике (2.5) 3–4 мкм. Слизистые оболочки бесцветные, неслоистые узкие. Амфибиальный (?) (C). Арктобореально-монтанный, биполярный.

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, вершина сопки, 69°11'13.10" с.ш., 35°05'51.92" в.д., 65 м над ур. моря, на влажных камнях. Район оз. Гремяха и оз. Вырмес, на *Sanionia uncinata*. Хибинские горы, гора Юкспорр, склон северо-северо-западной экспозиции, 67°38'55.14" с.ш., 33°42'35.88" в.д., нижний под пояс горно-тундрового пояса, 250 м над ур. моря, воронично-чернично-моховая тундра, на влажном камне; гора Вудъяврчорр, склон северо-восточной экспозиции, 67°39'05.46" с.ш., 33°38'27.59" в.д., нижний под пояс горно-тундрового пояса, кустарничково-моховая тундра, на влажных камнях. Нередко.

**67. *Chroococcus minor* (Kütz.) Näg.** [= *Gloeocapsa minor* (Kütz.) Hollerb.]. Колонии четырехклеточные, округлые, с однородной бесцветной слизью, слабо сине-зеленые или оливково-зеленые. Клетки сферические или полусферические, 3–4.5 мкм, собственные слизистые оболочки клеток расплывающиеся. Амфибиальный (субазрофит (?)) (CF). Космополитный.

Лапландский заповедник, Чунатундра, дальняя часть ущелья Леммкорр, 67°53'12.48" с.ш., 32°28'58.65" в.д., борт северной экспозиции, влажные скалы приблизительно на середине расстояния дно – вершина ущелья, эпифит на *Marsupella emarginata*. В посеве на питательной среде. Единично.

Оз. Нотозеро [Воронихин, 1935]; озера Зеленецкое и Акулькино [Никулина, 1975]; оз. Имандра [Шаров, 2002].

**68. *Chroococcus minutus* (Kütz.) Näg.** [= *Gloeocapsa minuta* (Kütz.) Hollerb.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Оз. Имандра [Воронихин, 1935]; Хибины, гора Вудъяврчорр, склон юго-восточной экспозиции, 390 м над ур. моря, в тундровой почве [Штина, Ройзин, 1966]<sup>1</sup>; оз. Акулькино [Никулина, 1975]; острова

<sup>1</sup>По представлениям J. Komárek и K. Anagnostidis [1998] указания для наземных биотопов являются ошибочными и относятся к другим видам. В данном случае, возможно, к *C. pallidus*.

Ряжков и Телячий (Белое море) [Белякова, 1996]; оз. Имандра [Шаров, 2002].

**69. *Chroococcus pallidus* (Näg.) Näg.** (прил. 4, рис. 1.). Клетки одиночные или в микроскопических колониях (2–8 клеточных), округлые (около 5 мкм в диаметре) или овальные, 5.5–5.9 мкм шириной, желтоватые. Слизистые оболочки бесцветные, около 1.5 мкм толщиной. Аэрофит (С). Бореальный, циркумполярный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северо-восточной экспозиции, 67°39'05.46" с.ш., 33°38'27.59" в.д., 250 м над ур. моря, нижний под пояс горно-тундрового пояса, кустарничково-моховая тундра, на влажных камнях и на мохообразных. Единично.

**70. *Chroococcus turgidus* (Kütz.) Näg.** [= *Gloeocapsa turgida* (Kütz.) Hollerb.] (прил. 4, рис. 6). Колонии микроскопические бледно-желтого цвета, состоящие из 2–4, реже большего количества клеток (до 32). Клетки полушаровидные, сине-зеленые, иногда желтеющие. Ширина клеток в поперечнике 14–15 мкм. Слизистые оболочки бесцветные, гомотенные. Аэрофит (С). Космополитный.

Баренцево море, губа Териберская, каменная гряда на берегу моря у входа в губу к северу от пос. Териберка, 69°12'22.43" с.ш., 35°05'58.45" в.д., 3 м над ур. моря, в зоне заплеска (супралитораль), на камнях, совместно с *Calothrix parietina*. Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северо-восточной экспозиции, 67°39'05.46" с.ш., 33°38'27.59" в.д., 250 м над ур. моря, нижний под пояс горно-тундрового пояса, кустарничково-моховая тундра, на влажных камнях; перевал Юкспорлак, склон северо-западной экспозиции, 67°39'39.64" с.ш., 33°50'42.06" в.д., 700 м над ур. моря, горно-тундровый пояс, эпифит на мохообразных. Южное Прихибинье, развалины старого известкового завода в районе АНОФ III, лесная зона, в ручье, вытекающем с озера, расположенного на болоте (в районе отмечены выходы кальция). Нередко.

Р. Тулома [Ширшов, 1933]; оз. Нотозеро и оз. Имандра [Воронихин, 1935]; Белое море, мыс Святой Нос, в наполненных водой ямках близ оз. Иокангского, небольшое тундровое озерко близ оз. Пашково (Пашкявр), Кейвы, терраса на горе Кырлуайв (Кырпыруайв), озеро между р. Колмак и ручьем Вершевым, р. Акиманаэийа (Цинзерлинг, Косинская, 1935); озера Зеленецкое и Акулькино [Никулина, 1975], Белое море острва Ряжков и Телячий (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Ярнышная [Белякова, 2005].

### Сем. *Entophysalidaceae* Geitl.

Подсем. *Entophysalidoideae* Komárek et Anagn.

**71. *Chlorogloea microcystoides* Geitl.** Гидрофит (hydr.). Арктомон-танный, циркумполярный.

Белое море, острова Ряжков и Телячий (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

#### Сем. *Chamaesiphonaceae* Borzi

**72. *Clastidium setigerum* Kirchn.** Гидрофит (hydr.). Арктобореальный, евразиатский.

Р. Тулома [Ширшов, 1933]; Хибинские горы, оз. Малый Вудъявр, берег со стороны горы Тахтарвумчорр [Воронихин, 1936].

**73. *Chamaesiphon conferviculus* A. Br.** [= *Brachythrix confervicola* A. Br.; *Chamaesiphon curvatus* Nordst.; *Ch. torulosus* Borzi; *Ch. conferviculus* var. *curvatus* Borzi ex Hansg.]. Гидрофит (hydr.) Космополитный.

Р. Тулома [Ширшов, 1933]; р. Вяла, р. Лямукса [Комулайнен и др., 2008].

*Примечание.* Помимо типовой формы вида, указанного Ширшовым под названием *Chamaesiphon curvatus* Nordst., им приводится форма *C. curvatus* f. *polysporinus* Schirsch., отличающаяся большим образованием экзоцитов (30–40, иногда до 80).

**74. *Chamaesiphon incrustans* Grun.** [= *Chamaesiphon cylindricus* B.-Peters.]. Гидрофит (hydr.). Бореальный, европейский.

Р. Тулома [Ширшов, 1933].

**75. *Chamaesiphon minutus* (Rost.) Lemm.** [= *Chamaesiphon minutus* var. *major* Geitl.]. Клетки одиночные или группами, прикрепленные к субстрату, овальные или яйцевидные, около 3 км шириной и до 5 км длиной, бледно-сине-зеленые. Ложные влагалища бесцветные. Гидрофит (hydr.) Арктомонтанный, циркумполярный.

Хибинские горы, перевал Юкспоррлак, склон северо-западной экспозиции, 67°39'39.64" с.ш., 33°50'42.06" в.д., 700 м над ур моря, горно-тундровый пояс, моховая тундра, эпифит на *Scytonema ocellatum*. Единично.

Р. Тулома [Ширшов, 1933].

**76. *Chamaesiphon rostafinskii* Hansg.** Гидрофит (hydr.) Космополитный (?).

Р. Умба [Комулайнен и др., 2008].

#### Сем. *Hyellaceae* Borzi

**77. *Pleurocapsa aurantiaca* Geitl.** Гидрофит (hydr.). Монтанный, европейский.

Баренцево море, губа Ярнышная, бухта Бобровая [Белякова, 2005].

**78. *Pleurocapsa minor* Hansg.** [= *Scopulonema minus* Geitl.]. Гидрофит (hydr.). Вид с неясным распространением, вероятнее всего относится к монтанному элементу.

Белое море, острова Ряжков и Телячий (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Дальнезеленецкая, мыс Пробный [Белякова, 2005]; Баренцево море, губа Дальнезеленецкая, мыс Аварийный [Уланова, 2003].



Пор. OSCILLATORIALES<sup>1</sup>

Сем. Borziaceae Borzi

**79. *Komvophoron crassum* (Vozzen.) Anagn. et Komárek** [= *Pseudanabaena crassa* Vozzen.]. Амфибиальный (?) (amph.). Вид с неясным распространением.

Баренцево море, губа Ярнышная [Белякова, 2005].

Сем. *Pseudanabaenaceae* Anagn. et Komárek

Подсем. *Pseudanabaenoideae* Anagn. et Komárek

**80. *Pseudanabaena endophytica* (Elenk. et Hollerb.) Schwabe** [= *Lyngbya endophytica* Elenk. et Hollerb.]. Гидрофит (hydr.). Бореальный, евразийский.

Оз. Имандра [Воронихин, 1935].

**81. *Pseudanabaena frigida* (Fritsch) Anagn.** [= *Phormidium frigidum* Fritsch; *Leptolyngbya frigida* (Fritsch) Anagn. et Komárek]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Оз. Зеленецкое, [Никулина, 1975]; оз. Имандра [Шаров, 2002]; р. Кица [Комулайнен и др., 2008].

**82. *Pseudanabaena limnetica* (Lemm.) Komárek** [= *Oscillatoria limnetica* Lemm.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Оз. Имандра [Шаров, 2002].

**83. *Pseudanabaena mucicola* (Naum. et Huber-Pest.) Schwabe** [= *Phormidium mucicola* Naum. et Huber-Pest.]. Гидрофит (hydr.). Вид с неясным распространением.

Баренцево море, губа Дальнезеленецкая, мыс Аварийный [Уланова, 2003].

**84. *Pseudanabaena papillaterminata* (Kissel.) Kukk** [= *Phormidium papillaterminatum* Kissel.]. Амфибиальный (?) (X). Арктобореальный, евразийский.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, окультуренная слабоподзолистая гумусо-иллювиальная почва в пределах горно-лесного пояса, 340 м над ур. моря [Штина, Ройзин, 1966].

**85. *Limnothrix planctonica* (Wolosz.) Meff.** [= *Oscillatoria planctonica* Wolosz.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Оз. Зеленецкое, [Никулина, 1975]; оз. Имандра [Шаров, 2002].

**86. *Limnothrix redekei* (Van Goor) Meff.** [= *Oscillatoria redekei* Van Goor]. Трихомы одиночные, бледно-сине-зеленые, прямые, клетки 1.5–2 мкм шириной, длиной 9–10 мкм, у поперечных перегородок слегка перешнурованные, к концу не суженные. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

---

<sup>1</sup>Эта часть аннотированного списка была опубликована нами ранее [Давыдов, 2009б].



Район оз. Гремяха и оз. Вырмес, эпифит на *Anthelia juratzkana*. Единично.

**87. *Jaaginema kuetzingianum* (Näg.) Anagn. et Komárek** [= *Oscillatoria kuetzingiana* Näg.; *O. amphibia* var. *kuetzingiana* (Näg.) Geitl.; *Lynbya tenerima* var. *kuetzingiana* Hansg. ex Forti]. Трихомы бледно-сине-зеленые, к концам слегка утончающиеся и искривленные, около 2 мкм шириной, у поперечных перегородок не перешнурованные. Конечные клетки заостренные, без калиптры. Клетки квадратные или вытянутые (до 3 мкм длиной). Субаэрофит (P). Бореальный, биполярный.

Хиби́нские горы, гора Вудъяврчорр, склон восточной экспозиции, 67°38'38.35" с.ш., 33°39'06.66" в.д., 750 м над ур. моря, верхняя часть горно-тундрового пояса, эпифит на *Chiloscyphus polyantos*; склон северной экспозиции, 67°39'05.46" с.ш., 33°38'27.59" в.д., 250 м над ур. моря, нижняя граница горно-тундрового пояса, эпифит на *Anthelia juratzkana*. Обнаружен в посеве на питательной среде с другими цианопрокариотами. Редко.

**88. *Jaaginema pseudogeminatum* (Schmid) Anagn. et Komárek** [= *Oscillatoria pseudogeminata* Schmid]. Трихомы бледно-сине-зеленые, изогнутые, 2.5 мкм шириной у поперечных перегородок не перешнурованные, к концам не суженные. Клетки квадратные. Клеточные перегородки утолщенные. Конечные клетки закругленные, без калиптры. Аэрофит, эдафотильный (P). Арктобореальный, биполярный.

Хиби́нские горы, гора Вудъяврчорр, склон восточной экспозиции, пояс березовых криволесий, эпифит на *Marchantia alpestris*. Предгорья Хибин, пушицево-сфагновое болото, кочки с *Campilium stellatum*, эпифитно на мхах. Обнаружен в посеве на питательной среде совместно с другими цианопрокариотами. Редко.

**89. *Geitlerinema amphibium* (C. Ag.) Anagn.** [= *Oscillatoria amphibia* C. Ag.; *Phormidium amphibium* (C. Ag.) Anagn. et Komárek]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Во влажных заболоченных участках вблизи г. Мурманска [Цинзерлинг, Косинская, 1935].

**90. *Geitlerinema splendidum* (Grev.) Anagn.** [= *Oscillatoria splendida* Grev.; *Phormidium splendidum* (Grev. ex Gom.) Anagn. et Komárek]. Амфибиальный (amph.). Арктобореальный, биполярный.

Во влажных заболоченных участках вблизи г. Мурманска [Цинзерлинг, Косинская, 1935].

Подсем. Spirulinoideae Gom.

**91. *Spirulina laxa* Smith.**<sup>1</sup> Трихомы сине-зеленые, спирально закрученные, до 2.5 мкм шириной, высота спирали 17–20 мкм, диа-

<sup>1</sup>Согласно J. Komárek, K. Anagnostidis [2005], вид, возможно, относится к роду *Glaucothrix* Lagerh.

метр 4–6 мкм. Амфибиальный (?) (amph.). Вид с неясным распространением.

Предгорья Хибин, окраина пушицево-сфагнового болота, между кочек, эпифит на *Calliergon stramineum*. Обнаружен в посеве на питательной среде. Единично.

**92. *Spirulina subsalsa* Örst.** [= *Spirulina tenuissima* Kütz.]. Трихомы длинные, неярко сине-зеленые. Искривленные, 2–3.5 мкм ширины. Обороты спирали плотно прилегают друг к другу, соприкасаясь между собой. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

О. Кильдин (Баренцево море), оз. Могильное. Единично.

Там же [Исаченко, 1906; Möbius, 1907; Дерюгин, 1925; цит. по: Косинская, 1948]; о. Ряжков (Кандалакшский заповедник, Белое море) [Белякова, 1996]; губа Ярнышная (Баренцево море) [Белякова, 2005].

**93. *Spirulina subtilissima* Kütz. ex Gom.** Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Ярнышная, кут бухты Бобровой [Белякова, 2005].

**94. *Spirulina tenerrima* Kütz. ex Gom.** Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

Подсем. Leptolyngbyoideae Anagn. et Komárek

**95. *Planktolyngbya bipunctata* (Lemm.) Anagn. et Komárek** [= *Lyngbya bipunctata* Lemm.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Оз. Зеленецкое, обрастания камней [Никулина, 1975]; Баренцево море ручей в губе Ярнышная [Уланова, 2003].

**96. *Planktolyngbya contorta* (Lemm.) Anagn. et Komárek** [= *Lyngbya contorta* Lemm.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**97. *Planktolyngbya limnetica* (Lemm.) Kom.-Legn. et et Cronb.** [= *Lyngbya limnetica* Lemm.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Оз. Имандра [Шаров, 2002].

**98. *Leibleinia epiphytica* (Hieron. ex Kirchn.) Compère** [= *Lyngbya epiphytica* Hieron. ex Kirchn.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Баренцево море, губа Ярнышная [Белякова, 2005].

**99. *Leptolyngbya edaphica* (Hollerb. ex Elenk.) Anagn. et Komárek** [= *Plectonema puteale* f. *edaphicum* Elenk.; *Plectonema edaphica* (Elenk.) Vul. *Pseudophormidium edaphicum* (Elenk.) Anagn. et Komárek]. Эдафотфильный (P). Арктобореальный, евразийский.

Предгорья Хибин, гора Вудъяврчорр, в окультуренной почве под редкостойным ельником с примесью березы и сосны и в окультурен-

ной слабоподзолистой гумусо-иллювиальной почве в горно-лесном поясе, 340 м над ур. моря, в ельнике черничнике с примесью березы [Штина, Ройзин, 1966].

**100. *Leptolyngbya foveolarum* (Mont. ex Gom.) Anagn. et Komárek** [= *Phormidium foveolarum* Mont. ex Gom.; *P. molle* (Kütz.) Gom.; *P. foveolarum* (Mont.) Gom.; *Leptothrix foveolarum* Mont.; *Hypheothrix foveolarum* (Mont.) Rabenh.; *Oscillaria foveolarum* (Mont.) Hansg.; *Lyngbya foveolarum* (Mont.) Hansg.]. Трихомы одиночные или в тонких дерновинках, бледно-сине-зеленые, искривленные, 1.1–1.5–2 мкм шириной, у поперечных перегородок не перешнурованные, к концам не суженные. Клетки до 2.5 мкм длиной, без грануляций у поперечных перегородок. Конечные клетки закругленные, без калиптры. Эдафотрофный (PF). Космополитный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северной экспозиции, 67°39'05.46" с.ш., 33°38'27.59" в.д., 280 м над ур. моря, нижняя граница горно-тундрового пояса, русло временного водотока, эпифит на *Anthelia juratzkana*, *Limprichtia revolvens*, *Tritomaria quinquedentata*; горно-лесной пояс, ельник зеленомошный с примесью березы; берег ручья Вудъяврйок, эпифит на *Scapania subalpina*, *Tritomaria quinquedentata*, *Hygrohypnum duriusculum* и в почве под ним. Предгорья Хибин, сосняк кустарничковый с примесью березы, на старой лесной дороге, эпифит на *Sanionia uncinata* и в почве под ним; пушицево-сфагновое болото, эпифит на *Campilium stellatum*, *Limprichtia cossonii*, *Calliergon stramineum*, *Scorpidium scorpioides*; ивняк разнотравный, эпифит на *Marchantia alpestris*. Обнаружен в нативных сборах и посевах на питательной среде совместно с другими цианопрокариотами. Очень часто.

Хибинские горы, в окультуренной почве предгорных районов и в горно-лесном поясе [Штина, Ройзин, 1966]; оз. Имандра [Моисеенко, Яковлев, 1990]; Баренцево море, губа Дальнезеленецкая, мыс Аварийный [Уланова, 2003].

**101. *Leptolyngbya mucicola* (Lemm.) Anagn. et Komárek.** Гидрофит (в слизи других водорослей) (hydr.). Бореальный, евразийский.

Белое море, острова Ряжков и Телячий (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Ярнышная, бухта Бобровая [Белякова, 2005].

**102. *Leptolyngbya nostocorum* (Born. ex Gom.) Anagn. et Komárek** [= *Plectonema nostocorum* Born. ex Gom.]. Эдафотрофный (P). Космополитный.

Хибинские горы, в целинной и окультуренной почве предгорных районов (редкостойный ельник с примесью березы и сосны) и в горно-лесном поясе, 340 м над ур. моря, в окультуренной слабоподзолистой гумусо-иллювиальной почве, в ельнике черничнике с примесью березы

[Штина, Ройзин, 1966]; Баренцево море, губа Ярнышная, бухта Бобровая [Белякова, 2005].

**103. *Leptolyngbya perelegans* (Lemm.) Anagn. et Komárek** [= *Lyngbya perelegans* Lemm.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Озера Имандра и Нотозеро [Воронихин, 1935].

**104. *Leptolyngbya tenuis* (Menegh. ex Gom.) Anagn. et Komárek** [= *Phormidium tenue* Gom.; *Phormidium tenue* (Menegh.) Gom.; *Anabaena tenuis* Menegh.; *Spirocoleus tenuis* (Menegh.) P.C. Silva]. Амфибиальный, кальцефил (amph.). Космополитный (голарктический (?)).

Хибинские горы, в окультуренной почве предгорных районов и в горно-лесном поясе [Штина, Ройзин, 1966].

**105. *Leptolyngbya valderiana* (Gom.) Anagn. et Komárek** [= *Phormidium valderianum* Gom.; *Phormidium valderia* (Delp.) Geitl.]. Трихомы одиночные, бледно-сине-зеленые, извитые. Влагалища незаметные. Ширина клеток 2 мкм. Отношение длины к ширине 3:1 – 4:1. Конечная клетка тупо-закругленная, без калиптры. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Баренцево море, о. Кильдин, в планктоне оз. Могильного. Единично.

Хибинские горы, в окультуренной почве предгорных районов и в горно-лесном поясе [Штина, Ройзин, 1966].

**106. *Leptolyngbya voronichiana* Anagn. et Komárek** [= *Phormidium tenuissimum* Voronich.]. Эдафотильный (P). Арктобореально-монтажный, евразийский.

Хибинские горы, в окультуренной почве предгорных районов и в целинной слабоподзолистой гумусо-иллювиальной почве в горно-лесном поясе, 340 м над ур. моря, в ельнике черничнике с примесью березы [Штина, Ройзин, 1966].

Подсем. *Heteroleibleinoidea* Anagn. et Komárek

**107. *Heteroleibleinia kuetzingii* (Schmidle) Anagn. et Komárek** [= *Lyngbya kuetzingii* Schmidle]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Окрестности с. Тетрино [Косинская, 1934]; Баренцево море, ручей в губе Ярнышная [Уланова, 2003]; Баренцево море, губа Ярнышная, кут бухты Бобровой [Белякова, 2005].

Сем. *Schizotrichaceae* Elenk.

**108. *Schizothrix antarctica* Fritsch.** Гидрофит (hydr.). Арктический, биполярный.

В стоячих водах, окрестности г. Печенга [Голлербах и др., 1953].

*Примечание.* Вид описан и известен только из Антарктики [Komárek, Anagnostidis, 2005] и с Windmill Islands [Ling, Seppelt, 1998]. В обследованных мной районах близ г. Печенги также не был обнаружен, возможно, его указание является ошибочным.

**109. *Schizothrix braunii* Gom.** Гидрофит, кальцефил (?) (hydr.). Арктобореальный, дизъюнктивный.

Оз. Имандра [Воронихин, 1935].

**110. *Schizothrix calcicola* (C. Ag.) Gom. ex Gom.** Гидрофит, кальцефил (?) (hydr.). Космополитный.

Хибинские горы, оз. Малый Вудъявр; водопад на р. Поачвумйок [Воронихин, 1936].

**111. *Schizothrix fuscescens* Kütz.** Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Хибинские горы, оз. Малый Вудъявр; водопад на р. Поачвумйок [Воронихин, 1936].

**112. *Schizothrix heufleri* Grun. ex Gom.** Субаэрофит (amph.). Монтанный, дизъюнктивный.

Оз. Имандра [Воронихин, 1935]; Хибинские горы, оз. Малый Вудъявр [Воронихин, 1936].

**113. *Schizothrix pulvinata* Kütz. ex Gom.** Гидрофит (hydr.). Вид с неясным распространением.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

Сем. **Phormidiaceae** Anagn. et Komárek

Подсем. **Phormidioideae** Anagn. et Komárek

**114. *Planctothrix agardhii* (Gom.) Anagn. et Komárek** [= *Oscillatoria agardhii* Gom.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Оз. Имандра [Моисеенко, Яковлев, 1990; Шаров, 2002]; реки Умба, Варзуга, Кица, Стрельна, Югина [Комулайнен и др., 2008].

**115. *Planctothrix isothrix* (Skuja) Komárek et Komark.** [= *Oscillatoria agardhii* var. *isothrix* Skuja; *Planctothrix mougeotii* (Bory ex Gom.) Anagn. et Komárek]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**116. *Planctothrix rubescens* (DC. ex Gom.) Anagn. et Komárek** [= *Oscillatoria rubescens* (DC.) Gom.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный (голарктический (?)).

Оз. Имандра [Шаров, 2002].

**117. *Trichodesmium lacustre* Kleb.** [= *Oscillatoria lacustris* (Kleb.) Geitl.]. Гидрофит (hydr.F). Космополитный.

Оз. Нотозеро [Воронихин, 1935].

**118. *Pseudophormidium hollerbachianum* (Elenk.) Anagn. et Komárek** [= *Plectonema boryanum* Gom. f. *hollerbachium* Elenk.; *Leptolyngbya hollerbachiana* (Elenk.) Anagn. et Komárek]. Эдафофильный (P). Бореальный, евразийский.

Хибинские горы, окультуренная слабоподзолистая гумусо-иллювиальная почва в пределах горно-лесного пояса, 340 м над ур. моря [Штина, Ройзин, 1966].

**119. *Pseudophormidium phormidioides* (Hansg. ex Forti) Anagn. et Komárek** [= *Plectonema phormidioides* Hansg. ex Forti]. Нити 6–8(8.3) мкм шириной, ветвление редкое, влагалища узкие, бесцветные, клетки 5.5–6.5 мкм шириной, 2–2.5 мкм длиной. Эдафотрофный (P). Аркто-монтанный, евразийский.

Хиби́нские горы, гора Вудъяврчорр, горно-лесной пояс, ельник зеленомошный с примесью березы, эпифит на *Blasia pusilla*. Обнаружен в посеве на питательной среде совместно с другими цианопрокариотами. Единично.

**119A. *Pseudophormidium* cf. *indicum* (Dixit) Anagn. et Komárek** [= *Plectonema indicum* Dixit]. Трихомы сине-зеленые, извитые, слегка переплетающиеся ок. 12 мкм шириной иногда с перешнуровками, влагалища бесцветные, клетки около 7 мкм шириной и до 4–5 (8) мкм длиной. Эдафотрофный (P). Вид с неясным распространением.

Кандалакшские горы, гора Окатьева, склон северо-восточной экспозиции, ок. 300 м над ур. моря, влажные скалы со стекающей водой, среди мхов в понижении на мелководье.

*Примечание.* Обнаруженный образец, больше всего соответствует описанию *Pseudophormidium indicum*, отличаясь постоянно бесцветными слизистыми чехлами, но обнаружение его в Мурманской области представляется маловероятным. От двух близких видов *Pseudophormidium phormidioides* и *P. tenue* (Thur. ex Gom.) Anagn. et Komárek отличается либо шириной нитей, либо цветом обертки.

**120. *Phormidium aerugineo-coeruleum* (Gom.) Anagn. et Komárek** [= *Lyngbya aerugineo-caeruleum* Gom.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Предгорья Хибин, в окультуренной почве под редкостойным ельником с примесью березы и сосны и в окультуренной слабоподзолистой гумусо-иллювиальной почве в горно-лесном поясе горы Вудъяврчорр, 340 м над ур. моря, в ельнике черничнике с примесью березы [Штина, Ройзин, 1966].

**121. *Phormidium ambiguum* Gom.** Дерновинки сине-зеленые с желтоватым оттенком. Трихомы ярко сине-зеленые, искривленные, 4.5–6 мкм шириной, у поперечных перегородок слегка перешнурованные, к концам не суженные. Влагалища тонкие. Клетки около 2 мкм длиной. Конечные клетки закругленные без калиптры. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Район оз. Гремяха и оз. Вырмес, эпифит на *Anthelia juratzkana*. Хиби́нские горы, ущелье Гакмана, ручей около 200 м от входа, 67°39'18.22" с.ш., 33°47'08.61" в.д., 250 м над ур. моря. На влажных камнях и среди мхов в ручье. Редко.

В окультуренной слабоподзолистой гумусо-иллювиальной почве в горно-лесном поясе горы Вудъяврчорр, 340 м над ур. моря, в ельни-



ке-черничнике с примесью березы [Штина, Ройзин, 1966]; Баренцево море, губа Ярнышная, бухта Бобровая [Белякова, 2005].

**122. *Phormidium autumnale* [C. Ag.] Trev. ex Gom.** [= *Oscillatoria autumnalis* C. Ag.; *Phormidium autumnale* (C. Ag.) Gom.; *P. autumnale* (C. Ag.) Trev.; *Phormidium uncinatum* (C. Ag.) Gom; *P. uncinatum* (C. Ag.) Gom. ex Gom.]. Эдафофильный (?), гидрофит (?), нитратофил (P). Космополитный.

Предгорья Хибин, в окультуренной почве под редкостойным ельником с примесью березы и сосны, и в горно-лесном поясе горы Вудъяврчорр, 340 м над ур. моря, в ельнике-черничнике с примесью березы, в окультуренной слабоподзолистой гумусо-иллювиальной почве [Штина, Ройзин, 1966]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Дальнезеленецкая, Дальний пляж, губа Плохие Чевры [Белякова, 2005].

**123. *Phormidium breve* (Kütz. ex Gom.) Anagn. et Komárek** [= *Oscillatoria brevis* Kütz. ex Gom.; *Lyngbya brevis* [Kütz.] Hansg.]. Амфибиальный (amph.) (?), гидрофит (?). Космополитный.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; губа Ярнышная, бухта Бобровая (Баренцево море) [Белякова, 2005].

**124. *Phormidium corium* Gom.** Трихомы длинные, неправильно извитые, окружены довольно четко заметным влагалищем, у поперечных перегородок не перешнурованные, к концу коротко суженные, клетки на конце (2.5) 3.2–3.5 мкм шириной, в середине трихома до 4.2 мкм, конечная клетка закругленная, без калиптры. Эдафофильный (?) (P). Космополитный.

Район оз. Гремяха и оз. Вырмес, эпифит на *Anthelia juratzkana*. Обнаружен при посеве на питательной среде. Единично.

**125. *Phormidium dimorphum* Lemm.** Эдафофильный (P). Вид с неясным распространением.

Предгорья Хибин, в окультуренной почве под редкостойным ельником с примесью березы и сосны [Штина, Ройзин, 1966].

**126. *Phormidium formosum* (Bory ex Gom.) Anagn. et Komárek** [= *Oscillatoria formosa* Bory ex Gom.; *O. mougeotii* Bory ex Gom.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный (голарктический?).

Р. Тулома [Ширшов, 1933], оз. Имандра [Воронихин, 1935]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**127. *Phormidium ingricum* (Voronich.) Anagn. et Komárek** [= *Oscillatoria ingrica* Voronich.]. Трихомы одиночные, прямые или слегка искривленные, 5.2 (5.3) мкм шириной, не перешнурованные, без грануляций. Конечные клетки закругленные, без калиптры. Гидрофит (hydr.). Арктический, евразийский.



Район оз. Гремяха и оз. Вырмес, эпифит на *Anthelia juratzkana*. Обнаружен при посеве на питательной среде. Единично.

**128. *Phormidium irriguum* (Kütz. ex Gom.) Anagn. et Komárek** [= *Oscillatoria irrigua* Kütz. ex Gom.]. Трихомы одиночные, прямые, к концам не суженные, у поперечных перегородок не перешнурованные сине-стального оттенка. Клетки 6.4–7.1 мкм шириной и 6–9.5(10) мкм длиной. Амфибиальный (amph.). Космополитный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северо-восточной экспозиции, 67°39'05.46" с.ш., 33°38'27.59" в.д., 260 м над ур. моря, нижний подпояс горно-тундрового пояса, кустарничково-моховая тундра, на влажных камнях. Единично.

Р. Кица [Комулайнен и др., 2008].

**129. *Phormidium kuetzingianum* (Kirchn.) Anagn. et Komárek** [= *Lyngbya kuetzingiana* Kirchn.]. Гидрофит (hydr.). Арктобореальный, циркумполярный.

Р. Пурнач [Косинская, 1934].

**130. *Phormidium papyraceum* Gom. ex Gom.** Субаэрофит (amph.). Космополитный.

Баренцево море, губа Ярнышная [Белякова, 2005].

**131. *Phormidium retzii* (C. Ag.) Gom. ex Gom.** Амфибиальный (amph.). Космополитный (голарктический).

Р. Вяла [Комулайнен и др., 2008].

**132. *Phormidium simplicissimum* (Gom.) Anagn. et Komárek** [= *Oscillatoria simplicissima* Gom.]. Гидрофит (hydr.). Вид с неясным распространением.

Р. Шумилова в с. Тетрино [Косинская, 1934].

**133. *Phormidium subfuscum* Kütz. ex Gom.** Гидрофит (hydr.). Вид с неясным распространением.

Белое море, о. Рязков [Белякова, 1996].

**134. *Phormidium tergestinum* [Kütz.] Anagn. et Komárek** [= *Phormidium tenue* (C. Ag. ex Gom.) Anagn. et Komárek; *P. konstantinosum* (C. Ag. ex Gom.) Umezaki et M. Watanabe]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Белое море, о. Рязков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**135. *Symploca muscorum* (C. Ag.) Gom. ex Gom.** [= *Oscillatoria muscorum* C. Ag.]. Нити соединены в дерновинки приподнимающиеся над землей, коричневатые. Влагалища тонкие около 1 мкм шириной. Клетки квадратные, 5.5–6.7 мкм шириной. Конечные клетки без калиптры, закругленные. Субаэрофит, кальцефил (Р). Космополитный.

В районе оз. Гремяха и оз. Вырмес, эпифит на дерновинках *Anthelia juratzkana*. Предгорья Хибин, березняк с примесью ели, заболочен-

ный, в мочажинах, среди *Tomentipnum nitens*. Обнаружен в нативных сборах и при посеве на питательной среде. Редко.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**136. *Symplocia parietina* Gom. ex Gom.** Аэрофит (P). Вид с неясным распространением.

Белое море, острова Ряжков и Телячий (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**137. *Symplocia willei* Gardn. f. *hollerbachiana* Elenk.** Аэрофит (P). Вид с неясным распространением.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**138. *Porphyrosiphon luteus* (Gom. ex Gom.) Anagn. et Komárek** [= *Lyngbya lutea* Gom. ex Gom.]. Субаэрофит (amph.). Вид с неясным распространением.

Баренцево море, губа Дальнезеленецкая, мыс Аварийный [Уланова, 2003].

#### Подсем. Microcoleoideae Hansg.

**139. *Symplocastrum friesii* [C. Ag.] ex Kirchn.** [= *Schizothrix friesii* [C. Ag.] ex Gom.]. Субаэрофит (M). Арктомонтанный, евразийский.

Район оз. Гремяха и оз. Вырмес, эпифит на *Anthelia juratzkana*. Обнаружен при посеве на питательной среде. Единично.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, в горно-лесном поясе, в окультуренной слабоподзолистой гумусо-иллювиальной почве, 340 м над ур. моря, в ельнике черничнике с примесью березы [Штина, Ройзин, 1966].

**140. *Symplocastrum muelleri* (Näg. ex Gom.) Anagn.** [= *Schizothrix muelleri* Näg. ex Gom.]. Дерновинки коричнево-черноватые, распростертые. Нити слабоветвящиеся. Влагалища желтоватые, крепкие, слоистые, содержат по 3–5 трихомов. Клетки 7.5–8 к шириной, около 6 мкм длиной. Конечные клетки тупоконусовидные. Субаэрофитный (M). Космополитный.

Хибинские горы, перевал Юкспоррлак, склон северо-западной экспозиции, 67°39'39.64" с.ш., 33°50'42.06" в.д., 700 м над ур. моря, горно-тундровый пояс, моховая тундра, эпифит на мохообразных; гора Ловчорр, склон южной экспозиции, 67°34'26.46" с.ш., 33°49'16.04" в.д., 450 м над ур. моря, горно-тундровый пояс, эпифит на мохообразных. Редко.

**141. *Microcoleus chthonoplastes* Thur. ex Gom.** Амфибиальный (M). Космополитный.

Белое море, острова Ряжков и Телячий (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Ярнышная [Белякова, 2005].

**142. *Microcoleus vaginatus* Gom. ex Gom.** [= *Oscillatoria vaginata* Vauch.]. Нити соединены в зеленоватые дерновинки, изогнутые, слабо ветвящиеся. Влагалища бесцветные, содержащие помногу трихомов.

Трихомы сине-зеленые, не перешнурованные, к концам суживающиеся. Клетки около 5 мкм шириной и 5–6 мкм длиной. Конечные клетки головчатые, с калиптрой. Аэрофит (М). Космополитный.

Хиби́нские горы, ущелье Гакмана, ручей около 3 км от входа, напротив старых штолен, 67°40'19.98" с.ш., 33°49'49.17" в.д., 650 м над ур. моря, во временном водоеме в злаково-лишайниково-моховой тундре, эпифит на печоночный мхах. Единично.

Сем. **Oscillatoriaceae** [S. F. Gray] Harv. ex Kirchn.

Подсем. Oscillatorioideae Gom.

**143. *Oscillatoria anguina* Bory ex Gom.** Амфибиальный (amph.F). Космополитный.

Баренцево море, губа Ярнышная [Белякова, 2005].

**144. *Oscillatoria annae* Van Goor.** Гидрофит (hydr.). Вид с неясным распространением.

Баренцево море, губа Ярнышная [Белякова, 2005].

**145. *Oscillatoria limosa* C. Ag. ex Gom.** [= *Lyngbya tenuis* var. *limosa* (Dillw.) Kirchn. ex Hansg.; *Oscillatoriola limosa* (Dillw.) Gaill.]. Амфибиальный (amph.F). Космополитный.

Оз. Имандра [Шаров, 2002]; р. Лувеньга [Комулайнен и др., 2008].

**146. *Oscillatoria princeps* Vauch. ex Gom.** Гидрофит (hydr.). Космополитный

Р. Умба [Комулайнен и др., 2008].

**147. *Oscillatoria sancta* Kütz. ex Gom.** Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**147A. *Oscillatoria sancta* f. *tenuis* V. Poljansk.** Гидрофит (hydr.). Форма с неясным распространением.

Баренцево море, губа Ярнышная, бухта Бобровая [Белякова, 2005].

**148. *Oscillatoria tenuis* C. Ag. ex Gom.** Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Р. Пурнач [Косинская, 1934].

## Пор. NOSTOCALES

Сем. Scytonemataceae Kütz.

**149. *Scytonema crustaceum* (C. Ag.) Born. et Flah.** Гидрофит, кальцефил (hydr.F). Арктобореальный, циркумполярный.

Оз. Имандра [Воронихин, 1935]; губа Ярнышная (Баренцево море) [Белякова, 2005].

**150. *Scytonema mirabile* (Dillw.) Born.** [= *Conferta mirabilis* Dillw.]. Гидрофит (hydr.F). Арктобореально-монтажный, биполярный (возможно, космополит).

Вайда-губа (п-ов Рыбачий); бассейн оз. Имандра; р. Чаваньга (побережье Белого моря) [Elfing, 1895, цит. по: Еленкин, 1949]; оз. Имандра [Воронихин, 1935].

**151. *Scytonema myochrous* (Dillw.) C. Ag. ex Born. et Flah.** [= *Conferta myochrous* Dillw.]. Аэрофит (MF). Космополитный.

Хибины<sup>1</sup> [Elfing, 1895; цит. по: Еленкин, 1938]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**152. *Scytonema ocellatum* Lyngb. ex Born. et Flah.** Нити ложно ветвящиеся, боковые нити короткие, ширина нитей около 16 мкм, влагалища темно-коричневые, слоистые. Трихомы сине-зеленые – 10–12 мкм шириной. Эдафотильный, кальцефил (PF). Космополитный.

Хибинские горы, перевал Юкспоррлак, склон северо-западной экспозиции, 700 м над ур. моря, горно-тундровый пояс, кустарничково-моховая тундра, эпифит на мохообразных и на камне. Кандалакшские горы, гора Окатьева, склон восточной экспозиции, 67°06'00" с.ш., 32°51'10" в.д., 300 м над ур. м., влажные скалы со стекающей водой, в маленькой лужице, среди мхов. Редко.

**153. *Scytonema subtile* Moeb.** Нити редко ложно ветвящиеся 16–16.5 мкм шириной, ветвление двойное, трихомы около 6 мкм шириной, окружены мощным коричневым влагалищем, гетероцисты 9.5 шириной, 18.7 мкм длиной. Амфибиальный (amph.F). Космополитный.

Побережье Белого моря, Терский район, мыс Корабль, ручей со слабо проточной водой, с обилием зеленых нитчаток, в воде. Единично.

**154. *Scytonema tolypotrichoides* Kütz.** Амфибиальный (amph.F) Космополитный.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

## Сем. **Microchaetaceae** Lemm.

Подсем. *Tolypotrichoideae* Komárek et Anagn.

**155. *Petalonema alatum* Berk ex Kirchn.** [= *Scytonema alatum* Borzi ex Born. et Flah.]. Субаэрофит (amph.F). Вид с неясным распространением.

Окрестности оз. Имандра, болото близ ручья Жемчужного, в мочажинах [Цинзерлинг, 1929].

**156. *Tolypothrix distorta* Kütz.** Амфибиальный (amph.F). Космополитный (голарктический).

Реки Умба, Вяла, Лямукса, Томинга, Чапома [Комулайнен и др., 2008].

**157. *Tolypothrix elenkinii* Hollerb.** Амфибиальный(?) (amph.F). Бо-реальный, европейский.

Оз. Имандра, на побережье в маленьких лужицах [Воронихин, 1935].

<sup>1</sup>Более точного местоположения в работе А.А. Еленкина не приводится.

