

Экологический анализ цианопрокариот архипелага Шпицберген

Д. А. ДАВЫДОВ

Полярно-альпийский ботанический сад-институт – обособленное подразделение
Федерального исследовательского центра “Кольский научный центр”
184209, Апатиты, ул. Ферсмана, 18А
E-mail: d.davydov@ksc.ru

Статья поступила 15.05.2023

После доработки 26.10.2023

Принята к печати 06.03.2024

АННОТАЦИЯ

Выполнен анализ экологических особенностей цианопрокариот архипелага Шпицберген. Выделены две группы местообитаний: водные и наземные. Генеральным фактором, определяющим развитие цианопрокариот, следует считать обводненность. Вариабельность местообитаний можно представить в виде градиента увлажнения от типично водных через субаэрофитные до сухих наземных. Исходя из количества находок и видового богатства сделан вывод, что наиболее благоприятными для цианопрокариот в условиях Шпицбергена являются: 1) скальные сообщества в условиях достаточного увлажнения, 2) оголенные грунты, на которых формируются биологические почвенные корочки, 3) медленные хорошо прогреваемые ручьи, а также 4) специфические переувлажненные местообитания – просачивания. На примере анализа экологических особенностей видов, произрастающих на архипелаге, показано, что представления об эврибионтных свойствах цианопрокариот несостоятельны. Наибольшую пластичность проявляют *Nostoc commune* Vauch. ex Born. et Flah., *Microcoleus autumnalis* (Trev. ex Gom.) Strunecky et al., *Calothrix parietina* Thur. ex Born. et Flah., *Oscillatoria tenuis* C. Ag. ex Gom., *Pseudanabaena frigida* (Fritsch) Anagn. Все виды, включая и вышеперечисленные, имеют очевидные экологические предпочтения. Анализ субстратной приуроченности цианопрокариот демонстрирует, что наибольшее число видов цианопрокариот встречено на почве, каменистых субстратах и мохообразных.

Ключевые слова: цианопрокариоты, цианобактерии, местообитания, экология, Арктика, Шпицберген.

ВВЕДЕНИЕ

Цианобактерии – фотосинтезирующие микроорганизмы, населяющие различные местообитания по всему земному шару и играющие ключевую роль во многих биогеохимических циклах как в водных, так и в наземных экосистемах. Являясь первичными продуцентами органики и диазотрофами, они вносят большой вклад в биогеохимические циклы углерода, азота и кислорода

[Sánchez-Baracaldo et al., 2022]. Цианобактерии возникли ~3,8 млрд лет назад (л. н.) [Whitton, Potts, 2002], а их способность осуществлять кислородный фотосинтез привела ~2,4–2 млрд л. н. к кислородной катастрофе – глобальному изменению состава атмосферы Земли [Dvořák et al., 2014; Lyons et al., 2014; Schirrmeister et al., 2015]. Цианобактерии также участвовали в нескольких стадиях эндосимбиотических захватов со стороны предка

Archaeplastida ~1 млрд л. н., в конечном итоге превратившись в хлоропласты [Sibbald, Archibald, 2020].

Цианобактерии чрезвычайно разнообразны, их адаптивные стратегии наряду со способностью различных видов выживать в экстремальных условиях позволяют им колонизировать широкий спектр местообитаний. Представители группы встречаются в морских, содовых и пресноводных водоемах, в почве, снеге, криоконитах, на скалах и в составе биологических почвенных корочек, а также в экстремальных стрессовых условиях, таких как вулканический пепел, засоленные почвы и антропогенно нарушенные территории [Gaysina et al., 2019]. Кроме того, они образуют симбиотические ассоциации с большим числом партнеров [Whitton, Potts, 2002; Jung et al., 2021].

Экологические стратегии цианобактерий имеют важные эволюционные и физиологические предпосылки, связанные с устойчивостью популяций к текущим воздействиям изменений окружающей среды.

Несмотря на неоспоримую значимость цианобактерий, знания об их разнообразии, распространении в природных зонах высоких широт все еще в значительной степени фрагментарны [Davydov, Patova, 2018], а их таксономия в настоящий момент подвергается значительному пересмотру [Strunecský et al., 2023].

Классификация цианобактерий с выделением разных экологических групп основывается на функциях видов и адаптации к различным экологическим условиям. Адаптация к факторам окружающей среды, таким как температура, влажность, освещенность, pH, соленость, концентрация минеральных веществ, обуславливает эволюционную дивергенцию и приводит к формированию специфических эконих у каждого вида. На основе разницы видового состава в биотопах цианобактерии можно разделить на экологические группы, такие как морские или пресноводные, планктонные или бентосные, эутермические или стенотермические и т. д.