**158. *Tolypothrix fasciculata* Gom.** Трихомы соединены в обильные дерновинки, где довольно плотно переплетаются, ширина до 7–5–8 мкм, длина клеток 6–6.2 мкм. Гетероцисты округлые или слегка вытянутые, до 8–5 мкм шириной. Эдафотрофный (PF). Монтанный, европейский.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северо-восточной экспозиции, 67°39'02.18" с.ш., 33°38'47.81" в.д., 300 м над ур. моря, нижний подпояс горно-тундрового пояса, каменная осыпь, обросшие мхом камни, эпифит на *Lophozia sudetica*, *Limprichtia revolvens*, *Tritomaria quinqueidentata*, *Anthelia juratzkana*; склон восточной экспозиции, Ботанический цирк, в разломе, 67°38'35.36" с.ш., 33°37'39.80" в.д., 650 м над ур. моря, средняя часть горно-тундрового пояса, эпифит на *Ptilidium ciliare*; пояс березовых криволесий, эпифит на *Marchantia alpestris*; лесной пояс, березняк разнотравный, в ручье, в воде, эпифит на *Fontinalis antipyretica*; гора Кукисвумчорр, склон западной экспозиции, 67°39'57.56" с.ш., 33°41'07.45" в.д., 580 м над ур. моря, средняя часть горно-тундрового пояса, в расщелине на теневой стороне у снежника, эпифитно на печеночных мхах. Предгорья Хибин, пушицево-сфагновое болото, на кочках, эпифитно на *Campidium stellatum*. Часто.

Дорога к ущелью Рамзая, водопад на р. Поачвумйок [Воронихин, 1936].

**159. *Tolypothrix limbata* Thur.** Дерновинки кустистые, сине-зеленые. Нити сильно ветвящиеся, влагалища толстые в молодых участках бесцветные и желтеющие в более старых. Трихомы 6–9 км шириной, с перетяжками. Клетки бочонкообразные, около 6–8 мкм. Амфибиальный (amph.F). Арктомонтанный, циркумполярный.

Хибинские горы, долина р. Петрелиуса, в районе горы Часначорр, 3.5 км от дороги на КСС к западу, 400 м над ур. моря, пояс березовых криволесий, в воде на разливе ручья. Единично.

Долина Кукисвум на заливаемом берегу ручья [Воронихин, 1936]; реки Лувеньга, Умба, Пана, Кица [Комулайнен и др., 2008].

**160. *Tolypothrix penicillata* (C. Ag.) Thur. ex Born. et Flah.** Нити 16–18 мкм шириной, трихомы 10–12 мкм шириной, конечная клетка почти шаровидная. Гетероцисты одиночные, около 12 мкм в диаметре. Эдафотрофный (PF). Арктический, биполярный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон восточной экспозиции, в Ботаническом цирке, в разломе, 67°38'30.93" с.ш., 33°38'07.20" в.д., 600 м над ур. моря, средняя часть горно-тундрового пояса, ручейки со стекающей водой, на мохообразных и на камне среди печеночных мхов.

Долина Кукисвум на заливаемом берегу ручья [Воронихин, 1936]. Редко.

**161. *Tolypothrix rivularis* Hansg.** Гидрофит (hydr.F). Бореальный, европейский.

Оз. Нотозеро [Воронихин, 1935]; р. Вяла [Комулайнен и др., 2008].

**162. *Tolypothrix saviczii* Kossinsk.** Гидрофит (hydr.F). Арктобореальный, европейский.

Р. Тулома [Ширшов, 1933], реки Пурнач, Стрельна, порог р. Чаваньги, оз. Верхне-Поляцкое [Косинская, 1934], озеро близ п. Лумбовка, оз. близ р. Кашкаракка, в ручье, впадающем в р. Поккруэй [Цинзерлинг, Косинская, 1935]; оз. Зеленецкое, обрастания камней [Никулина, 1975]; реки Умба, Варзуга, Пана, Кица, Стрельна, Пулоньга [Комулайнен и др., 2008].

**163. *Tolypothrix tenuis* Kütz.** Эдафотермальный (PF). Арктобореальный, биполярный (возможно космополит).

Хибинские горы, в окультуренной слабоподзолистой гумусо-иллювиальной почве в горно-лесном поясе горы Вудъяврчорр, 340 м над ур. моря, в ельнике черничнике с примесью березы [Штина, Ройзин, 1966]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Ярнышная, кут, губа Ярнышная, бухта Бобровая [Белякова, 2005], губа Дальнезеленецкая, мыс Аварийный [Уланова, 2003]; реки Лувеньга, Пила, Умба, Индель [Комулайнен и др., 2008].

Подсем. Microchaetoideae Komárek et Anagn.

**164. *Fortiea striatula* (Hy) De-Toni<sup>1</sup>** [= *Microchaete striatula* Hy; *Lep-tobasis striatula* (Hy) Elenk.]. Гидрофит (hydr.F). Вид с неясным распространением.

Оз. Нотозеро [Воронихин, 1935].

**165. *Microchaete aeruginea* Batters.** Гидрофит (hydr.F). Космополитный.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**166. *Microchaete tenera* Thur. ex Born.** Эдафотермальный (CF). Космополитный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, в окультуренной слабоподзолистой гумусо-иллювиальной почве в горно-лесном поясе, 340 м над ур. моря, в ельнике черничнике с примесью березы [Штина, Ройзин, 1966].

Сем. Rivulariaceae Kütz.

**167. *Calothrix braunii* Born. et Flah.** Нити у основания 10–11 мкм шириной, посередине 6.5 мкм, прямые или слегка искривленные. Вла-

<sup>1</sup>Таксон приводится по номенклатуре А.А. Еленкина (1949).

галища в нижней части нитей желтоватые, далее бесцветные, вегетативные клетки в середине трихома около 6 мкм. Гетероцисты шаровидные. Амфибиальный (?) (hydr.F). Космополитный (голарктический (?)).

Хиби́нские горы, гора Вудъяврчорр склон северной экспозиции, 67°39'02.07" с.ш., 33°38'26.46" в.д., 670 м над ур. моря, средняя часть горно-тундрового пояса, эпифит на *Orthocaulis binsteadii*; 67°39'05.46" с.ш., 33°38'27.59" в.д., 360 м над ур. моря, нижняя граница горно-тундрового пояса, эпифит на *Anthelia juratzkana*; горно-лесной пояс, ельник зеленомошный с примесью березы, эпифит на *Blasia pusilla*. Нередко.

Оз. Ондомозеро [Косинская, 1934]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; реки Лувеньга, Колвица, Порья [Комулайнен и др., 2008].

**168. *Calothrix columbiana* G. S. West.** Нити прямые. Влагища бесцветные, тонкие. Клетки у основания 7–7.5 мкм шириной, почти квадратные, на конце удлиненные. Гетероцисты базальные, шаровидные Аэрофит (CF). Вид с неясным распространением.

Хиби́нские горы, гора Вудъяврчорр, склон северной экспозиции, 67°39'02.18" с.ш., 33°38'47.81" в.д., 290 м над ур. моря, нижняя граница горно-тундрового пояса, на мелкозем в условиях повышенного увлажнения, эпифит на *Scapania irrigua*, *Sarmentypnum sarmentosum*. Единично.

**169. *Calothrix elenkinii* Kossinsk.** Амфибиальный (CF). Арктобореальный, биполярный.

Оз. Акулькино [Никулина, 1975].

**170. *Calothrix epiphytica* W. et G. S. West.** Гидрофит (hydr.F). Космополитный.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**171. *Calothrix fusca* (Kütz.) Born. et Flah.** Амфибиальный (CF).

Вид с неясным распространением.

Белое море, острова Ряжков и Телячий (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Ярнышная, кут, губа Дальнезеленецкая, мыс Аварийный [Белякова, 2005].

**172. *Calothrix kossinskajae* V. Poljansk.** Гидрофит (hydr.F). Арктобореально-монтажный, евразийский.

Водопад у р. Югина [Цинзерлинг, 1929].

**173. *Calothrix parietina* (Näg.) Thur.** [= *Schizosiphon parietinus* Näg.]. Колонии коричнево-бурого цвета, трихомы у основания бурые или желтоватые, утончающиеся и постепенно становящиеся бесцветными. Короткие трихомы часто располагаются по два в одном влагище. Ширина трихомов в основании 12–13 мкм. Ширина клеток 7 мкм, длина клеток 3 мкм. Гетероцисты базальные и интеркалярные 6–8 мкм в диаметре (форма от округло-треугольной до эллипсоидной). Амфибиальный, кальцефил (amph.F). Арктический, биполярный.



Баренцево море, губа Териберская, каменистая гряда на берегу моря у входа в Териберскую губу к северу от пос. Териберка, 69°12'22.43" с.ш., 35°05'58.45" в.д., 3 м над ур. моря, супралитораль, на камнях. Единично.

Оз. Нотозеро и Имандра [Воронихин, 1935]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Ярнышная, бухта Бобровая, кут, губа Дальнезеленецкая, мыс в 500 м южнее мыса Дернистый [Белякова, 2005]; реки Пила, Умба, Стрельна, Пулоньга (Терская), Лиходеевка [Комулайнен и др., 2008].

**174. *Dichothrix baueriana* (Grun.) Born. et Flah.** [= *Calothrix baueriana* (Grun.) Hansg.]. Дерновинки кустистые, коричневые. Нити посередине 22–26 мкм, у основания до 30 мкм. Влагалища коричневые, слоистые. Трихомы до 15 мкм шириной, клетки 6–8 (10) мкм длиной. Амфибиальный (MF). Бореальный, европейский.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон восточной экспозиции, в Ботаническом цирке, в разломе, 67°38'30.93" с.ш., 33°38'07.20" в.д., 600 м над ур. моря, горно-тундровый пояс, ручейки со стекающей водой, на скалах. Единично.

**175. *Dichothrix gipsophila* (Kütz.) Born. et Flah.** [= *Calothrix gipsophila* Kütz. f. *typica* emend V. Poljansk.]. Гидрофит (hydr.F). Космополитный.

Кандалакшские горы, гора Окатьева, склон восточной экспозиции, 67°06'00" с.ш., 32°51'10" в.д., около 300 м над ур. моря, влажные скалы со стекающей водой, на камне.

Оз. Имандра, р. Каменка (побережье Белого моря) [Elfving, 1895, цит. по: Еленкин, 1949]; оз. Чапомское [Косинская, 1934]; небольшое тундровое озерко близ оз. Пашково (Пашкявр), в ручье, впадающем в р. Поккруэй [Цинзерлинг, Косинская, 1935]; оз. Малый Вудъявр [Воронихин, 1936]; Белое море, острова Ряжков и Телячий (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Дальнезеленецкая, бухта Аварийная [Белякова, 2005]; реки Пила, Умба, Лямукса, Варзуга, Пана, Кица, Индель, Стрельна [Комулайнен и др., 2008].

**176. *Gloeotrichia echinulata* (J. E. Smith) P. Richt.** [= *Conferva (Rivularia) echinulata* J. E. Smith]. Гидрофит (hydr.F). Арктобореальный, биполярный.

Оз. Имандра [Воронихин, 1935].

**177. *Gloeotrichia intermedia* (Lemm.) Geitl.** [= *Rivularia intermedia* Lemm.]. Гидрофит (hydr.F). Вид с неясным распространением.

Баренцево море, губа Ярнышная, ручей [Уланова, 2003].

**178. *Gloeotrichia pisum* (C. Ag.) Thur. ex Born. et Flah.** [= *Rivularia pisum* C. Ag.]. Гидрофит (hydr.F). Бореальный, биполярный.

Оз. Имандра [Воронихин, 1935].

**179. *Rivularia aquatica* (De Wild.) Geitl.** Гидрофит (hydr.F). Космополитный.

Реки Умба, Пана, Индель [Комулайнен и др., 2008].

**180. *Rivularia beccariana* (De Not.) Born. et Flah.** [= *Euactis beccariana* De Not.]. Колонии около 1.5 мкм в диаметре, твердые, темно-зеленые. Нити при надавливании с трудом отделяются друг от друга. Влагалища бесцветные, слоистые. Трихомы у основания 5–7 мкм шириной, заканчиваются длинным волоском. Гетероцисты почти шаровидные, уплощенные. Амфибиальный (?) (amph.F). Космополитный.

Хибинские горы, перевал Юкспоррлак, склон северо-западной экспозиции, 700 м над ур. моря, горно-тундровый пояс, эпифит на мохообразных на камне. Единично.

**181. *Rivularia biasolettiana* Menegh. ex Born. et Flah.** Колонии шаровидные, 3–4 мм в диаметре, черновато-оливковые. Нити у основания 10 мкм шириной, постепенно утончающиеся, заканчиваются прямым или разнообразно извитым волоском. Влагалища желтые до коричневых, иногда в апикальной части бесцветные, широкие слоистые, иногда неявно слоистые. Короткие трихомы ложно разветвленные, часто по два в одном влагалище. На конце расширенные, густо расчлененные. Трихомы не перешнурованные. Клетки в нижней части 7 мкм шириной и 4–5 мкм длиной. Гетероцисты эллипсоидные или треугольные 6–7 мкм шириной. Гидрофит (hydr.F). Космополитный.

Баренцево море, губа Териберская, каменистая гряда на берегу моря у входа в Териберскую губу к северу от пос. Териберка, 69°12'22.43" с.ш., 35°05'58.45" в.д., 3 м над ур. моря, в зоне заплеска (супралитораль) на камнях, среди зеленых водорослей, совместно с *Nostoc punctiforme*. Единично.

Оз. Имандра [Воронихин, 1935]; Белое море, острова Ряжков и Телячий (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Ярнышная, кут, бухта Бобровая, губа Дальнезеленецкая, мыс Аварийный [Белякова, 2005]; реки Лувеньга, Умба, Варзуга, Индель, Томинга [Комулайнен и др., 2008].

**182. *Rivularia dura* Roth.** Гидрофит (hydr.F).

Р. Лямукса [Комулайнен, 2008].

**183. *Rivularia haematites* (DC.) Born. et Flah.** [= *Batrachospermum haematites* DC.]. Гидрофит, кальцефил (hydr.F). Космополитный.

Р. Шумилова в с. Тетрино [Косинская, 1934]

Сем. *Nostocaceae* Dumort.

Подсем. *Anabaenoideae* (Born. et Flah.) Kirchn.

**184. *Anabaena augstumalis* Schmidle.** Амфибиальный (?) (amph.F). Бореальный, биполярный.

Белое море, о. Рязков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**185. *Anabaena catenula* var. *affinis* (Lemm.) Geitl.<sup>1</sup>** [= *Anabaena affinis* Lemm.]. Гидрофит (hydr.F). Бореальный, биполярный.

Белое море, о. Рязков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**186. *Anabaena circinalis* Rabench. ex Born. et Flah.** [= *Anabaena hassallii* (Kütz) Wittt.]. Гидрофит (hydr.F). Бореальный, биполярный.

Озера Зеленецкое и Акулькино [Никулина, 1975]; оз. Имандра [Шаров, 2002].

**187. *Anabaena constricta* (Szaf.) Geitl.** (прил. 4, рис. 7). Трихомы одиночные, интенсивно сине-зеленые, без влагилиц, почти прямые, клетки 4.5–5.3 мкм шириной, в середине трихома с перешнуровками, 5.5–6 (7.5) мкм длиной. Амфибиальный (?) (amph.F). Вид с неясным распространением.

Хиби́нские горы, гора Вудъяврчорр, горно-лесной пояс, ельник зеленомошный с примесью березы, на комле березы, эпифит на *Harpantus flotovianus*. Предгорья Хибин, окраина пушицево-сфагнового болота, между кочек, эпифит на *Calliergon stramineum*. Обнаружен в посеве на питательной среде. Редко.

**188. *Anabaena cylindrica* Lemm.** Гидрофит (hydr.F.). Бореальный, биполярный.

Окрестности с. Тетрино [Косинская, 1934], реки Каменка, Качаловка, Йоканьга [Цинзерлинг, Косинская, 1935].

**189. *Anabaena delicatula* Lemm.** Амфибиальный (?) (hydr.F). Бореальный, евразийский.

Оз. Нотозеро [Воронихин, 1935].

**190. *Anabaena echinospora* Skuja.** Гидрофит (hydr.F). Бореальный, европейский.

Р. Пурнач [Косинская, 1934].

**191. *Anabaena elliptica* Lemm.** Гидрофит (hydr.F). Бореальный, евразийский.

Оз. Имандра [Шаров, 2002].

**192. *Anabaena flos-aquae* (Lyngb.) Bréb. ex Born. et Flauh.** Гидрофит (hydr.F). Космополитный.

Озера Имандра и Нотозеро [Воронихин, 1935]; р. Нива [Коршиков, 1941]; реки Пила, Кица [Комулайнен и др., 2008].

**193. *Anabaena inaequalis* (Kütz.) Born. et Flah.** Гидрофит (hydr.F). Космополитный.

Р. Тулома [Elfing, 1895, цит. по: Еленкин, 1938].

---

<sup>1</sup>По представлениям Wacklin et al. (2009) ряд представителей рода *Anabaena* следует относить к роду *Dolichospermum*, в частности представленные в нашем списке *Anabaena catenula* var. *affinis*, *A. circinalis*, *A. delicatula*, *A. flos-aquae*, *A. lemmermanii*.

**194. *Anabaena laxa* A. Braun ex Born. et Flah.** Гидрофит (hydr.F). Бореальный, биполярный.

Озера Нотозеро и Имандра [Воронихин, 1935].

**195. *Anabaena lemmermanii* P. Richt.** Гидрофит (hydr.F). Бореальный, циркумполярный.

Оз. Имандра [Воронихин, 1935]; озера Зеленецкое и Акулькино [Никулина, 1975]; реки Вяла, Лямукса, Варзуга, Пулоньга (Терская) [Комулайнен и др., 2008].

**196. *Anabaena oscillatorioides* Bory ex Born. et Flah.** Гидрофит (hydr.F). Космополитный.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**197. *Anabaena subcylindrica* Borge.** Гидрофит (hydr.). Бореальный, биполярный.

Р. Тулома [Ширшов, 1933].

**198. *Anabaena torulosa* Lagerh. ex Born. et Flah.** Гидрофит (hydr.F). Космополитный.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**199. *Aphanizomenon flos-aquae* (L.) Ralfs.** Гидрофит (hydr.F). Космополитный.

Оз. Имандра [Моисеенко, Яковлев, 1990; Шаров, 2002]; реки Вяла, Кица, Пулоньга (Терская) [Комулайнен и др., 2008].

**200. *Cylindrospermum majus* Kütz.** Амфибиальный (?) (CF). Космополитный.

Реки Чаваньга, Варзуга [Elfing, 1895; цит. по: Еленкин, 1938].

**201. *Cylindrospermum minutissimum* Collins.** Амфибиальный (?) (CF). Бореальный, биполярный.

Река Каменка [Цинзерлинг, Косинская, 1935].

**202. *Cylindrospermum stagnale* (Kütz.) Born. et Flah.** Амфибиальный (amph.F). Космополитный.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Ярнышная, бухта Бобровая, кут [Белякова, 2005].

**203. *Hydrocoryne spongiosa* Schwabe ex Born. et Flah.** [= *Schizothrix spongiosa* Grun. ]. Гидрофит (hydr.F). Бореальный, биполярный.

Оз. Нотозеро [Воронихин, 1935]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

Подсем. Nostocoideae (Borzi) Komárek et Anagn.

**204. *Aulosira implexa* Born. et Flah.** Нити собраны в пучки, тесно переплетающиеся или одиночные, 12 мкм шириной. Влагалища тонкие, бесцветные. Трихомы сине-зеленые, 8–9 мкм шириной, у попе-

речных перегородок слабо перешнурованные. Длина клеток несколько меньше ширины. Амфибиальный (?) (amph.F). Вид с неясным распространением.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северной экспозиции, 67°39'02.18" с.ш., 33°38'47.81" в.д., 350 м над ур. моря, нижний подпояс горно-тундрового пояса, эпифит на *Sanionia uncinata*, *Limprichtia revolvens*, *Tritomaria quinquedentata*; горно-лесной пояс, ельник зелено-мошный с примесью березы, на берегу ручья Вудъяврйок, на песчаной почве и на *Scapania uliginosa*; предгорья Хибин, березняк с примесью ели, заболоченный, эпифит на *Tomentipnum nitens*; пушицево-сфагновое болото, эпифит на *Campilium stellatum*, *Limprichtia cossonii*, *Scorpidium scorpioides*; ивняк разнотравный, эпифит на *Marchantia alpestris*. Часто

**205. *Aulosira laxa* Kirchn. ex Born. et Flah.** Нити 5–8 мкм шириной, влагалища тонкие, бесцветные. Трихомы 5–7 мкм шириной. Клетки дискообразные до цилиндрических. Амфибиальный (amph.F). Космополитный.

Предгорья Хибин, пушицево-сфагновое болото, эпифит на *Aulacomnium palustre*, *Scorpidium scorpioides*; заболоченный березняк с примесью ели, эпифит на *Polytrichum juniperinum*. Редко.

**206. *Nodularia harveyana* (Thwait.) Thur.** [= *Spermosira harveana* Thwait.]. Нити прямые, 7–7.5 мкм шириной. Трихомы ок. 5–5.5 мкм шириной. Клетки сжатые, 3–3.5 мкм длиной. Гетероцисты немногочисленнее вегетативных клеток. Амфибиальный (эдафотрофный(?)) (CF). Космополитный.

Хибинские горы, долина р. Петрелиуса, в районе горы Часначорр, 4 км от дороги на КСС к западу, пояс березовых криволесий, 400 м над ур. моря, у ручья среди валунов, на печоночных мхах *Scapania* sp.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Дальнезеленецкая, мыс Аварийный [Уланова, 2003].

**207. *Nodularia spumigena* Mert.** Нити одиночные, слегка изогнутые, 10–12 мкм шириной. Влагалища бесцветные, тонкие. Клетки 8–10 мкм шириной и 2.5–3 мкм длиной. Гетероцисты интеркалярные, немного шире вегетативных клеток. Амфибиальный (amph.). Космополитный (голарктический (?)).

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северной экспозиции, 67°39'05.46" с.ш., 33°38'27.59" в.д., 260 м над ур. моря, нижняя граница горно-тундрового пояса, русло временного водотока, эпифит на *Gymnocolea inflata*, *Lophozia* sp.; горно-лесной пояс, ельник зелено-мошный с примесью березы, на берегу ручья Вудъяврйок, эпифит на *Scapania uliginosa*; предгорья Хибин, ивняк разнотравный, эпифит на *Marchantia alpestris*. Редко.

Бассейн р. Туломы, Субови (Elfing, 1895; цит. по: Еленкин, 1938), окрестности с. Тетрино [Косинская, 1934]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; р. Томинга [Комулайнен и др., 2008].

**208. *Nostoc coeruleum* Lyngb. ex Born. et Flah.** [= *Sphaeronostoc coeruleum* (Lyngb.) Elenk.]. Колонии шаровидные, мелкие до 5 мм в диаметре. Трихомы тесно переплетающиеся, клетки коротко бочонкообразные до шаровидных, 5–7 мкм шириной. Гетероцисты шаровидные, 10 мкм в диаметре. Гидрофит (hydr.F). Арктобореальный, циркумполярный.

Хибинские горы, южное прихилинское, озеро в районе старого известкового завода, в воде на листьях и стеблях осок у берега озера. Единично.

Реки Лувеньга, Умба, Вяла, Лямукса, Пана, Кица, Стрельна, Пулоньга [Комулайнен и др., 2008].

**209. *Nostoc commune* Vauch. ex Born. et Flah.** [= *Tremella nostoc* L.; *Nostoc commune* Vauch.; *N. kurzianum* Zeller; *Nostocella communis* (Vauch.) Gaill.; *Stratonostoc commune* (Vauch.) Elenk.] (прил. 4, рис. 12). Колонии в виде небольших плоско распростертых слоевищ, волнистые, темно коричневой окраски. Трихомы на периферии колоний тесно переплетающиеся, ближе к центру лежащие более рыхло, бледно-зеленые. Влагалища на периферии хорошо заметные – коричневые, толстые, без слоистости. Клетки коротко-бочонкообразные 5 мкм шириной и (3)6–6.5 мкм длиной. Гетероцисты почти шаровидные, около 6 мкм в диаметре. Аэрофитный (NF). Космополитный. Чаще всего встречается в f. *ulvaceum*, которая, по всей видимости, имеет арктическое распространение и относится к одноименному географическому элементу.

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, 69°11'02.37" с.ш., 35°07'03.29" в.д., 50 м над ур. моря, на склоне холма западной экспозиции, на влажных камнях и на мхах в затененном местообитании, совместно с *Nostoc punctiforme*. Хибинские горы, перевал Юкспоррлак, склон северо-западной экспозиции, 67°39'39.64" с.ш., 33°50'42.06" в.д., 700 м над ур. моря, горно-тундровый пояс, на мохообразных; гора Юкспорр, склон северо-западной экспозиции, горно-тундровый пояс, 67°38'55.05" с.ш., 33°43'04.66" в.д., 600 м над ур. моря, в мохово-кустарничковой тундре. П-ов Турий (Белое море), верховое болото, на мохообразных. Нередко.

В целинной слабоподзолистой гумусо-иллювиальной почве в горно-лесном поясе, 340 м над ур. моря, в ельнике-черничнике с примесью березы [Штина, Ройзин, 1966]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губы Ярнышная



и Дальнезеленецкая [Белякова, 2005]; реки Югина, Чапома, Пулоньга [Комулайнен и др., 2008].

**210. *Nostoc ellipsosporum* Rabenh. ex Born. et Flah.** [= *Stratonostoc linckia* f. *ellipsosporum* (Desmaz.) Elenk.]. Клетки вытянутые, около 6 мкм шириной и 6–14 мкм длиной. Гетероисты шаровидные или удлиненные, 6–7 мкм шириной и 6–14 длиной. Акинеты 6–8 шириной и до 19 мкм длиной, эллипсоидные, с гладкой оболочкой. Слизистые влагища коричневые, выражены на периферии колоний. Амфибиальный (?) (amph.). Космополитный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северо-восточной экспозиции, горно-лесной пояс, ельник зеленомошный с примесью березы, болотце у ручья Вудъяврйок, эпифит на *Bryum weigelii* и в почве под ним; предгорья Хибин, пушицево-сфагновое болото, эпифит на *Limprihtia cossonii*, *Scorpidium scorpioides*; окраина пушицево-сфагнового болота, между кочек, эпифит на *Calliergon stramineum* и в почве под ним; ивняк разнотравный, эпифит на *Marchantia alpestris* и в почве под ним. Обнаружен в посевах на питательной среде. Нередко.

**211. *Nostoc kihlmanii* Lemm.** [= *N. planctonikum* Poretzky et Tschhernow, *Sphaeronostoc kihlmanii* (Lemm.) Elenk.]. Гидрофит (hydr.). Арктобореальный, циркумполярный.

Р. Тулома [Шишов, 1933].

**212. *Nostoc linckia* (Roth) Born. ex Born. et Flah.** [= *Stratonostoc linckia* (Roth) Elenk.] (прил. 4, рис. 10). Колонии распростертые неоформленные, грязно-зеленого цвета. Трихомы зеленоватые, рыхло расположенные. Клетки бочонкообразные, сильно сжатые до цилиндрических, около 3 мкм шириной и до 4.7 мкм длиной. Гетероисты более или менее округлые, 5–6 мкм в диаметре. Аэрофитный (CF). Космополитный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северной экспозиции, 67°39'05.46" с.ш., 33°38'27.59" в.д., 350 м над ур. моря, нижняя граница горно-тундрового пояса, русло временного водотока, эпифит на *Gymnocolea inflata*; пояс березовых криволесий, в проточном низинном болотце, на сильно увлажненной почве, эпифит на *Philonotis fontana*; горно-лесной пояс, ельник зеленомошный с примесью березы, эпифит на *Blasia pusilla*; склон восточной экспозиции, горно-тундровый пояс, 67°38'35.36" с.ш., 33°37'39.80" в.д., 480 м над ур. моря, эпифит на *Scapania uliginosa*; средняя часть горно-тундрового пояса, 67°38'38.35" с.ш., 33°39'06.66" с.ш., 680 м над ур. моря, эпифит на *Tritomaria quinquedentata*, *Lophozia sudetica*, *Chiloscyphus polyantos*; предгорья Хибин, пушицево-сфагновое болото, на кочках, эпифит на *Aulacomnium palustre*; березняк с примесью ели, заболоченный, эпифит на *Tomentipnum nitens*. Кандалакшские горы, гора Окатьева, склон



восточной экспозиции, 67°06'00" с.ш., 32°51'10" в.д., 300 м над ур. м., влажные скалы со стекающей водой, в маленькой лужице, среди мхов. Часто.

В окультуренной почве предгорных районов (редкостойный ельник с примесью березы и сосны) и в окультуренной слабоподзолистой гумусо-иллювиальной почве в горно-лесном поясе горы Вудъяврчорр, 340 м над ур. моря, в ельнике-черничнике с примесью березы, в тундровой почве на юго-восточном склоне, 390 м над ур. моря [Штина, Ройзин, 1966]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; р. Вяля [Комулайнен и др., 2008].

**213. *Nostoc microscopicum* Carm. ex Born. et Flah.** [= *Sphaeronostoc microscopicum* Carm.]. Колонии мелкие, шаровидные, оливково-зеленого цвета. Трихомы рыхло лежащие. Клетки бочонкообразные 5–6 мкм шириной. Гетероцисты не обнаружены. Аэрофитный (CF). Космополитный.

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, 69°11'11.36" с.ш., 35°06'40.42" в.д., 30 м над ур. моря, на горизонтальной террасе в сообществе мохообразных, эпифитно в пазухах листьев и вдоль стебля печеночных мхов. Единично.

Белое море, острова Ряжков и Телячий (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**214. *Nostoc minutum* Desmaz.** Амфибиальный (?), CF. Космополитный.

Кольский полуостров, район г. Печенги [Голлербах и др., 1953].

**215. *Nostoc paludosum* Kütz. ex Born. et Flah.** [= *Amorphonostoc paludosum* (Kütz.) Elenk.]. Колонии микроскопические, до 500 мкм в диаметре. Трихомы рыхло лежащие, бледно-сине-зеленые, влагалища бесцветные, широкие. Клетки бочонкообразные до эллипсоидных, (2.5)3.5–4.5 мкм шириной, 2.6–3.5(5) мкм длиной. Гетероцисты шаровидные или эллипсоидные, 4–6 мкм шириной. Аэрофитный (CF). Космополитный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северо-восточной экспозиции, 67°39'01.71" с.ш., 33°39'01.76" в.д., 350 м над ур. моря, нижний подпояс горно-тундрового пояса, на влажных камнях, в кустарничково-моховой тундре, эпифит на *Philonotis fontana*. Кандалакшские горы, гора Окарьева, склон восточной экспозиции, 67°06'00" с.ш., 32°51'10" в.д., 300 м над ур. моря, влажные скалы со стекающей водой, на камне. Редко.

В окультуренной почве предгорных районов (редкостойный ельник с примесью березы и сосны), в окультуренной и целинной слабоподзолистой гумусо-иллювиальной почве в горно-лесном поясе горы Вудъяврчорр, 340 м над ур. моря, в ельнике черничнике с примесью березы [Штина, Ройзин, 1966]; Белое море, острова Ряжков и Телячий (Канда-

лакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Ярныш-ная, кут, губа Дальнезеленецкая, Дальний пляж [Белякова, 2005].

**216. *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot** [= *Amorphonostoc punctiforme* Kütz. Elenk. f. *punctiforme*; *Amorphonostoc punctiforme* Kütz. Elenk. f. *populorum* (Geitl.) Hollerb.] (прил. 4, рис. 11.). Колонии микроскопические, неправильно шаровидные, ярко-сине-зеленые. Трихомы очень тесно переплетающиеся, с трудом различимые в общей массе. Клетки коротко-бочонкообразные 3 мкм шириной. Гетероцисты шаровидные 4–6.5 мкм в диаметре. Влагалища с трудом различимые, бесцветные. Амфибиальный, кальцефил (?) (CF). Космополитный.

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, на склоне холма западной экспозиции, 69°11'04.24" с.ш., 35°06'57.39" в.д., 35 м над ур. моря, на влажных камнях и на мхах в затененном местообитании; зарастающее озерко к северу от пос. Териберка, 69°11'49.01" с.ш., 35°07'00.24" в.д., 20 м над ур. моря, среди зеленых водорослей и мхов. Между оз. Гремяха и оз. Вырмес на *Scapania uliginosa*. Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон северной экспозиции, средняя часть горно-тундрового пояса, эпифитно на *Orthocaulis binsteadii*; нижний подпояс горно-тундрового пояса, каменистая осыпь, обросшие мхом камни, эпифит на *Lophozia sudetica*, *Pleurocladula albescens*, *Dicranella grevilleana*, *Scapania scandica*, *Scapania uliginosa*, *Sanionia uncinata* и в почве под ней; русло временного водотока, эпифит на *Anthelia juratzkana*, *Gymnocolea inflata*, *Lophozia* sp., *Polytrichum strictum*, *Limprichtia revolvens*, *Tritomaria quinqueidentata*, *Scapania irrigua*, *Sarmentypnum sarmentosum*; горно-лесной пояс, ельник зеленомошный с примесью березы, в понижении, эпифит на *Orthocaulis floerkei*, *Blasia pusilla*, на *Bryum weigelii* и в торфянистой почве под ним, на *Harpanthus flotovianus*, растущем на комле березы, на *Diplophyllum taxifolium*, растущем на камне, на берегу ручья Вудъяврйок, на *Scapania uliginosa*, *Scapania subalpina*, растущих на песчаной почве, на влажном камне у безымянного ручья, эпифит на *Tritomaria quinqueidentata*, *Hygrohypnum duriusculum*; склон восточной экспозиции, в Ботаническом цирке, в разломе, средняя часть горно-тундрового пояса, ручейки со стекающей водой, эпифит на *Ptilidium ciliare*; в поясе березовых криволесий, на *Pohlia wahlenbergii*, *Rhizomnium pseudopunctatum*, *Marchantia alpestris*; в проточном низинном болотце, на *Philonotis fontana*; лесной пояс, березняк разнотравный, в ручье, в воде, на *Fontinalis antipyretica*; перевал Юкспоррлак, склон северо-западной экспозиции, 67°39'39.64" с.ш., 33°50'42.06" в.д., 700 м над ур. моря, горно-тундровый пояс, эпифит на мохообразных. Предгорья Хибин, пушицево-сфагновое болото, на кочках с *Aulacomnium palustre*, на

*Campilium stellatum*, *Limprichtia cossonii*, *Calliergon stramineum* и в почве под ним; сосняк кустарничковый с примесью березы на старой лесной дороге, эпифит на *Sanionia uncinata*; березняк с примесью ели, заболоченный, в торфянистой почве под *Tomentipnum nitens*, *Polytrichum juniperinum*; ивняк разнотравный, мелиоративная канава, на *Marchantia alpestris*. Южное побережье оз. Имандра, около 10 км от п. Питкуль, ельник-березняк травяно-моховой, на печоночных мхах. Очень часто.

В окультуренной почве предгорных районов (редкостойный ельник с примесью березы и сосны) и в окультуренной и целинной слабоподзолистой гумусо-иллювиальной почве в горно-лесном поясе горы Вудъяврчорр, 340 м над ур. моря, в ельнике-черничнике с примесью березы [Штина, Ройзин, 1966]; Белое море, о. Рязков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Ярнышная, губа Дальнезеленецкая, Дальний пляж, губа Плохие Чевры [Белякова, 2005].

**217. *Nostoc pruniforme* C. Ag. ex Born. et Flah.** Гидрофит (hydr.F). Космополитный.

Р. Кица [Комулайнен и др., 2008].

**218. *Nostoc verrucosum* Vauch. ex Born. et Flah.** [= *Stratonostoc verrucosum* (Vauch.) Elenk.]. Гидрофит (hydr.). Космополитный.

Р. Тулома [Ширшов, 1933], р. Пулонга [Косинская, 1934]; реки Кица, Индель, Томинга [Комулайнен и др., 2008].

**219. *Nostoc zetterstedtii* Aresch.** [= *Sphaeronostoc zetterstedtii* (Aresch.) Elenk.]. Гидрофит (hydr.F). Космополитный.

Река в с. Тетрино [Косинская, 1934]; Белое море, о. Телячий (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**220. *Trichormus catenula* (Kütz. ex Born. et Flah.) Komárek et Anagn.** [= *Anabaena catenula* Kütz. ex Born. et Flah.; *Anabaena solitaria* Kleb.]. Трихомы изогнутые, сине-зеленые, влагалища расплывающиеся, клетки бочонкообразные, 5–8 мкм шириной. Гетероцисты несколько вытянутые, 6 мкм шириной, 7–10 мкм длиной. Амфибиальный (amph.F). Арктобореальный, биполярный.

Хибинские горы, гора Вудъяврчорр склон северной экспозиции, 67°39'02.18" с.ш., 33°38'47.81" в.д., 350 м над ур. моря, нижняя граница горно-тундрового пояса, эпифит на *Limprichtia revolvens*, *Tritomaria quinquedentata*; горно-лесной пояс, ельник зеленомошный с примесью березы, болотце у ручья Вудъяврйок, на *Scapania uliginosa*, *Bryum weigelii* и в почве под ним; у безымянного ручья, на *Hygrohypnum duriusculum*. Предгорья Хибин, пушицево-сфагновое болото, эпифит на *Aulacomnium palustre*, *Limprichtia cossonii*, *Calliergon stramineum*, *Scorpidium scorpioides*; заболоченный березняк с примесью ели, на

*Tomentipnum nitens*, *Polytrichum juniperinum*; ивняк разнотравный, на *Marchantia alpestris*. Очень часто.

Р. Каменка [Цинзерлинг, Косинская, 1935].

**221. *Trichormus variabilis* (Kütz. ex Born. et Flah.) Komárek et Anagn.** [= *Anabaena variabilis* Kütz.]. Эдафофильный (PF). Космополитный (голарктический (?)).

В окультуренной почве предгорных районов (редкостойный ельник с примесью березы и сосны) [Штина, Ройзин, 1966].

## Пор. STIGONEMATALES

Сем. *Capsosiraceae* (Borzi) Geitl.

**222. *Capsosira brebissonii* Kütz.** Гидрофит (hydr.). Вид с неясным распространением.

Р. Кица [Комулайнен и др., 2008].

Сем. *Stygonemataceae* (Hass.) Kirchn.

**223. *Pulvinularia suecica* Borzi.** Гидрофит (hydr.). Вид с неясным распространением.

Р. Кица [Комулайнен и др., 2008].

**224. *Stigonema informe* Kütz. ex Born. et Flah.** Дерновинки черно-коричневой окраски. Нити 52–56 мкм шириной, неправильно ветвистые, содержат по 4–6 рядов клеток. Влагалища слоистые, коричневые. Гетероцисты боковые. Амфибиальный (?) (MF). Космополитный.

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, на вершине сопки, 69°10'59.66" с.ш., 35°06'07.61" в.д., 70 м над ур. моря, на влажных камнях. Лапландский заповедник, Чуна-тундра, дальняя часть ущелья Леммкорр, борт северной экспозиции, 67°53'12.48" с.ш., 32°28'58.65" в.д., 450 м над ур. моря, влажные скалы, эпифит на *Lophozia sudetica*. Хибинские горы, гора Вудъяврчорр склон северо-восточной экспозиции, 67°39'02.18" с.ш., 33°38'47.81" в.д., 350 м над ур. моря, нижняя граница горно-тундрового пояса, на *Limprichtia revolvens* и *Tritomaria quinquedentata*; склон восточной экспозиции, в Ботаническом цирке, в разломе, 67°38'30.93" с.ш., 33°38'07.20" в.д., 620 м над ур. моря, средняя часть горно-тундрового пояса, на камне среди печоночных мхов. Предгорья Хибин, пушицево-сфагновое болото, в понижении на *Scorpidium scorpioides*. Нередко.

Г. Полярный [Еленкин, 1906]. Хибины, водопад на р. Поачвумйок [Воронихин, 1936]; оз. Зеленецкое, обрастания камней [Никулина, 1975]; Баренцево море, губа Ярнышная [Уланова, 2003]; реки Лувеньга, Умба, Томинга [Комулайнен и др., 2008].

**225. *Stigonema mamillosum* (Lyngb.) C. Ag. ex Born. et Flah.** [= *Bangia mamillosa* Lyngb.; *Stigonema informe* var. *coralloides* Hansg.; S.

*tamillosum* (Lyngb.) Ag.]. Амфибиальный (amph.F). Бореальный, би-полярный (возможно космополит).

Р. Чаваньга, Субови [Elfing, 1895, цит. по: Еленкин, 1938], озеро близ п. Лумбовка, небольшое тундровое озерко близ оз. Пашково (Пашкявр), Кейвы, терраса на горе Кырлуайв (Кырпыруайв), маленькое озеро, в воде среди мхов, оз. близ реки Кашкаракка, обрастания на камнях, ручей впадающий в р. Поккруэй, болото к северу от р. Каменка [Цинзерлинг, Косинская, 1935]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; реки Лувеньга, Пила, Умба, Лямукса, Кица [Комулайнен и др., 2008].

**226. *Stigonema minutum* (C. Ag.) Hass. ex Born. et Flah.** [= *Scytonema minutum* C. Ag.] (прил. 4, рис. 2). Дерновинки коричневого цвета. Нити (18)22–27(41) мкм шириной, сильно ветвистые, 3–4-рядные. Влагалища желто-коричневые. Клетки шаровидные или сжатые. Гетероцисты боковые. Гормогонии до 15 мкм длиной. Амфибиальный (amph.F). Космополит.

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, 69°11'04.24" с.ш., 35°06'57.39" в.д., 50 м над ур. моря, на влажных камнях. Хибинские горы, гора Юкспорр, склон северо-северо-западной экспозиции, 67°38'47.49" с.ш., 33°42'52.54" в.д., 400 м над ур. моря, средняя часть горно-тундрового пояса, воронично-чернично-лишайниковая тундра, на мохообразных; 67°39'05.46" с.ш., 33°38'27.59" в.д., 200–250 м над ур. моря, нижний подпояс горно-тундрового пояса, воронично-чернично-моховая тундра, на влажном камне; перевал Юкспоррлак, склон северо-западной экспозиции, 67°39'39.64" с.ш., 33°50'42.06" в.д., 700 м над ур. моря, средняя часть горно-тундрового пояса, на мохообразных и на камне. Нередко.

Хибины, побережье оз. Малый Вудъявр, на камнях [Воронихин, 1936]. В тундровой почве на юго-восточном склоне горы Вудъяврчорр, 390 м над ур. моря [Штина, Ройзин, 1966]; оз. Имандра [Elfing, 1895; цит. по: Еленкин, 1938]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

**227. *Stigonema ocellatum* (Dillw.) Thur. ex Born. et Flah.** [= *Conferva ocellata* Dillw.] (прил. 4, рис. 13). Дерновинки коричневого цвета. Нити 24–32 мкм шириной. Боковые ветви немного уже, чем основная нить. Трихомы однорядные, иногда двурядные. Клетки шаровидные, 11 мкм шириной. Влагалища желто-коричневого цвета. Гетероцисты боковые и интеркалярные. Амфибиальный (amph.F). Космополитный.

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, на склонах различной экспозиции, по всему профилю сопкок, кустарничково-моховая тундра, на камнях, на мохообразных и во временных водоемах. Хибинские горы, гора Вудъяврчорр, склон се-

веро-восточной экспозиции, нижняя граница горно-тундрового пояса, русло временного водотока, на *Anthelia juratzkana*, *Gymnocolea inflata*; склон восточной экспозиции, средняя часть горно-тундрового пояса, на *Ptilidium ciliare*; склон восточной экспозиции, в Ботаническом цирке, в разломе, средняя часть горно-тундрового пояса, на влажном камне. Предгорья Хибин, пушицево-сфагновое болото, на *Scorpidium scorpioides*. Кандалакшские горы, гора Окатьева, склон восточной экспозиции, 67°06'00" с.ш., 32°51'10" в.д., 300 м над ур. моря, влажные скалы со стекающей водой, в маленькой лужице, среди мхов. Очень часто.

Хибины<sup>1</sup> [Elfing, 1895; цит. по: Еленкин, 1938]; оз. Имандра, Вайда-губа, р. Чаваньга, мыс Орлов-Терский Тонкий [Elfing, 1895; цит. по: Еленкин, 1938]; побережье оз. Имандра, болото близ ручья Жемчужного [Цинзерлинг, 1929]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Дальнезеленецкая, мыс Аварийный [Белякова, 2005].

### Сем. **Mastigocladaceae** Geitl.

#### Подсем. Mastigocladoideae Anagn. et Komárek

**228. *Hapalosiphon fontinalis* (C. Ag.) Born.** [= *Conferva fontinalis* C. Ag.]. Дерновинки распростерты, синевато-зеленой окраски. Основные нити стелющиеся, около 5 мкм шириной. Трихомы из одного ряда клеток. Боковое ветвление всестороннее. Отходящие ветви булавовидно расширяются к концу, апикальные клетки полушаровидные. Клетки в середине трихома 5 мкм шириной и 5.5 мкм длиной, цилиндрические. Влагалища узкие, бесцветные, заметны только на концах боковых веточек. Гетероцисты интеркалярные, цилиндрические, до 6.37 мкм длиной, шириной, как вегетативные клетки. Амфибиальный (amph.F). Космополитный.

Баренцево море, губа Териберская, холмистое плато к западу от пос. Териберка, 69°10'59.66" с.ш., 35°06'07.61" в.д., 70 м над ур. моря, на вершине сопки, на влажных камнях, на мхах. Панские тундры, к северу от горы Каменник, в ельнике сфагновом на нижней стороне затопленного бревна, на древесине ели. Редко.

Во многих местах<sup>1</sup> [Elfing, 1895; цит. по: Еленкин, 1938], оз. первое Масловское, между дер. Чапома и рекой Пурнач [Косинская, 1934]; Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996]; Баренцево море, губа Ярнышная, губа Дальнезеленецкая, мыс Аварийный [Белякова, 2005]; р. Кица [Комулайнен и др., 2008].

**229. *Hapalosiphon welwitschii* W. et G. S. West.** Нити одиночные, изогнутые, 5.5–7.5 мкм шириной. Влагалища бесцветные, узкие. Боко-

<sup>1</sup>Более точного местоположения в работе А.А. Еленкина не приводится.

вое ветвление одностороннее, клетки основных нитей почти квадратные, ок. 6 мкм шириной. Гетероцисты закругленно квадратные, 6 мкм длиной и шириной. Амфибиальный (?) (PF). Бореальный, биполярный.

Кандалакшские горы, гора Окатьева, склон северо-восточной экспозиции, 67°06'00.31" с.ш., 32°51'09.58" в.д., 300 м над ур. моря, влажные скалы со стекающей водой, в маленькой лужице, среди мхов.

Белое море, о. Ряжков (Кандалакшский заповедник) [Белякова, 1996].

### **Nomina excludenda**

**1. *Dactylococcopsis acicularis* Lemm.** Оз. Зеленецкое [Никулина, 1975]. = *Monoraphidium griffithii* (Berkel.) Kom.-Legn. (*Chlorophyta*) [Komárková-Legnerová, 1969].

**2. *Dactylococcopsis fascicularis* Lemm.** Оз. Зеленецкое [Никулина, 1975] = *Ankistrodesmus spiralis* (Thurn.) Lemm. (*Chlorophyta*) [Komárková-Legnerová, 1969].

**3. *Dactylococcopsis irregularis* G. M. Smith.** Оз. Зеленецкое [Никулина, 1975] = *Monoraphidium irregulare* (G. M. Smith) Kom.-Legn. (*Chlorophyta*) [Komárková-Legnerová, 1969].

**4. *Tetrarcus ilsteri* Skuja** – Оз. Зеленецкое [Никулина, 1975] = вероятно, *Rhodobacteria* [Komárek, Anagnostidis, 1998].



## ГЛАВА 5

### ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОРЫ ЦИАНОПРОКАРИОТ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

#### 5.1. Положение цианопрокариот в системе органического мира

Вопрос о положении цианопрокариот в системе органического мира на протяжении исторического развития науки решался неоднозначно [Пиневич, 1999]. Долгое время по наличию оксигенного типа фотосинтеза эту группу организмов относили к водорослям в ранге отдела Cyanophyta. В 1938 г. Э. Шаттон (E. Chatton) предложил использовать ядро в качестве ведущего признака в макросистематике [Пиневич, Аверина, 2002]. В 1970-х гг. R. Stanier и C. van Niel разработали на этой основе теорию двух глобальных морфотипов, а термины «прокариот» и «бактерия» стали эквивалентными [Пиневич, Аверина, 2002]. Сине-зеленые водоросли, имеющие прокариотический тип генома и ряд биохимических особенностей, были отнесены к бактериям (Cyanobacteria) [Stanier, Cohen-Bazire, 1977]. Это вызвало ряд возражений со стороны альгологов (подробнее см. [Кондратьева, 1981]).

В рамках современного подхода к изучению этой уникальной группы приравнивание организмов со столь продвинутым типом метаболизма к бактериям признано необоснованным, в связи с чем было предложено название Cyanoprokaryota [Komárek, 1993; Komárek, Anagnostidis, 1998].

На сегодняшний день номенклатура цианопрокариот регламентируется действием сразу двух кодексов: Международного кодекса ботанической номенклатуры и Международного кодекса номенклатуры бактерий, что определяет и наличие нескольких систем классификации цианопрокариот.

#### *Системы классификации цианопрокариот*

1. Ботаническая система L. Geitler [1932, цит. по: Еленкин, 1936]. Сложная, хорошо разработанная и основанная почти исключительно на морфологических признаках организмов из природных образцов.

2. Система А.А. Еленкина [1936] во многом была основана на системе Гейтлера, являлась общепризнанной в русскоязычной научной литературе и претерпела весьма незначительные изменения [Голлербах и др., 1953].

3. Первой системой, по которой группа была отнесена к цианобактериям, явилась схема, предложенная R.J. Stanier и G. Cohen-Bazire [1977]. Система содержит деление на шесть основных подгрупп (*Chroococcacean*, *Pleurocapsalean*, *Oscillatorian*, *Nostocacean*, *Rivularean*, *Stigonematalean*) и отдельно вынесены рода с неясным положением – «uncertain affiliation» (*Aphanothece*, *Aphanocapsa*, *Cylindrospermum*).

4. Позднее [Rippka et al., 1979] цианобактерии были разделены на пять секций: первая и вторая включают одноклеточные формы, которые могут быть представлены как одиночными, так и колониальными образованиями; секции 3–5 включают филаментные формы.

5. Наиболее простая система, принятая в определителе бактерий Берджи [1997], основана на изучении штаммов цианобактерий, имеющих в культурах. В ней группа разделяется на пять подгрупп.

6. Современная система, созданная J. Komárek, K. Anagnostidis [Komárek, Anagnostidis, 1986, 1989, 1998, 2005; Anagnostidis, Komárek, 1988, 1990], представляет собой сложную модификацию системы Гейтлера, проведенную на основе морфологических (общая морфология, ультраструктура, количество плоскостей деления) и молекулярно-генетических данных, полученных на природном материале и культурах.

7. В рамках микробиологического подхода была предложена новая, но, очевидно, основанная на работе Гейтлера, система [Cavalier-Smith, 2002], по которой цианобактерии отнесены к царству Bacteria, подцарству Negibacteria, инфрацарству Glucobacteria в качестве отдела Cyanobacteria. Внутри группы выделяется два подотдела и три класса, содержащие шесть порядков.

В настоящей работе используется система J. Komárek, K. Anagnostidis [Komárek, Anagnostidis, 1986, 1989, 1998, 2005; Anagnostidis, Komárek, 1988, 1990]. Она имеет ряд очевидных преимуществ, в частности – фенотипические определительные признаки, удобные для практического использования, особенно при полевых исследованиях.

## **5.2. Таксономическая структура флоры цианопрокариот Мурманской области**

На территории области были обнаружены 229 видов цианопрокариот, которые объединяются в 65 родов, 19 семейств, относящихся к 4 принятым порядкам (прил. 1).

Неполнота инвентаризации флоры, различия площадей и флористического богатства регионов в наименьшей степени отражаются на систематической структуре флоры [Малышев, 1972; Юрцев и др., 1978].

По мнению Л.И. Малышева [1969] наиболее важными факторами внешней среды, определяющими богатство флоры, являются размеры территории, термические условия (зависящие от географической широты местности), влажность климата и гористость территории. Видовое богатство цианофлоры зависит от разнообразия микроместообитаний, влажности и гористости местности.

Особенности флоры нагляднее всего проявляются при сравнении с флорами других районов. Для сравнения с флорами других регионов были выбраны две территории, относительно близкие по природно-климатическим особенностям, изученности и площади: Большеземельская тундра [Гецен и др., 1994; Патова, 1994] и архипелаг Шпицберген [Перминова, 1990; Sculberg, 1996; Давыдов, 2005a]. Конечно, условие флористической равнозначности территорий [Толмачев, 1941] при сравнительном анализе в данном случае не может быть выдержано полностью, так как и природные условия (в обоих регионах отсутствует лесная зона), и площадь, и степень изученности районов в значительной степени различаются. Тем не менее, все три территории располагаются за Полярным кругом, относятся к одной климатической области, а главное, по ним имеются довольно полные списки цианопрокариот. Для крупных территорий, расположенных в бореальной зоне, к сожалению, нет удовлетворительных по полноте списков видов цианопрокариот, и поэтому они не могут быть использованы для сравнения.

Архипелаг Шпицберген из всех выбранных районов имеет самое северное положение. Большое влияние на его климат оказывают морские течения Атлантики и Арктики, что обуславливает высокую влажность воздуха и обилие осадков. Климат Большеземельской тундры имеет гораздо более выраженные континентальные черты, чем Шпицберген и Мурманская область. Сравнимые территории имеют и ландшафтные особенности. Арх. Шпицберген характеризуется среднегорными поднятиями (до 1713 м над ур. м.), значительной площадью, покрытой ледниками. В Мурманской области также расположены крупные горные массивы (до 1248 м над ур. м.), но большая часть района имеет холмисто-грядовый или выровненный рельеф. Большеземельская тундра представляет собой пологохолмистую равнину (до 400 м над ур. м.), но в состав *Suaenoprokaryota* данного района авторы [Гецен и др., 1994] включили и сведения о небольшом количестве видов, произрастающих на Полярном Урале. Только в Мурманской области большую часть территории занимают северотаежные леса и лесотундра.

В Большеземельской тундре выделяются подзоны северных и южных гипоарктических тундр [Ребристая, 1977]. На арх. Шпицберген растительность представлена арктическими (западная и юго-западная часть) и высокоарктическими тундрами [Юрцев и др., 1978; Александрова, 1983].

Из трех сравниваемых флор наиболее изученной является цианофлора Мурманской области, флора Большеземельской тундры несколько уступает ей по числу видов, для арх. Шпицберген известное число цианопрокариот, очевидно, является далеко не полным.

### 5.3. Сравнение спектров порядков флор цианопрокариот Мурманской области, Большеземельской тундры и арх. Шпицберген

Наибольшее число видов цианопрокариот Мурманской области (78) относится к порядку Chroococcales (табл. 5.3.1 и рис. 5.3.1). Число видов Nostocales и Oscillatoriales несколько меньше, но в целом эти три порядка имеют во флоре примерно равные доли. Представители Stigonematales составляют лишь 3.5% от общего числа, что объясняется общим небольшим разнообразием видов. Аналогичное соотношение порядков наблюдается во флоре Большеземельской тундры<sup>1</sup> [Гецен и др., 1994; Патова, 1994] (табл. 5.3.2, рис. 5.3.2). Положение в спектре порядка Chroococcales во флоре Большеземельской тундры является следствием меньшей изученности горных районов Полярного Урала, включенных в анализ флоры Большеземельской тундры.

Таблица 5.3.1. Соотношение порядков Cyanoprokaryota по числу таксонов во флоре Мурманской области

Порядок	Число семейств	Число родов	Число видов	Процент от общего числа видов (%)
Chroococcales	7	24	78	34.1
Nostocales	4	17	73	31.9
Oscillatoriales	5	20	70	30.5
Stigonematales	3	4	8	3.5
Всего	18	65	229	100

<sup>1</sup>Здесь и далее при сравнении изученной цианофлоры с флорами других территорий предварительно были произведены номенклатурные изменения опубликованных списков, согласно систематике, принятой при составлении аннотированного списка цианопрокариот Мурманской области.

Таблица 5.3.2. Соотношение по числу видов порядков Cyanoprokaryota во флорах Мурманской обл., Большеземельской тундры и арх. Шпицберген

Порядок	Число видов МО		Число видов БТ		Число видов АШ	
	абс.	%	абс.	%	абс.	%
Chroococcales	78	34.1	54	28.4	50	45.0
Nostocales	73	31.9	67	31.6	18	16.2
Oscillatoriales	70	30.5	60	35.3	40	36.1
Stigonematales	8	3.5	9	4.7	3	2.7
Всего	229	100	190	100	111	100

Примечание. МО – Мурманская обл.; БТ – Большеземельская тундра; АШ – арх. Шпицберген; абс. – число видов; % – доля видов.

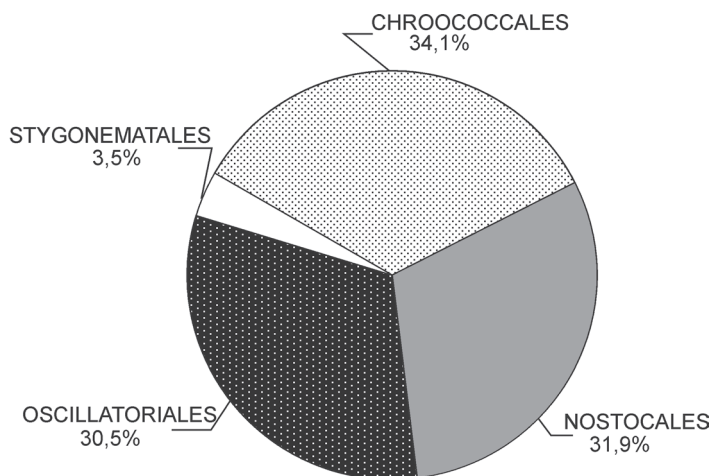
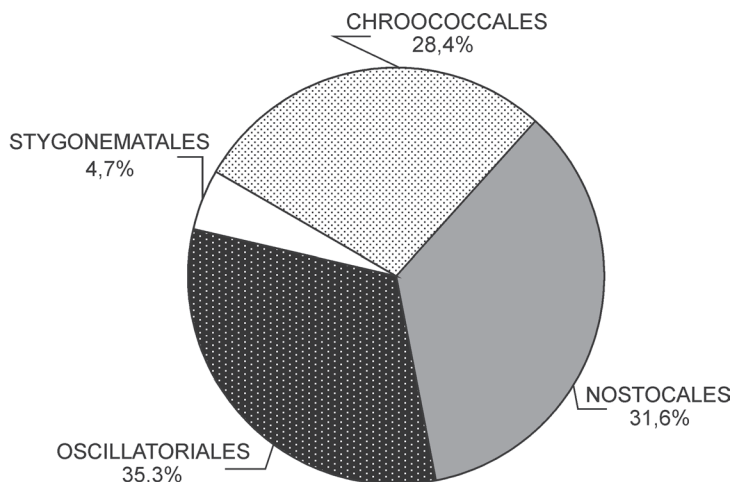


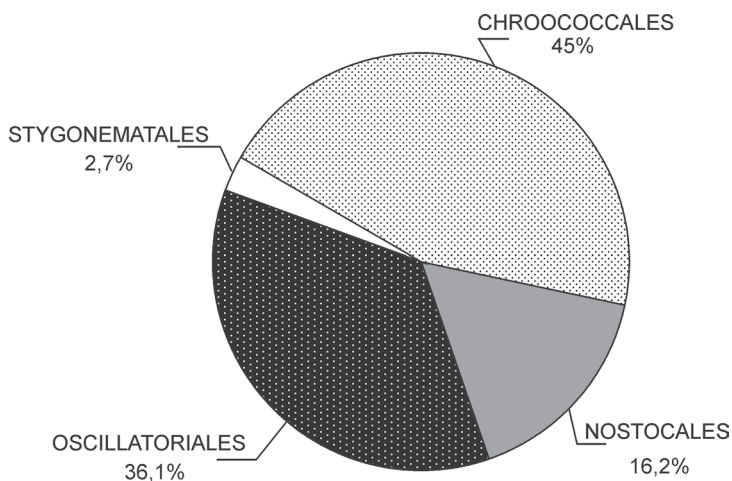
Рис. 5.3.1. Соотношение по числу видов порядков Cyanoprokaryota во флоре Мурманской области

Меньшее количество видов Stigonematales во флоре Мурманской области, по сравнению с флорой Большеземельской тундры, обусловлено отсутствием видов *Fischerella* spp.

Цианофлора Шпицбергена [Перминова, 1990; Sculberg, 1996; Давыдов, 2005a] по количеству видов уступает флорам Мурманской области и Большеземельской тундры (табл. 5.3.2.). В спектре порядков в ней преобладают хроококковые (рис. 5.3.3.), доминирование Chroococcales является отражением горного характера территории.



**Рис. 5.3.2.** Соотношение по числу видов порядков Суанопрокариота во флоре Большеземельской тундры



**Рис. 5.3.3** Соотношение по числу видов порядков Суанопрокариота во флоре архипелага Шпицберген

Обращает на себя внимание небольшое число видов Nostocales, что, видимо, объясняется недостаточной изученностью флоры архипелага.

#### 5.4. Сравнение семейственных спектров флор цианопрокариот Мурманской области, Большеземельской тундры и арх. Шпицберген

Разнообразие флоры цианопрокариот Мурманской области включает 19 таксонов в ранге семейства (табл. 5.4.1., рис. 5.4.1.). Среднее число видов в семействе – 12.

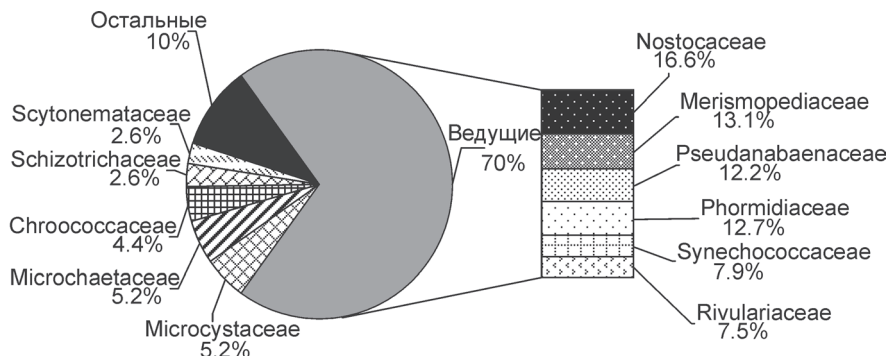
К ведущим семействам относятся Nostocaceae, Merismopediaceae, Phormidiaceae и Pseudanabaenaceae – они включают 54.6% всего видового разнообразия цианопрокариот флоры.

Девять первых семейств составляют 84.7% разнообразия. Такая закономерность отмечается и для цианофлоры Восточноевропейских тундр

*Таблица 5.4.1.* Соотношение по числу таксонов семейств Cyanoprokaryota во флоре Мурманской области

Место семейства по числу видов	Семейство	Число родов	Число видов	Процент от общего числа видов (%)
1	Nostocaceae	8	38	16.6
2	Merismopediaceae	8	30	13.1
3	Phormidiaceae	8	29	12.7
4	Pseudanabaenaceae	9	28	12.2
5	Synechococcaceae	7	18	7.9
6	Rivulariaceae	4	17	7.5
7–8	Microcystaceae	3	12	5.2
7–8	Microchaetaceae	4	12	5.2
9	Chroococcaceae	2	10	4.4
10–12	Schizotrichaceae	1	6	2.6
10–12	Scytonemataceae	1	6	2.6
10–12	Oscillatoriaceae	1	6	2.6
13–14	Chamaesiphonaceae	2	5	2.2
13–14	Stygonemataceae	2	5	2.2
15–16	Mastigocladaceae	1	2	0.9
15–16	Hyellaceae	1	2	0.9
17–19	Borziaceae	1	1	0.4
17–19	Entophysalidaceae	1	1	0.4
17–19	Capsosiraceae	1	1	0.4





**Рис. 5.4.1.** Соотношение по числу видов семейств Cyanoprokaryota во флоре Мурманской области

[Патова, 2004]. В альгофлоре Большеземельской тундры десять ведущих семейств включают 86% видового разнообразия [Гецен, 1985].

Во флоре цианопрокариот Большеземельской тундры, четыре ведущих семейства те же, но семейство Merismopediaceae перемещается на четвертое место (табл. 5.4.2; рис. 5.4.2). Четыре наиболее многовидовых семейства включают больший процент (59.1%) видового разнообразия. Девять ведущих семейств составляют 85.9% разнообразия флоры цианопрокариот. В целом спектры семейств Мурманской области и Большеземельской тундры близки.

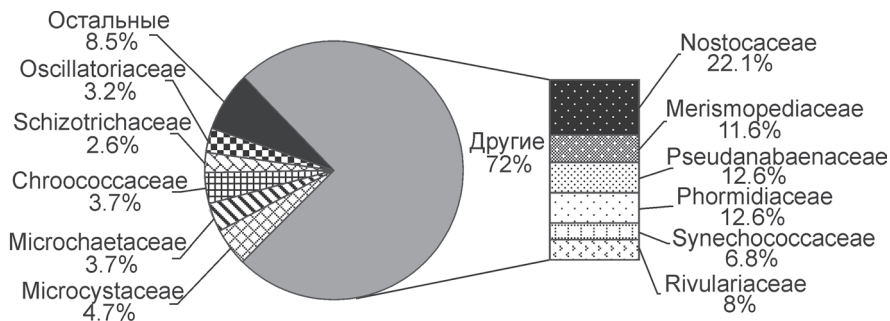
Семейство Chamaesiphonaceae в цианофлоре Мурманской области имеет большее число видов. Из представителей этого семейства в Большеземельской тундре присутствует только *Chamaesiphon confervicolus* [Гецен и др., 1994] (вид отмечен и в Мурманской области).

По количеству видов этого семейства изученная цианофлора сближается с флорой цианопрокариот Шпицбергена (табл. 5.4.2.). Представители Chamaesiphonaceae – это довольно редко встречающиеся гидрофиты, обычным местообитанием которых является поверхность других пресноводных водорослей. Виды хемосифоновых были обнаружены в восточноевропейской тундре (возможно и в Большеземельской ее части, к сожалению, точные указания отсутствуют) [Патова, 2004], а значит, небольшое число видов в работе М.В. Гецен с соавт. [1994] не является отличительной чертой флор Мурманской области и Большеземельской тундры.

Нижняя часть спектра, подчеркивающая различия сравниваемых флор, позволяет сделать следующие замечания: во-первых, как было указано в предыдущем разделе, в Мурманской области не най-

Таблица 5.4.2. Соотношение по числу видов семейств Cyanoprokaryota во флорах Мурманской области, Большеземельской тундры и арх. Шпицберген

Семейство	Мурманская область			Большеземельская тундра			Арх. Шпицберген		
	место семейства в спектре	число видов	%	место семейства в спектре	число видов	%	место семейства в спектре	число видов	%
Nostocaceae	1	38	16.6	1	44	22.1	5	9	8.1
Merismopediaceae	2	30	13.1	4	22	11.6	3	16	14.4
Phormidiaceae	3	29	12.7	2–3	24	12.6	1	18	16.2
Pseudanabaenaceae	4	28	12.2	2–3	24	12.6	2	17	15.4
Synechococcaceae	5	18	7.9	6	13	6.8	6	8	7.2
Rivulariaceae	6	17	7.5	5	15	7.9	10–11	3	2.7
Microcystaceae	7–8	12	5.2	7	9	4.7	4	13	11.7
Microchaetaceae	7–8	12	5.2	8–9	7	3.7	12–14	2	1.8
Chroococcaceae	9	10	4.4	8–9	7	3.7	7	6	5.4
Schizotrichaceae	10–12	6	2.6	11–12	5	2.6	12–14	2	1.8
Scytonemataceae	10–12	6	2.6	13–14	3	1.6	8–9	4	3.6
Oscillatoriaceae	10–12	6	2.6	10	6	3.2	12–14	2	1.8
Chamaesiphonaceae	13–14	5	2.2	15–19	1	0.5	8–9	4	3.6
Stygonemataceae	13–14	5	2.2	11–12	5	2.6	10–11	3	2.7
Mastigocladaceae	15–16	2	0.9	15–19	1	0.5	-	-	-
Hyellaceae	15–16	2	0.9	-	-	-	-	-	-
Borziaceae	17–19	1	0.4	15–19	1	0.5	15–18	1	0.9
Entophysalidaceae	17–19	1	0.4	15–19	1	0.5	15–18	1	0.9
Capsosiraceae	17–19	1	0.4	-	-	-	-	-	-
Fischerellaceae	-			13–14	3	1.6	-	-	-
Gloeobacteraceae	-			15–19	1	0.5	-	-	-
Dermocarpellaceae	-			-	-	-	15–18	1	0.9
Xenococcaceae	-			-	-	-	15–18	1	0.9



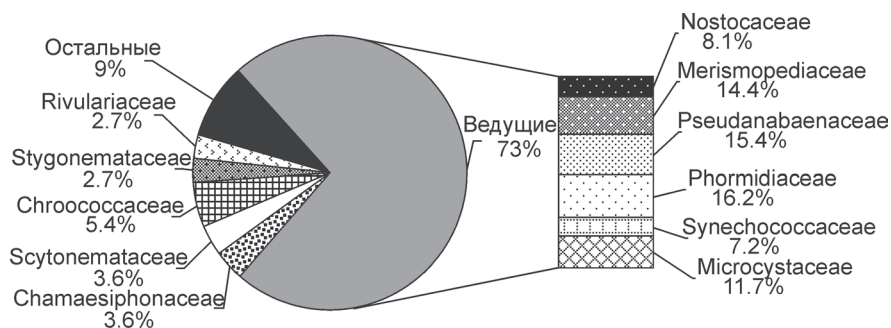
**Рис. 5.4.2.** Соотношение по числу видов семейств Cyanoprokaryota во флоре Большеземельской тундры

дены виды семейства Fischerellaceae, разнообразие которых в Большеземельской тундре исчерпывается представителями одноименного рода; во-вторых, в изученной нами флоре отсутствует семейство Gloeobacteraceae.

А.А. Еленкин [1938] указывает, что виды *Fischerella* встречаются в мировой флоре спорадически и довольно редко. В северных регионах, кроме Большеземельской тундры, из Fischerellaceae указываются *Fischerella major* Gom. для Ямала и не идентифицированный вид для Таймыра и Камчатки [Перминова, 1990]. Три вида обнаружены в болотных ценозах Карелии [Штина и др., 1981]. В общем списке почвенных водорослей, известных для территории бывшего СССР [Штина и др., 1998], приводится почему-то только *Fischerella muscicola* (Thur.) Gom. Виды рода *Fischerella* в основном субаэрофиты, встречающиеся на влажных, чаще кислых торфянистых почвах. Следует ожидать их обнаружения и в болотных экосистемах Мурманской области.

Семейство Gloeobacteraceae в Большеземельской тундре представлено единственным видом *Gloeobacter violaceus* Rippka et al. (= *Gloeotheca coerulea* Geitl.). Это обитатель известковых скальных выходов, описанный с территории Швейцарии [Komárek, Anagnostidis, 1998], редкий в мировой флоре вид. На обследованных нами выходах кальцийсодержащих пород в Мурманской области не обнаружен. Во флоре Большеземельской тундры и Шпицбергена отсутствуют семейства Hyellaceae и Capsosiraceae. Оба представителя Hyellaceae во флоре Мурманской области (*Pleurocapsa aurantiaca* и *P. minor*) приурочены к горным территориям [Komárek, Anagnostidis, 1998]. *Capsosira brebissonii* спорадически распространенный вид.

При сравнении спектров цианофлор Мурманской области и Шпицбергена наблюдается больше различий (табл. 5.4.2, рис. 5.4.3). Десять



**Рис. 5.4.3.** Соотношение семейств Cyanoprokaryota по числу видов в цианофлоре архипелага Шпицберген

ведущих семейств составляют больший процент (88.3%) разнообразия флоры. Лидирующие позиции во флоре архипелага занимают семейства Phormidiaceae, Pseudanabaenaceae и Merismopediaceae, а Nostocaceae представлено лишь 9 видами. Преобладание Phormidiaceae над Nostocaceae и высокий ранг Pseudanabaenaceae характерны для наземных цианофлор [Патова, 2004]. Одной из вероятных причин низкого разнообразия Nostocaceae является отсутствие крупных озер и слабопроточных водоемов на Шпицбергене. Вместе с тем, суровые климатические условия не позволяют ряду видов *Anabaena* и *Nostoc* развиваться на архипелаге.

Значительная доля Microcystaceae обусловливается разнообразием видов рода *Gloeocapsa*. Эта особенность флоры, вероятно, связана с тем, что значительные территории на архипелаге имеют типичный горный рельеф.

Большая часть видов этого рода обитают в горах, на скалах и камнях [Komárek, Anagnostidis, 1998]. В равнинных районах число видов этого рода обычно невелико: п-ов Ямал – 3 [Перминова, 1990], п-ов Таймыр – 4 [Сдобникова, 1986; Перминова, 1990], Большеземельская тундра – 4 [Гецен и др., 1994]. Впрочем, в составе почвенных водорослей высокогорий Памира обнаружено лишь два вида глеокапс [Базова, 1978]. Возможно, здесь недоисследованы голые каменистые субстраты. Разнообразие подходящих местообитаний вероятно и определяет высокую долю Microcystaceae в семейственном спектре Шпицбергена.

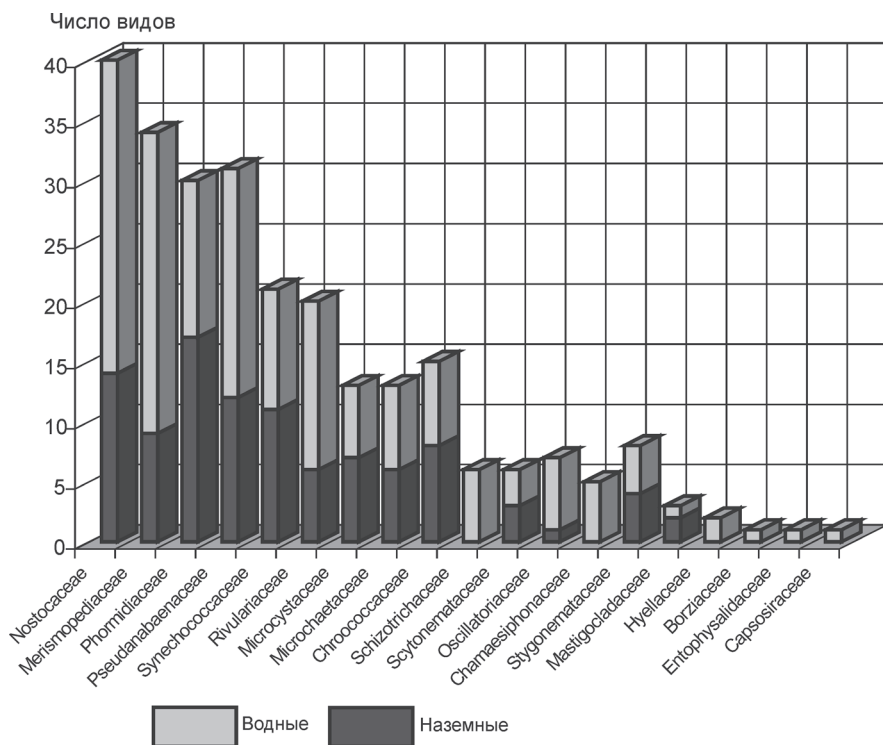
Семейство Dermocarpellaceae во флоре архипелага Шпицберген представлено единственным видом *Cyanocystis pseudoxenococcoides* (Bourr.) Bourr. (= *Dermocarpa pseudoxenococcoides* Bourr.) [Sculberg, 1996]. Указание этого вида явно ошибочно, так как другие его местонахождения ограничиваются Гваделупой [Komárek, Anagnostidis, 1998].

Семейство Хеососсасеае представлено *Chroococcopsis fluviatilis* (Lagerh.) Komárek et Anagn., обитающим в водных биотопах (чистые ручьи, реки, литораль озер) на различных субстратах (мхи, сосудистые растения, камни, древесина). Вид спорадически распространен в северных регионах, но встречается также в Белоруссии, на р. Волге, Северном Кавказе, в Хакасии [Голлербах и др., 1953].

### 5.5. Семейственные спектры флор цианопрокариот водных и наземных местообитаний Мурманской области

Семейственные спектры флор водных и наземных местообитаний имеют некоторые различия (табл. 5.5.1, рис. 5.5.1). В наземных экосистемах из числа трех ведущих выпадает семейство Merismopediaceae.

Ранг Rivulariaceae во флоре водных местообитаний выше, что подтверждает наблюдения других авторов [Гецен и др., 1994]. Семейства



**Рис. 5.5.1.** Соотношение семейственных спектров флор Цианопрокариот наземных и водных местообитаний Мурманской области

Таблица 5.5.1. Соотношение по числу видов семейств Cyanoprokaryota во флорах водных и наземных местообитаниях Мурманской области

Место семейства в общем спектре	Семейство	Место семейства в разных местообитаниях		Число видов		Процент от общего числа видов	
		водн.	наземн.	водн.	наземн.	водн.	наземн.
1	Nostocaceae	1	2	26	14	11.4	6.1
2	Merismopediaceae	2	5	25	9	10.9	3.9
3	Phormidiaceae	5	1	13	17	5.7	7.4
4	Pseudanabaenaceae	3	3	19	12	8.3	5.2
5	Synechococcaceae	6	4	10	11	4.4	4.8
6	Rivulariaceae	4	8–9	14	6	6.1	2.6
7–8	Microcystaceae	9–11	7	6	7	2.6	3.1
7–8	Microchaetaceae	7–8	8–9	7	6	3.1	2.6
9	Chroococcaceae	7–8	6	7	8	3.1	3.5
10–12	Schizotrichaceae	9–11	-	6	0	2.6	0
10–12	Scytonemataceae	14	11	3	3	1.3	1.3
10–12	Oscillatoriaceae	9–11	13	6	1	2.6	0.4
13–14	Chamaesiphonaceae	12	-	5	0	2.2	0
13–14	Stygonemataceae	13	10	4	4	1.7	1.7
15–16	Mastigocladaceae	16–19	12	1	2	0.4	0.9
15–16	Hyellaceae	15	-	2	0	0.9	0
17–19	Borziaceae	16–19	-	1	0	0.4	0
17–19	Entophysalidaceae	16–19	-	1	0	0.4	0
17–19	Capsosiraceae	16–19	-	1	0	0.4	0
	<i>Всего</i>			157	100	68.6	43.7

Borziaceae, Capsosiraceae, Chamaesiphonaceae, Entophysalidaceae, Hyellaceae, Schizotrichaceae включают исключительно водных представителей.

Так как основная часть моих исследований проводилась в наземных экосистемах, представляет интерес проведение таксономического анализа почвенных цианопрокариот и сравнение их с флорами других территорий. Замечу, что термин «почвенные водоросли», традиционно используется в русскоязычной литературе для обозначения водорослей наземных местообитаний и включает в себя собственно

почвенные – эдафолитные виды и аэрофитные, произрастающие на поверхности субстратов (не только почвы, но и голых грунтов) [Голлербах, Штина, 1969]. Он наиболее точно соответствует английскому «terrestrial algae». Более точно, на мой взгляд, именовать виды таких местообитаний «наземными».

В спектре семейств наземных местообитаний Мурманской области (по сравнению с флорами Большеземельской тундры и п-ова Таймыр [Сдобникова, 1986; Перминова, 1990]) более высокое положение занимают семейства Chroococcaceae и Synechococcaceae (табл. 5.5.2).

Видовое разнообразие Chroococcaceae сближает цианофлору Мурманской области с флорами таких территорий, как: арх. Шпицберген (6 видов) [Перминова, 1990; Sculberg, 1996; Давыдов, 2005a], Памир (5) [Базова, 1968], п-ов Камчатка (5) [Перминова, 1990].

Нетрудно заметить, что все названные территории имеют ярко выраженный горный рельеф. В то же время более «равнинные флоры» (п-ов Ямал (2), Магаданская обл. (3) [Перминова, 1990]) имеют меньшее число видов Chroococcaceae. Так же и Synechococcaceae получает большее представительство за счет видов, приуроченных к горным местообитаниям (монтанные, арктомонтанные и арктобореально-монтанные), которые составляют 2/3 от всего состава семейства.

## **5.6. Сравнение родовых спектров цианопрокариот Мурманской области, Большеземельской тундры и арх. Шпицберген**

В цианофлоре Мурманской области насчитывается 65 родов (прил. 1). Родовая насыщенность видами равняется 3.52. Восемнадцать родов имеют число видов больше среднего. В сумме доля видов из этих многовидовых родов составляет 61.7%. Пять наиболее высоко-ранговых родов включают 25.7% всего видового разнообразия (табл. 5.6.1, рис. 5.6.1).

При сравнении на уровне родовых спектров индивидуальные особенности анализируемых флор проявляются более рельефно, чем на уровне семейств и порядков.

Во флоре Большеземельской тундры среднее число видов равно 3.50, количество родов, в которых число видов больше среднего, равняется 17. Доля видов многовидовых родов составляет больший, чем в Мурманской области, процент – 68.8%. Пятерка ведущих родов включает 35.8% видового разнообразия флоры.

Естественно, с увеличением общего числа видов во флоре увеличивается и родовая насыщенность. Например, для флоры Суанорпрокарута восточноевропейских тундр (307 видов) этот коэффициент равен 4.7



Таблица 5.5.2. Соотношение по числу видов семейств Cyanoprokaryota наземных местообитаний Мурманской области, Большеземельской тундры и п-ова Таймыр

Семейство	Мурманская область			Большеземельская тундра			П-ов Таймыр		
	место семей-ства в спектре	число видов	%	место семей-ства в спектре	число видов	%	место семей-ства в спектре	число видов	%
Phormidiaceae	1	17	17	1	18	17	1	23	27
Nostocaceae	2	14	14	2	17	16	2-3	11	13
Pseudanabaenaceae	3	12	12	3	14	13	2-3	11	13
Synechococcaceae	4	11	11	7-10	5	5	5-6	6	7
Merismopediaceae	5	9	9	5-6	6	6	4	10	12
Chroococcaceae	6	8	8	11	4	4	10-12	2	2
Rivulariaceae	8-9	6	6	4	8	8	8-9	3	4
Microcystaceae	7	7	7	5-6	6	6	5-6	6	7
Microchaetaceae	8-9	6	6	7-10	5	5	10-12	2	2
Stygonemataceae	10	4	4	7-10	5	5	13-14	1	1
Scytonemataceae	11	3	3	12-14	3	3	10-12	2	2
Mastigocladaceae	12	2	2	15-17	1	1	-	-	-
Oscillatoriaceae	13	1	1	12-14	3	3	8-9	3	4
Schizotrichaceae	-	-	-	7-10	5	5	7	4	5
Fischerellaceae	-	-	-	12-14	3	3	-	-	-
Borziaceae	-	-	-	15-17	1	1	-	-	-
Gloeobacteraceae	-	-	-	15-17	1	1	-	-	-
Hydrococcaceae	-	-	-	-	-	-	13-14	1	1
<i>Всего</i>		100	100		105	100		85	100

*Примечание.* В таблице использованы литературные данные по флоре Таймыра [Сдобникова, 1986; Перминова, 1990] и Большеземельской тундры [Гецен и др., 1994].