Экологическая классификация цианобактерий имеет важное значение для понимания их роли в биологических и экологических процессах, а также для разработки стратегий сохранения и прогноза трансформации экосистем.

Приуроченность отдельных групп видов к типам местообитаний (биотопам), а отдель-

ных видов – к микроместообитаниям, наблюдаемая при анализе результатов изучения локальных флор архипелага Шпицберген, Мурманской области и других территорий Арктики, соответствует концепции реализованной экологической ниши, которая для каждого вида определяется режимами освещенности, температуры, влажности, типом подстилающих пород, их физическими и химическими свойствами, обуславливающими доступность микроэлементов.

Генеральным фактором, определяющим развитие цианопрокариот, следует считать обводненность. В наземных полярных экосистемах для многих растений требования к режиму увлажнения являются более значимыми, чем минеральное питание или сумма эффективных температур [Svoboda, Henry, 1987; Kennedy, 1993; Bliss et al., 1994]. Это утверждение также может быть применено к альгофлоре [Elster, 2002]. Распределение водорослей, их численность и видовое разнообразие варьируют в зависимости от характеристик среды обитания (микросреды). В местах с устойчивым запасом влаги и питательных веществ обилие и видовое разнообразие цианопрокариот относительно высокие. Однако по мере ухудшения природных условий, в основном изменений, связанных с дегидратацией, численность и разнообразие видов снижаются.

В настоящей работе на основе собственного опыта и с учетом классификации местообитаний Европейской информационной системы природы (European Nature Information System, EUNIS) (<http://eunis.eea.europa.eu>) выполнен анализ видового состава цианопрокариот различных местообитаний Шпицбергена (табл. 1).

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Сбор цианопрокариот на Шпицбергене проводился в летние периоды с 2004 по 2016 г. (за исключением 2015 г.) традиционным маршрутно-рекогносцировочным методом (однодневные радиальные пешие маршруты) по оригинальной методике исследования микроместообитаний [Мелехин, Давыдов, 2009, 2007].

Идентификация видов проводилась на основе анатомо-морфологических признаков с использованием светового микроскопа AxioScope A1 (Zeiss), который оборудован системой диф-

Типы местообитаний цианопрокариот архипелага Шпицберген

Водные	Наземные	
Континентальные водные бассейны	Субаэрофитные	Аэрофитные
1. Водоемы: а) планктон б) бентос в) тихопланктон	1. Приморские: а) приморские дюны и песчаные побережья б) приморские галечниковые пляжи в) скалы, скальные карнизы и берега	1. Тундра
2. Водотоки: а) термальные источники б) постоянные быстрые турбулентные ручьи и водопады в) постоянные медленные ручьи г) реки	2. Лужи, эфемерные водоемы	2. Луговины
	3. Литоральная зона континентальных водных бассейнов: а) галечниковые и песчаные берега пресноводных озер б) галечниковые и песчаные берега ручьев в) галечниковые и песчаные берега рек	3. Эвтрофные местообитания под птичьими базарами
	4. Минеротрофные болота	4. Наземные лишённые растительности местообитания: а) биологические почвенные корки б) небольшие пещерки в) осыпи г) скалы, каменные блоки и обнажения д) валуны и останцы на плакоре
	5. Насыщенные водой грунты в условиях вечной мерзлоты – просачивания (seepages)	5. Гляциальные местообитания: а) каменистый моренный материал, криоконит б) мерзлотные формы рельефа

ференциального интерференционного контраста (ДИК). Для фотодокументации использовалась система видеофиксации изображений ProgRes Speed XT core 3 (Jenoptic), для идентификации – современные определители [Komárek, Anagnostidis, 2008a, 2008b; Komárek, 2013].

Всего было собрано и идентифицировано 753 образца из 290 местонахождений. Подробная характеристика локальных условий приведена нами ранее [Davydov, 2021]. Кроме того, в исследование включен весь массив данных, содержащихся в литературных источниках. Всего из литературы известно 235 указаний из 157 местонахождений. Информация о всех

местонахождениях собственных сборов и литературные указания вносились в специально разработанный раздел (<https://isling.org/cyano>) системы “L.” [Мелехин и др., 2013; Melekhin et al., 2019].

Значения pH в полутвердых субстратах определялась pH-метром Testo 205, а в жидких средах – pH-метром/кондуктометром Hanna Combo HI 98130 (Hanna instruments).

Расчеты коэффициентов флористического сходства и построение дендрограмм выполнены с помощью программного модуля GRAPHS [Новаковский, 2004] и новой модификации EkelToR [Новаковский, 2016]. Использовался коэффициент сходства Сьеренсена.

Для выявления связей видового состава флор с параметрами среды применялся метод главных компонент (principal component analysis, PCA), расчеты проводились через матрицу парных корреляций, ординация строилась по двум осям. Метод реализован с использованием пакета ExelToR [Новаковский, 2016].

РЕЗУЛЬТАТЫ

На основе идентификации 753 образцов цианопрокариот и описаний их местообитаний составлена таблица видового богатства с указанием числа находок цианопрокариот в различных экотопах Шпицбергена (табл. 2). Среди

пресноводных типов местообитаний выделены только континентальные водные объекты, к которым отнесены все водные бассейны, за исключением снежников и ледников. Водные бассейны разделены на лентические (водоемы) и лотические (водотоки). Среди стоячих водных бассейнов Шпицбергена выделены две группы: это постоянные олиготрофные водоемы и постоянные озера, большую часть лета покрытые льдом. Оба типа широко распространены на архипелаге, преобладают озера небольшого размера. Среди крупных озер Шпицбергена исследованы Линне, Стемме и Конгресс [Давыдов и др., 2013], характеризующиеся низким богатством цианопрокариот. В планктонных сообществах озер при

Т а б л и ц а 2

Видовое богатство и число находок цианопрокариот в различных экотопах архипелага Шпицберген

Местообитание	Число видов	Общее число находок
Планктонные сообщества озер	27	82
Бентосные сообщества	32	57
Тихопланктонные сообщества	13	14
Термальные водотоки	7	17
Постоянные быстрые турбулентные ручьи и водопады	42	84
Постоянные медленные ручьи	105	362
Реки	7	7
Приморские дюны и песчаные побережья	29	84
Приморские галечниковые пляжи	3	4
Скалы, скальные карнизы и берега	7	11
Лужи, эфемерные водоемы	95	211
Галечниковые и песчаные берега пресноводных озер	59	155
Галечниковые и песчаные берега ручьев	47	114
Галечниковые и песчаные берега рек	7	9
Минеротрофные болота	24	31
Насыщенные водой грунты в условиях вечной мерзлоты – просачивания	98	295
Тундра	66	134
Луговины	6	8
Эвтрофные сообщества под птичьими базарами	19	53
Биологические почвенные корки	111	319
Небольшие пещерки	9	10
Осыпи	5	5
Скалы, каменные блоки и обнажения	105	645
Валуны и останцы на плакоре	9	10
Каменистый моренный материал, криоконит	16	16
Мерзлотные формы рельефа	26	39

относительно хорошей изученности (82 указания) выявлено только 27 видов (см. табл. 2). Бентосные обрастания также характеризуются низким разнообразием видов (32), набор которых не специфичен, здесь встречаются наиболее пластичные виды.

Водорослевые обрастания, сформированные на дне водоемов, но переходящие в планктон (тихопланктон), насчитывает 17 видов, каждый из которых отмечен единично.

В группе водотоков выделены быстрые турбулентные ручьи, медленные ручьи, термальные источники и реки.

Термальные источники обследованы только в одном районе – на горе Сверре побережья залива Бокк-фиорд. Здесь обнаружено семь видов, два из них являются специфическими: *Chamaesiphon confervicola* A. Braun и *Leptolyngbya laminosa* (Gom.) Anagn. et Komárek.

Постоянные быстрые турбулентные водотоки представляют собой ледниковые стоки с высокой скоростью течения, мутной водой и низкой температурой. Цианобактерии представлены эпилитами, которые формируют слизистые обрастания на поверхности крупных валунов. Здесь постоянно можно встретить *Microcoleus autumnalis* (Trev. ex Gom.) Strunecky et al., *Chamaesiphon polonicus* (Rost.) Hansg., *Trichocoleus delicatulus* (W. West et G. S. West) Anagn., *Schizothrix facilis* (Skuja) Anagn., реже – *Phormidium uncinatum* Gom. ex Gom.

Всего в группе отмечено 42 вида цианопрокариот, 27 из них обнаружены и в медленных ручьях, но при этом частота находок этих видов в более спокойных и теплых водотоках гораздо выше. Восемь видов обнаружено только в данном типе местообитаний.

Медленные ручьи характеризуются небольшими скоростями течения, низкой глубиной и высокой прозрачностью. Они лучше прогреваются и более богаты цианопрокариотами, здесь обитают 105 видов. Общее число находок также велико – это вторая группа после скал, насчитывающая 13 % от всех указаний.