[Патова, 2004]. Но эта зависимость имеет и исключения. Так, для арх. Шпицберген (111 видов) родовая насыщенность имеет коэффициент 2.64 (табл. 5.6.2.), такое же число высчитано для Таймыра (87 видов) [Сдобникова, 1986; Перминова, 1990], а для высокогорий Памира (107

Таблица 5.6.1. Спектр ведущих по числу видов родов Суанорprokaryota в цианофлоре Мурманской области

Место в спектре по числу видов	Род	Число видов	%
1–2	<i>Anabaena</i>	15	6.6
1–2	<i>Phormidium</i>	15	6.6
3	<i>Nostoc</i>	12	5.2
4	<i>Aphanocapsa</i>	9	3.8
5–7	<i>Gloeocapsa</i>	8	3.5
5–7	<i>Leptolyngbya</i>	8	3.5
5–7	<i>Tolypotrrix</i>	8	3.5
8–11	<i>Aphanothece</i>	7	3.1
8–11	<i>Calothrix</i>	7	3.1
8–11	<i>Chroococcus</i>	7	3.1
8–11	<i>Synechocystis</i>	7	3.1
12–60	Прочие	126	55.0
Всего		229	100

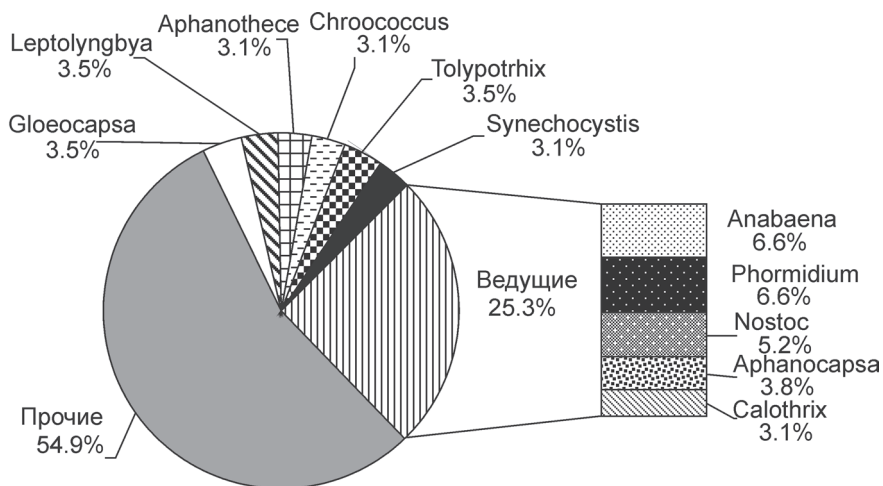


Рис. 5.6.1. Спектр ведущих по числу видов родов Суанорprokaryota в цианофлоре Мурманской области

Таблица 5.6.2. Соотношение по числу видов родов Cyanoprokaryota во флорах Мурманской области, Большеземельской тундры и арх. Шпицберген

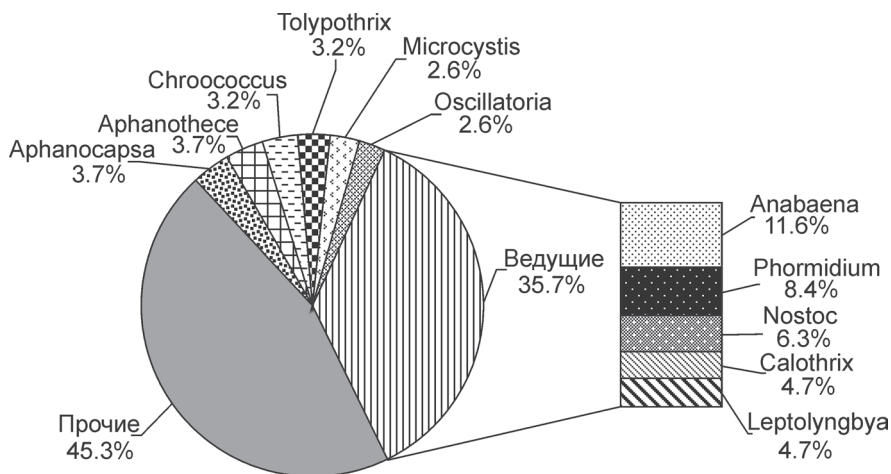
Род	Мурманская область			Большеземельская тундра			Арх. Шпицберген		
	место рода в спектре	число видов	%	место рода в спектре	число видов	%	место рода в спектре	число видов	%
<i>Anabaena</i>	1–2	15	6.6	1	22	11.6	13–20	2	1.9
<i>Phormidium</i>	1–2	15	6.6	2	16	8.4	1	14	12.6
<i>Nostoc</i>	3	12	5.2	3	12	6.3	3–5	6	5.4
<i>Aphanocapsa</i>	4–5	9	4.1	6–7	7	3.7	3–5	6	5.4
<i>Gloeocapsa</i>	5–7	8	3.5	15–17	4	2.1	2	11	9.9
<i>Leptolyngbya</i>	5–7	8	3.5	4–5	9	4.7	3–5	6	5.4
<i>Tolypotrrix</i>	5–7	8	3.5	8–9	6	3.2	22–42	1	0.9
<i>Aphanothece</i>	8–11	7	3.1	6–7	7	3.7	9–12	3	2.7
<i>Calothrix</i>	8–11	7	3.1	4–5	9	4.7	21–42	1	0.9
<i>Chroococcus</i>	8–11	7	3.1	8–9	6	3.2	6–7	5	4.5
<i>Synechocystis</i>	8–11	7	3.1	18–24	3	1.6	13–20	2	1.9
<i>Schizothrix</i>	12–14	6	2.7	10–14	5	2.6	13–20	2	1.9
<i>Scytonema</i>	12–14	6	2.7	18–24	3	1.6	8	4	3.6
<i>Oscillatoria</i>	12–14	6	2.3	10–14	5	2.6	13–20	2	1.9
<i>Merismopedia</i>	15–16	5	2.3	15–17	4	2.1	6–7	5	4.5
<i>Всего родов</i>	63			54			42		

видов) она составляет 3.34 [Базова, 1968], т.е. родовой коэффициент отражает не только богатство флоры, но и ее своеобразие.

Всего во флоре Большеземельской тундры зарегистрировано 54 рода (табл. 5.6.2).

Ведущая тройка родов совпадает с флорой Мурманской области (рис. 5.6.2). Обращает на себя внимание значительное число *Anabaena* spp. – этот род основной возбудитель «цветения» в водоемах Арктики и Субарктики [Prescott, 1953; Sheath, Munawar, 1974; Гецен, 1985]. При более детальном изучении озер Мурманской области следует ожидать увеличения числа видов рода *Anabaena*.

Как было сказано выше, во флоре Мурманской области отсутствуют виды рода *Fischerella*. Нет также представителей родов *Gloeobacter*, *Microcrocys*, *Plectonema*, *Tichonema*, которые во флоре Большеземельской тундры содержат по одному виду. Часть из этих видов (*Microcrocys irregu-*



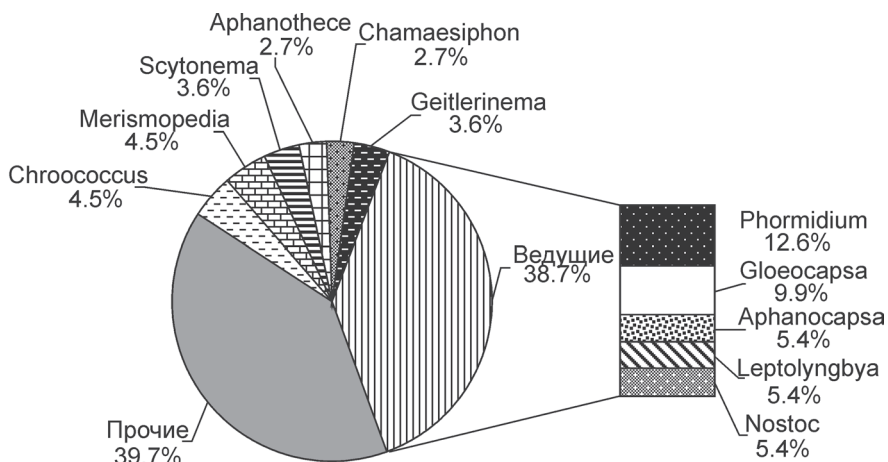
**Рис. 5.6.2.** Спектр ведущих по числу видов родов Cyanoprokaryota в цианофлоре Большеземельской тундры

*laris* (Lagerh.) Geitl., *Tichonema tenue* (Skuja) Anagn. et Komárek) имеют спорадическое распространение и встречаются довольно редко. Нахождение *Plectonema* spp. также следует ожидать и в Мурманской обл.

В Большеземельской тундре отсутствуют виды таких родов, как *Aulosira*, *Clastidium*, *Cyanobacterium*, *Eucapsis*, *Fortiea*, *Hydrocoryne*, *Leibleinia*, *Petalonema*, *Pleurocapsa*, *Porphyrosiphon*, *Spirulina*, *Synechococcus*, которые были обнаружены в Мурманской области.

Флора арх. Шпицберген включает меньшее число родов (42) (табл. 5.6.2, рис. 5.6.3). Является ли данное число значимой характеристикой флоры или отражением меньшей изученности на сегодняшний день остается неясным. Родов, число видов в которых больше среднего (2.64), – 12. Они включают 65% всего видового разнообразия, что несколько выше, чем во флоре Мурманской области. Пятерка наиболее многовидовых родов составляет 38.7%.

Из ведущих родов, характерных для Мурманской области и Большеземельской тундры, в верхней части спектра Шпицбергена присутствует лишь *Phormidium* и *Nostoc*. Необычайно высокое место занимает род *Gloeocapsa*. Как было отмечено – это характеризует флору арх. Шпицберген как монтанную. Небольшое число видов *Anabaena* spp. объясняется малым количеством крупных озер и приуроченностью значительной части видов рода к бореальной зоне. Отличительной особенностью флоры архипелага является и наличие только по одному виду *Calothrix* (*C. elenkinii*) и *Tolypothrix* (*T. tenuis*).



**Рис. 5.6.3.** Спектр ведущих по числу видов родов Суанопрокариота в цианофлоре арх. Шпицберген

Из отсутствующих в Мурманской области на Шпицбергене обнаружены *Borzia*, *Chroococcopsis*, *Cyanocystis*, *Homoeothrix*.

Из перечисленных таксонов ряд обсуждался выше. Отмечу, что *Homoeothrix janthina* (Born. et Flah.) Starm. и *Borzia trilocularis* Cohn ex Gom. являются довольно редкими, спорадически встречающимися видами [Komárek, Anagnostidis, 2005].

На арх. Шпицбергене отсутствуют виды 20 родов, обнаруженные в Мурманской области. Из них первая группа родов (*Aulosira*, *Coelosphaerium*, *Cylindrospermum*, *Snowella*) не свойственна арктическим флорам; виды второй группы (*Gloeotrichia*, *Heteroleibleinia*, *Rivularia*, *Spirulina*, *Trichodesmium*), видимо, не выявлены из-за слабого развития сети крупных водоемов – характерных местообитаний; третья группа (*Cyanobacterium*, *Komvophoron*, *Pseudophormidium*, *Rhabdogloea*) – из-за недоизученности флоры. Причины отсутствия ряда видов (*Fortiea*, *Hapalosiphon*, *Hydrocoryne*, *Leibleinia*, *Nodularia*, *Petalonema*, *Pleurocapsa*, *Porphyrosiphon*, *Symploca*) на данном этапе не ясны.

## 5.7. Родовые спектры флоры цианопрокариот водных и наземных местообитаний Мурманской области

Флора водных местообитаний Мурманской области более разнообразна (55 родов, 157 видов) по сравнению с флорой наземных (38

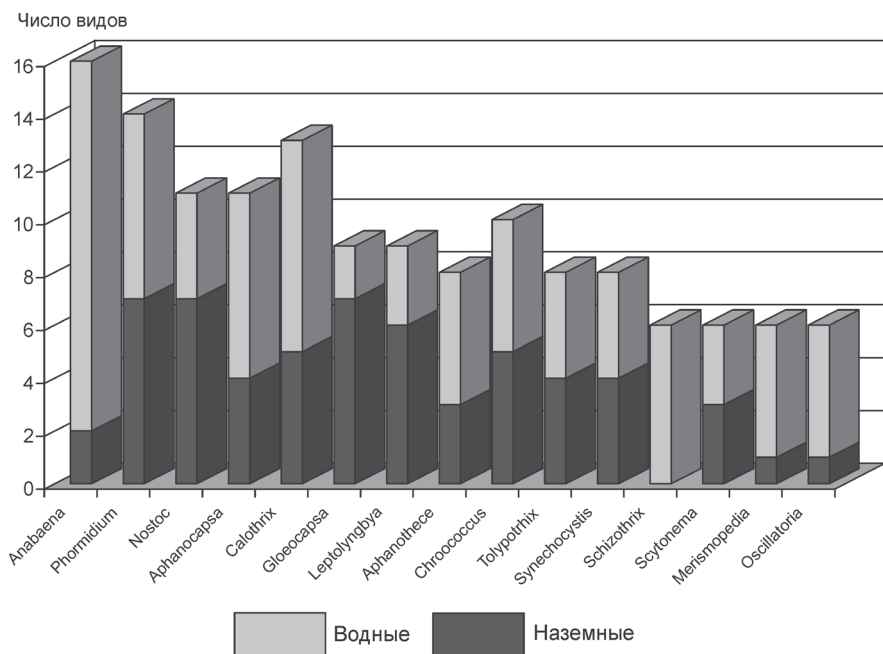
Таблица 5.7.1. Соотношение родов Суанопрокaryota по числу видов различных местообитаний Мурманской области

Род	Место рода		Число видов		Процент от общего числа	
	Водн.	Наземн.	Водные	Наземные	Водн.	Наземн.
<i>Anabaena</i>	1	16–25	14	2	6.3	0.9
<i>Phormidium</i>	2–3	1–3	7	7	3.6	3.2
<i>Nostoc</i>	10–13	1–3	4	7	1.8	3.2
<i>Aphanocapsa</i>	2–3	7–10	7	4	3.6	1.8
<i>Calothrix</i>	2–3	5–6	7	5	3.6	2.3
<i>Gloeocapsa</i>	26–33	1–3	2	7	0.9	3.2
<i>Leptolyngbya</i>	14–25	4	3	6	1.4	2.7
<i>Aphanothece</i>	6–9	11–15	5	3	2.3	1.4
<i>Chroococcus</i>	6–9	5–6	5	5	2.3	2.3
<i>Tolypotrrix</i>	10–13	7–10	4	4	1.8	1.8
<i>Synechocystis</i>	10–13	7–10	4	4	1.8	1.8
<i>Schizothrix</i>	5	-	6	0	2.7	0
<i>Scytonema</i>	14–25	11–15	3	3	1.4	1.4
<i>Merismopedia</i>	6–9	26–38	5	1	2.3	0.5
<i>Oscillatoria</i>	6–9	26–38	5	1	2.3	0.5
Прочие	34–53	26–38	64	42	27.9	18.9
Всего родов			55	38		

родов, 100 видов) (табл. 5.7.1, рис. 5.7.1). Среднее число видов в роде – 2.71. Лидирующие позиции во флоре водных местообитаний занимают рода *Anabaena*, *Phormidium*, *Aphanocapsa*, *Calothrix*. Пятерка ведущих гидрофитных родов включает 19%, в которую попадает и *Schizothrix* (во флоре обнаружены только водные виды), располагающийся в общем спектре на 12–13-м месте. Из десяти ведущих в спектре флоры водных местообитаний выпадают *Gloeocapsa*, *Leptolyngbya*, *Scytonema*, но включаются *Merismopedia* и *Oscillatoria* (места с 6-го по 9-е). 25 родов являются специфичными гидрофитами и в наземных местообитаниях не обнаружены.

Флора наземных местообитаний содержит 101 вид из 38 родов, видовая насыщенность составляет 2.65.

Во флоре наземных местообитаний из числа ведущих выпадает *Anabaena*. В верхнюю часть спектра перемещаются *Chroococcus* и



**Рис. 5.7.1.** Родовой спектр флоры Cyanoprokaryota водных и наземных местообитаний Мурманской области

*Gloeocapsa*, а ранг *Aphanothece* наоборот понижается. Десять родов не встречаются в водных местообитаниях.

Во флоре водных местообитаний Большеземельской тундры ведущим по числу видов также является род *Anabaena* (22 вида). В отличие от Мурманской области, большее разнообразие демонстрирует *Phormidium* (9). Более высокий ранг, по сравнению с флорой Мурманской области имеют *Leptolyngbya* (6 видов) и *Nostoc* (7).

Спектр родов флоры наземных местообитаний Большеземельской тундры сходен с таковым Мурманской области (табл. 5.7.2).

Отличия заключаются в более низком ранге *Chroococcus* и *Gloeocapsa* (из-за отсутствия монтанных видов *Chroococcus cohaerens*, *C. minimus*, *Gloeocapsa atrata*, *G. kuetzingiana* и др.) и более высоком *Calothrix* и *Schizothrix*. Как было сказано, ни один представитель *Schizothrix* в наземных местообитаниях вообще не отмечен. Негативная часть спектра типична, но обращает на себя внимание отсутствие во флоре наземных местообитаний Большеземельской тундры рода *Jaaginema*.



Таблица 5.7.2. Соотношение по числу видов родов Cyanoprokaryota во флорах наземных местообитаний Мурманской области и Большеземельской тундры

Род	Мурманская область			Большеземельская тундра		
	место рода в спектре	число видов	%	место рода в спектре	число видов	%
<i>Gloeocapsa</i>	1–3	7	3.2	7–10	4	2.1
<i>Nostoc</i>	1–3	7	3.2	2	8	4.2
<i>Phormidium</i>	1–3	7	3.2	1	11	5.8
<i>Leptolyngbya</i>	4	6	2.7	3	7	3.7
<i>Chroococcus</i>	5–6	5	2.3	11–12	3	1.6
<i>Calothrix</i>	5–6	5	2.3	4	6	3.2
<i>Aphanocapsa</i>	7–10	4	1.8	7–10	4	2.1
<i>Stigonema</i>	7–10	4	1.8	5–6	5	2.6
<i>Synechocystis</i>	7–10	4	1.8	13–21	2	1.0
<i>Tolypotrrix</i>	7–10	4	1.8	7–10	4	2.1
<i>Всего родов</i>	38			39		

## 5.8. Количественная оценка сходства флоры Мурманской области с флорами Большеземельской тундры и арх. Шпицберген

Для количественной оценки флористического сходства видового состава был рассчитан коэффициент Стюггена-Родулеску [Василевич, 1969; Шмидт, 1980]:

$$K = \frac{z - (x + y)}{z + x + y},$$

где  $K$  – коэффициент сходства (изменяется от  $-1$  до  $+1$ ),  $z$  – число видов, общих для двух сравниваемых флор,  $x$  – число видов, встречающихся только в первой флоре,  $y$  – только во второй.

При сравнении флор Мурманской области и Большеземельской тундры рассчитанный коэффициент  $K$  оказался равен  $-0.22$ . Для Мурманской области и арх. Шпицберген разность флор более чем в два раза выше  $-0.52$ .

Сравнение флор Большеземельской тундры и арх. Шпицберген дало  $K = -0.58$ .

Указанные факты говорят о значительном своеобразии изученной флоры.

Подводя итог таксономическому анализу цианопрокариот, можно отметить:

- Флора *Cyanoprokaryota* Мурманской области по таксономической структуре во многом близка флорам Большеземельской тундры и арх. Шпицберген. Отличия во флорах объясняются разной степенью изученности, а также характерными особенностями флор.

- Большое значение при этом имеет наличие горных поднятий, которые во многом определяют состав флоры – значительное число видов *Gloeocapsa*, *Microcystaceae* и *Chroococcales*.

Сравнение флор по видовому составу показало значительное своеобразие флоры Мурманской области.

## ГЛАВА 6

### ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЦИАНОФЛОРЫ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

#### 6.1. Особенности географического распределения и анализа цианопрокариот

Географический анализ видов Cyanoprokaryota на сегодняшний день практически не разработан. Устойчивое мнение о космополитном распространении группы и большинства ее представителей, сложившееся исторически [Geitler, 1932, цит. по: Еленкин, 1936], существенно затрудняет проведение географического анализа, так как в большинстве печатных работ по цианофлорам или альгофлорам внимания их распространению не придается, не приводятся типы распространения и ареалогические анализы. Критика такого подхода рассмотрена Э.Г. Кукком [1969].

Затруднения, испытываемые при отнесении вида к тому или иному элементу, имеют ряд причин. Во-первых, многие цианопрокариоты относятся к гидрофитным организмам, их распространение приурочено к водным экосистемам, часто они имеют интразональный характер распространения. Многие наземные виды также могут встречаться в водных экотопах, это сказывается на величине их ареалов, охватывающих обширные пространства по всему Земному шару или на значительной его территории.

Ареалы видов наземных местообитаний имеют более конкретные очертания, но такие Cyanoprokaryota уступают по численности гидрофитам и водно-наземным цианеям.

Во-вторых, цианеи (особенно наземные и водно-наземные виды) приурочены к микронизмам, в которых поясно-географические условия нивелируются, а решающее значение имеют узкоэкологические факторы среды.

Специальные работы, посвященные выделению и характеристике географических элементов флор цианопрокариот, немногочисленны [Donat, 1926; Ширшов, 1935; Кукк, 1969; Костиков, 1991]. Поэтому в

данной работе использован опыт, имеющийся в бриологии и лишенологии. При установлении закономерностей географического распределения цианопрокариот, как и мохообразных и лишайников, чрезвычайно важно учитывать экологические характеристики местообитаний вида [Кукк, 1969; Толмачев, 1986].

Опираясь на А.С. Лазаренко [1956], географический элемент рассматривается как реальное явление, которое изменяется не только в пространстве, но и во времени. Элемент имеет не только свое пространственное проявление, но и свою историю, генезис. Ареал вида отражает историю вида и зависимость распространения от современных условий [Толмачев, 1958].

Помимо встречаемости вида при анализе принимались во внимание особенности экологии, а также, по возможности, активность вида в биоценозе. Решающим фактором при отнесении вида к тому или иному типу ареала был принцип «центра тяжести» [Юрцев, 1968], т.е. обычность и обилие вида в конкретной зоне или регионе.

Многочисленные представители Cyanoprokaryota, встречающиеся как в Северном, так и в Южном полушарии – биполярные виды, рассматриваются в пределах той группы, к которой они относятся на основании своего распространения в Северном полушарии. К примеру, *Tolypothrix penicillata* обнаруженный как в Арктике, так и в Антарктике (Windmill Islands [Ling, Seppelt, 1998]), в связи с чем считаю необходимым отнести вид к арктическому элементу. Принципиальная схожесть условий местообитания в соответствующих зонах обоих полушарий вполне позволяет принять такой подход.

Долготные группы принимаются в традиционной трактовке – выделение и название дается по меридиональным секторам (европейский, евразийский и т.п.).

Фактической базой для распределения видов по географическим элементам послужил анализ следующих публикаций:

1. **Общие публикации:** [Еленкин, 1938, 1949; Голлербах и др., 1953. Штина и др., 1981; Гецен, 1985; Komárek, Anagnostidis, 1998, 2005].
2. **Шпицберген:** [Перминова, 1990; Sculberg, 1996; Давыдов, 2005a].
3. **Земля Франца-Иосифа:** [Borge, 1899, цит. по: Ширшов, 1935; Косинская, 1933; Ширшов, 1935; Новичкова-Иванова, 1963].
4. **Малоземельская тундра:** [Патова, 2001].
5. **Большеземельская тундра:** [Гецен и др., 1994].
6. **Полярный и Северный Урал:** [Воронихин, 1930; Гецен и др., 1994; Стенина и др., 2001].
7. **Южный Урал:** [Кабилов, 1989, 1990; Снитько, Сергеева, 2003].
8. **Новая Земля:** [Ширшов, 1935].
9. **Гыданский п-ов:** [Кошелева, Новичкова, 1958].

**10. П-ов Ямал:** [Кошелева, Новичкова, 1958; Перминова, 1990; Науменко, Семенова, 1996].

**11. П-ов Таймыр:** [Ермолаев и др., 1971; Дорогостайская, Сдобникова, 1973; Сдобникова, 1986; Перминова, 1990].

**12. Чукотка:** [Дорогостайская, 1959; Батов и др., 1978; Белякова, 2001a].

**13. Мурманская область:** [Еленкин, 1906; Арнольди, Алексеенко, 1914; Цинзерлинг, 1929; Косинская, 1934, 1948; Ширшов, 1933; Воронихин, 1935, 1936; Зинова, 1927; Зинова, Нагель, 1935; Цинзерлинг, Косинская, 1935; Коршиков, 1941; Ройзин, 1960; Штина, Ройзин, 1966; Петровская, 1966; Никулина, 1975; Моисеенко, Яковлев, 1990; Белякова, 1996, 2005; Шаров, 2000, 2002; Уланова, 2003; Давыдов, 2004a, 2004б; Комулайнен и др., 2008].

**14. Скандинавия:** [Skuja, 1948, 1964; Cedercreutz, 1955; Willén, 2001].

**15. Западная Европа:** [Guiry, 1978; Виноградова, 1992; Приходькова, 1992; Костиков и др., 2001; Caraus, 2002; Nielsen, 2002; Nováková, 2002; Whitton, 2002; Furnari et al., 2003; Bárbara et al., 2005; Uher et al., 2005].

**16. Карелия и Архангельская область:** [Антипина, 1979, 1986, 1989; Штина и др., 1981; Белякова, 2001б; Комулайнен, 2004; Давыдов, 2005б; Комуланен и др., 2006].

**17. Центральная и Южная часть России:** [Волошко, 1971; Аксенова, 1974; Алексахина, 1978; Девяткин, 1979; Кузяхметов, 1981, 1989; Чаплыгина, 1996; Анисимова, Баринова, 2003; Ляшенко, 2003; Охапкин, Старцева, 2003; Беляева, 2004; Охапкин и др., 2004].

**18. Казахстан:** [Сдобникова, 1969; Шушуева, 1985].

**19. Памир:** [Бут, 1963; Базова, 1978].

**20. Западная Сибирь:** [Кошелева, Новичкова, 1958; Пивоварова, 1968; Науменко, 1985; Шушуева, 1989; Бутакова, Станиславская, 2004].

**21. Средняя Сибирь:** [Андреева, Сдобникова, 1975; Судакова, 1977; Лукницкая, Балашова, 1986; Перминова и др., 1989].

**22. Восточная Сибирь:** [Дорогостайская, 1959; Комаренко, Васильева, 1975; Пивоварова, 1986; Кузьмин, 1986].

**23. Камчатка:** [Перминова, 1990].

**24. Дальний Восток:** [Медведева, 1981, 1986, 2002; Баринова, Кухаренко, 1981; Баринова, 1986; Гончаров и др., 1992; Медведева, Баринова, 2004].

**25. Северная Америка:** [Setchell, Gardner, 1930; Silva, Sharp, 1944; Prescott, 1953; Shields, Drouet, 1962; Sheath, Munawar, 1974; Munavar, Munavar, 1986; Komárek, Komárková-Legnerová, 2002 Johansen et al., 2004].

**26. Южная Америка:** [Sant' Anna et al., 1991; Sant' Anna, Azevedo 1995].

**27. Африка:** [Schwabe, Simonsen, 1961; Lawson, John 1987; Silva et al., 1996].

**28. Азия:** [Новичкова-Иванова, 1977; Тео, Wee, 1983; Silva et al., 1996; Дорофеюк, Цецегмаа, 2002].

**29. Острова в Атлантическом океане:** [Haroun et al., 2002; Komárek, 2005].

**30. Острова в Тихом океане:** [Durrel, 1969; Skuja, 1969; Womersley, Bailey, 1970; Перминова, 1990; Umezaki, Watanabe, 1994; Filkin et al., 2003; Sherwood, 2004].

**31. Острова в Индийском океане:** [Silva et al., 1996].

**32. Австралия и Новая Зеландия:** [Day et al., 1995; Silva et al., 1996; Skinner, Entwisle, 2001a, b; Phillips, 2002].

**33. Антарктида:** [Broady, 1982; Белякова, 1985; Ling, Seppelt, 1998].

Естественно, данных по географии цианопрокариот далеко не достаточно и многие территории остаются «белыми пятнами» в отношении обитающих на них видов, поэтому проведенный анализ является, в значительной степени, предварительным и будет впоследствии существенно уточняться.

## **6.2. Распределение видов цианопрокариот Мурманской области по географическим элементам и типам ареалов<sup>1</sup>**

### **6.2.1. Арктические виды**

К группе арктических относятся виды, распространенные главным образом в пределах арктической флористической области в понимании Юрцева и др. [1978]. Типичных представителей, кроме *Microcystis pulvereae* f. *irregularis*, не встречающихся в других зонах, нет, большинство проникают в соседние районы Субарктики. Сюда также включены и биполярные виды, наряду с Арктикой обнаруженные и в Антарктике. В основном арктическими являются гидрофиты и амфибиальные виды, обитающие в озерах и заболоченных участках.

### **Типы ареалов**

**Евразийские виды.** Сюда относятся, распространенные преимущественно в европейской части *Aphanocapsa conferta* и *Phormidium ingricum*. Только на территории европейской части встречается *Microcystis pulvereae* f. *irregularis* (Земля Франца-Иосифа, Новая Земля,

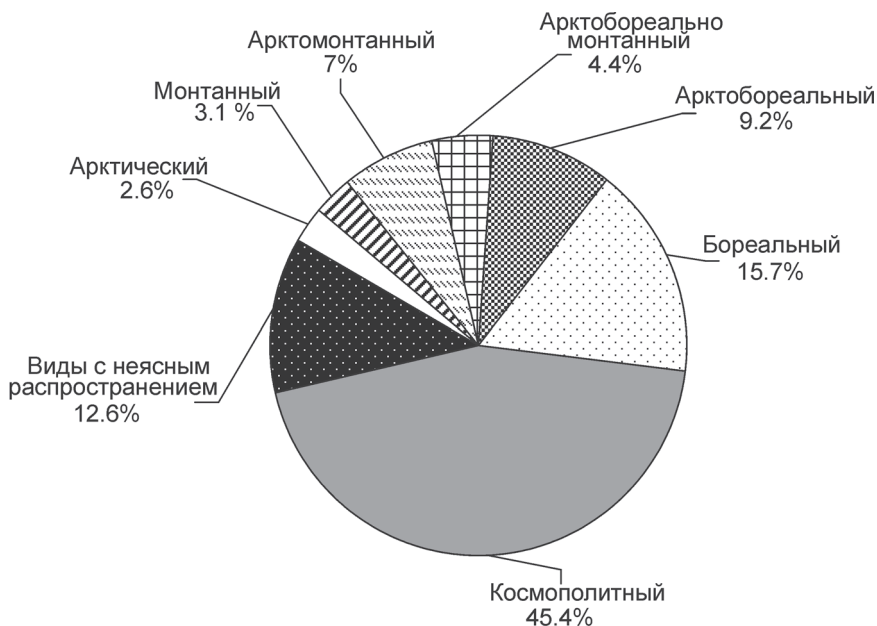
---

<sup>1</sup>Полный список видов цианопрокариот для каждого географического элемента вынесен в приложение 2.

Большеземельская тундра). Данный таксон требует ревизии, вероятнее всего он до сих пор не был обнаружен на территории азиатской части Арктики из-за неверных определений, поэтому для выделения его в отдельный тип ареал нет оснований.

**Биполярные виды.** Тип представлен тремя видами (*Calothrix parietina*, *Schizothrix antarctica*, *Tolypothrix penicillata*) известными помимо Арктики и из Антарктиды (Windmill Islands). Последний вид включен в группу арктических с некоторым сомнением, так как этот неполно описанный таксон известен в Мурманской области только из одной точки (Печенга [Голлербах и др., 1953]) – возможно, это неверное определение.

Всего к арктическому элементу отнесено шесть видов (2.6% от общего числа) (рис. 6.2.1). Столь незначительное, на первый взгляд, число арктических цианопрокариот, тем не менее, является характерной чертой флоры. В пределах всего российского сектора Арктики и Гипоарктики [Юрцев, 1966] (включая Шпицберген) арктических видов 10, что составляет порядка 3%, а в границах собственно Арктики – 9. Редкость подлинно арктических видов неоднократно подчеркивалась для водоемов высоких широт [Гецен, 1973, 1985].



**Рис. 6.2.1.** Распределение по географическим элементам видов Суанопрокариота Мурманской области



Факт слабой приуроченности цианопрокариот к высокоширотным регионам объясняется широкой экологической амплитудой большинства видов, их пластичностью, что позволяет занимать различные несхожие экотопы. Соответственно у исследователя возникает ощущение плюризональности многих видов. Детальное изучение экологии, прежде всего выявление факторов приуроченности к тем или иным микроместообитаниям, сравнение и классификация микроместообитаний позволит, на мой взгляд, значительно пересмотреть географические элементы таких видов.

### 6.2.2. Арктомонтанные виды

Вслед за А.С. Лазаренко [1956] и Н.А. Константиновой [2000] считаю более правильным именовать арктоальпийские виды, как это принято [Никулина, 1975; Патова, 2004], арктомонтанными, так как эти цианопрокариоты экологически приурочены не к альпийским местообитаниям (альпийским сообществам), а вообще к горным. В элемент включены виды, встречающиеся в Арктике, а также в горах, преимущественно в верхних их поясах. При этом экологические условия местообитания в обоих случаях сходны – каменистые осыпи, скальные выходы, реже пятна голого грунта и т.п. Арктомонтанными являются в основном субаэрофитные и амфибиальные виды.

### Типы ареалов

**Европейско-гренландские виды.** *Gloeocapsa sanguinea* распространена в высокогорьях Европы (Альпы, Карпаты), а также на севере Скандинавии, в Гренландии. К предположению J. Komárek и K. Anagnostidis [1998] о возможном распространении вида по всей Евразии следует относиться скептически, так как до сих пор на территории Азии нет ни одного местонахождения вида.

**Евразийские виды.** Среди них к европейскому типу распространения «тяготеет» *Gloeocapsa compacta*, большая часть ареала которой располагается в этой части света. Помимо довольно широкого распространения в Арктике (Шпицберген, Большеземельская тундра, Ямал, Таймыр) вид часто встречается в горах Скандинавии, Центральной Европы, Италии, Испании, на Кавказе. *Pseudophormidium phormidioides* встречается в Большеземельской тундре, на Памире, в горах Чехии, австрийских Альпах, Западных Карпатах.

**Циркумполярные виды.** Тип насчитывает восемь видов. Распространение всех видов характеризуется значительными дизъюнкциями, которые, на мой взгляд, отражают недостаточную изучен-

ность отдельных районов. Наиболее широко в Европе распространен *Gloeocapsopsis magma*, обитающий на влажных скалах. В группу включены три водных вида: *Chamaesiphon minutus*, *Chlorogloea microcystoides* и *Eucapsis alpina*. В бореальной зоне они распространены в основном в горах, в арктической – в основном на плакорах. *Gloeocapsa punctata* и *G. rupestris* имеют схожие ареалы, охватывающие Шпицберген, горы Центральной Европы, Кавказ, европейскую и североамериканскую Арктику и Субарктику. Последний вид в Северной Америке также найден в горах (Great Smoky Mountains, Северная Каролина, США). *Gloeocapsa alpina* – кальцефил, встречающийся преимущественно в Арктике (Шпицберген, Большеземельская тундра, Ямал) или в высокогорьях (Альпы, Карпаты, Кавказ, Камчатка).

**Биполярные виды.** Видов, распространение которых ограничено горными районами, арктической и антарктической областями, насчитывается пять. Все они за исключением *Symplocastrum friesii*, представители порядка Chroococcales. В Южном полушарии эти виды обнаружены в Антарктиде, кроме того, *Cyanothece major*, *C. aeruginosa* обитают в Австралии и Новой Зеландии, а последний также и в Аргентине. В Северном полушарии (в пределах Арктики) их распространение носит циркумполярный характер. В других зонах эти виды встречаются преимущественно в высокогорных районах. Установление характера распространения *Cyanothece aeruginosa* имеет значительные трудности, так как в большей части старых работ определения этого вида являются неверными. *Symplocastrum friesii* – эдафотрофный вид, характерный для Арктики, но встречающийся в горных районах (Хибины, Памир и горы на Камчатке).

Арктомонтанная группа насчитывает 16 видов (7.2%). Ядро этого географического элемента составляют виды семейства Microcystaceae (7 видов), преимущественно рода *Gloeocapsa* (шесть видов из восьми, известных в Мурманской области, еще два вида отнесены к монтанному и арктобореально-монтанному элементу). Это является характерной чертой элемента (рис. 6.2.2).

### 6.2.3. Монтанные виды

В отличие от арктомонтанных, не встречаются в Арктике, при этом обычно эти виды не приурочены к какому-либо поясу, а обитают по всему профилю гор. Сюда включены виды редко обнаруживаемые в водных местообитаниях – в основном это аэрофитные цианеи, предпочитающие свободные от другой растительности субстраты (скалы, каменистые выходы, голый грунт).



**Рис. 6.2.2.** Распределение по типам ареалов видов Cyanoprokaryota Мурманской области

### Типы ареалов

**Европейские виды.** Видов, не встречающихся за пределами европейской части, три. *Gloeocapsa rupicola* – довольно редкий вид, произрастает на влажных скалах, *Tolypothrix fasciculata* также обитает на влажных скалах, на голом грунте, иногда обнаруживается в горных водоппадах. *Pleurocapsa aurantiaca* – эпилит на камнях в ручьях и реках.

**Евразийские виды.** К этому типу ареала относится единственный вид *Synechocystis salina*. Найден и описан он был в соленых водоемах Западной Сибири, обнаружен на Кавказе, в Крыму, на Южном Урале, на Памире. Мелкие размеры и особая экология являются, на мой взгляд, причинами неправильного определения вида – возможно, он распространен более широко.

**Дизъюнктивный тип ареала.** Два редко встречающихся вида (*Gloeocapsopsis pleurocapsoides*; *Gloeotheca heufleri*) невозможно отнести к какому-либо типу ареала. Оба вида являются колониальными аэрофитами, произрастают на влажных скалах и каменистых обнажениях. Оба относятся к кальцефилам. Первый из них, описанный не так давно из гор Чехии, обнаружен в Гималаях, Бурме (Мандалай), Аргентине (Тьерра дель Фуего). *Gloeotheca heufleri* описана из австрийских

Альп, найдена на Кавказе и в горах Родопы (Болгария). Единственное местонахождение вида вне горных стран – Украина, в степной зоне в рисовых чеках, при этом ряд указаний относится к п-ову Крым. В Мурманской области вид найден в районе известкового карьера, в засушливом местообитании и на о. Ряжков (Белое море). Дизъюнктивность ареала объясняется, на мой взгляд, именно редкостью распространения вида, так как слабой распространенностью подходящих местообитаний или пропуском при сборах обосновать данный факт нельзя.

Третий представитель дизъюнктивного типа ареала – *Schizothrix heufleri* – амфибиальный вид, тяготеющий к влажным скалам, иногда встречается по каменистым берегам озер. При определении, возможно, относится к другим цианопрокариотам.

Всего монтанных видов 7 (3.1%), четыре из них являются хроококковыми цианеями.

#### 6.2.4. Арктобореальные виды

Виды одинаково широко распространены в пределах арктической и бореальной зон, при этом не проявляют определенной приуроченности к какой-либо из них. Экологическая ниша таких видов позволяет им находить подходящие местообитания, как в тундровой зоне, так и в тайге. Примерно половина из них являются гидрофитами.

#### Типы ареалов

**Европейские виды.** *Aphanocapsa kovacekii* и *Tolypothrix saviczii* не встречаются за пределами Европы, в своем распространении тяготеют больше к бореальной зоне. Первый из них амфибиальный, второй – обитатель заливаемых скал и камней, чаще всего встречается в реках и ручьях.

**Евразийский тип распространения** характерен для шести видов. *Clastidium setigerum* является гидрофитом, азиатская часть ареала этого вида представлена единичными находками. *Aphanothece microscopica*, *A. nidulans* и *Pseudanabaena papillaterminata* широко распространены в пределах Евразии. Виды приурочены к амфибиальным местообитаниям, *Aphanothece microscopica* к заболоченным участкам, *A. nidulans* встречается в обрастаниях заливаемых водой камней. *Pseudanabaena papillaterminata* может встречаться и в почве. Два эдафотрофных вида *Aphanocapsa fuscolutea* и *Leptolyngbya edaphica* также имеют широкое распространение, последний из них приурочен к увлажненным почвам.

**Циркумполярные виды.** Виды данного типа ареала – представители гидрофитной группы. Сюда включены три представителя Nostocales (*Nostoc coeruleum*, *N. kihlmanii*, *Scytonema crustaceum*), один

вид осцилляториевых (*Phormidium kuetzingianum*) и один вид хроококковых Цианопрокaryota (*Woronichinia naegelianiana*). Последний вид по Komárek и Anagnostidis [1998] распространен только в бореальной зоне до северных регионов, но мы относим его к группе арктобореальных, так как *Woronichinia naegelianiana* найдена на арх. Шпицберген, на арх. Земля Франца-Иосифа и в Малоземельской тундре. Указанные виды рода *Nostoc* встречаются широко и в арктической, и в бореальной зонах. В отличие от большинства других ностоков характер распространения этих двух видов не является космополитным. *Scytonema crustaceum* имеет значительную дизъюнкцию в азиатской части своего ареала. При этом она обнаружена на о. Медный (Тихий океан) и в Северной Америке. Причины разрыва ареала подлежат дальнейшему исследованию и анализу. *Phormidium kuetzingianum* широко распространен по всей Европе, найден на Чукотке и в США.

**Биполярные виды.** Большинство биполярных видов широко распространено в Северном полушарии, а также встречается в Австралии. Только *Gloeotrichia echinulata* является водным обитателем (единственное указание для почвы – Ленкорань [Байрамова, 1965]). В горах Средней Европы вид не поднимается выше 2000 м над ур. моря, обитая только в пределах лесных поясов [Кукк, 1969]. *Aphanocapsa muscicola* (эдафofil) и *Aphanothece saxicola* (амфибиальный) помимо широкого распространения в пределах арктической и, в большей степени, бореальной зон, отмечены в Антарктиде. Амфибиальный вид *Trichormus catenula* широко распространен по всей Евразии. Из крупных трихомных эдафoфильных видов к биполярному типу отнесены *Jaaginema pseudogeminatum* (имеет дизъюнктивный ареал в пределах типа) и *Tolypothrix tenuis* (встречается повсеместно). Последний вид, возможно, является космополитом.

**Дизъюнктивные виды.** *Schizothrix braunii* встречается на Таймыре, в Байкальском заповеднике, Франции, Германии, Польше (Татры), на Аляске. Также (со знаком вопроса) указывается для Алжира [Komárek, Anagnostidis, 2005]

Арктобореальные виды (21) составляют 9.2% флоры Цианопрокaryota Мурманской области. Среди них преобладают представители хроококковых и ностоковых (по 8 видов), осцилляториевые представлены меньшим числом (5). Характерной чертой группы является то, что около 20% арктобореальных видов составляют цианеи семейства Merismopediaceae.

#### 6.2.5. Арктобореально-монтажные виды

Выделение арктобореально-монтажного географического элемента было обосновано Н.А. Константиновой [2000] при анализе распро-

странения печоночных мхов. Как и у печоночников, к арктобореально-номонтанному элементу относятся цианопрокариоты с широкой экологической амплитудой, распространенные в Арктике, Субарктике, а также в горах. В группу попадают виды, встречающиеся как в тундровой, так и в лесной зоне; в горных областях обитают обычно по всему профилю (например, *Leptolyngbya voronichiana*).

### Типы ареалов

**Евразийские виды.** Из евразийских *Calothrix kossinskajae* распространен в основном в Европе. *Leptolyngbya voronichiana* встречается более широко, заходя в Западную Сибирь и на Таймыр.

**Циркумполярные виды.** Аэрофитный вид (субаэрофит) *Gloeocapsa atrata* отнесен к циркумполярному типу с оговоркой, так как по Komárek и Anagnostidis [1998] в Северной Америке он не встречается. Видимо, единственным его местонахождением на этом континенте являются Great Smoky Mountains (Северная Каролина, США). *Synechocystis aquatilis* – типичный циркумполярный вид, впрочем, возможно является космополитным.

**Биполярные виды.** Пять видов имеют биполярный ареал. Два из них – *Scytonema mirabile* (возможно космополит) и *Synechocystis salensis* – обитатели водных экотопов, *Chroococcus minimus* – амфибиальный, *Aphanothece pallida*, *Chroococcus cohaerens*, *C. minimus* – аэрофиты.

*Gloeotheca confluens* отнесена к видам с **дизъюнктивным** распространением. Она обитает на скальных выходах, влажных камнях и мхах, встречается довольно широко в Европе, но приурочена к горным условиям. На плакорах – только в пределах Арктики и Субарктики.

Из десяти арктобореально-номонтанных видов семь (4.4%) относятся к хроококковым, причем это циркум- и биполярные виды, с преимущественно наземным распространением, обладающие мощным слизистым чехлом. Толстый слой обертки хорошо сохраняет влагу и позволяет долгое время переносить засушливые условия, именно поэтому они имеют широкую экологическую нишу.

### 6.2.6. Бореальные виды

К ним отнесены виды, распространение которых приурочено в основном к бореальной зоне. Некоторые из них заходят и в арктическую флористическую область и в зону широколиственных лесов, однако чаще всего встречаются именно в таежной зоне.

## Типы ареалов

**Европейские виды.** Видов, распространенных только в Европе, насчитывается восемь. Только два из них растут в условиях переменного увлажнения, по берегам рек и ручьев, на влажных камнях: *Dichothrix baueriana* и *Tolypothrix elenkinii*. Еще шесть видов – типичные гидрофиты. Из всего типа только *Aphanothece minutissima* найдена в Арктике (Земля Франца-Иосифа), остальные имеют предел северного распространения внутри таежной зоны. При этом у двух видов ареалы охватывают неморальные местообитания (*Anabaena echinospora*, *Chamaesiphon incrustans* f. *cylindricus*).

**Евразийские виды.** К евразийским отнесены шесть видов. *Anabaena delicatula*, обитающая в планктоне стоячих вод, имеет значительную дизъюнкцию в азиатской части ареала, встречаясь там только на Камчатке. Остальные виды распространены в пределах ареала более равномерно. В этой группе только *Pseudophormidium hollerbachianum* является эдафотрофным видом.

**Амфиокеанический тип ареала.** *Gloeocapsopsis crepidium* встречается в наземных местообитаниях по морскому побережью Европы и Северной Америки, в зоне супралиторали, либо по берегам солоноватых водоемов. В России найден на Камчатке, на о. Медный и в Мурманской области.

**Циркумполярные виды.** Из семи циркумполярных видов, один (*Chroococcus pallidus*) является аэрофитом и один (*Synechococcus elongatus*) субаэрофитом, остальные – водные обитатели. *Anabaena lemmermannii* и *Woronichinia elorantae* помимо материковых озер найдены в Японии. Последний вид довольно строго приурочен к озерам таежной зоны. *Aphanocapsa delicatissima* отнесен к циркумполярному типу с оговоркой, так как единственное известное местообитание вида за пределами Евразии – центральная Мексика. Другие виды распространены довольно широко без значительных дизъюнкций.

**Биполярные виды.** Большая группа (14 видов) имеет биполярное распространение. Шесть из пятнадцати видов рода *Anabaena* относятся к бореальным биполярным. В Южном полушарии все виды обитают в Австралии, за исключением *Rhabdogloea smithii* (Антарктида) и *Hydrocoryne spongiosa* (Огненная Земля). Последний вид в пределах Евразии распространен спорадически, довольно редок.

Всего к бореальному географическому элементу относится 36 видов цианопрокариот (15.7%). За исключением космополитов эта группа является доминирующей во флоре Мурманской области. Большинство видов относится к порядкам Nostocales (16) и Chroococcales (14). Первое место среди семейств занимают представители Nostocaceae



(12 (33.3%)), причем только из подсемейства *Anabaenoideae*. «Костяк» группы составляет *Anabaena* spp. (10 (27.7%)).

#### 6.2.7. Космополитные виды

Сюда относятся виды, распространенные по всему или почти по всему Земному шару. Большая часть таких видов является убикистами. По сути, абсолютных космополитов, встречающихся от Арктики до Антарктики, не может быть очень много. Все-таки индифферентность к экологическим условиям – широкая пластичность – тоже имеет свои границы. Тем не менее, к космополитам отнесено наибольшее количество видов – 104 (45.4%), обитающих в Мурманской области. Вероятнее всего, в дальнейшем следует выделить из них группу семикосмополитов (полукосмополитов) [Molisch, 1926, цит. по: Вульф, 1932] – видов с широким распространением, но не охватывающим всей территории Земли. Возможно, было бы разумно выделить группу голарктических видов, не заходящих за пределы данного флористического царства, но, к сожалению, информация по неотропическому и в меньшей мере палеотропическому царствам мне мало доступна. В приведенном списке космополитов (прил. 2) звездочкой отмечены виды, распространенные только в пределах Голарктики (8 видов, 3.5%).

Типичными космополитами являются такие гидрофиты, как *Anabaena flos-aquae*, *Aphanizomenon flos-aquae*, *Aphanocapsa planctonica*, *Limnothrix redekei*, *Planktothrix agardhii*, *Merismopedia* spp., три вида рода *Chroococcus*, а также аэрофитный *C. turgidus*. Из эдафофильных космополитическое распространение имеют *Leptolyngbya foveolarum*, *Leptolyngbya nostocorum*. Сюда же относятся и большинство видов рода *Nostoc*.

#### 6.2.8. Виды с неясным распространением

Имеющийся объем доступных данных не позволил отнести 29 видов (12.7%) к какому-либо географическому элементу. Большинство из них имеют в своем ареале значительные дизъюнкции.

Для правомерного сравнения с другими цианофлорами по принятым критериям были выделены географические элементы и типы ареалов для цианопрокариот Шпицбергена и Большеземельской тундры. Ниже приводится географический анализ названных цианофлор. Общие характеристики элементов приведены выше. Подробному рассмотрению в тексте подвергаются только виды, не обнаруженные в Мурманской области.

## 6.3. Распределение видов цианопрокариот арх. Шпицберген по географическим элементам и типам ареалов

### 6.3.1. Арктические виды

На Шпицбергене обитают два вида арктического элемента, при этом оба отсутствуют в Мурманской области и в Большеземельской тундре: *Eucapsis minor* (Skuja) Hollerb. и *Geitlerinema deflexum* (W. West et G.S. West) Anagn.

#### Типы ареалов

**Циркумполярный тип ареала.** *Eucapsis minor*, видимо, широко распространен, J. Komárek и K. Anagnostidis [1998] относят его к возможным космополитам, но, судя по литературным данным, по общему распространению и по экологии (в планктоне холодных водоемов, причем даже в зимнее время года, на болотах в горах) это типичный арктический вид. В упомянутой сводке автором вида почему-то указан А.А. Еленкин (*Eucapsis minor* (Skuja) Elenk. 1933), хотя в определителе Еленкина [1938] автором считается М.М. Голлербах, обрабатывавший семейство Gloeocapsaceae sensu Elenk. et Hollerb.

**Биполярные виды.** *Geitlerinema deflexum* – гидрофитный вид, характеризуется распространением в Арктике и Антарктике.

Факт наличия лишь двух видов (1.8%) (рис. 6.3.1.) арктического элемента объясняется, с одной стороны, недоизученностью флоры архипелага, а с другой – более мягким климатом, чем, к примеру, на Земле Франца-Иосифа (4 арктических вида, 8.5%).

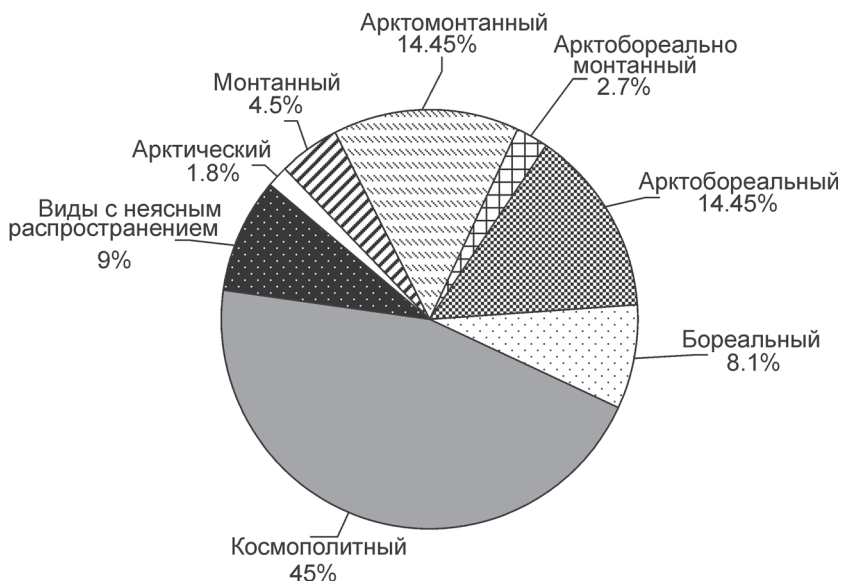
### 6.3.2. Арктомонетанные виды

#### Типы ареалов

**Европейские виды.** К видам, не встречающимся за пределами Европы, относятся *Aphanocapsa nivalis* Lagerh., которая была описана со Шпицбергена и позднее найдена в Татрах. Таксон отнесен J. Komárek и K. Anagnostidis [1998] к неревизованным, возможно относится к редким. *Gloeocapsa bituminosa* (Bory) Kütz. – неполно описанный вид, спорадически встречается только на выходах кальция.

К **европейско-гренландскому** типу ареала, так же как и в Мурманской области, относится *Gloeocapsa sanguinea*.

**Евразийские виды.** Кроме распространенной в Мурманской области *Gloeocapsa compacta* на архипелаге Шпицберген обитают *Phormidium interruptum* Kütz. ex Gom. и *Woronichinia compacta* (Lemm.)



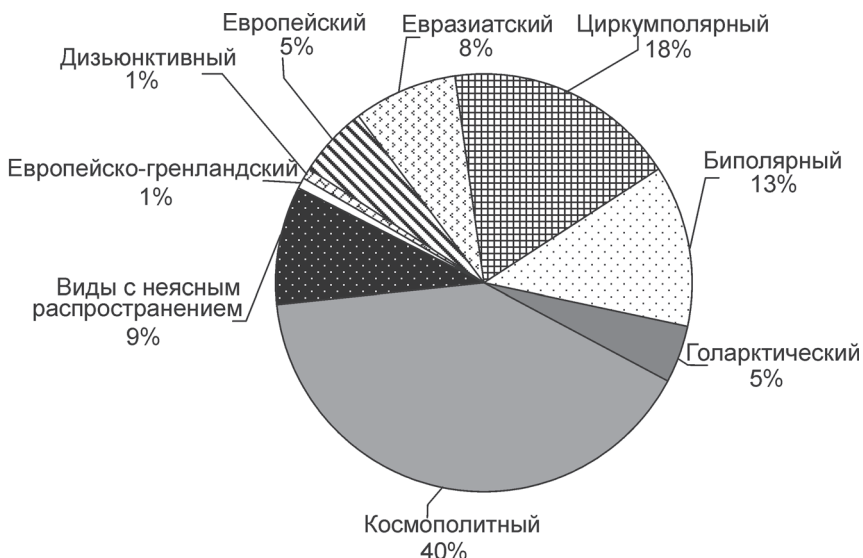
**Рис. 6.3.1.** Распределение по географическим элементам видов *Cyanoprokaryota* арх. Шпицберген

Комáрек et Hindak. *Phormidium interruptum* sporadически встречается в Европе, в горах (Памир) и в арктической Азии на скалах и камнях; гидрофит *Woronichinia compacta* имеет более широкое распространение – Земля Франца-Иосифа, страны Балтии, Большеземельская тундра, Сихотэ-Алинь.

**Циркумполярные виды.** Группа циркумполярных видов насчитывает семь представителей, из них три не обнаружены в Мурманской области. *Aphanocapsa elachista* West et G.S. West., которая, возможно, имеет более широкий ареал (голарктический вид?); и единственный вид не из порядка Chroococcales в данном типе – *Phormidium inundatum* Kütz. ex Gom. (горы в Центральной Европе, Большеземельская тундра, Памир, Хамар-Дабан, горы в США).

**Биполярные виды.** Три биполярных вида (*Cyanothece aeruginosa*, *Gloeocapsa kuetzingiana*, *Symplocastrum friesii*) обитают и в Мурманской области.

Арктомонотные виды (16) составляют 14.4% флоры Шпицбергена и, наряду с арктобореальными, занимают второе место после космополитных цианопрокариот. Ведущим семейством среди арктомонотных видов является Microcystaceae, а ведущим родом *Gloeocapsa*. Причем они составляют почти половину разнообразия элемента (рис. 6.3.2).



**Рис. 6.3.2.** Распределение по типам ареалов видов Суанопрокариота арх. Шпицберген

### 6.3.3. Монтанные виды

#### Типы ареалов

**Европейские виды.** Два представителя европейских монтанных видов *Chamaesiphon fuscus* (Rostaf.) Hansg. и *Gloeocapsa ralfsii* (Harvey) Kütz. имеют схожее распространение – горы центральной Европы, последний обитает также в горах Скандинавии. *Chamaesiphon fuscus*, кроме того, отмечен в Крыму и Британии.

**Циркумполярный тип** представлен видами *Chroococcus tenax* (Kirchn.) Hieron. и *Homoeothrix janthina* (Born. et Flah.) Starm.

К **биполярным** относится только *Chamaesiphon incrustans* Grun.

Как и в Мурманской области, монтанные виды во флоре Шпицбергена немногочисленны (5 видов, 4.5%).

### 6.3.4. Арктобореальные виды

#### Типы ареалов

**Европейские виды.** Представлены одним редким представителем Oscillatoriales – *Phormidium viride* (Vauch.) Lemm. Кроме Шпицбергена приводится для Германии.

**Евразийские виды.** Группа представлена пятью видами, три из них не обнаружены в Мурманской области. *Aphanocapsa parietina* Näg. (известна также для Большеземельской тундры) довольно широко распространена, но встречается спорадически (в основном на силикатных породах), ее нахождение в Мурманской области вполне вероятно. *A. testacea* Näg. встречается спорадически в бореальной и неморальной зонах, но экология вида (обитает на скальных выходах, камнях, влажном грунте) указывает на его «арктобореальность». *Leptolyngbya gracillima* (Zopf ex Hansg.) Anagn. et Komárek тяготеет к болотным экосистемам, ареал распространения широко охватывает тундровую и таежную зону.

Из четырех **циркумполярных видов** только *Limnothrix vacuolifera* (Skuja) Komárek et al. отсутствует в Мурманской области. Его ареал помимо Шпицбергена включает Скандинавию и Канаду.

Пять **биполярных видов** обитают и в Мурманской области.

Всего арктобореальный элемент во флоре арх. Шпицберген насчитывает 16 видов (14.4%).

### 6.3.5. Арктобореально-монтажные виды

Три вида (2.7%) распределены по двум типам ареалов: **биполярному** (1) и **циркумполярному** (2). Из первой группы в Мурманской области не встречается *Leptolyngbya notata* (Schmidle) Anagn. et Komárek, из второй *Merismopedia minima* Beck. Оба вида довольно редки и в пределах ареалов встречаются спорадически.

### 6.3.6. Бореальные виды

#### Типы ареалов

**Европейский тип ареала.** На Шпицбергене и в Большеземельской тундре обитает *Anabaena aequalis* Borge. Вид довольно широко распространен, но не выходит за пределы Европы. Вполне вероятно ее обнаружение и в Мурманской области.

**Евразийский тип ареала.** К нему отнесен распространенный и в Мурманской области *Synechocystis crassa*.

**Циркумполярные виды.** Тип составляют представители подсемейства *Synechococcoideae* семейства *Synechococcaceae*. Из трех видов в Мурманской области нет только *Synechococcus nidulans* (Pringsh.) Komárek. Вид в настоящем понимании установлен относительно недавно, из-за этого при установлении его распространения имеются определенные сложности.

**Биполярные виды.** Группа представлена тремя (обнаружены и в Большеземельской тундре) широко распространенными видами. Два гидрофит-

ных вида пока не выявлены в Мурманской области (*Aphanothece clathrata* W. West et G.S. West и *Gomphosphaeria aponina* Kütz.). Вероятно, при более тщательном обследовании водоемов они дополняют цианофлору.

Бореальные виды (9) составляют 8.1% цианофлоры архипелага.

### **6.3.7. Космополитные виды**

К ним отнесено 50 таксонов (45.0%) цианофлоры арх. Шпицберген. Из них 37 обитают и в Мурманской области. 32 являются общими для трех сравниваемых флор (Мурманская обл., арх. Шпицберген, Большеземельская тундра). Общими для всей Арктики и Гипоарктики можно считать шесть космополитных видов: *Leptolyngbya foveolarum*, *Nostoc commune*, *N. linckia*, *N. punctiforme*, *Phormidium ambiguum*, *P. autumnale*.

Из видов, не обнаруженных в Мурманской области, но широко распространенных в пределах Арктики и Гипоарктики, следует назвать *Phormidium amoenum* Kütz., *Schizothrix arenaria* (Berk.) Gom.

Из космополитных видов пять (два не выявлены в Мурманской обл.), возможно, являются только голарктическими: *Anabaena planctonica* Brunth., *Aphanocapsa incerta*, *Leptolyngbya tenuis*, *Phormidium favosum* (Bory) Gom., *Phormidium formosum*.

### **6.3.8. Виды с неясным распространением**

Группа насчитывает 10 видов (9%), ни один из них не встречается в Арктике, кроме Шпицбергена. Два вида имеют неясное таксономическое положение: *Gloeocapsa janthina* Näg., *Oscillatoria glacialis* Witt.

*Cyanocystis pseudoxenococcoides* (Bourr.) Bourr. возможно, неверно определен, так как известен только из Гваделупы.

## **6.4. Распределение видов цианопротокариот Большеземельской тундры по географическим элементам и типам ареалов**

### **6.4.1. Арктические виды**

#### **Типы ареалов**

К европейскому типу ареала относится один вид (*Anabaena sedovii* Kosinsk.) с неясным таксономическим статусом. Вид был описан с Земли Франца-Иосифа. Других указаний его нахождения мне неизвестно.

Евразийский тип представлен двумя общими с Мурманской областью видами (*Aphanocapsa conferta*, *Microcystis* cf. *pulverea* f. *irregularis*). Два биполярных вида (*Calothrix parietina*, *Tolypothrix penicillata*) также встречаются в Мурманской области.

**Дизъюнктивный тип** ареала характерен для *Anabaena groenlandica* Bachm. Кроме озер Гренландии и Большеземельской тундры вид нигде отмечен не был.

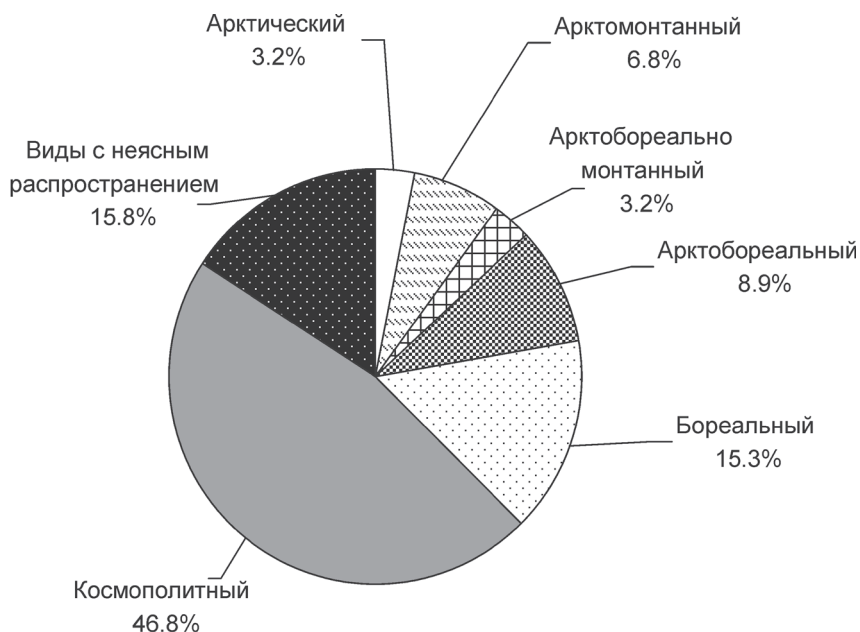
Шесть арктических видов составляют 3.2% флоры Большеземельской тундры (рис. 6.4.1). Четыре вида относятся к Nostocales и два к Chroococcales.

#### 6.4.2. Арктомонтанные виды

##### Типы ареалов

**Евразийские виды.** Не отмеченных ни в Мурманской области, ни на арх. Шпицберген видов два: *Oscillatoria tenuis* f. *uralensis* (Voronich.) Elenk. (Полярный Урал, горы Средней Азии) и *Tolypothrix lanata* (Desv.) Wartm. ex Born. et Flah. (Полярный Урал, Алтай, о. Медвежий (?)).

За исключением *Phormidium inundatum* Kütz. ex Gom. пять **циркумполярных видов** являются общими с флорой Мурманской области. Оба **биполярных вида** (*Cyanothece aeruginosa*, *Symplocastrum friesii*) являются общими с флорой Шпицбергена.



**Рис. 6.4.1.** Распределение по географическим элементам видов Cyanoprokaryota Большеземельской тундры



Цианофлора Большеземельской тундры содержит 13 арктомонтанных видов, что составляет 6.8%. Четыре из этих видов (30.7%) относятся к семейству Microcystaceae роду *Gloeocapsa* и так же как в Мурманской области составляют основу элемента.

#### 6.4.3. Монтанные виды

В Большеземельской тундре отсутствуют. Данный факт напрямую подчеркивает специфику флоры, отражает ее «равнинный» характер. По имеющимся данным, монтанных видов нет или почти нет в других арктических флорах с равнинным рельефом – на Ямале, Таймыре.

#### 6.4.4. Арктобореальные виды

##### Типы ареалов

Из двух **европейских видов** в Мурманской области не встречается *Calothrix ramenskii* Elenk. Вид был описан из Карелии, обнаружен в Норвегии, так что его нахождение в Мурманской области более чем вероятно. **Евразийский тип** начитывает семь видов, лишь один из них не отмечен на Шпицбергене и в Мурманской области – *Plectoneta puteale* (Kirchn.) Hansg. В большей степени она приурочена к бореальной зоне. Три **циркумполярных вида** и пять **биполярных** характерны и для Мурманской области.

Арктобореальный элемент начитывает 17 видов (8.9%). Больше половины из них приходится на порядок Nostocales. Семейство Merismopediaceae не играет такой заметной роли в сложении арктобореального элемента, как в случае с флорой Мурманской области.

#### 6.4.5. Арктобореальномонтанные виды

##### Типы ареалов

**Евразийские и циркумполярные виды.** Каждая группа состоит из одного вида, оба присутствуют во флоре Мурманской области.

Из трех **биполярных видов** в Мурманской области и Шпицбергене отсутствует *Chroococcus giganteus* W. West. Вид характерен для севера Европы, а также для гор Аргентины.

*Gloeotheca confluens* – характеризуется **дизъюнктивным типом ареала**.

Элемент включает шесть видов (3.2%). Это несколько меньше, чем во флоре Мурманской области (10 видов), но больше, чем на Шпицбергене (3). Таким образом, с увеличением местообитаний, в большей степени соответствующих бореальной зоне, увеличивается и число

арктобореальномонтанных видов. Видимо, за счет организмов, тяготеющих к бореальным условиям.

#### 6.4.6. Бореальные виды

##### Типы ареалов

**Европейские виды.** Группа начитывает восемь видов, ни один из них не встречается в Мурманской области и лишь один присутствует на Шпицбергене (*Anabaena aequalis*). Семь видов являются гидрофитами: *Anabaena aequalis*, *A. tenericaulis* Nyg., *A. verrucosa* B.-Peters., *Coelospherium minutissimum* Lemm., *C. natans* Lemm., *Heteroleibleinia brevissima* (Hansg.) Anagn. et Komárek, *Rhabdogloea scenedesmoides* (Nyg.) Komárek et Anagn.; один амфибиальным – *Leptolyngbya bijugata* (Kongiss.) Anagn. et Komárek; один – аэрофитным – *Cylindrospermum michailovskoense* Elenk. Все виды имеют довольно широкое распространение, за исключением *C. natans*, приуроченного к странам бассейна Балтийского моря.

Из четырех **евразийских видов** два не встречены в Мурманской области: *Anabaena scheremetievii* Elenk. и *Leptolyngbya bijugata* (Kongiss.) Anagn. et Komárek. Оба вида больше распространены в Европе, в азиатской части отмечены единичные местонахождения.

**Циркумполярных видов** шесть. Три не обнаружены в Мурманской области: *Microcrocys irregularis* (Lagerh.) Geitl., интересный вид из семейства *Merismopediaceae* со спорадическим распространением, *Anabaena reniformis* Lemm. и *Aphanothece bachmannii* Kom.-Legn. et Cronb., возможно, более правильно считать европейско-американскими, так как они не обнаружены в Азии.

**Биполярные виды.** Группа включает 11 видов, два из них неизвестны в Мурманской области: *Aphanothece clathrata* и *Gomphosphaeria aponina*. Эти виды имеют спорадическое распространение в бореальных зонах обоих полушарий.

Бореальные виды (29) составляют 15.3% флоры Большеземельской тундры. Как и в Мурманской области, это вторая по числу групп видов после космополитов. Таксономический состав также имеет значительное сходство с флорой Мурманской области – лидирует семейство *Nostocaceae* (subfam. *Anabaenoideae*) – 12 видов (41.4%). Костяк группы также составляет род *Anabaena* (11 видов).

#### 6.4.7. Космополитные виды

Составляют 46.8% флоры, из 89 представителей, общими с Мурманской областью являются 62, со Шпицбергом – 35. К возможному

голарктическому элементу относятся 10 видов (4 не выявлены в Мурманской области: *Anabaena cylindrospora* Tschern., *Phormidium retzii* (Ag.) Kütz. ex Gom., *Phormidium terebriforme* (Ag. ex Gom.) Anagn. et Komárek, *Trichormus catenula* (Born. et Flach.) Komárek et Anagn.).

#### **6.4.8. Виды с неясным распространением**

Во флоре Большеземельской тундры данная группа довольно многочисленна (30 видов (15.8%), из них 24 вида отсутствуют и в Мурманской области и на арх. Шпицберген.

При сравнении флор небольших районов различия обычно бывают более существенными, нежели при сравнении флор крупных территорий, так как в пределах большого района всегда найдется подходящее микроместообитание для развития даже очень экологически требовательного вида.

Тем не менее, для флор трех крупных территорий Арктики и Гипоарктики можно отметить следующие черты сходства.

- Наибольший процент во всех трех флорах имеют космополитные виды.

- Значительная доля принадлежит бореальной группе видов (бореальный, арктобореальный, арктобореальномонтанный). Как отмечалось ранее М.В. Гецен [1985], во флорах, располагающихся в 60-х широтах, она играет существенную роль.

- С увеличением числа типов местообитаний в большей степени характерных для бореальной зоны увеличивается и число арктобореальномонтанных видов. Видимо, за счет организмов, тяготеющих к бореальным условиям.

- В Мурманской обл. широко представлены виды, ареалы которых связаны с горами (монтанные, арктомонтанные, арктобореальномонтанные) – 33 вида, или 15%, в условиях равнинных территорий (Большеземельская тундра) таких видов только 19 (10%), самый высокий процент горных видов во флоре, среди сравниваемых регионов, на арх. Шпицберген (34 вида или 32%). Данный факт напрямую отражает особенности рельефа территории.

- Во флорах Мурманской области и Большеземельской тундры преимущественно высокоширотные группы (прежде всего арктические, а также арктобореальные виды) уступают по численности бореальному элементу, тогда как во флоре арх. Шпицберген они играют значительно большую роль.

- Основу флор сравниваемых территорий составляют виды с широкими циркумполярными и евразийскими ареалами (см. рис. 6.2.2, 6.3.2, 6.4.2).



**Рис. 6.4.2.** Распределение по типам ареалов видов Cyanoprokaryota Большеземельской тундры

## ГЛАВА 7

### ЭКОЛОГИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ЦИАНОФЛОРЫ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

Цианопрокариоты, как и многие другие пойкилогидрические, пойкилотермные организмы – мохообразные, лишайники и т.п. – приурочены в первую очередь к микроместообитаниям. Поэтому любой анализ необходимо строить с учетом их экологической приуроченности. В данной работе под **микроместообитанием** мы понимаем пространственно-временной континуум, ограниченный непрерывностью экологических параметров соответствующих эконише вида [Мелехин, Давыдов, 2007].

**Экологическая ниша** (экониша) – совокупность экологических факторов, в пределах амплитуды которых возможно существование вида.

При анализе необходимо учитывать, что несхожесть микроместообитаний на взгляд исследователя для цианопрокариот может оказаться не столь значительной, если вид имеет широкую амплитуду по многим или некоторым параметрам (факторам среды), т.е. вид может обитать и в планктоне озер, рек, но встречается, например, и в наземных условиях. Особую трудность представляют амфибиальные ландшафты, где происходит наиболее тесный контакт между тремя фазами [Заварзин, 2003]. В каждом конкретном случае для каждого вида необходим вдумчивый подход, анализ факторов случайности местонахождения вида в данном микроместообитании. В идеальном случае каждый вид требует экспериментальной проверки его экологической пластичности и анализа границ его экониши по всем параметрам.

Вероятно, наименьшим подразделением микроместообитаний (среди наземных) являются обрастания на скалах и почве [Büdel et al., 2004] – т.е. пространство, занимаемое одной колонией.

Экологический анализ флоры проводился по следующим критериям: виды сильно увлажненных и заболоченных местообитаний, характеризовались как амфибиальные; водные виды, обитающие в озерах, ручьях, реках и в небольших водоемах (лужах и пр.), но в условиях постоянного затопления, отнесены к гидрофитам (внутри этой группы

деление не проводилось из-за отсутствия точных указаний по месту их сбора в использованной литературе); аэрофитные виды согласно принятой классификации [Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976; Штина и др., 1981; Алексахина, Штина, 1984; Штина, 1990] разделены на шесть экобиоморф:

Сh – одноклеточные и колониальные формы, обитающие в толще почвы, но при повышении влажности массово развивающиеся на ее поверхности;

С – одноклеточные, колониальные или нитчатые формы, которые могут образовывать обильную слизь;

Х – одноклеточные теневыносливые формы, живущие среди почвенных частиц;

Р – нитевидные, не образующие значительной слизи;

М – формы, образующие макроскопические дерновинки или корочки;

Н – виды рода *Nostoc* с наземными макроскопическими колониями, световыносливые и засухоустойчивые виды.

Азотфиксирующие виды приводятся с указанием соответствующего символа «F» после индекса экобиоморфы.

## **7.1. Соотношение экобиоморф во флоре Мурманской области в сравнении с другими территориями**

Общий экологический спектр цианофлоры Мурманской области представлен в табл. 7.1.1. и на рис. 7.1.1. При разделении цианопрокариот на три крупных категории – аэрофитные, водные и амфибиальные наблюдается следующее соотношение: гидрофиты составляют 120 видов (52.4%), амфибиальные – 38 (16.6%), аэрофитные – 71 (31%).

Во флоре Большеземельской тундры пропорции спектра совпадают (табл. 7.1.1, рис. 7.1.2): гидрофиты составляют 49.6% (94 вида), амфибиальные – 18.4% (35), аэрофиты – 32.1.% (61).

Общий характер распределения экобиоморф во флоре арх. Шпицберген отличается от флор Мурманской области и Большеземельской тундры (рис. 7.1.3). Гидрофиты составляют 36.9% (41 видов), амфибиальные виды – 20.7% (23 вида), аэрофиты – 42.3% (47 видов). Причины этого кроются в низком разнообразии, слабой изученности водных биотопов архипелага, так и в их гидрологических особенностях.

В целом спектр аэрофитных экобиоморф во всех сравниваемых флорах близок. Среди них преобладают виды С-формы, образующие обильную слизь (гликокаликс), способствующую удержанию влаги. Они располагаются в экологическом спектре на втором-третьем месте. Это теневыносливые виды, развивающиеся обычно на

Таблица 7.1.1. Экологический спектр цианофлор Мурманской области (МО), Большеземельской тундры (БТ) и арх. Шпицберген (АШ)

Экологический спектр МО			Экологический спектр БТ			Экологический спектр АШ		
форма	число видов	%	форма	число видов	%	форма	число видов	%
hydr.	120	52.4	hydr.	94	49.6	hydr.	41	36.9
amph.	38	16.6	amph.	35	18.4	amph.	23	20.7
C	35	15.3	C	23	12.1	C	25	22.5
P	21	9.2	P	20	10.5	P	10	9.0
M	7	3.1	M	9	4.7	M	6	5.4
X	3	1.3	X	3	1.6	X	3	2.7
N	2	0.9	N	4	2.1	N	2	1.8
Ch	3	1.3	Ch	2	1.0	Ch	1	0.9

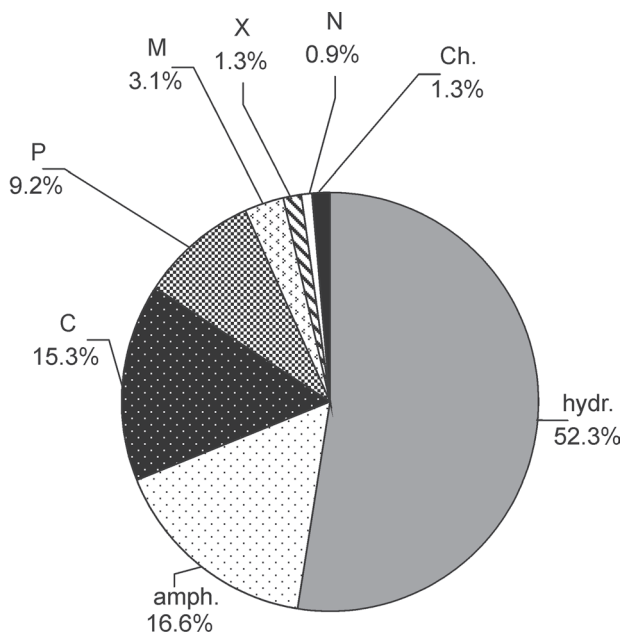
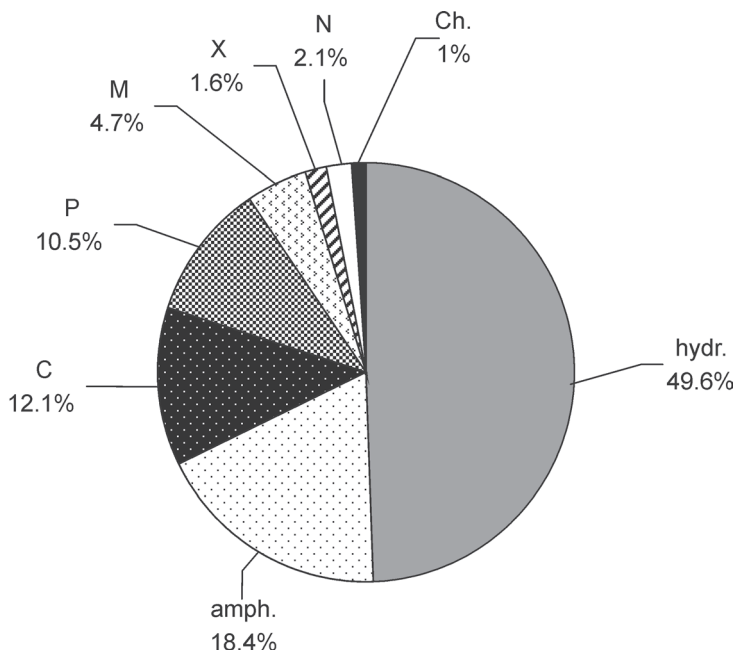


Рис. 7.1.1. Экологический спектр флоры цианопрокариот Мурманской области



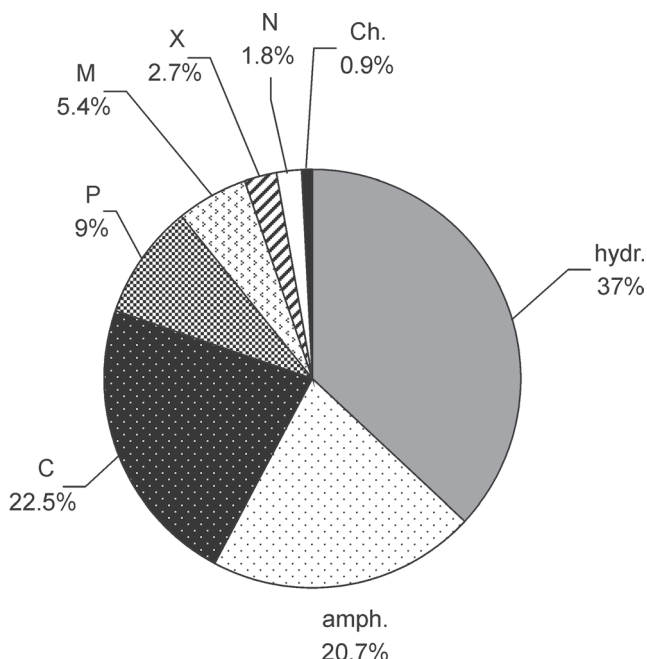


**Рис. 7.1.2.** Экологический спектр флоры цианопрокариот Большеземельской тундры

поверхности почвы. В Мурманской области группа представлена такими видами, как *Aphanocapsa fusco-lutea*, *Gloeocapsa atrata*, *Gloeocapsa rupicola* и т.д. Виды Р-формы (нитевидные представители: *Phormidium*, *Pseudophormidium*, *Leptolyngbya*) типичны для многих почвенных альгофлор [Штина, Голлербах, 1976; Патова, 1994, 1995], особенно на территориях со значительными участками свободного грунта. Данную группу во флоре Мурманской области составляют *Leptolyngbya edaphica*, *Pseudophormidium hollerbachianum*, *Phormidium dimorphum* и др.

По числу видов устойчивых к холоду, образующих слизистые дерновинки (М-форма), флора Мурманской области незначительно уступает флоре Большеземельской тундры. Типичным представителем М-формы является *Microcoleus vaginatus*, на территории исследования распространены также *Symplocastrum muelleri*, *S. friesii* и др.

Одноклеточные «убиквисты» (Ch) не характерны для наземных экосистем [Штина и др., 1981]. Во флоре Мурманской области к ним относятся *Cyanobacterium cedrorum*, *Cyanotheca aeruginosa*, *C. major*.



**Рис. 7.1.3.** Экологический спектр флоры цианопрокариот арх. Шпицберген

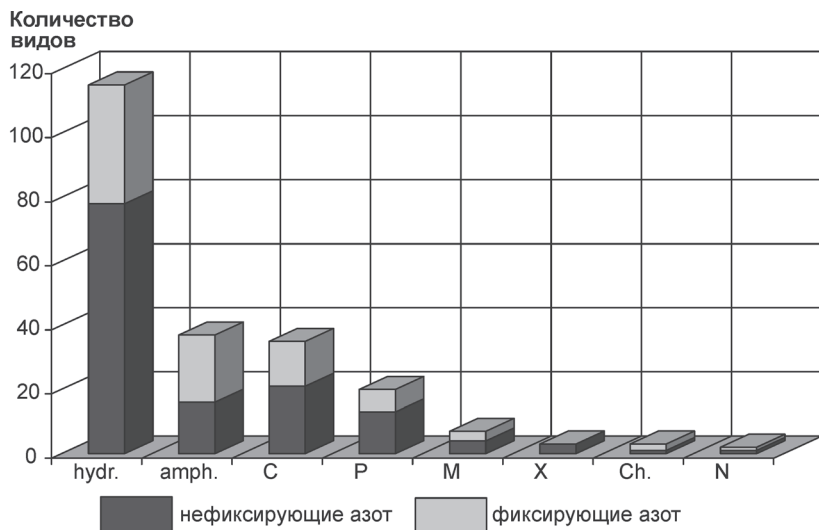
## 7.2. Диазотрофный компонент во флоре цианопрокариот Мурманской области

Доля диазотрофов среди видов флоры цианопрокариот Мурманской области составляет 38.3%. Наиболее высока она среди амфибиальных видов (56.7%) (см. рис. 7.2.1).

Амфибиальные азотфиксаторы – это в основном виды, имеющие гетероцисты (*Aulosira* spp., *Hapalosiphon fontinalis*, *Petalonema alatum* и др.), из безгетероцистных форм фиксировать атмосферный азот способны *Aphanothece pallida* и *A. stagnina* [Bergman et al., 1997].

В состав С-формы помимо видов из родов *Cylindrospermum*, *Nostoc*, *Calothrix* также входят безгетероцистные диазотрофы *Aphanothece castagnei* и *Chroococcus minor*.

Из Р-видов наиболее широко распространена *Leptolyngbya foveolarum* – типичный обитатель почвенных горизонтов (частота встречаемости этого вида в почвах около 90% [Штина и др., 1981]). Способность фиксировать азот у *Leptolyngbya foveolarum* проявляется



**Рис. 7.2.1.** Соотношение диазотрофных и не способных к фиксации азота видов во флоре Мурманской области

в микроаэробных и анаэробных условиях [Bergman et al., 1997], которые часто наблюдаются в условиях почвенной толщи [Виноградский, 1953; Звягинцев, 1987].

В состав гидрофитов входят такие гетероцистные формы азотфиксаторов, как *Anabaena* spp., *Gloeotrichia* spp., *Nostoc* spp. и др.

Среди представителей X-формы не обнаружено видов, способных к азотфиксации.

## ГЛАВА 8

### АЗОТФИКСИРУЮЩАЯ АКТИВНОСТЬ ЦИАНОПРОКАРИОТ В НАЗЕМНЫХ ЭКОСИСТЕМАХ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ

#### 8.1. Экологические особенности процесса азотфиксации у цианопрокариот

Роль процесса азотфиксации в функционировании экосистем чрезвычайно велика: он обеспечивает перевод молекулярного азота в доступную для растений форму и включает данный элемент в биологический круговорот. Среди всего многообразия живых организмов фиксировать молекулярный азот атмосферы способны лишь немногие, исключительно прокариотические формы. Примерно 90% (около 90 млн т) годового количества фиксированного азота является результатом деятельности прокариот, 10% производится химическими комбинатами или возникает при разрядах молний [Егоров и др., 1978].

Азотфиксация связана с активностью ферментного комплекса нитрогеназы. При этом у цианопрокариот происходит восстановление азота до аммиака и образование запасного азотистого вещества цианофицина, полимера аспарагиновой кислоты и аргинина, который может служить и энергетическим источником, сбрасываясь в орнитиновом цикле. Азотфиксация – восстановительный процесс, в присутствии молекулярного кислорода нитрогеназа инактивируется.

Активность гетеротрофных микроорганизмов обычно лимитируется количеством доступных органических веществ, находящихся в их распоряжении и используемых ими в основном в качестве источника энергии. Фотоавтотрофные азотфиксаторы (Cyanoprokaryota) для своей жизнедеятельности используют в качестве источника энергии – фотосинтетическую активную радиацию. У цианопрокариот молекулы АТФ и доноры электронов, используемые для восстановления молекулярного азота, генерируются в световой стадии фотосинтеза, тогда как у гетеротрофных бактерий они образуются в процессе трансформации органических соединений [Lyne, Stewart, 1973].

Нитрогеназа у большинства азотфиксирующих цианопрокариот локализована в толстостенных гетероцистах, которые лишены фото-

системы II. Выделение водорода, катализируемое нитрогеназой, способствует в околоклеточном пространстве инактивации кислорода. Благодаря этим особенностям процесс азотфиксации у видов, обладающих гетероцистами, происходит в аэробных условиях. Образующиеся соединения связанного азота передаются соседним вегетативным клеткам через микроплазмодесмы, а от них поступает органический субстрат, необходимый для фиксации азота.

Многие безгетероцистные виды имеют генетическую способность синтезировать нитрогеназу, но они не обладают достаточным механизмом для сохранения активности фермента в аэробных условиях [Stewart, Lex, 1970]. Большинство безгетероцистных видов способны к фиксации азота в анаэробных условиях, но некоторые из них могут фиксировать азот и в аэробных [Rippka et al., 1971; Bergman et al., 1997] или в микроаэрофильных условиях при низких интенсивностях света [Калининская и др., 1981].

Представители безгетероцистных родов *Aphanothece*, *Cyanothece*, *Gloeothece*, *Gloeocapsa*, *Lyngbya*, *Microcoleus*, *Phormidium*, *Synechocystis*, *Synechococcus*, *Trichodesmium* фиксируют азот в аэробных условиях. У них имеется конформационный механизм защиты нитрогеназы, который заключается в своеобразной структурной организации ферментативного комплекса, как это имеет место у аэробных азотфиксаторов из рода *Azotobacter* [Панкратова, 1980]. Кроме того, цианопрокариоты способны выделять обильную слизь и экзогенные восстановители, что нейтрализует отрицательное влияние кислорода [Сиренко, 1972].

Безгетероцистные цианопрокариоты, у которых отсутствует механизм защиты нитрогеназы от кислорода, способны к азотфиксации лишь в анаэробных или микроаэрофильных условиях.

Для таких организмов установлена четкая зависимость от фотосинтетически активной радиации (ФАР). Азотфиксация находится в противофазе к ФАР, интенсивность диазототрофии возрастает при снижении продукции кислорода [Заварзин, 2003]. При этом восстановление азота в темноте возможно лишь при предварительном освещении [Stewart, 1973].

Синтез нитрогеназы инициируется при недостатке азотистых соединений в клетке, молекулярный азот не индуцирует синтез фермента [Bergman et al., 1997].

## **8.2. Распространение азотфиксирующих цианопрокариот в наземных экосистемах Мурманской области**

Во влажных местообитаниях Арктики и Субарктики основную роль в осуществлении азотфиксации играют цианопрокариоты [Alexander et al., 1978; Паринкина, 1989; Chapin et al., 1991; Lennihan et al.,

1994; Liengen, Olsen, 1997]. В засушливых местообитаниях по величине азотфиксации они уступают лишайникам [Паринкина, 1989].

Особый интерес представляют цианопрокариоты, ассоциированные с мохообразными, так как большинство из них может фиксировать атмосферный азот [Паринкина, 1989]. Свободноживущие цианопрокариоты способны выделять в окружающую среду от 5 до 60% фиксированного азота [Stewart, Lex, 1970; Sharma, Singh, 1981]. На ряде ассоциаций мхов и цианопрокариот показано [Панкратова, 1980], что фиксированный цианопрокариотами азот мигрирует к мохообразным. Таким образом, сообщества последних получают благодаря конъюнкциям с цианопрокариотами устойчивый источник азотистых соединений.

Кроме того, сообщества мохообразных являются типичными широко распространенными в напочвенном покрове Мурманской области. Они входят в состав доминантов многих растительных ассоциаций, особенно в тундровой зоне и в горно-тундровых поясах.

Известно, что в тундровых фитоценозах характерными местообитаниями для цианопрокариот являются моховые альгосинузии [Гецен, Грунина, 1982]. Благоприятный режим увлажнения и наличие ФАР объясняют преимущества данной экологической ниши [Панкратова, 1972; Granhall, Lid-Torsvik, 1975]. При этом скорость азотфиксации у цианопрокариот оказывается выше, если они растут на мхах [Reddy, Giddens, 1975].

Азотный баланс природных экосистем во многом определяется такими ассоциированными цианопрокариотами [Anand, Murugesan, 1996].

Анализ частоты встречаемости цианопрокариот в наземных экотопах Мурманской области, проведенный по базе образцов ( $N = 1024$ ) показал, что 73% Cyanoprokaryota произрастают в сообществах мохообразных в качестве эпифитов.

### **8.3. Динамика азотфиксирующей активности цианопрокариот в течение вегетационного сезона в наземных экосистемах Мурманской области**

В течение вегетационного периода изучалась активность азотфиксации (методом ацетиленовой редукции) в напочвенном покрове (табл. 8.3.1). Уровень азотфиксации колебался от 0 до  $4.60 \pm 1.26$  мкг азота в сутки на  $1 \text{ см}^2$  моховой куртинки.

Среднесезонный уровень азотфиксации составил  $0.28 \text{ мкг } N_2/\text{сутки}/\text{см}^2$ . Активность фиксации цианопрокариот мохового покрова по величине в четыре раза превышает активность гетеротрофных азотфиксаторов тундровых почв [Егоров, 1995].

Таблица 8.3.1. Динамика азотфиксирующей активности в синузиях мохообразных, мкг N<sub>2</sub>/сутки/см<sup>2</sup>, 2004 г.

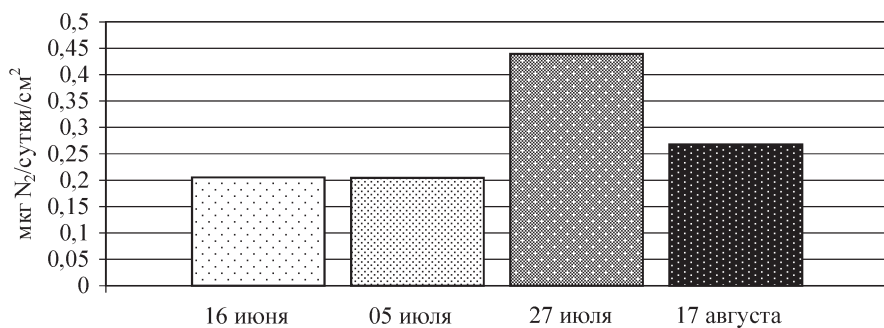
№ площадки	Азотфиксирующая активность			
	16.06	05.07	27.07	17.08
1	-	0.05±0.06	0.01±0.01	0.44±0.26
2	0.32±0.13	0.91±0.38	0.71±0.38	0.33±0.30
3	1.04±0.23	0.23±0.06	0.29±0.08	0.95±0.44
4	0.47±0.30	1.21±0.25	0.95±0.39	0.95±0.41
5	0.04±0.03	0.01±0	0.01±0.01	0.01±0.01
6	0.05±0.01	0.10±0.03	0.07±0.02	0.13±0.12
7	0.01±0.01	0.01±0.01	0.06±0.10	0
8	0.82±0.64	0.31±0.13	4.60±1.26	0.24±0.47
9	0.01±0.01	0	0	0
10	0.05±0.03	0.03±0.01	0.10±0.18	0.05±0.04
11	0	0.12±0.06	0.06±0.05	0.07±0.10
12	0.35±0.23	0.22±0.05	0.18±0.10	0.15±0.04
13	0.01±0.01	0	0	0.06±0.04
14	0.06±0.02	0.12±0.06	0.32±0.09	0.60±0.18
15	0.11±0.07	0.01±0	0.69±0.12	0.18±0.05
16	0.12±0.06	0.01±0	0.15±0.02	0.36±0.15
17	0.03±0.01	0.08±0.06	0.03±0.01	0.04±0.02
18	0.22±0.13	0.54±0.24	0.49±0.61	0.77±0.48
19	0.01±0.01	0.01±0.01	0.01±0.01	0.01±0.01
20	0.18±0.08	0.12±0.09	0.05±0.04	0.01±0.01

Примечание. № площадки здесь и далее соответствует таблице 3.3.1; знак «-» здесь и далее означает, что определение не проводили.

Отмечена достоверная корреляция азотфиксирующей активности между отдельными периодами измерений, т.е. процесс в пространственно разграниченных участках имеет общую временную динамику. Максимум динитрогенной ассимиляции приходится на середину сезона (рис. 8.3.1). Подобная динамика азотфиксации была прослежена и в Канадской Арктике [Chapin et al., 1991].

Анализ азотфиксаторов культуральными методами показал, что в течение вегетационного сезона численность цианопрокариот эпифитов возрастает, а организмов, обитающих в почве под мохообразными, снижается (табл. 8.3.2, рис. 8.3.2).





**Рис. 8.3.1.** Динамика азотфиксирующей активности в синузиях мохообразных в течение вегетационного сезона



**Рис. 8.3.2.** Динамика численности цианопрокариот в течение вегетационного сезона (1 – посев 16.06.04.; 2 – посев 05.07.04.; 3 – посев 27.07.04.; 4 – посев 17.08.04)

Таблица 8.3.2. Динамика численности (тыс./г абс. сух. вещества) азотфиксирующих цианопрокариот в синузиях мохообразных и в почве, 2004 г.

№ площадки	Численность цианопрокариот							
	16.06		05.07		27.07		17.08	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1	-	-	0.5	1.4	8.48	>0.05	240	-
2	0.9	>0.1	0.2	2.2	0.24	>0.1	241	-
3	1.3	-	1.2	-	7.18	-	242	-
4	1.3	-	62.5	-	1.6	-	243	-
5	5.8	>0.2	18.4	0.7	5.28	0.27	250	-
6	2	0.8	4	>0.1	175.78	0.80	244	-
7	15.6	1.0	2.8	0.2	304.05	0.11	245	-
8	4.3	18.9	29.8	24.0	489.13	22.32	246	-
9	1.2	0.1	2.2	5.8	5.79	0.11	247	-
10	1.6	-	6.9	-	7.53	-	248	-
11	4.1	6.7	194	3.2	33.16	2.58	249	-
12	1.2	3.9	1.3	>0.1	1.79	1.36	39	-
13	0.2	0.02	0.3	0.02	0.55	>0.02	40	-
14	23	1.5	12.5	0.1	130.81	0.77	41	-
15	18.9	>0.2	12.5	0.1	3.65	1.94	42	-
16	13	1.0	15.6	>0.1	13.89	0.55	43	-
17	4.9	3.0	2.1	>0.1	22.96	>0.19	44	-
18	2.4	1.4	27.6	>0.1	49.48	>0.09	45	-
19	1.8	0.7	0.5	>0.1	10.67	>0.06	46	-
20	88	8.7	17	0.1	55.15	2.16	47	-

Примечание. В графе 1 – в моховых куртинках; 2 – в верхнем почвенном горизонте.

Достоверная корреляция между численностью цианопрокариот и азотфиксирующей активностью обнаружена только для измерений 27 июля ( $r_s = 0.73$ ,  $p < 0.05$ ). В большинстве случаев уровень азотфиксации напрямую не зависит от численности азотфиксирующих организмов.

Одна из причин развития цианопрокариот с неспецифическими бактериями спутниками – токсичность избыточного молекулярного кислорода [Заварзин, 2003]. Наличие азотфиксирующих бактерий-спутников цианопрокариот [Панкратова, 1980] позволяет задать воп-

рос: действительно ли процесс азотфиксации имеет цианопрокариотическую природу? Указания на присутствие в слизи цианопрокариот таких организмов, как *Azotobacter*, *Clostridium* [Панкратова, 1980], ставят под сомнение полученные данные.

Для того, чтобы разделить в изучаемом феномене природу фиксированного азота при изучении *in situ* из одного и того же образца, помимо определения азотфиксации брали пробы на микробиологический анализ гетеротрофных азотфиксаторов. Численность гетеротрофных азотфиксаторов оказалась мала (табл. 8.3.3).

Таблица 8.3.3. Динамика общей численности анаэробных и азотфиксирующих гетеротрофных микроорганизмов в сообществах мохообразных (тыс./г абс. сух. вещества), 2004 г.

№ площадки	Численность гетеротрофных микроорганизмов							
	16.06		05.07		27.07		17.08	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1	-	-	36	>0.4	85	0.3	347	>0.6
2	33	8.7	100	>1.0	399	>0.7	1	>0.9
3	23	3.6	17	1.4	13	1.1	16	>0.9
4	133	5.0	62	>1.6	160	>1.6	694	>2.3
5	152	15.2	221	>1.8	250	3.3	58	>1.5
6	432	11.4	318	3.8	977	6.2	1562	15.6
7	47	>1.6	15625	1.6	169	>1.7	707	>1.2
8	240	3.8	89	>3.0	217	27.2	4018	>2.2
9	22	7.5	37	>1.2	27	5.5	57	>1.3
10	260	86.8	208	2.5	135	135.5	1475	>0.4
11	409	12.9	41	1.7	76	15.3	1940	>1.1
12	21	4.2	48	1.5	59	1.6	10	>1.0
13	2	>0.2	1	>0.2	23	1.7	81	>0.8
14	816	>1.3	475	>1.2	872	130.8	1316	2.6
15	720	127.5	62	>0.8	96	7.7	24	24.0
16	234	23.4	87	2.4	532	2.8	12019	1.9
17	234	8.3	495	18.2	765	2.0	402	1.7
18	217	>1.4	349	2.2	1302	78.1	347	>1.1
19	1813	30.5	5	>0.3	1103	>0.9	24	2.4
20	334	88.0	1704	>0.9	140	>0.1	3893	0.4

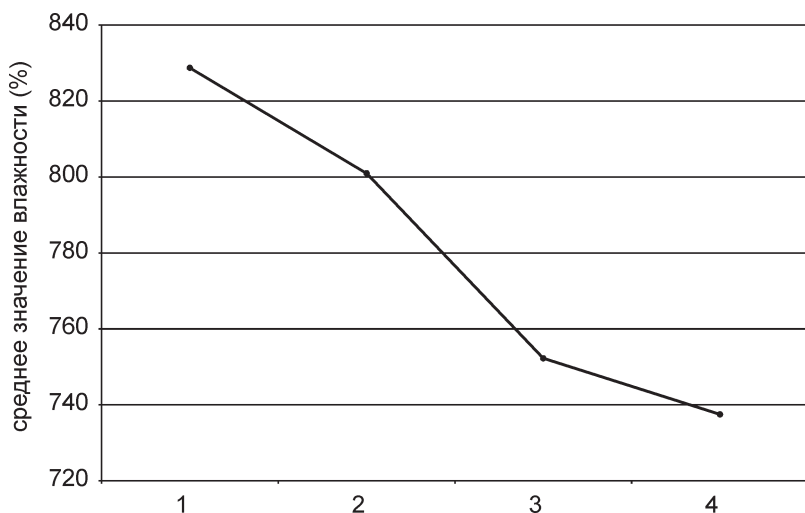
Примечание. В графе 1 – общая численность; 2 – азотфиксаторы.

По имеющимся данным [Егоров, 1995] при такой численности бактерий их азотфиксирующая активность настолько низка, что выходит за пределы чувствительности ацетиленового метода. Численность гетеротрофных азотфиксаторов не коррелирует с уровнем азотфиксации.

Полученные результаты свидетельствуют, что гетеротрофы не играют заметной роли в процессе азотфиксации в изученных сообществах, а фиксированный азот имеет цианопрокариотическую природу.

Определяющим фактором для развития микроорганизмов в наземных местообитаниях является увлажненность [Заварзин, 2003]. Установлено, что она имеет основное влияние на регуляцию азотфиксации в высокоширотных экосистемах [Davey, 1983; Паринкина, 1989; Chapin et al., 1991]. В сухих местообитаниях азотфиксация чрезвычайно низка и малоэффективна. Обводненность растительных образцов представлена в таблице 8.3.4. В течение вегетационного периода она постепенно снижается (рис. 8.3.3).

Численность гетеротрофных азотфиксаторов-эпифитов обнаруживает отрицательную зависимость от обводненности растений (коэффициент  $r_s$  принимает значения от  $-0.51$  до  $-0.72$  при  $p < 0.05$ ). Автотрофные азотфиксаторы лишь в измерениях 27 июля обнаружили положительную связанность с увлажнением куртинки ( $r_s = 0.67$ ). Как и в исследованиях T. Liengen, R.A. Olsen [1997], в условия Мурманской области не отмечено линейной корреляции между величиной азотфиксирующей активности и влажностью образца.



**Рис. 8.3.3.** Динамика влажности образцов мохообразных в течение вегетационного периода (периоды измерений 1 – 16 июня; 2 – 5 июля; 3 – 27 июля; 4 – 17 августа)

Таблица 8.3.4. Динамика влажности (%) растительных образцов и верхнего почвенного горизонта под мохообразными, 2004 г.

№ площадки	Влажность							
	16.06		05.07		27.07		17.08	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1	-	-	525	264	276	79	229	363
2	481	594	900	700	681	432	694	646
3	-	942	-	861	-	475	-	625
4	-	964	-	1216	-	1182	-	1752
5	1329	1119	1900	1371	1686	1011	1216	762
6	510	809	517	747	541	677	481	594
7	733	1150	733	1150	826	1251	576	843
8	1415	1823	1823	2281	1721	2074	1251	1686
9	192	900	1119	900	614	1119	549	942
10	-	594	-	456	-	502	-	211
11	438	762	567	762	443	920	363	1119
12	720	826	669	920	987	709	964	706
13	56	-	101	30	60	16	61	160
14	900	920	706	900	517	481	456	426
15	1150	1415	510	525	762	669	694	541
16	720	942	614	594	1119	826	880	861
17	541	942	861	942	1415	920	861	747
18	1063	987	488	635	594	942	681	826
19	462	282	432	108	410	125	238	220
20	594	604	456	658	354	635	245	720

Примечание. В графе 1 – верхний почвенный горизонт; 2 – растения.

Данные по численности цианопрокариот верхних горизонтов почв Хибинских гор и предгорных районов представлены в табл. 8.3.2. В подстилке численность цианопрокариот на порядок ниже по сравнению с напочвенным покровом, а гетеротрофных азотфиксаторов (табл. 8.3.5.), наоборот, на два порядка больше, что является прямым следствием разности экологических ниш двух групп.

Развитие почвенных цианопрокариот по сравнению с эпифитами гораздо сильнее зависит от содержания влаги (обнаружена достоверная положительная зависимость для трех периодов измерений). На-

Таблица 8.3.5. Динамика общей численности (тыс./г абс. сух. вещества) анаэробных и азотфиксирующих гетеротрофных микроорганизмов в подстилке под мохообразными, 2004 г.

№ площадки	Численность анаэробных и азотфиксирующих гетеротрофных микроорганизмов							
	16.06		05.07		27.07		17.08	
	1	2	1	2	1	2	1	2
1	-	-	14	>0.8	85	0.6	4	>0.4
2	276	10.2	125	>1.2	18	>1.0	3	>1.0
3	-	-	-	-	-	-	-	-
4	-	-	-	-	-	-	-	-
5	76	0.9	8	>0.8	80	6.4	218	>0.7
6	40	6.2	83	>1.0	208	>1.2	152	>0.8
7	1894	34.1	2404	>2.4	670	>2.2	304	64.2
8	22	13.9	46	15.2	34	8.9	146	84.5
9	-	-	-	-	-	-	-	-
10	1210	6.7	83	5.3	26	25.8	104	-
11	679	10.7	25	4.0	67	6.2	10	-
12	389	4.5	1731	>1.0	408	108.7	798	>1.3
13	74	0.2	9	0.9	36	>0.2	12	0.2
14	12500	10.0	3831	2.4	1389	1389.0	1250	4.2
15	1562	10.0	457	>0.8	409	69	595	1.0
16	389	1.2	3929	3.9	915	57.9	2250	4.5
17	240	1.9	17	5.3	1894	30.3	46	45.7
18	1453	6.4	441	0.9	521	13.9	977	1.6
19	267	3.1	20	1.9	242	6.4	422	>0.4
20	330	5.2	56	0.8	1023	1023.0	431	-

Примечание. В графе 1 – численность анаэробных микроорганизмов; 2 – численность гетеротрофных азотфиксаторов.

сыщенность водой почвенного горизонта в среднем в два раза ниже моховых дернин. Большая обводненность, лучший режим освещения и аэрации являются определяющими для цианопрокариот в выборе напочвенного местообитания.

Концентрация доступных для растений химических соединений азота (аммиачного и нитратного) в подстилке колеблется от 0.2 до

3.2 мг на 100 г для аммиачного и от 0 до 0.3 мг на 100 г для нитратного (табл. 8.3.6). Концентрации азотистых соединений не имеют достоверной корреляции со скоростью ацетиленовой редукции.

По имеющимся данным [Голлербах, Штина, 1969] большинство цианопрокариот относится к базифилам, т.е. при развитии тяготеет к щелочной и нейтральной среде (рН = 7.0–10.0) [Трухин, 1960; Мережко, 1968]. Лишь некоторые цианопрокариоты растут при рН 4.5–5.0 [Shardespande, Goyal, 1981], а их азотфиксирующая активность обнаруживается в диапазоне рН от 5 до 10 [Granhall, 1970].

*Таблица 8.3.6.* Динамика содержания аммиачного и нитратного азота (мг/100 г) в подстилке под мохообразными, 2004 г.

№ площадки	Содержание азота							
	16.06		05.07		27.07		17.08	
	N-NH <sub>4</sub>	N-NO <sub>3</sub>	N-NH <sub>4</sub>	N-NO <sub>3</sub>	N-NH <sub>4</sub>	N-NO <sub>3</sub>	N-NH <sub>4</sub>	N-NO <sub>3</sub>
1	-	-	2.4	0.16	2.2	0.06	0.4	0.18
2	2.1	0.24	2.6	0.06	2.31	0.06	0.4	0.24
3	-	-	-	-	-	-	-	-
4	-	-	-	-	-	-	-	-
5	2.4	0.06	1.9	0	1.8	0.06	0.4	0.13
6	2.5	0	2.3	0	1.9	0	0.5	0.27
7	2.4	0.06	1.9	0.06	2.3	0.12	0.5	0.21
8	2.3	0.06	2.5	0.13	2.7	0.12	0.6	0.24
9	0.2	0	3.6	0	2.5	0.06	0.4	0.18
10	-	-	-	-	-	-	-	-
11	2.5	0.06	2.6	0.06	3.2	0	0.5	0.15
12	1.9	0.18	1.7	0.08	1.4	0	0.5	0.21
13	1.9	0.12	1.9	0.12	2.0	0.14	0.3	0.18
14	2.0	0.14	2.1	0.06	1.9	0.04	1.1	0.27
15	2.0	0.06	1.2	0	2.7	0.04	0.4	0.12
16	2.1	0.18	1.4	0.06	1.9	0.05	0.6	0.12
17	2.2	0.18	1.1	0	1.9	0.05	0.5	0.18
18	2.1	0.18	0.6	0	2.0	0	0.4	0.14
19	2.2	0	1.3	0.06	2.0	0.06	0.7	0.30
20	2.5	0.24	0.7	0.09	2.5	0.30	0.6	0.18



Предполагают [Shardespande, 1981], что слабая устойчивость цианопрокариот к низким значениям pH связана с тем, что фотосинтетический аппарат у них не защищен оформленной мембраной.

Некоторые авторы ставят под сомнение существующую точку зрения о базифильности азотфиксирующих цианопрокариот [Костяев, 1986], так как в опытах с *Nostoc punctiforme* и другими видами осуществление процесса фиксации азота происходило и при низких значениях pH = 4.8–5.5.

Азотфиксирующая активность в обводненных почвах может непосредственно коррелировать с уровнем pH [Sroga, 1997]. Измерения pH почвенных вытяжек (табл. 8.3.7) свидетельствуют о слабокислой (в

Таблица 8.3.7. Динамика pH в подстилке под мохообразными, 2004 г.

№ площадки	pH							
	16.06		05.07		27.07		17.08	
	H2O	KCl	H2O	KCl	H2O	KCl	H2O	KCl
1	-	-	5.6	4.4	5.8	4.3	5.6	4.2
2	6.3	4.8	6.0	4.8	5.9	4.6	6.3	4.7
3	-	-	-	-	-	-	-	-
4	-	-	-	-	-	-	-	-
5	7.2	6.4	7.3	6.2	6.8	6.2	7.2	6.5
6	6.7	5.8	6.2	5.0	6.2	5.1	6.3	4.9
7	6.1	4.6	5.9	4.5	5.5	4.1	5.8	4.3
8	6.6	5.7	6.3	5.2	6.3	5.3	6.4	5.3
9	6.8	5.5	6.6	5.2	6.4	5.1	6.7	5.2
10	-	-	-	-	-	-	-	-
11	6.8	5.6	6.5	5.4	6.4	5.4	6.8	5.7
12	7.0	5.7	6.7	5.0	6.6	5.3	7.5	5.6
13	6.6	4.8	6.7	4.8	6.3	4.5	7.0	5.0
14	6.5	5.7	6.7	5.6	6.7	5.3	6.7	5.6
15	6.8	6.1	6.5	5.2	6.5	5.1	7.0	5.9
16	6.6	5.6	6.7	5.7	6.6	5.3	6.9	5.8
17	6.7	5.8	6.7	5.7	6.6	5.5	7.0	6.0
18	6.7	5.4	6.4	5.3	6.4	4.9	6.2	5.2
19	6.5	5.5	6.3	5.7	6.7	5.7	6.6	5.5
20	6.7	5.4	6.8	5.3	6.4	5.1	6.6	4.9

некоторых случаях нейтральной) реакции подстилок под мохообразными, т.е. неблагоприятной для развития цианопрокариот.

Видовой состав цианопрокариот (прил. 3, табл. 1) изученных синузий насчитывает 26 видов. Наиболее часто эпифитами выступают одноклеточные, а также мелкие колониальные формы цианопрокариот. Видовая сопряженность эпифитов и растений-хозяев выражена слабо и сводится к сходству экологических ниш некоторых видов цианопрокариот и мохообразных.

За период исследования в видовом составе цианопрокариот отмечены следующие особенности.

1. В начале вегетации (июнь) обнаружено 14 видов цианопрокариот, из них в почве шесть видов: *Cyanothece aeruginosa*, *Cylindrospermum* sp., *Nostoc ellipsosporum*, *N. linckia*, *N. punctiforme*, *N. commune*, *Trichormus catenula*; в синузиях мохообразных – 13 видов: *Aulosira implexa*, *Cyanobacterium cedrorum*, *Jaaginema pseudogeminatum*, *Leptolyngbya foveolarum*, *Nostoc ellipsosporum*, *N. punctiforme*, *N. linckia*, *N. commune*, *Stigonema informe*, *Synechocystis aquatilis*, *S. salina*, *Synechococcus elongates* и *Trichormus catenula*.

При этом *Cylindrospermum* sp. и *Cyanothece aeruginosa* встречаются только в почвенных образцах, а такие виды, как *Jaaginema pseudogeminatum*, *Cyanobacterium cedrorum*, *Stigonema informe*, только в растительных образцах.

2. В середине вегетационного периода (июль) обнаружено 17 видов цианопрокариот. В синузиях мохообразных отмечены виды, ранее не выявленные на исследуемых площадках: *Aphanocapsa muscicola*, *Cylindrospermum* sp., *Phormidium* sp., *Tolypothrix fasciculata*. Не обнаружена *Stigonema informe*.

3. В конце лета (август) было обнаружено шесть видов цианопрокариот, из них в почве и в синузиях мохообразных отмечено по четыре вида. В подстилке: *Cylindrospermum* sp.; *Leptolyngbya foveolarum*, *Nostoc ellipsosporum*, *N. punctiforme*. В качестве эпифитов: *Leptolyngbya foveolarum*, *Nostoc punctiforme*, *N. commune*, *Tolypothrix fasciculata*.

Следует отметить, что более половины площадок не показали наличия цианопрокариот, чего не наблюдалось в сезоны 2002–2003 гг.

В начале и в середине вегетационного периода видовое разнообразие эпифитных цианопрокариот выше. Многие виды, например, *Synechococcus elongatus*, *Synechocystis aquatilis* и др. ни разу не встречаются в почвах, а только на мхах. Данные факты объясняются более благоприятными условиями существования эпифитов, прежде всего лучшей освещенностью. Частота встречаемости эпифитных цианопрокариот (за весь период, на всех площадках) выше, чем у почвенных цианей.

Максимальная частота встречаемости выявлена на площадках № 4 (горно-тундровый пояс), 18 и 15 (горно-лесной пояс). Наименьшая частота зафиксирована на площадках № 11, 3 и 1 (горно-тундровый пояс). Для почвенных цианопрокариот по частоте встречаемости выделяются площадки № 7 и 8 (горно-тундровый пояс), а на площадках № 3, 4 (горно-тундровый пояс), 12, 15, 16 и 18 (горно-лесной пояс) с июня по август 2004 г. не было обнаружено ни одного вида цианопрокариот. Таким образом, почвенные цианопрокариоты лучше представлены (по числу видов и частоте встречаемости) в горно-тундровом поясе, а эпифиты – в горно-лесном. Площадки, показавшие наибольшую встречаемость, характеризуются более благоприятными микроклиматическими условиями существования цианопрокариот.

Следовательно, можно говорить о том, что для почвенных цианопрокариот определяющим фактором существования является оптимальное значение показателя pH почвы (более щелочная среда в горных районах), а для эпифитов определяющим фактором существования выступает показатель влажности.

На основе полученных данных можно судить о распространенности обнаруженных видов. Так, наиболее распространенным по территории исследования видом среди эпифитов и почвенных цианопрокариот является *Nostoc punctiforme*. Вероятно, данный вид является наиболее конкурентноспособным в представленных условиях обитания, что может быть обусловлено его большей гибкостью к показателям уровня влажности и кислотности почв.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые определен состав флоры цианопрокариот Мурманской области, которая характеризуется сравнительно высоким таксономическим разнообразием, в ней насчитывается 229 видов, относящихся к 65 родам, 19 семействам, 4 порядкам. Для территории исследования впервые указывается 36 видов, *Gloeocapsopsis pleurocapsoides* является новым для России.

Выявлены черты сходства и отличия таксономической структуры, состава географических элементов, типов ареалов и экологических групп флор цианопрокариот трех крупных территорий Арктики и Субарктики (Мурманской области, арх. Шпицберген и Большеземельской тундры). Таксономический состав флоры Мурманской области в значительной степени сходен с флорами других северных регионов. Доминируют представители порядка Chroococcales, семейств Nostocaceae, Merismopediaceae, Phormidiaceae, Pseudanabaenaceae, родов *Anabaena*, *Phormidium*, *Nostoc*. Отличия объясняются разной степенью изученности, а также особенностями ландшафтов Мурманской области, связанных с наличием горных поднятий, которые во многом определяют специфику флоры – значительное число видов рода *Gloeocapsa*.

Наряду с космополитными основу флоры составляют бореальные и арктобореальные виды. Обширная площадь горных поднятий в Мурманской области обуславливает широкую представленность видов, ареалы которых связаны с горами (монтанные, арктомонтанные, арктобореальномонтанные).

Среди экологических групп ведущими во флоре Мурманской области являются гидрофиты, которые составляют 52.4%. Из аэрофитных видов преобладают теневыносливые (С-форма), развивающиеся на поверхности почвы (15.3%).

Доля диазотрофов среди видов флоры цианопрокариот Мурманской области составляет 38.3%. Наиболее высока она среди амфибиальных видов. Впервые для региона изучена динамика азотфиксирующей активности цианопрокариот в сообществах мохообразных. Среднесезонный уровень азотфиксации цианопрокариотами в наземных экосистемах составил 0.28 мкг N<sub>2</sub>/сутки/см<sup>2</sup>, что соответствует 2 г/м<sup>2</sup>/се-

зон. Гетеротрофы в изученных сообществах не играют заметной роли в процессе азотфиксации, поэтому весь фиксированный азот имеет цианопрокариотическую природу. Максимум азотфиксирующей активности приходится на середину сезона.

В течение вегетационного периода количество цианопрокариот в почвах уменьшается, а на поверхности, наоборот, увеличивается. В подстилке численность цианопрокариот на порядок ниже по сравнению с моховым покровом.

Цианопрокариоты на территории области изучены крайне неравномерно. Большая часть сборов проведена в прибрежных районах и на участках вдоль автомагистралей. Огромные пространства на западе области и в центральной части полуострова представляют собой абсолютно «белые пятна», изучение которых является важной задачей будущих исследований.

## ЛИТЕРАТУРА

*Аксенова Е.И.* Редкие представители сине-зеленых водорослей планктона нижнего Дона и Цимлянского водохранилища // *Новости систематики низших растений*, 1974. Т. 11. С. 76–84.

*Александрова В.Д.* Растительность полярных пустынь СССР. Л., 1983. 143 с.

*Алексахина Т.И.* Распространение почвенных водорослей в некоторых биогеоценозах европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 24 с.

*Алексахина Т.И., Штина Э.А.* Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М., 1984. 150 с.

*Андреева В.М., Сдобникова Н.В.* О почвенных водорослях степных районов Прибайкалья // *Новости систематики низших растений*, 1975. Т. 12. С. 81–88.

*Анисимова О.В., Баринова С.С.* Альгофлора водных объектов в бассейне р. Городня (Москва, Россия) // *Бюл. МОИП. Отд. биол.*, 2003. Т. 108. Вып. 6. С. 34–42.

*Антипина Г.С.* Альгофлора болот Карелии и ее изменение под влиянием мелиорации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1979. 22 с.

*Антипина Г.С.* Развитие почвенных водорослей на вырубках северной тайги // *Ботан. журн.*, 1986. Т. 71. № 6. С. 654–661.

*Антипина Г.С.* Почвенные водоросли луговых фитоценозов // *Ботан. журн.*, 1989. Т. 74. № 10. С. 1482–1487.

*Аринушкина Е.В.* Руководство по химическому анализу почв. М., 1960. 489 с.

*Арнольди В., Алексеенко М.* Материалы к флоре водорослей России // *Тр. О-ва испыт. природы при Харьк. ун-те: Озера Лапландии*. Харьков, 1914. Т. 43. Вып. 2. С. 43.

*Базова Г.А.* Почвенные водоросли высокогорий Памира. Душанбе, 1978. 171 с.

*Баринова С.С.* К альгофлоре Артемовского водохранилища (Приморский край) / *Флора и систематика споровых растений Дальнего Востока*. Владивосток, 1986. С. 3–21.

*Баринова С.С., Кухаренко Л.А.* Водоросли ложа Артемовского водохранилища и прогноз развития в нем фитопланктона / *Систематика, экология и география споровых растений Дальнего Востока*. Владивосток, 1981. С. 2129

*Батов В.А., Вайн-Риб М.А., Соколова М.А.* К изучению термофильной альгофлоры высокоширотных гидротерм Чукотки / *Флора и растительность Чукотки*. Владивосток, 1978. С. 15–22.

*Байрамова Л.А.* Водоросли субтропических почв Азербайджана: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Баку, 1965. 24 с.

*Беляева П.Г.* Фитоперифитон предгорной реки Сылта (Бассейн Камы) // Ботан. журн., 2004. Т. 89. №3. С. 435–449.

*Белякова Р.Н.* Синезеленые водоросли литорали острова Кинг-Джордж (Антарктика) // Новости систематики низших растений, 1985. Т. 22. С. 26–30.

*Белякова Р.Н.* Синезеленые водоросли Кандалакшского заповедника // Новости систематики низших растений, 1996. Т. 31. С. 9–16.

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

*Белякова Р.Н.* Синезеленые водоросли – азотфиксаторы Соловецких островов (Белое море) // Новости систематики низших растений, 2001б. Т. 34. С. 21–30.

*Белякова Р.Н.* Суанорпрокагуота Восточного Мурман (Баренцево море) // Новости систематики низших растений, 2005. Т. 38. С. 8–21.

*Бут В.П.* Сообщества водорослей некоторых почв Западного Памира и их изменения при окультуривании: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Ташкент, 1963. 22 с.

*Бутакова Е.А., Станиславская Е.В.* Перифитон бассейна реки Исеть (Свердловская область) // Ботан. журн., 2004. Т. 89. № 9. С. 1420–1436.

*Василевич В.И.* Статистические методы в геоботанике. Л., 1969. 231 с.

*Виноградова О.В.* Сине-зеленые водоросли / Водоросли, грибы, мохообразные Карадагского заповедника: Аннотированные списки видов / Под ред. А.Ф. Лукнищевой. М., 1992. С. 36–47.

*Виноградский С.Н.* Микробиология почвы. М., 1953. 792 с.

*Волошко Л.Н.* Видовой состав фитопланктона Нижней Волги и ее дельты // Ботан. журн., 1971. Т. 56. № 11. С. 1647–1680.

*Воронихин Н.Н.* Водоросли Полярного и Северного Урала // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп. Л., 1930. Т. 60. Вып. 3. С. 3–80.

*Воронихин Н.Н.* Водоросли и их группировки в озерах Имандра и Нотозеро (Кольский полуостров) // Тр. Бот. ин-та Акад. наук СССР, Споры растений, сер. II, вып. 2. М.; Л., 1935. С. 107–150.

*Воронихин Н.Н.* Водоросли, собранные в окрестностях Горной станции Академии наук СССР в Хибинах // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Споры растений, сер. II, вып. 3. М.; Л., 1936. С. 395–399.

*Вульф Е.В.* Введение в историческую географию растений. Л., 1932. 356 с.

*Гецен М.В.* Водоросли бассейна Печоры: Состав и распространение. Л., 1973. 147 с.

*Гецен М.В.* Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л., 1985. 165 с.

*Гецен М.В., Грунина Л.К.* Синезеленые водоросли как важнейший компонент биогеоценозов Большеземельской тундры / Споры растений тундровых биогеоценозов. Сыктывкар, 1982. (Тр. Коми фил. АН СССР. № 49) С. 54–63.

*Гецен М.В., Костяев В.Я.* Интенсивность фиксации молекулярного азота в водоемах и почвах Большеземельской тундры / Споры растений тун-



дровых биогеоценозов. Сыктывкар, 1982. (Тр. Коми фил. АН СССР, № 49) С. 66–76.

*Гецен М.В., Стенина А.С., Патова Е.Н.* Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург, 1994. 147 с.

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

*Голлербах М.М., Штина Э.А.* Почвенные водоросли. Л., 1969. 228 с.

*Гончаров А.А., Догадина Т.В., Кухаренко Л.А.* Водоросли / Флора, микобиота и растительность Лазовского заповедника. Владивосток, 1992. С. 31–48.

*Громов Б.В.* Наблюдения над водорослями примитивных почв некоторых северных районов СССР // Уч. зап. ЛГУ, сер. биол. наук, 1956. Вып. 41. № 216. С. 170–179.

*Грунина Л.К., Гецен М.В.* Биогенная аккумуляция азота растениями тундровой зоны. Сер. препринтов «Науч. докл.» / Коми фил. АН СССР. Сыктывкар, 1984. Вып. 97. 32 с.

*Давыдов Д.А.* Наземные цианобактерии (Cyanobacteria / Cyanophyta) в районе Терiberкской губы, Баренцево море / Матер. докл. XV Коми респ. молодежн. науч. конф. Сыктывкар, 2004а. Т. 2. «Актуальные проблемы биологии и экологии»: XI молодежн. науч. конф. Института биологии Коми НЦ УрО РАН (Сыктывкар, 19–23 апреля 2004 г.). С. 73–75.

*Давыдов Д.А.* Цианобактерии – эпифиты мохообразных на Кольском Севере / Матер. VIII Молодежн. конф. ботаников в Санкт-Петербурге (Санкт-Петербург, 17–21 мая 2004 г.). СПб., 2004б. С. 92.

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

*Давыдов Д.А.* Цианофлора окрестностей Беломорской биостанции МГУ // Труды Беломорской биологической станции им. Н.А. Перцова Биологического факультета МГУ. М., 2005б. С. 68–72.

*Давыдов Д.А.* Аннотированный список цианопрокариот Мурманской области. I. Chroococcales // Новости систематики низших растений. 2009а. Т. 43. С. 50–62.

*Давыдов Д.А.* Аннотированный список цианопрокариот Мурманской области. II. Oscillatoriales // Новости систематики низших растений. 2009б. Т. 43. С. 63–70.

*Давыдов Д.А., Гудовичева А.В., Егоров В.И., Блинкова О.В.* Сравнительное изучение содержания азота и азотфиксирующей активности лишайников ООПТ Тульской области с видами других территорий / Куликово Поле. Исторический ландшафт. Природа. Археология. История. Тула, 2003. Т.1. С. 187–197.

*Десяткин В.Г.* Динамика развития альгофлоры обрастаний в Рыбинском водохранилище / Флора и растительность водоемов Верхней Волги. Рыбинск, 1979. С. 78–108.

*Домбровская А.В.* Лишайники Хибин. Л., 1970. 184 с.

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

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

*Дорофеюк Н.И., Цецегмаа Д.* Конспект флоры водорослей Монголии. М., 2002. 285 с.

*Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П.* Азотфиксирующая активность напочвенных лишайников Хибинских гор и особенности микробоценозов под лишайниками // Ботан. журн. 1998. Т. 83. № 10. С. 85–91.

*Егоров В.И.* Биологический азот в экосистемах Кольского Севера. Апатиты, 1995. 188 с.

*Егоров В.И., Дудорева Т.А., Плотникова С.Ф.* Азотфиксирующая активность лишайников Хибин // Ботан. журн. 1999. Т. 84. № 1. С. 66–70.

*Егоров В.И., Калининская Т.А., Миллер Ю.М.* Несимбиотическая фиксация азота в подзолистых почвах Кольского полуострова // Микробиология, 1978. Т. 47. № 5. С. 854–859.

*Еленкин А.А.* Предварительный отчет о командировке на Мурманскую Биологическую станцию летом 1906 г. // Тр. С.-Петерб. об-ва естествоисп., 1906. Т. 37, вып. 1. С. 1–11.

*Еленкин А.А.* Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. М.; Л., 1936. 984 с.

*Еленкин А.А.* Синезеленые водоросли СССР. Специальная (систематическая) часть. Вып. 1. М.; Л., 1938. 985 с.

*Еленкин А.А.* Синезеленые водоросли СССР. Специальная (систематическая) часть. Вып. 2. М.; Л., 1949. С. 986–1908.

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

*Заварзин Г.А.* Лекции по природоведческой микробиологии. М., 2003. 348 с.

*Звягинцев Д.Г.* Почва и микроорганизмы. М., 1987. 256 с.

*Зинова А.Д.* Новые для Мурмана водоросли // Тр. Ленингр. об-ва естествоисп., 1927. Т. 56. Вып. 3. С. 17–42.

*Зинова А.Д., Нагель А.А.* Сравнительная характеристика исследованных озерно-речных систем Монче- и Волчьей тундр // Тр. Отд. гидрологии. Ленингр. обл. гидрометеорол. упр., 1935. Т. 1. С. 113–132.

*Игнатов М.С., Афонина О.М.* Список мхов территории бывшего СССР // Arctoa, 1992. Т. 1. С. 1–85.

*Кабиров Р.Р.* Почвенные водоросли железнорудных отвалов Южного Урала // Ботан. журн., 1989. Т. 74. № 2. С. 208–216.

*Кабиров Р.Р.* Альгосинузии южной тайги и их изменения в процессе промышленного освоения территории // Ботан. журн., 1990. Т. 75. № 12. С. 1717–1727.

*Калининская Т.А., Панкратова Е.М., Хохлова В.Ф.* Усвоение молекулярного азота цианобактериями, не образующими гетероцист // Микробиология, 1981. Т. 50. № 3. С. 550–555.

*Комаренко Л.Е., Васильева И.И.* Пресноводные диатомовые и синезеленые водоросли водоемов Якутии. М., 1975. 423 с.

*Комулайнен С.Ф.* Фитоперифитон рек республики Карелия // Ботан. журн., 2004. Т. 89. № 3. С. 354–370.

*Комулайнен С.Ф., Чекрыжева Т.А., Вислянская И.Г.* Альгофлора озер и рек Карелии: Таксономический состав и экология. Петрозаводск, 2006. 81 с.

*Комулайнен С.Ф., Круглова А.Н., Барышев И.А.* Гидробиологическая характеристика рек Терского берега Кольского полуострова // Тр. Карельского НЦ РАН. Сер. Биogeография, 2008. Вып. 12. С. 28–44.

*Кондратьева Н.В.* О недопустимости подчинения номенклатуры синезеленых водорослей (Cyanophyta) действию Международного кодекса номенклатуры бактерий // Ботан. журн., 1981. Т. 66. № 2. С. 215–226.

*Константинова Н.А.* Анализ ареалов печеночников севера Голарктики // Arctoa, 2000. Т. 9. С. 29–94.

*Константинова Н.А., Потемкин А.Д., Шляков Р.Н.* Список печеночников и антоцеротовых территории бывшего СССР // Arctoa, 1992. Т. 1. С. 87–127.

*Коришков А.А.* Материалы к флоре водорослей Кольского полуострова // Учені записки харківського державного університету. Кн. 22. Труды Н.-д. Інституту ботаніки, 1941. Т. IV. С. 53–89.

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

*Косинская Е.К.* Материалы к флоре водорослей Кольского полуострова // Тр. Бот. инст. АН СССР. Споровые растения, сер. II. – М.; Л., 1934, вып. 2. С. 57–99.

*Косинская Е.К.* Определитель морских синезеленых водорослей. М.; Л., 1948. 279 с.

*Костиков И.Ю.* К вопросу о зональных особенностях состава почвенных водорослей // Альгология, 1991. Т. 1. № 4. С. 15–22.

*Костіков І.Ю., Романенко П.О., Демченко Е.М., Дарієнко Т.М., Михайлюк Т.І., Рибчинський О.М., Солоненко А.М.* Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори). Київ, 2001. 300 с.

*Костяев В.Я.* Биология и экология азотфиксирующих синезеленых водорослей пресных вод. Л., 1986. 136 с.

*Костяев В.Я., Маковкина Е.Н.* Азотфиксирующие лишайники на территории Воркутинского промышленного комплекса // Влияние антропогенных факторов на флору и растительность севера. Сыктывкар, 1990. (Тр. Коми науч. центра УрО АН СССР, № 108) 120 с.

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

*Кузьмин Г.В.* К флоре водорослей низовья р. Ямы (Магаданская область) // Ботан. журн., 1986. Т. 71. № 4. С. 513–521.

*Кузяхметов Г.Г.* Анализ горизонтальной неоднородности альгосинузий, связанной с нанорельефом // Ботан. журн., 1981. Т. 66. № 6. С. 815–825.

*Кузяхметов Г.Г.* Распределение водорослей в фитогенном поле *Festuca valesiaca* (Poaceae) // Ботан. журн., 1989. Т. 74. № 2. С. 216–217.

*Кукк Э.Г.* О проблемах экологии и географического распределения сине-

зеленых водорослей / Биология синезеленых водорослей. Вып. II. / Под ред. В.Д. Федорова, М.М. Телитченко. М., 1969. С. 9–20.

*Лазаренко А.С.* Основні засади класифікації ареалів листяних мохів Радянського Далекого Сходу // Укр. ботан. журн., 1956. Т. 13. № 1. С. 31–40.

*Лукницкая А.Ф., Балашиха Н.В.* Водоросли водоемов / Горные фитоцено-тические системы Субарктики. Л., 1986. С. 156–163.

*Ляшенко О.А.* Сравнительный анализ планктонных альгофлор озер Неро и Плещеево // Ботан. журн., 2003. Т. 88. № 3. С. 30–37.

*Мальшиев Л.И.* Зависимость флористического богатства от внешних условий и исторических факторов // Ботан. журн., 1969. Т. 54. № 8. С. 1137–1147.

*Мальшиев Л.И.* Флористические спектры Советского Союза / История флоры и растительности Евразии. Л., 1972. С. 17–40.

*Медведева Л.А.* Материалы к флоре пресноводных водорослей Сихотелинского государственного заповедника / Систематика, экология и география споровых растений Дальнего Востока. Владивосток, 1981. С. 10–20.

*Медведева Л.А.* Альгофлора бассейна реки Серебрянки (Приморский Край) // Ботан. журн., 1986. Т. 71. № 5. С. 634–637.

*Медведева Л.А.* Пресноводные водоросли / Кадастр растений и грибов заповедника «Кедровая падь». Владивосток, 2002. С. 6–20.

*Медведева Л.А., Барина С.С.* Пресноводные водоросли некоторых водоемов Хабаровского края // Ботан. журн., 2004. Т. 89. № 11. С. 1768–1782.

*Мережко А.И.* Об источниках углерода при автотрофном питании синезеленых водорослей // Цветение воды. Киев, 1968. Вып. 1. С. 187–196.

*Моисеенко Т.И., Яковлев В.А.* Антропогенные преобразования водных экосистем Кольского Севера. Л., 1990. 221 с.

Мохообразные и сосудистые растения территории Полярно-альпийского ботанического сада (Хибинские горы, Кольский полуостров). / Под ред. Н.А. Константиновой. Апатиты, 2001. 91 с.

*Науменко Ю.В.* Структура фитопланктона Средней Оби // Ботан. журн., 1985. Т. 70. № 10. С. 1381–1385.

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

*Некрасова Т.П.* Растительность альпийского и субальпийского поясов Чуна-тундры // Тр. Лапландского гос. заповед. М., 1938, вып. 1. С. 95–122.

*Никонов В.В., Переверзев В.Н.* Почвообразование в Кольской Субарктике. Л., 1989. 168 с.

*Никулина В.Н.* Фитопланктон / Биологическая продуктивность северных озер. Л., 1975. (Тр. Зоол. ин-та. Т. LVII) С. 37–52.

*Новичкова-Иванова Л.Н.* Смены синузий почвенных водорослей Земли Франца-Иосифа // Ботан. журн., 1963. Т. 48. № 1. С. 42–53.

*Новичкова-Иванова Л.Н.* Почвенные и аэрофильные водоросли пустынь Джунгарской и Заалтайской Гоби // Ботан. журн., 1977. Т. 62. № 12. С. 1709–1719.

*Овсова Т.А., Грунина Л.К.* Азотный обмен лишайников // Споровые расте-

ния Крайнего Севера России. Сыктывкар, 1993. (Тр. Коми науч. центра УрО РАН, вып. 135). 96 с.

Определитель бактерий Берджи / Под ред. Дж. Хоулта, Н. Крига, П. Снита, Дж. Стейнли, С. Уильямса. М., 1997. Т. II. 232 с.

*Охапкин А.Г., Воденеева Е.Л., Юлова Г.А.* Фитопланктон водоемов заповедника «Керженский» (Нижегородская область) // Ботан. журн., 2004. Т. 89. № 8. С. 1264–1275.

*Охапкин А.Г., Старцева Н.А.* Состав и экология массовых видов фитопланктона алых водоемов городских территорий (диатомовые, зеленые и синезеленые водоросли) // Ботан. журн., 2003. Т. 88. № 9. С. 84–96.

*Палибин И.В.* Ботанические результаты плавания ледокола «Ермак» в Северном Ледовитом океане летом 1901 года. СПб., 1906. 128 с.

*Панкратова Е.М.* Роль синезеленых водорослей в обогащении почв азотом / Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Киров, 1972. С. 98–106.

*Панкратова Е.М.* Роль азотфиксирующих синезеленых водорослей (цианобактерий) в накоплении азота и повышении плодородия почвы / Дис. ... д-ра биол. наук. Киров, 1980. 496 с.

*Паринкина О.М.* Микрофлора тундровых почв: Эколого-географические особенности и продуктивность. Л., 1989. 159 с.

*Патова Е.Н.* Почвенные азотфиксирующие водоросли в фитоценозах Большеземельской тундры. Сыктывкар, 1994. (Научные доклады. Вып. 343.) 20 с.

*Патова Е.Н.* Первые сведения о синезеленых водорослях Ненецкого заповедника // Новости систематики низших растений, 2001. Т. 34. С. 34–38.

*Патова Е.Н.* *Cyanophyta* в водоемах и почвах восточноевропейских тундр // Ботан. журн., 2004. Т. 89. № 9. С. 1403–1419.

*Патова Е.Н.* Видовое разнообразие цианопрокариот восточноевропейских тундр России / 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. 362 с. – Режим доступа: [http://ib.komisc.ru/add/conf/algo\\_2009/](http://ib.komisc.ru/add/conf/algo_2009/), свободный.

*Патова Е.Н., Давыдов Д.А.* Разнообразие и экология *Cyanoprokaryota* европейского сектора российской Арктики / Альгологические исследования: современное состояние и перспективы на будущее. Материалы I Всероссийской научно-практической конференции (16–18 ноября 2006 г. Уфа). Уфа, 2006. С. 89–91.

*Перминова Г.Н.* Почвенные водоросли некоторых районов севера Евразии и Дальнего Востока. Киров, 1990. 41 с. Деп. в ВИНТИ, №4471-В-90.

*Перминова Г.Н., Гутчивили И.С., Китаев Е.В.* Почвенные водоросли фитоценозов Байкальского заповедника / Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1989. С. 17–26.

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

*Пивоварова Ж.Ф.* Водоросли засоленных почв лесостепной Барабы / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1968. 23 с.

*Пивоварова Ж.Ф.* Водорослевые группировки каштановых почв колымских степей // Ботан. журн., 1986. Т. 71. № 7. С. 888–891.

*Пиневиц А.В.* Проблемы классификации цианей и других прокариотных оксифотобионтов // Ботан. журн., 1999. Т. 84, № 5. С. 1–19.

*Пиневиц А.В., Аверина С.Г.* Оксигенная фототрофия: Руководство по эволюционной клеточной биологии. СПб., 2002. 236 с.

*Приходькова Л.П.* Синезеленые водоросли степной зоны Украины. Киев, 1992. 216 с.

*Раменская М.Л.* Анализ флоры Мурманской области и Карелии. Л., 1983. 216 с.

*Ребристая О.В.* Флора востока Большеземельской тундры. Л., 1977. 334 с.

*Ройзин М.Б.* Микрофлора скал и примитивных почв высокогорной арктической пустыни // Ботан. журн., 1960. Т. 45. № 7. С. 997–1007.

*Романова Е.И.* Основные вопросы изучения микроклимата тундровых биогеоценозов / Изучение ценозов тундры и лесотундры. Л., 1972. С. 19–25.

*Сдобникова Н.В.* Почвенные водоросли / Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Л., 1969. С. 295–306.

*Сдобникова Н.В.* Почвенные водоросли в южных тундрах Таймыра / Южные тундры Таймыра. Л., 1986. С. 68–79.

*Сиренко Л.А.* Физиологические основы размножения синезеленых водорослей в водохранилищах. Киев, 1972. 204 с.

*Сниттько Л.В., Сергеева Р.М.* Водоросли разнотипных водоемов восточной части Южного Урала. Миасс, 2003. 166 с.

*Стенина А.С., Патова Е.Н., Хохлова Л.Г.* Разнообразие водорослей в водоемах Полярного Урала / Биоразнообразие и биоресурсы Урала. Оренбург, 2001. С. 42–43.

*Стрелков С.А.* Морфоструктуры северо-восточной части Балтийского щита и закономерности их формирования / Палеогеография и морфоструктуры Кольского полуострова. Л., 1973. С. 5–79.

*Судакова Е.А.* Почвенные водоросли основных фитоценозов и пахотных угодий Предбайкалья / Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1977. 25 с.

*Сэги Й.* Методы почвенной микробиологии / Пер. с венг. И.Ф. Куренного; под ред. и с предисл. Г.С. Муромцева. М., 1983. 256 с.

*Толмачев А.И.* О количественной характеристике флор и флористических областей // Тр. Сев. базы АН СССР. 1941. Вып. 8. С. 12–18.

*Толмачев А.И.* Ареал вида и его развитие / Проблема вида в ботанике. М.; Л., 1958. С. 67–75.

*Толмачев А.И.* Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск, 1986. 196 с.

*Трухин Н.В.* Оптимальные значения pH для роста некоторых синезеленых водорослей // Биология внутренних вод. Л., 1960. (Информ. бюл. № 6) С. 7–10.



Уланова А.А. Водоросли водоемов с нестабильной соленостью побережий Белого и Баренцева морей / Дис. ... канд. биол. наук. СПб, 2003. 250 с.

Умаров А.А. Ассоциативная азотфиксация. М., 1986. 136 с.

Флеров Б.К. Пресноводные водоросли Белушьяго полуострова на Новой Земле // Тр. Плов. Морск. ин-та, 1925. Т. 1. Вып. 12. С. 13–48.

Цинзерлинг Ю.Д. Результаты исследования болот и некоторых других геоботанических наблюдений в районе оз. Имандра / Очерк по фитоценологии и фитогеографии. М., 1929. С. 147–156.

Цинзерлинг Ю.Д. Материалы по растительности северо-востока Кольского полуострова. М.; Л., 1935. С. 151–162.

Цинзерлинг Ю.Д., Косинская Е.К. Материалы к характеристике пресноводной растительности северо-востока Кольского полуострова / Ю.Д. Цинзерлинг. Материалы по растительности северо-востока Кольского полуострова. М.; Л., 1935. С. 151–162.

Чаплыгина О.Я. Почвенные водоросли Нижне-Свирского заповедника // Новости систематики низших растений, 1996. Т. 31. С. 53–57.

Чернов. Е.Г. Карта растительности Кольского полуострова в масштабе 1:1000000 с пояснительным текстом / Дис. ... канд. биол. наук. Кировск, 1953. 278 с.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

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

Шаров А.Н. Фитопланктон / Антропогенные модификации озера Имандра. М., 2002. С. 130–161.

Ширишов П.П. Очерк фитопланктона реки Туломы // Тр. Бот. ин-та АН СССР, Споровые растения, сер. II. Л., 1933. Вып. 1. С. 95–114.

Ширишов П.П. Эколого-географический очерк пресноводных водорослей Новой Земли и Земли Франца-Иосифа // Тр. Аркт. ин-та. Л., 1935. Т. 14. С. 73–162.

Шмидт В.М. Статистические методы в сравнительной флористике. Л., 1980. 176 с.

Штина Э.А. Почвенные водоросли как экологические индикаторы // Ботан. журн., 1990. Т. 75. № 1. С. 441–453.

Штина Э. А., Антипина Г. С., Козловская Л. С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика. Л., 1981. 269 с.

Штина Э.А., Кабиров Р.Р., Хайбуллина Л.С., Гайсина Л.А., Фазлутдинова А.И., Сугачкова Е.В. Список водорослей, обнаруженных в почвах на территории бывшего СССР. Уфа, 1998. 33 с. Деп. в ВИНТИ №3759.

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

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

Шушужева М.Г. Почвенные водоросли в биогеоценозах степной зоны Северного Казахстана // Ботан. журн., 1985. Т. 70. № 1. С. 23–31.



Шушueva М.Г. Динамика биомассы почвенных водорослей в лесных рекультивационных экосистемах Южного Кузбасса // Ботан. журн., 1989. Т. 73. № 10. С. 1417–1423.

Юрцев Б.А. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры // Комаровские чтения, XIX. М.; Л., 1966. 94 с.

Юрцев Б.А. Флора Сунтар-Хаята. Проблемы истории высокогорных ландшафтов Северо-Востока Сибири. Л., 1968. 235 с.

Юрцев Б.А., Толмачев А.И., Ребристая О.В. Флористические ограничения и разделение Арктики / Арктическая флористическая область. Л., 1978. С. 9–164.

Яковлев Б.А. Климат Мурманской области. Мурманск, 1961. 200 с.

Alexander V. A synthesis of the IBP tundra biome circumpolar study of nitrogen fixation // Holding A., Heal J.O.W., MacLean S.F. Flanagan P.W. (eds.) Soil organism and decomposition in tundra. Stockholm, 1974. P. 109–121.

Alexander V., Schell D.M. Seasonal and spatial variation of nitrogen fixation in the Barrow, Alaska, tundra // Arct. Alp. Res., 1973. Vol. 5. P. 77–88.

Alexander V., Billington M., Schell D.M. Nitrogen fixation in arctic and alpine tundra / Vegetation and production ecology of an Alaskan arctic tundra. / Ed. by L.L. Tieszen. New York, 1978. P. 539–558.

Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes 3 – *Oscillatoriales* // Arch. Hydrobiol., 1988. Suppl. 80. H. 1–4. (Alg. Stud. 50–53). P. 327–472.

Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes 5 – *Stigonematales* // Arch. Hydrobiol., 1990. Suppl. 86. H. 1. (Alg. Stud. 59). P. 1–73.

Anand N., Murugesan V.S.R. Nitrogen fixation in nature // Curr. Sci., 1996. Vol. 70. N. 2. P. 119–120.

Bárbara I., Cremades J., Calvo S., López-Rodríguez M.C., Dosil J. Checklist of the benthic marine and brackish Galician algae (NW Spain) // Anales del Jardín Botánico de Madrid, 2005. Vol. 62. P. 69–100.

Basilier K. Moss-associated nitrogen fixation in some mire and coniferous forest environments around Uppsala, Sweden // Lindbergia, 1979. Vol. 5. N. 2. P. 84–88.

Basilier K., Granhall U., Senstrom T.-A. Nitrogen fixation in wet minerotrophic moss communities of a subarctic mire // Oikos, 1978. Vol. 31. P. 236–46.

Bergman B., Gallon J.R., Rai A.N., Stal L.J. N<sub>2</sub> Fixation by non-heterocystous cyanobacteria // FEMS Microbiol. Rev., 1997. Vol. 19. P. 139–185.

Broady P.A. Ecology of non-marine at Mawson Rock, Antarctica // Nova Hedwigia, 1982. Vol. 36. P. 209–229.

Büdel B., Dojani S., Weber B., Sültemeyer D., Köhl M. Ecology and diversity of terrestrial Blue-Green Algae / 16<sup>th</sup> Symposium of the International Association for Cyanophyte Research (Luxembourg, 30 August – 3 September 2004). Luxembourg, 2004. P. 27.

Caraus I. The algae of Romania // Studii si Cercetari, Biologie, 2002. Vol. 73. P. 1–694.

*Cavalier-Smith T.* The neomuran origin of archaeobacteria, the negibacterial root of the universal tree and bacterial megaclassification // *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.*, 2002. Vol. 52. P. 7–76.

*Chapin D.M., Bliss L.C., Bledsoe L.J.* Environmental regulation of nitrogen fixation in a high arctic lowland ecosystem // *Can. J. Bot.*, 1991. Vol. 69. N. 12. P. 2744–2755.

*Cedercreutz C.* Vergleich zwischen der Algenvegetation an der Felsen Sud- und Mittelfinnlands und an den Felsenwänden in der alpinen Region Lapplands // *Acta Soc. Fauna et flora fennica*, 1955. Vol. 72. N. 2. P. 324–337.

*Davey A.* Effects of abiotic factors on nitrogen fixation by bluegreen algae in Antarctica // *Polar Biol.*, 1983. Vol. 2. N. 2. P. 95–100.

*David K.A., Fay P.* Effects of long-term treatment with acetylene on nitrogen-fixing organisms // *Appl. Environ. Microbiol.*, 1977. Vol. 34. N. 6. P. 640–646.

*Day S.A., Wickham R.P., Entwistle T.J., Tyler P.A.* Bibliographic Checklist of Non-marine Algae in Australia // *Flora of Australia Suppl. Ser.*, 1995. N. 4. P. 378–422.

*Donat A.* Über die geographische Verbreitung der Susswasseralgen in Europa // *Feddes repert. spec. nov. regni veget.*, 1926. Bd. XLVI. N. 3.

*Durrel L.W.* Soil Fungi and Algae / Vegetation of Amchitka Island, Aleutian Islands, Alaska. Washington, 1969. P. 55–61.

*Filkin N.R., Sherwood A.R., Vis M.L.* Macroalgae from 23 Stream Segments in the Hawaiian Islands // *Pacific Science*, 2003. Vol. 57. N. 4. P. 421–431.

*Fritz-Sheridan R.P.* Physiological ecology of nitrogen fixing blue-green algal crusts in the upper subalpine life zone // *J. Phycol.*, 1998. Vol. 24. P. 302–309.

*Furnari G., Cormaci M., Giaccone G.* The benthic macroalgal flora of Italy: floristic and geobotanic considerations // *Boccone*, 2003. Vol. 16. N. 10. P. 225–243.

*Gentili F., Nilsson M.-C., Zackrisson O., Deluca T.H., Sellstedt A.* Physiological and molecular diversity of feather moss associative N<sub>2</sub>-fixing cyanobacteria // *Journal of Experimental Botany*, 2005. Vol. 56. N. 422. P. 3121–3127.

*Getsen M.V., Kostyaev V.Ja., Patova E.N.* Role of nitrogen-fixing cryptogamic plants in the tundra / Disturbance and recovery in arctic lands. / Ed. R.M.M. Crawford, 1997. P. 135–150.

*Granhall U.* Acetylene reduction by blue-green algae isolated from swedish soils // *Oikos*, 1970. Vol. 21. N. 2. P. 330–332.

*Granhall U., Lid-Torsvik V.* Nitrogen fixation by bacteria and free living blue-green algae in tundra areas // *Ecol. Stud.*, 1975. Vol. 16. P. 305–315.

*Granhall U., Selander H.* Nitrogen fixation in a subarctic mire // *Oikos*, 1973. Vol. 24. N. 1. P. 8–15.

*Guiry M.D.* An appraisal of the Irish benthic marine algal flora // *British Phycol. J.*, 1978. Vol. 13. P. 200.

*Hardy R.W.F., Burns R.C., Holsten R.D.* Applications of the acetylene reduction assay for measurement of nitrogen fixation // *Soil Biol. Biochem.*, 1973. Vol. 5. P. 47–81.

*Haroun R.J., Gil-Rodríguez M.C., Díaz de Castro J., Prud'homme van Reine W.F.* A checklist of the marine plants from the Canary Islands (central eastern Atlantic Ocean) // *Botanica Marina*, 2002. Vol. 45. N. 2. P. 139–169.

Johansen J.R., Lowe R., Gomez S.R., Kociolek J.P., Makosky S.A. New algal species records for the Great Smoky Mountains national park, U.S.A., with an annotated checklist of all reported algal species of the park // *Am. J. Phyc.*, 2004. Vol. 76. P. 176–242.

Jordan D.C., Nicol P.L., Marschall M.R. Biological nitrogen fixation in the terrestrial environment of a high arctic ecosystem Truelove Lovland, Devon Island, N. W. T. // *Can. J. Microbiol.*, 1978. Vol. 24. N. 6. P. 643–649.

Knowles R. The measurement of nitrogen // *Curr. Perspect. Nitrogen Fixat. Proc. 4 Intern. Symp. Nitrogen Fixat. Canberra. Amsterdam. 1981. P. 327–333.*

Komárek J. Taxonomy of cyanoprokaryotes // *Hydrobot. Rep. (1991–1993) Acad. Si. Czech Rep. Inst. Bot., Set. Plant Ecol. Trebon, 1993. P. 6–8.*

Komárek J. Studies on the cyanophytes (*Cyanobacteria*, *Cyanoprokaryota*) of Cuba 11. Freshwater *Anabaena* species // *Preslia*, 2005. Vol. 77. P. 211–234.

Komárek J., *Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. I. Chroococcales* / Süßwasserflora von Mitteleuropa. / Ettl H., Gartner G., Heynig H., Mollenhauer D. (eds.). Bd. 19 (1). Jena etc., 1998. 548 p.

Komárek J., *Anagnostidis K. Cyanoprokaryota. II. Oscillatoriales* / Süßwasserflora von Mitteleuropa. / Buedel B., Krienitz L., Gaertner G., Schagerl M. (eds.). Bd. 19 (2). Heidelberg, 2005. 759 p.

Komárek J., *Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes 2 – Chroococcales* // *Arch. Hydrobiol.*, 1986. Suppl. 73. H. 2 (Alg. Stud. 43). P. 157–226.

Komárek J., *Anagnostidis K. Modern approach to the classification system of cyanophytes 4 – Nostocales* // *Arch. Hydrobiol.*, 1989. Suppl. 82. H. 3. (Alg. Stud. 56). P. 247–345.

Komárek J., Komárková-Legnerová J. Contribution to the knowledge of planktic cyanoprokaryotes from central Mexico // *Preslia*, 2002. Vol. 74. P. 207–233

Lawson G.W., John D.W. The marine algae and coastal environment of tropical West Africa // *Nova Hedwigia*, 1987. Vol. 93. P. 1–415.

Lennihan R., Dickson L.G. Distribution, abundance and physiological aspects of *N. commune* in a high Arctic ecosystem // *J. Phycology*, 1989. Vol. 25. N. 2. 16 p.

Lennihan R., Chapin D.M., Dickson L.G. Nitrogen fixation and photosynthesis in high arctic forms of *Nostoc commune* // *Can. J. Bot.*, 1994. Vol. 72. P. 940–945.

Liengen T. Conversion factor between acetylene reduction and nitrogen fixation in free-living cyanobacteria from high arctic habitats // *Can. J. Microbiol.*, 1999. Vol. 45. P. 223–229.

Liengen T., Olsen R.A. Seasonal and site-specific variations in nitrogen fixation in a high arctic area, Ny-Alesund, Spitsbergen // *Can. J. Microbiol.*, 1997. Vol. 43. P. 759–769.

Ling H.U., Seppelt R.D. Non-marine algae and cyanobacteria of the Windmill Islands region, Antarctica, with description of two new species // *Alg. Stud.*, 1998. Vol. 89. P. 49–62.

Lyne R.L., Stewart W.D.P Emerson enhancement of carbon fixation but not of acetylene reduction (nitrogenase activity) in *Anabaena cylindrica* // *Planta*, 1973. Vol. 109. N. 1. P. 27–38.

*Millbank J.W.* Nitrogenase and hydrogenase in cyanophylic lichens // *New Phytol.*, 1982. Vol. 92. N. 2. P. 221–228.

*Montoya J.P., Voss M., Kahler P., Capone D.G.* A simple, high precision, high sensitivity tracer assay for N<sub>2</sub> fixation // *Appl. Environ. Microbiol.*, 1996. Vol. 62. N. 3. P. 986–993.

*Munavar M., Munavar I.* The seasonality of phytoplankton in the North American Great Lakes, a comparative synthesis // *Hydrobiologia*, 1986. Vol. 138. P. 85–115.

*Nielsen.* Danish seaweeds. [<http://www.algae.dans.da>]. 2002

*Nováková S.* Algal flora of subalpine peat bog pools the Krkonoše Mts // *Preslia*, 2002. Vol. 74. P. 45–56.

*Ohmory M., Hattori A.* Differential effects of oxygen on N<sub>2</sub>-fixation and C<sub>3</sub>H<sub>2</sub> reduction by *Anabaena cylindrica* // *Plant and Cell Physiol.*, 1979a. Vol. 15. N. 1. P. 131–142.

*Ohmory M., Hattori A.* Differential effects of oxygen on N<sub>2</sub>-fixation by *Anabaena cylindrica* // *Plant and Cell Physiol.*, 1979b. Vol. 20. N. 6. P. 1162–1166.

*Patova E., Sivkov M.* Diversity of soil Cyanophyta, CO<sub>2</sub>-gas exchange and acetylene reduction of the soil crust in the cryogenic soil (East-European tundra) // *Nova Hedwigia*, 2001. Vol. 123. P. 387–395.

*Peterson R.B., Burris R.H.* Conversion of acetylene reduction rates to nitrogen fixation rates in natural population of blue-green algae // *Annal. Biochem.*, 1976. Vol. 73. N. 2. P. 404–410.

*Phillips J.A.* Algae. / *Names and distribution of Queensland plants, algae and lichens.* / Henderson R.J.F. Eds. Brisbane, 2002. P. 228–244.

*Prescott G.W.* Preliminary notes on the ecology of freshwater algae in the Arctic Slope, Alaska, with description of some species // *Amer. Midl. and Natur.*, 1953. Vol. 50. N. 2. P. 463–470.

*Reddy G.B., Giddens J.* Nitrogen fixation by algae in fescue-grass soil crust // *Soil Sci. Soc. Amer. Proc.*, 1975. Vol. 39. N. 4. P. 654–656.

*Rippka R., Neilson A., Kunisawa R., Cohen-Basile G.* Nitrogen fixation by unicellular blue-green algae // *Arch. Microbiol.*, 1971. Vol. 76. N. 4. P. 341–348.

*Rippka R., Deruelles J., Waterbury J.B., Herdman M., Stanier R.Y.* Generic Assignments, Strain Histories and Properties of Pure Cultures of Cyanobacteria // *Jour. Gen. Microbiol.*, 1979. Vol. 111. P. 1–61.

*Sant'Anna C.L., Silva S.M.F., Branco L.H.Z.* Cyanophyceae da Gruta-que-chora, Município de Ubatuba, Estado de São Paulo, Brasil // *Hoehnea*, 1991. Vol. 18. N. 2. P. 75–97.

*Sant'Anna C.L., Azevedo M.T.de P.* Oscillatoriaceae (Cyanophyceae) from São Paulo State, Brazil // *Nova Hedwigia*, 1995. Vol. 60. N. 1–2. P. 19–58.

*Santesson R., Moberg R., Nordin A., Tønsberg T., Vitikainen O.* Lichen-forming and lichenicolous fungi of Fennoscandia. Uppsala, 2004. 359 p.

*Schöllhorn R., Burris R.H.* Study of intermediates in nitrogen fixation // *Fed. Proc.*, 1966. Vol. 25. P. 710–725.

*Schwabe G.H., Simonsen R.* Cyanophyceen und Diatomeen aus der Krateroase Wau en-Namus (Fezzan, Zentrale Sahara) // *Intern. Rev. in Hydrobiology*, 1961. Vol. 46. P. 255–268.

*Sculberg O.M.* Terrestrial and limnic algal and cyanobacteria / A catalog of Svalbard plants, fungi, algae and cyanobacteria. / Elvebakk A., Prestrud P. (eds.). Nork Polarinstitutt Scifter, 1996. P. 383–395.

*Setchell W.A., Gardner N.L.* Marine algae of the Revillagigedo Islands Expedition in 1925 // Proc. of the California Acad. Sci., Series 4, 1930. Vol. 19. P. 109–215.

*Sharma R.S., Singh P.K.* Growth of planctonic blue-green algae in mixed cultures // Microbial. Lett., 1981. Vol. 16. N 62. P. 75–78.

*Shardespande J.S., Goyal S.K.* Effect of pH on growth and nitrogen fixation by blue-green algae // Phykas, 1981. Vol. 20. N. 1–2. P. 107–113.

*Sherwood A.R.* Bibliographic checklist of the nonmarine algae of the Hawaiian Islands // Records of the Hawaii Biological Survey for 2003. Bishop Museum Occasional Papers, 2004. Vol. 80. P. 1–26.

*Sheath R.G., Munawar M.* Phytoplankton composition of a small subarctic lake in the Northwest Territories, Canada // Phylogia, 1974. Vol. 13. N. 2. P. 149–161.

*Shields L.M., Drouet F.* Distribution of Terrestrial Algae within the Nevada Test Site. // Am. Jour. Bot., 1962. Vol. 49. N. 6. P. 547–554.

*Silva P.C., Basson P.W., Moe R.L.* Catalogue of the benthic marine algae of the Indian Ocean // University of California Publications in Botany, 1996. Vol. 79. P.1–1259.

*Skinner S., Entwistle T.J.* Non-marine algae of Australia: 1. Survey of colonial gelatinous blue-green macroalgae (Cyanobacteria) // Telopea, 2001a. Vol. 9 N. 3. P. 573–599.

*Skinner S., Entwistle T.J.* Non-marine algae of Australia: 2. Some conspicuous tuft-forming Cyanobacteria // Telopea, 2001b. Vol. 9 N. 3. P. 685–712.

*Skuja A.* Taxonomie des phytoplanktons einiger seen in Uppland, Schweden // Symb. Bot. Upsal., 1948. Vol. 9. N. 3. P. 399.

*Skuja H.* Grunzuge der Algenflora und Algenvegetation der Fjeldgegenden un Abisko in Schwedisch-Lappland // Nova Acta Regial. Soc. Scient. upsaliensis, ser. IV, 1964. Vol. 18. N.3.

*Skuja H.* Some Algae and other protests // Vegetation of Amchitka Island, Aleutian Islands, Alaska. Washington, 1969. P. 50–55.

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

*Sroga G.E.* Regulation of nitrogen fixation by different nitrogen sources in the filamentous non-heterocystous cyanobacterium *Microcoleus* sp. // FEMS Microbiol. Lett., 1997. Vol. 153. P. 11–15.

*Stal L.J.* Old and new methods to evaluate N<sub>2</sub> fixation / Workshop on Natural Communities of Nitrogen-fixing Cyanobacteria: New Techniques for Field Studies Bertinoro, Italy 6–10 November 2001. Programme and abstracts / Ed by: S. Ventura, M.A. Mugnai. Firenze. 2001. P. 76.

*Stanier R.Y., Cohen-Bazire G.* Phototrophic Prokaryotes: The Cyanobacteria // M.P. Starr, J.L. Ingraham, A. Balows (Eds.) Annual Review of Microbiology. Palo Alto, CA: Annual Reviews Inc., 1977. P. 225–274.

*Stewart W.D.P.* Nitrogen fixation by photosynthesis organisms // *Annu. Rev. Microbiol.*, 1973. Vol. 27. P. 284–416.

*Stewart W.D.R., Lex M.* Nitrogenase activity in the blue-green algae *Plectonema borianum* strain 594 // *Arch. Microbiol.*, 1970. Vol. 73. N 3. P. 250–260.

*Stewart W.D.P., Fitzgerald G.P., Burris R.H.* Acetylene reduction by nitrogen fixing blue-green algae // *J. Arch. Microbiol.*, 1968. Vol. 62. P. 336–348.

*Stutz R.C., Bliss L.C.* Nitrogen fixation in soils of Truelove Lowland, Devon Island, Northwest Territories // *Can. J. Bot.*, 1975. Vol. 25. P. 1387–1399.

*Teo L.W., Wee Y.C.* Seaweeds of Singapore. Singapore, 1983. 123 p.

*Uher B., Aboal M., Kocaik L.* Epilithic and chasmoendolithic phycoflora of monuments and buildings in South-East Spain. // *Criptogamie, Algol.*, 2005. Vol. 26. N. 3. P. 275–358.

*Umezaki I., Watanabe M.* Enumeration of the Cyanophyta (blue-green algae) of Japan 1. Chroococcales and Oscillatoriales // *Jap. J. Phycol.*, 1994. Vol. 42. P. 175–219.

*Whitton B.A.* Phylum Cyanophyta (Cyanobacteria) / The Freshwater Algal Flora of the British Isles. An identification guide to freshwater and terrestrial algae / Eds. John D.M., Whitton B.A., Brook A.J. Cambridge, 2002. P. 25–122.

*Wille N.* Freskvandsalger fra Novaja Semlja samiede af Dr. F. Kjellman paa Nordenskiöld's Expedition 1875. – Öfversigt kongl. // *Vetenskaps-Akad. Förhandl. Stockholm.*, 1879. 36. P. 13–74.

*Willén E.* Checklist of cyanobacteria in Sweden. Uppsala, 2001. 71 p.

*Wolk C.P., Austin S.M., Bortins J., Galonsky A.* Autoradiographic localization of  $^{13}\text{N}$  after fixation of  $^{13}\text{N}$ -labeled nitrogen gas by a heterocyst-forming blue-green alga // *J. Cell Biol.*, 1974. Vol. 61. P. 440–453.

*Womersley H.B.S., Bailey A.* Marine algae of the Solomon Islands // *Philosoph. Trans. Royal Soc. London, B. Biol. Sci.*, 1970. Vol. 259. P. 257–352.

*Zielke M., Solheim B., Spjelkaik S., Olsen R.A.* Nitrogen fixation in the high Arctic: role of vegetation and environmental conditions // *Artic, Antartic and Alpine Res.*, 2005. Vol. 37. N. 3. P. 372–378.

**ПРИЛОЖЕНИЕ 1**  
**ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ФЛОРЫ**  
**ЦИАНОПРОКАРИОТ МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ**

Порядок	Семейство	Число родов	Род	Число видов
1	2	3	4	5
1. CHROOCOC-CALES	1. Synechococcaceae	7	<i>Cyanobacterium</i>	1
			<i>Cyanothece</i>	2
			<i>Aphanothece</i>	7
			<i>Gloeothece</i>	3
			<i>Rhabdogloea</i>	1
			<i>Rhabdoderma</i>	3
			<i>Synechococcus</i>	1
				Всего 18
	2. Merismopediaceae	8	<i>Synechocystis</i>	7
			<i>Aphanocapsa</i>	9
			<i>Merismopedia</i>	5
			<i>Coelosphaerium</i>	1
			<i>Coelomorion</i>	1
			<i>Gomphosphaeria</i>	2
			<i>Snowella</i>	3
			<i>Woronichinia</i>	2
				Всего 30
	3. Microcystaceae	3	<i>Microcystis</i>	3
			<i>Gloeocapsa</i>	8
			<i>Eucapsis</i>	1
				Всего 12



Продолжение приложения 1

1	2	3	4	5
1. CHROOCOC-CALES	4. Chroococcaceae	2	<i>Gloeocapsopsis</i>	3
			<i>Chroococcus</i>	7
				Всего 10
	5. Chamaesiphonaceae	2	<i>Clastidium</i>	1
			<i>Chamaesiphon</i>	4
				Всего 4
	6. Entophysalidaceae	1	<i>Chlorogloea</i>	Всего 1
	7. Hyellaceae	1	<i>Pleurocapsa</i>	Всего 2
	Всего родов	24	Всего видов	78
2. OSCILLATORIALES	1. Borziaceae	1	<i>Komvophoron</i>	1
	2. Pseudanabaenaceae	9	<i>Pseudanabaena</i>	5
			<i>Geitlerinema</i>	2
			<i>Jaaginema</i>	2
			<i>Limnothrix</i>	2
			<i>Leptolyngbya</i>	8
			<i>Planktolyngbya</i>	3
			<i>Leibleinia</i>	1
			<i>Heteroleibleinia</i>	1
			<i>Spirulina</i>	4
				Всего 28
	3. Schizotrichaceae	1	<i>Schizothrix</i>	6
	4. Phormidiaceae	8	<i>Phormidium</i>	15
			<i>Planktothrix</i>	3
			<i>Pseudophormidium</i>	2
			<i>Symploca</i>	3
			<i>Symplocastrum</i>	2
			<i>Trichodesmium</i>	1
			<i>Porphyrosiphon</i>	1
			<i>Microcoleus</i>	2
				Всего 28
	5. Oscillatoriaceae	1	<i>Oscillatoria</i>	6
	Всего родов	20	Всего видов	70

## Окончание приложения 1

1	2	3	4	5
3. NOSTOCALES	1. Scytonemataceae	1	<i>Scytonema</i>	Всего 6
	2. Microchaetaceae	4	<i>Petalonema</i>	1
			<i>Tolypotrrix</i>	7
			<i>Fortiea</i>	1
			<i>Microchaete</i>	2
				Всего 11
	3. Rivulariaceae	4	<i>Calothrix</i>	7
			<i>Dichothrix</i>	2
			<i>Gloeotrichia</i>	3
			<i>Rivularia</i>	5
				Всего 17
	4. Nostocaceae	8	<i>Anabaena</i>	15
			<i>Aphanizomenon</i>	1
			<i>Cylindrospermum</i>	3
			<i>Hydrocoryne</i>	1
			<i>Aulosira</i>	2
			<i>Nodularia</i>	2
			<i>Nostoc</i>	12
			<i>Trichormus</i>	2
				Всего 37
	Всего родов	17	Всего видов	71
4. STYGONE-MATALES	1. Stygonemataceae	2	<i>Stigonema</i>	4
			<i>Pulvinularia</i>	1
				Всего 5
	2. Mastigocladaceae	1	<i>Hapalosiphon</i>	Всего 2
	3. Capsosiraceae	1	<i>Capsosira</i>	Всего 1
	Всего родов	4	Всего видов	8
	Итого родов	65	Итого видов	229

## ПРИЛОЖЕНИЕ 2

### РАСПРЕДЕЛЕНИЕ ВИДОВ ЦИАНОПРОКАРИОТ ФЛОР МУРМАНСКОЙ ОБЛАСТИ, АРХ. ШПИЦБЕРГЕН И БОЛЬШЕЗЕМЕЛЬСКОЙ ТУНДРЫ ПО ГЕОГРАФИЧЕСКИМ ЭЛЕМЕНТАМ И ТИПАМ АРЕАЛОВ

Сокращения: МО – Мурманская область, АШ – архипелаг Шпицберген, БТ – Большеземельская тундра.

#### Арктический географический элемент

Европейский тип ареала

*Anabaena sedovii* Kossinsk. – БТ

Евразийский тип ареала

*Aphanocapsa conferta* – МО, БТ

*Microcystis* cf. *pulverea* f. *irregularis* – МО, БТ

*Phormidium ingricum* – МО

Циркумполярный тип ареала

*Eucapsis minor* – АШ

Биполярный тип ареала

*Calothrix parietina* – МО, БТ

*Geitlerinema deflexum* – АШ

*Schizothrix antarctica* – МО

*Tolypothrix penicillata* – МО, БТ

Дизъюнктивный тип ареала

*Anabaena groenlandica* Bachm. – БТ

## Арктомонтанный географический элемент

### Европейский тип ареала

*Aphanocapsa* cf. *nivalis* – АШ

*Gloeocapsa bituminosa* – АШ

### Европейско-гренландский тип ареала

*Gloeocapsa sanguinea* – МО, АШ

### Евразийский тип ареала

*Gloeocapsa compacta* – МО, АШ, БТ

*Oscillatoria tenuis* f. *uralensis* (Woronich.) Elenk. – БТ

*Phormidium interruptum* – АШ

*Pseudophormidium phormidioides* – МО, БТ

*Tolypothrix lanata* (Desv.) Wartm. ex Born. et Flah. – БТ

*Woronichinia compacta* – АШ, БТ

### Циркумполярный тип ареала

*Aphanocapsa elachista* – АШ

*Chamaesiphon minutus* – МО,

*Chlorogloea microcystoides* – МО, АШ, БТ

*Eucapsis alpina* – МО

*Gloeocapsa alpina* – МО, АШ, БТ

*G. punctata* – МО, АШ, БТ

*G. rupestris* – МО, АШ, БТ

*Gloeocapsopsis magma* – МО, АШ, БТ

*Phormidium inundatum* – АШ, БТ

*Tolypothrix limbata* – МО

### Биполярный тип ареала

*Cyanobacterium cedrorum* – МО

*Cyanothece aeruginosa* – МО, АШ, БТ

*C. major* – МО

*Gloeocapsa kuetzingiana* – МО, АШ

*Symplocastrum friesii* – МО, АШ, БТ

## Монтанный географический элемент

### Европейский тип ареала

*Chamaesiphon fuscus* – АШ

*Gloeocapsa ralfsii* – АШ

*Gloeocapsa rupicola* – МО

*Tolypothrix fasciculata* – МО

*Pleurocapsa aurantiaca* – МО

Евразийский тип ареала

*Synechocystis salina* – МО

Циркумполярный тип ареала

*Chroococcus tenax* – АШ

*Homoeothrix janthina* – АШ

Биполярный тип ареала

*Chamaesiphon incrustans* – АШ

Дизъюнктивный тип ареала

*Gloeocapsopsis pleurocapsaoides* – МО

*Gloeotheca heufleri* – МО

*Schizothrix heufleri* – МО

## Арктобореальный географический элемент

Европейский тип ареала

*Aphanocapsa kovacekii* – МО

*Calothrix ramenskii* Elenk. – БТ

*Phormidium viride* – АШ

*Tolypothrix saviczii* – МО, БТ

Евразийский тип ареала

*Aphanocapsa fusco-lutea* – МО, БТ

*A. parietina* Näg. – АШ, БТ

*A. testacea* Näg. – АШ

*Aphanothece microscopica* – МО, АШ, БТ

*A. nidulans* – МО, БТ

*Clastidium setigerum* – МО, АШ

*Leptolyngbya gracillima* – АШ

*L. edaphica* – МО, БТ

*Plectonema puteale* (Kirchn.) Hansg. – БТ

*Pseudanabaena papillaterminata* – МО, БТ

Циркумполярный тип ареала

*Limnothrix vacuolifera* – АШ

*Nostoc coeruleum* – МО, БТ

*N. kihlmanii* – МО, АШ, БТ

*Phormidium kuetzingianum* – МО, АШ

*Scytonema crustaceum* – МО, АШ, БТ

*Woronichinia naegeliana* – МО, АШ

Биполярный тип ареала

*Aphanocapsa muscicola* – МО, АШ, БТ

*Aphanothece saxicola* – МО, АШ

*Calothrix elenkinii* – МО, АШ, БТ

*Gloeotrichia echinulata* – МО, БТ

*Jaaginema pseudogeminatum* – МО,

*Tolypotrrix tenuis* – МО, АШ, БТ

*Trichormus catenula* – МО, АШ, БТ

Дизъюнктивный тип ареала

*Schizothrix braunii* – МО

### **Арктобореально-монтажный географический элемент**

Евразийский тип ареала

*Calothrix kossinskajae* – МО, БТ

*Leptolyngbya voronichiana* – МО

Циркумполярный тип ареала

*Gloeocapsa atrata* – МО, АШ

*Merismopedia minima* – АШ

*Synechocystis aquatilis* – МО, БТ

Биполярный тип ареала

*Aphanothece pallida* – МО

*Chroococcus cohaerens* – МО, БТ

*C. giganteus* W. West – БТ

*C. minimus* – МО

*Leptolyngbya notata* – АШ

*Scytonema mirabile* – МО, БТ

*Synechocystis sallensis* – МО

Дизъюнктивный тип ареала

*Gloeotheca confluens* – МО, БТ

### **Бореальный географический элемент**

Европейский тип ареала

*Anabaena echinospora* – МО

*A. aequalis* – АШ, БТ

*A. tenericaulis* – БТ

*A. verrucosa* – БТ  
*Aphanothece minutissima* – МО  
*Chamaesiphon incrustans* f. *cylindricus* – МО  
*Coelospherium minutissimum* – БТ  
*C. natans* – БТ  
*Cylindrospermum michailovskoense* – БТ  
*Dichothrix baueriana* – МО  
*Heteroleibleinia brevissima* – БТ  
*Rhabdogloea scenedesmoides* – БТ  
*Snowella atomus* – МО  
*S. litoralis* – МО  
*Tolypothrix elenkinii* – МО  
*T. rivularis* – МО

Евразийский тип ареала

*Anabaena delicatula* – МО  
*A. elliptica* – МО  
*A. scheremetievii* – БТ  
*Leptolyngbya bijugata* – БТ  
*L. mucicola* – МО, БТ  
*Pseudanabaena endophytica* – МО  
*Pseudophormidium hollerbachianum* – МО  
*Synechocystis crassa* – МО, АШ, БТ

Амфиокеанический тип ареала

*Gloeocapsopsis crepidium* – МО

Циркумполярный тип ареала

*Anabaena lemmermannii* – МО, БТ  
*A. reniformis* – БТ  
*Aphanocapsa delicatissima* – МО, БТ  
*Aphanothece bachmannii* – БТ  
*Chroococcus pallidus* – МО  
*Microcrocys irregularis* – БТ  
*Rhabdoderma compositum* – МО  
*R. lineare* – МО, АШ, БТ  
*Synechococcus elongatus* – МО, АШ  
*S. nidulans* – АШ  
*Woronichinia elorantae* – МО

Биполярный тип ареала

*Anabaena augstmalis* – МО, БТ  
*A. catenula* var. *affinis* – МО, БТ



*A. circinalis* – МО, БТ  
*A. cylindrica* – МО, БТ  
*A. laxa* – МО, БТ  
*A. subcylindrica* – МО  
*Aphanothece clathrata* – АШ, БТ  
*Cylindrospermum minutissimum* – МО  
*Gloeotrichia pisum* – МО, БТ  
*Gomphosphaeria aponina* – АШ, БТ  
*Hapalosiphon welwitschii* – МО  
*Hydrocoryne spongiosa* – МО  
*Jaaginema kuetzingianum* – МО, БТ  
*Microcystis flos-aquae* – МО  
*Rhabdogloea smithii* – МО, БТ  
*Stigonema mamillosum* – МО, АШ, БТ

### **Космополитный географический элемент**

*Anabaena flos-aquae* – МО, БТ  
 \**A. cylindrospora* – БТ  
*A. inaequalis* – МО, БТ  
*A. oscillatorioides* – МО  
 \**A. planctonica* Brunnth. – АШ  
*A. pseudoscillatoria* Bory de Saint-Vincent – БТ  
*A. spiroides* Kleb. – БТ  
*A. torulosa* – МО  
 \**Aphanocapsa grevillei* – МО, БТ  
 \**A. holsatica* – МО  
 \**A. incerta* – МО, АШ, БТ  
*A. planctonica* – МО  
*Aphanothece castagnei* – МО, БТ  
*A. stagnina* – МО, БТ  
*Aphanizomenon flos-aquae* – МО, БТ  
*Aulosira laxa* – МО  
*Borzia trilocularis* Cohn ex Gom.  
 \**Calothrix braunii* – МО, БТ  
*Calothrix clavata* G.S. West – БТ  
*C. epiphytica* – БТ  
*C. stagnalis* Gom. – БТ  
*Chamaesiphon confervicolus* – МО, БТ  
*Chroococcus limneticus* – МО, АШ, БТ  
*C. minor* – МО, АШ, БТ  
*C. minutus* – МО, АШ, БТ

*C. turgidus* – MO, AIII, БТ  
*Coelomoron pusillum* – MO  
*Coelosphaerium kuetzingianum* – MO, БТ  
*Cylindrospermum majus* – MO  
*C. stagnale* – MO, БТ  
*Dichothrix* cf. *fusca* F.E. Fritsch – AIII  
*D. gypsophila* – MO, БТ  
*Geitlerinema amphibium* – MO, БТ  
*G. ionicum* – AIII  
*G. splendidum* – MO, БТ  
*Gloeotheca rupestris* – MO, AIII, БТ  
*Hapalosiphon fontinalis* – MO, БТ  
*Heteroleibleinia kuetzingii* – MO, БТ  
*Leibleinia epiphytica* – MO  
*Leptolyngbya boryana* – БТ  
*L. foveolarum* – MO, AIII, БТ  
*L. frigida* – MO, AIII  
*L. laminosa* (Gom.) Anagn. et Komárek – AIII  
*L. nostocorum* – MO, AIII, БТ  
*L. perelegans* – MO  
*\*L. tenuis* – MO, AIII, БТ  
*L. valderiana* – MO, БТ  
*Limnothrix planctonica* – MO, БТ  
*L. redekei* – MO,  
*Merismopedia convoluta* – MO  
*M. elegans* – MO, AIII, БТ  
*M. glauca* – MO, AIII, БТ  
*M. punctata* – MO, AIII, БТ  
*M. tenuissima* – MO, AIII, БТ  
*Microchaete aeruginea* – MO  
*M. tenera* – MO, AIII, БТ  
*Microcoleus chthonoplastes* – MO,  
*M. lacustris* (Rabenh.) Farl. ex Gom. – AIII  
*M. vaginatus* – MO, AIII, БТ  
*Microcystis aeruginosa* – MO, БТ  
*Microcystis* cf. *pulverea* f. *pulverea* – AIII  
*Nodularia harveyana* – MO, БТ  
*\*N. spumigena* – MO, БТ  
*Nostoc calcicola* Bréb. ex Born. et Flah. – БТ  
*N. carneum* – БТ  
*N. commune* – MO, AIII, БТ  
*N. edaphicum* – БТ

*N. ellipso sporum* – MO  
*N. humifusum* Carm. ex Born. et Flah. – AIII  
*N. linckia* – MO, AIII, BT  
*N. microscopicum* – MO, BT  
*N. minutum* – MO,  
*N. muscorum* Ag. ex Born. et Flah. – BT  
*N. paludosum* – MO, AIII, BT  
*N. pruniforme* Ag. ex Born. et Flah. – BT  
*N. punctiforme* – MO, AIII, BT  
*N. verrucosum* – MO  
*N. zetterstedtii* – MO  
*Oscillatoria anguina* – MO  
*O. limosa* – MO, AIII, BT  
*O. sancta* – MO  
*O. tenuis* – MO, BT  
*Phormidium aerugineo-caeruleum* – MO, AIII, BT  
*P. ambiguum* – MO, AIII, BT  
*P. amoenum* Kütz. – AIII, BT  
*P. animale* (Ag. ex Gom.) Anagn. et Komárek – BT  
*P. autumnale* – MO, AIII, BT  
*P. breve* – MO, AIII  
*P. chlorinum* (Kütz. ex Gom.) Anagn. – BT  
*P. corium* – MO, BT  
*P. dimorphum* – MO  
*\*P. favosum* (Bory) Gom. – AIII  
*\*P. formosum* – MO  
*P. irriguum* – MO, AIII, BT  
*P. papyraceum* – MO  
*P. pristleyi* F.E. Fritsch – AIII  
*\*P. retzii* – BT  
*P. simplicissimum* – MO  
*P. subfuscum* – MO  
*\*P. terebriforme* – BT  
*P. tergestinum* – MO  
*Petalonema alatum* – MO  
*Planctolyngbya limnetica* – MO, AIII, BT  
*P. bipunctata* – MO  
*P. contorta* – MO  
*Planktothrix agardhii* – MO  
*P. isothrix* – MO, AIII  
*\*P. rubescens* – MO  
*Pleurocapsa minor* – MO

*Pseudanabaena catenata* Lauterb. – AIII, БТ  
*P. frigida* – БТ  
*P. galeata* Böcher – БТ  
*P. limnetica* – МО  
*Pseudanabaena mucicola* – МО  
*Porphyrosiphon luteus* – МО  
*Rhabdoderma irregulare* – МО  
*Rivularia aquatica* De Wild. – БТ  
*R. beccariana* – МО  
*R. biasoletiana* – МО, БТ  
*R. haematites* – МО, БТ  
*Schizothrix arenaria* (Berk.) Gom. – AIII, БТ  
*S. calcicola* – МО, БТ  
*S. fuscescens* – МО  
*S. pulvinata* – МО  
*S. tinctoria* (Ag.) Gom. – AIII  
*S. vaginata* (Kütz.) Gom. – БТ  
*S. lardacea* Gom. – БТ  
*Scytonema myochrous* – МО, AIII  
*S. ocellatum* – МО, AIII, БТ  
*S. subtile* – МО  
*S. tolypotrichoides* – МО, AIII  
*Stigonema hormoides* Kütz. ex Born. et Flah. – БТ  
*S. informe* – МО, БТ  
*S. minutum* – МО, AIII, БТ  
*S. ocellatum* – МО, AIII, БТ  
*Snowella lacustris* – МО, БТ  
*Spirulina laxa* – МО  
*S. subsalsa* – МО  
*S. subtilissima* – МО  
*S. tenerrima* – МО  
*Symploca muralis* Kütz. ex Gom. – БТ  
*S. muscorum* – МО, БТ  
*S. parietina* – МО  
*S. willei* f. *hollerbachiana* – МО  
*Symplocastrum muelleri* – МО, БТ  
*Synechocystis endobiotica* – МО  
*S. minuscula* Voronich – AIII  
*S. parvula* – МО,  
*S. pevalekii* – МО,  
*Tolypothrix byssoidea* (C. Ag.) Kirchn. – БТ  
*\*T. distorta* – МО, БТ

*Trichodesmium lacustre* – MO, БТ

\**Trichormus catenula* (Born. et Flach.) Komárek et Anagn. – БТ

\**T. variabilis* – MO, БТ

### **Виды с неясным распространением**

*Anabaena berezowskii* – БТ

*A. constricta* – MO, БТ

*A. jacutica* Kissel. – БТ

*A. viguieri* var. *danica* Nyg. – БТ

*Aphanothece elabens* (Breb.) Elenk. – БТ

*Aulosira implexa* – MO

*Calothrix aeruginosa* Woronich. – БТ

*Calothrix columbiana* – MO

*C. fasciculate* – MO

*C. fusca* – MO

*Chamaesiphon confervicolus* var. *angustus* (Behre) Komárek et Anagn. –

### **AIII**

*Chroococcopsis fluviatilis* (Lagerh.) Komárek et Anagn. – AIII

*Cyanocystis pseudoxenococcoides* (Bourr.) Bourr. – AIII

*Fortiea striatula* – MO

*Fischerella ambigua* (Näg.) Gom. – БТ

*F. maior* Gom. – БТ

*F. muscicola* (Thur.) Gom. – БТ

*Geitlerinema sulfureum* (Strzeszewski) Anagn. – БТ

*G. tenue* (Aniss.) Anagn. – БТ

*Gloeobacter violaceus* Rippka et al. – БТ

*Gloeocapsa decorticans* (A. Braun) Richt. – AIII

*Gloeocapsa* cf. *ianthina* Näg. – AIII

*Gloeotrichia intermedia* – MO

*Gomphosphaeria multiplex* – MO

*G. virieuxii* – MO

*Jaaginema gracile* (Böcher) Anagn. et Komárek – БТ

*J. subtilissimum* (Kütz. ex De Toni) Anagn. et Komárek – AIII

*Komvophoron crassum* – MO, БТ

*Leptolynghya gelatinosa* (Voronich.) Anagn. et Komárek – БТ

*Microcystis grevillei* f. *rivularis* – БТ

*M. pulvereae* f. *minor* (Lemm.) Hollerb. – БТ

*Microcystis smithii* Komárek et Anagn. – БТ

*Oscillatoria annae* – MO

*Oscillatoria* cf. *glacialis* Wittr. – AIII

*Oscillatoria tenuis* f. *nigra* – БТ

*O. tenuis* f. *woronichiniana* – БТ  
*Phormidium granulatum* (Gardner) Anagn. – БТ  
*P. dimorphum* – БТ  
*P. nigrum* (Vauch. ex Gom.) Anagn. et Komárek – БТ  
*P. pavlavskoense* Elenk. – БТ  
*P. tergestinum* – БТ  
*Pseudanabaena biceps* Böcher – БТ  
*Schizothrix pulvinata* – БТ  
*Snowella rosea* (Snow) Elenk. – БТ  
*Synechocystis parvula* – БТ  
*Tichonema tenue* (Skuja) Anagn. et Komárek – БТ

# **ПРИЛОЖЕНИЕ 3** **ВИДОВОЙ СОСТАВ ЦИАНОПРОКАРИОТ** **В СИНУЗИЯХ МОХООБРАЗНЫХ**

Видовой состав мохообразных	Видовой состав цианопрокариот.			
	2003 г.		2004 г.	
	эпифиты в нативном ма- териале	эпифиты в куль- туре	эпифиты в культуре	почвенные в культуре
1	2	3	4	5
1. <i>Sanionia uncinata</i>	<i>Nostoc punctiforme</i>	<i>Nostoc punctiforme</i>		
2. <i>Anthelia juratzkana</i>	<i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Stigonema ocellatum</i>	<i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Stigonema ocellatum</i> ; <i>Synechococcus elongatus</i>	<i>Synechococcus elongatus</i> ; <i>Synechocystis aquatilis</i> ; <i>Nostoc punctiforme</i>	
3. <i>Gymnocolea inflata</i> ; <i>Lophozia</i> sp.	<i>Nodularia spumigena</i> ; <i>Stigonema ocellatum</i>	<i>Nostoc punctiforme</i>	<i>Nostoc punctiforme</i>	
4. <i>Limprichtia revolvens</i> ; <i>Tritomaria quinquedentata</i>	<i>Tolypothrix tenuis</i> ; <i>Nostoc punctiforme</i>	<i>Rhabdoderma compositum</i> ; <i>Aphanocapsa muscicola</i> ; <i>Tolypothrix tenuis</i> ; <i>Nostoc punctiforme</i>	<i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Aulosira implexa</i> ; <i>Leptolyngbya foveolarum</i>	
5. <i>Philonotis fontana</i>	<i>Nostoc punctiforme</i>	<i>Nostoc punctiforme</i>	<i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Jaaginema pseudogemmatum</i>	

Продолжение приложения 3

1	2	3	4	5
6. <i>Marchantia alpestris</i>		<i>Calothrix braunii</i> ; <i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Synechococcus elongatus</i> ; <i>Pseudophormidium phormidioides</i>	<i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Synechocystis aquatilis</i> ; <i>Synechococcus elongatus</i>	
7. <i>Blasia pusilla</i>		<i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Aphanocapsa incerta</i> ; <i>Cylindrospermum</i> sp.; <i>Nostoc linckia</i>	<i>Synechococcus elongatus</i> ; <i>Synechocystis salina</i> ; <i>Trichormus catenula</i> ; <i>Nostoc punctiforme</i>	<i>Cylindrospermum</i> sp.; <i>Trichormus catenula</i> ; <i>Nostoc punctiforme</i>
8. <i>Bryum weigelii</i>		<i>Nodularia spumigena</i> ; <i>Nostoc punctiforme</i>	<i>Trichormus catenula</i> ; <i>Nostoc punctiforme</i>	
9. <i>Scapania uliginosa</i>		<i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Synechococcus elongatus</i>	<i>Tolypotrrix fasciculata</i>	
10. <i>Tritomaria quinquedentata</i>		<i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Leptolyngbya foveolarum</i> ; <i>Synechococcus elongatus</i>	<i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Synechocystis salina</i>	<i>Nostoc punctiforme</i>
11. <i>Hygrohypnum duriusculum</i>	<i>Nostoc punctiforme</i>	<i>Nostoc linckia</i> ; <i>Aulosira laxa</i>	<i>Trichormus catenula</i> ; <i>Synechocystis salina</i>	<i>Cyanothece aeruginosa</i>
12. <i>Aulacomnium palustre</i>		<i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Leptolyngbya foveolarum</i>	<i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Synechocystis salina</i>	
13. <i>Sanionia uncinata</i>	<i>Symploca muscorum</i>	<i>Nostoc linckia</i> .	<i>Trichormus catenula</i> ; <i>Synechocystis salina</i> ; <i>Nostoc linckia</i> ;	<i>Nostoc punctiforme</i>



## Окончание приложения 3

1	2	3	4	5
14. <i>Tomentipnum nitens</i>		<i>Aphanocapsa incerta</i> ; <i>Leptolyngbya foveolarum</i> ; <i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Tolypothrix tenuis</i>	<i>Trichormus catenula</i> ; <i>Leptolyngbya foveolarum</i> ;	
15. <i>Campilium stellatum</i>		<i>Nostoc punctiforme</i> ;	<i>Trichormus catenula</i> ; <i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Aulosira implexa</i>	
16. <i>Limprichtia cossonii</i>		<i>Anabaena constricta</i> ; <i>Leptolyngbya foveolarum</i> ; <i>Nostoc punctiforme</i>	<i>Trichormus catenula</i> ; <i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Leptolyngbya foveolarum</i> ;	<i>Trichormus catenula</i> ; <i>Nostoc punctiforme</i>
17. <i>Calliergon stramineum</i>	<i>Stigonema ocellatum</i>	<i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Leptolyngbya foveolarum</i> ; <i>Aulosira implexa</i> ; <i>Nostoc ellipsosporum</i>	<i>Cyanobacterium cedrorum</i> ; <i>Aulosira implexa</i> ; <i>Stigonema informe</i> ; <i>Phormidium sp.</i>	
18. <i>Scorpidium scorpioides</i>		<i>Aulosira laxa</i> ; <i>Nostoc commune</i>	<i>Nostoc commune</i>	<i>Nostoc commune</i>
19. <i>Polytrichum juniperinum</i>	<i>Nodularia spumigena</i>	<i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Phormidium ambiguum</i>	<i>Nostoc punctiforme</i> ; <i>Synechocystis salina</i> ; <i>Nostoc ellipsosporum</i>	<i>Nostoc ellipsosporum</i>
20. <i>Marchantia alpestris</i>	<i>Nostoc punctiforme</i>	<i>Nostoc punctiforme</i>		

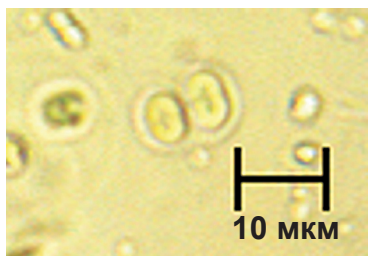


Рис. 1. *Chroococcus pallidus*

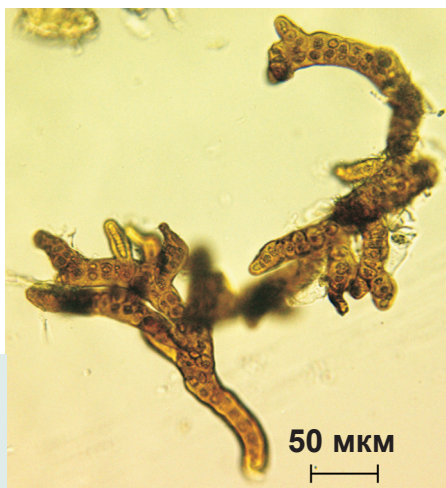


Рис. 2. *Stigonema minutum*

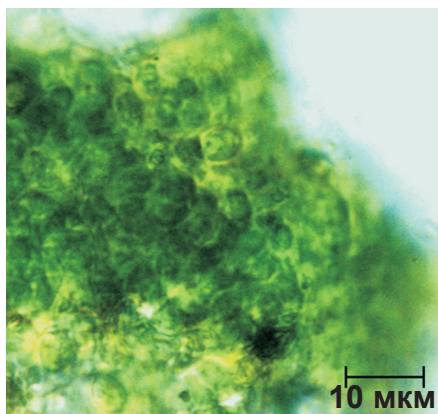


Рис. 3. *Gloeocapsopsis pleurocapsoides*



Рис. 4. *Gloeoapsa rupestris*

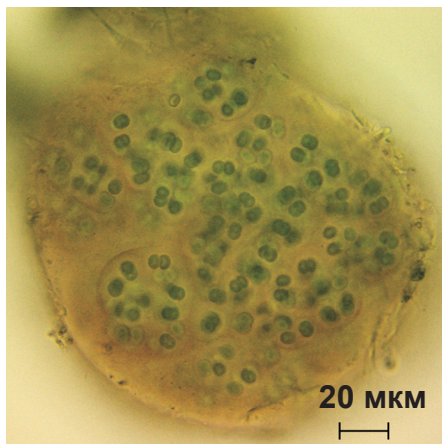
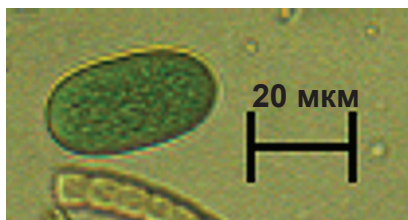


Рис. 5. *Gloeocapsopsis magma*



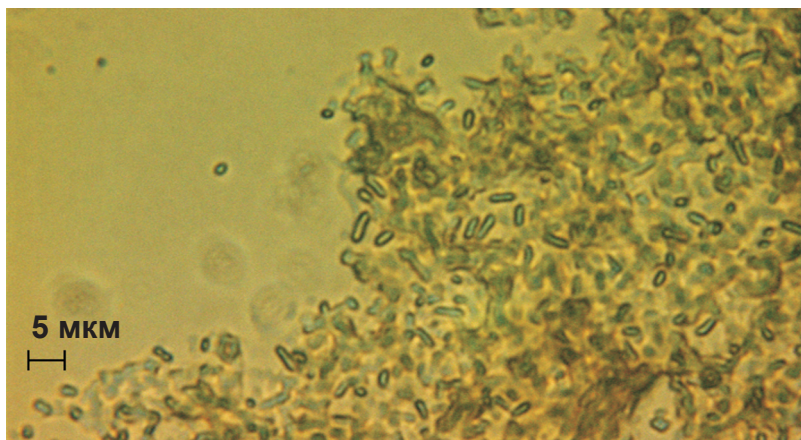
**Рис. 6.** *Chroococcus turgidus*



**Рис. 7.** *Cyanothece major*

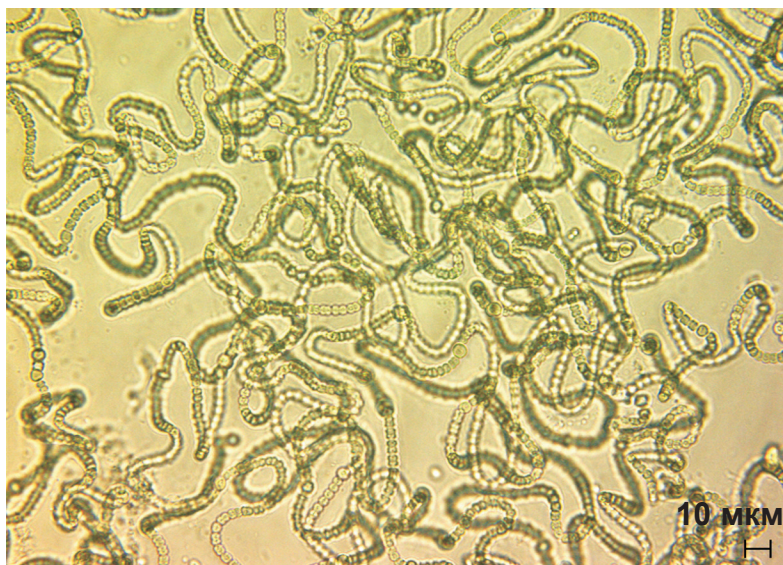


**Рис. 8.** *Anabaena constricta*

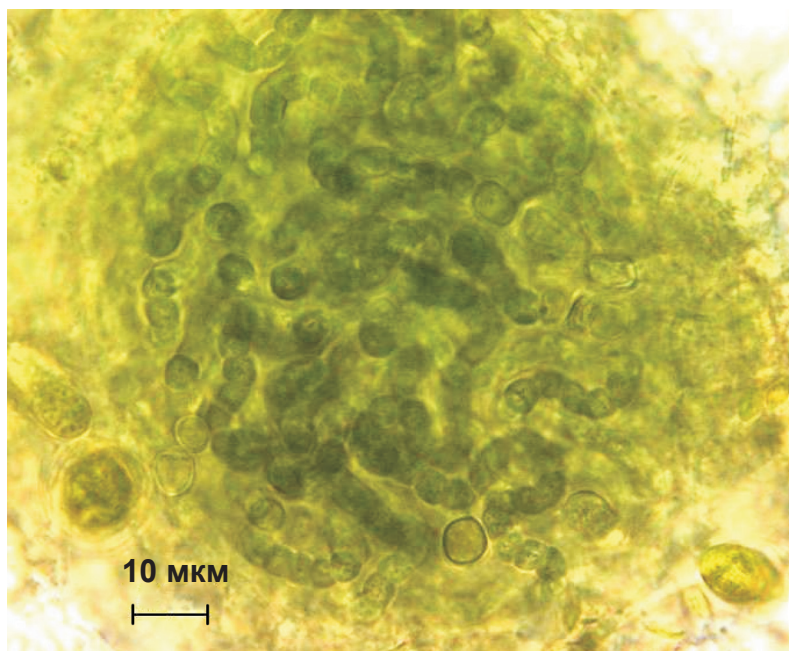


**Рис. 9.** *Synechococcus elongatus*

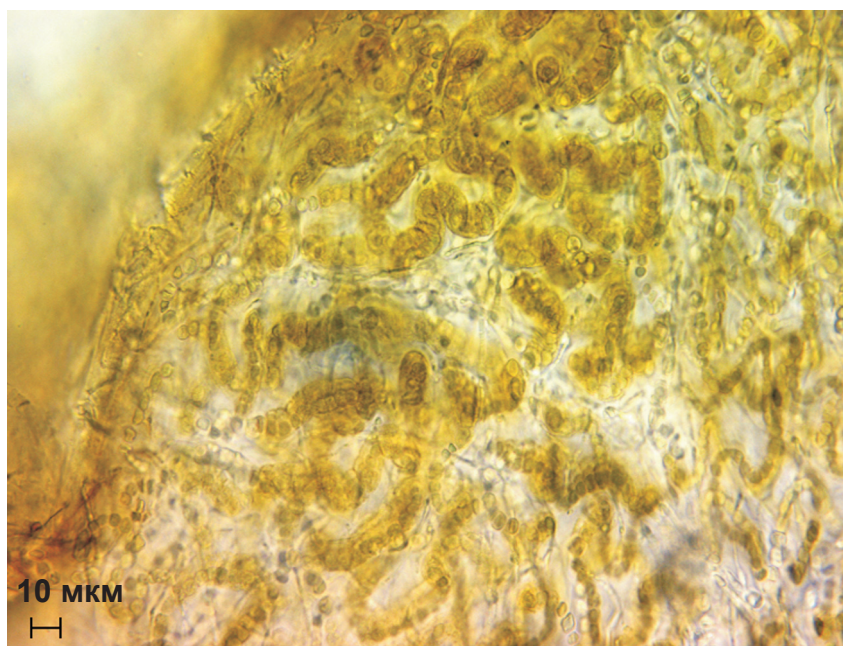




**Рис. 10.** *Nostoc linckia*



**Рис. 11.** *Nostoc punctiforme*



**Рис. 12.** *Nostoc commune*



**Рис. 13.** *Stigonema ocellatum*

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>Введение.....</b>	<b>3</b>
<b>Глава 1. Физико-географические условия, почвы и растительность Мурманской области.....</b>	<b>6</b>
1.1. Географическое положение.....	6
1.2. Физико-географические условия.....	6
1.2.1. Геологическое и геоморфологическое строение.....	6
1.2.2. Гидрологические условия.....	8
1.3. Климат.....	8
1.4. Почвенный покров.....	10
1.5. Растительный покров.....	10
1.5.1. Равнинные (зональные) тундры.....	10
1.5.2. Лесотундровые редколесья.....	11
1.5.3. Лесная зона.....	11
1.5.4. Болота.....	12
1.5.5. Луговая растительность.....	13
1.5.6. Растительность горных территорий.....	13
<b>Глава 2. История изучения видового состава цианопрокариот и процессов азотфиксации в экосистемах Мурманской области.....</b>	<b>17</b>
2.1. История изучения видового состава цианопрокариот в Мурманской области.....	17
2.2. История изучения процессов азотфиксации в экосистемах Мурманской области.....	20
<b>Глава 3. Методы исследования.....</b>	<b>23</b>
3.1. Методы исследования видового состава цианопрокариот.....	23
3.2. Определение азотфиксирующей активности.....	24

3.3. Исследование сезонной динамики видового состава цианопрокариот, ассоциированных с мохообразными, их азотфиксирующей активности.....	26
<b>Глава 4. Аннотированный список цианопрокариот Мурманской области.....</b>	<b>29</b>
<b>Глава 5. Таксономический анализ флоры цианопрокариот Мурманской области.....</b>	<b>77</b>
5.1. Положение цианопрокариот в системе органического мира.....	77
5.2. Таксономическая структура флоры цианопрокариот Мурманской области.....	78
5.3. Сравнение спектров порядков флор цианопрокариот Мурманской области, Большеземельской тундры и арх. Шпицберген.....	80
5.4. Сравнение семейственных спектров флор цианопрокариот Мурманской области, Большеземельской тундры и арх. Шпицберген.....	83
5.5. Семейственные спектры флор цианопрокариот водных и наземных местообитаний Мурманской области.....	88
5.6. Сравнение родовых спектров цианопрокариот Мурманской области, Большеземельской тундры и арх. Шпицберген.....	90
5.7. Родовые спектры флоры цианопрокариот водных и наземных местообитаний Мурманской области.....	95
5.8. Количественная оценка сходства флоры Мурманской области с флорами Большеземельской тундры и арх. Шпицберген.....	98
<b>Глава 6. Географический анализ цианофлоры Мурманской области.....</b>	<b>100</b>
6.1. Особенности географического распределения и анализа цианопрокариот.....	100
6.2. Распределение видов цианопрокариот Мурманской области по географическим элементам и типам ареалов.....	103
6.3. Распределение видов цианопрокариот арх. Шпицберген по географическим элементам и типам ареалов.....	113
6.4. Распределение видов цианопрокариот Большеземельской тундры по географическим элементам и типам ареалов.....	117



<b>Глава 7. Экологический анализ цианофлоры Мурманской области.....</b>	<b>123</b>
7.1. Соотношение эковиоморф во флоре Мурманской области в сравнении с другими территориями.....	124
7.2. Диазотрофный компонент во флоре цианопрокариот Мурманской области.....	127
<b>Глава 8. Азотфиксирующая активность цианопрокариот в наземных экосистемах Мурманской области.....</b>	<b>129</b>
8.1. Экологические особенности процесса азотфиксации у цианопрокариот.....	129
8.2. Распространение азотфиксирующих цианопрокариот в наземных экосистемах Мурманской области.....	130
8.3. Динамика азотфиксирующей активности цианопрокариот в течение вегетационного сезона в наземных экосистемах Мурманской области.....	131
<b>Заключение.....</b>	<b>143</b>
<b>Литература.....</b>	<b>145</b>
Приложение 1. Таксономический состав флоры цианопрокариот Мурманской области.....	160
Приложение 2. Распределение видов цианопрокариот флор Мурманской области, арх. Шпицберген и Большеземельской тундры по географическим элементам и типам ареалов.....	163
Приложение 3. Видовой состав цианопрокариот в синузиях мохообразных.....	174
Приложение 4. Микрофотографии.....	177