“Пионером” заселения в верхних течениях медленных ручьев (обычно они начинаются от снежников) является *Phormidium uncinatum*. Ниже по течению к нему присоединяются *Leptolyngbya aeruginea* (Kütz. ex Hansg.) Komárek, *L. compacta* (Hansg. ex Hansg.) Komárek, *L. valderiana* (Gom.) Anagn. et Komárek. Мелкие гальки на дне ручьев –

характерное местообитание для *Dichothrix gypsumphila* (Kütz.) Born. et Flah.

Реки на Шпицбергене обычно многорусловые, меандрирующие, небольшой глубины. Питание рек ледниковое, и сток с ледников в верховьях рек формирует бурные потоки мутной холодной воды, что неблагоприятно сказывается на видовом богатстве цианопрокариот. Всего в реках зафиксировано семь видов, каждый из которых был собран единично.

В группе наземных местообитаний выделены субаэрофитная и аэрофитная подгруппы. По частоте встречаемости субаэрофитные местообитания – самые распространенные в высоких широтах, а видовое богатство цианопрокариот в них самое высокое.

Приморские местообитания расположены непосредственно на побережье, выше приливного уровня. Они разделены на три подгруппы: приморские дюны и песчаные побережья, галечниковые пляжи и скалы, и скальные карнизы. Для группы приморских местообитаний всего отмечено 32 вида цианопрокариот.

Приморские дюны и песчаные побережья характеризуются высокой частотой встречаемости цианопрокариот (всего здесь отмечено 84 находки, содержащие 28 видов). Приморские галечниковые пляжи в условиях Шпицбергена почти лишены цианопрокариот. В таких местообитаниях найдены *Aphanocapsa grevillei* (Berkeley) Rabenh., *A. muscicola* (Menegh.) Wille, *Calothrix parietina* Thur. ex Born. et Flah. Скалы, скальные карнизы и берега из твердых пород распространены преимущественно на Северо-Восточной Земле. Из цианопрокариот в них обнаружено лишь семь видов с небольшим общим числом находок – 11.

Отдельно от типичных водоемов выделена флора мелких эфемерных водоемов и луж, характеризующихся переменным увлажнением. Такие водоемы образуются зачастую на сформированной растительности и имеют комплексный состав флоры цианопрокариот. Обрастания цианопрокариот луж могут быть в виде как цианобактериальных матов, в таком случае доминирующие виды будут аналогичны литорали озер, так и отдельных колоний на гальках или на почве, в основном это виды просачиваний, влажных тундр или болот. В лужах отмечено 95 видов (7,6 % от всех указаний).

Литоральная зона континентальных водных бассейнов разделена на типы, отражающие их проточность.

Галечниковая литораль и песчаные берега пресноводных озер не так обильны видами, здесь встречается 59 таксонов цианопрокариот (5,6 % всех находок). Мелкие озера на равнинных террасах постепенно пересыхают, на их берегах формируются цианобактериальные маты. Наиболее распространенным видом в таких сообществах является *Phormidium uncinatum*, который располагается в верхнем слое матов, а также *Leptolyngbya* cf. *gracillima* (Rabenh. ex Gom.) Anagn. et Komárek и *Pseudanabaena* cf. *minima* (G. S. An) Anagn., образующие нижний слой. Площади таких обрастаний обычно занимают несколько квадратных метров.

Побережья ручьев содержат 47 видов цианопрокариот. Флора этого биотопа имеет переходный характер – здесь встречаются как виды, характерные для тундр, так и донные обитатели ручьев.

Речные берега зарастают цианопрокариотами только при наличии голых аллювиальных наносов, здесь встречено всего семь видов.

Миеротрофные болота представляют собой заболоченные участки тундр. Они формируются в долинах крупных рек на ложах отступивших ледников. В таких местообитаниях встречено 24 вида цианопрокариот, наиболее часто – *Microcoleus favosus*. Цианопрокариоты в миеротрофных болотах произрастают как в мочажинах, формируя обрастания на дне, так и на мохообразных как эпифиты.

Постоянное таяние снега в летний период сопровождается обильным стоком. В условиях мерзлоты просачивающаяся сквозь почвенный слой вода встречает подпор и зачастую выходит обратно на поверхность, что приводит к переувлажнению верхних почвенных горизонтов. Такие насыщенные водой грунты в условиях вечной мерзлоты выделены в отдельный тип местообитаний – просачивания (seepages). В этом типе отмечено 98 видов (10,6 % от всех находок). Самыми частыми видами здесь являются *Nostoc commune* Vauch. ex Born. et Flah., *Leptolyngbya gracillima*, *Microcoleus vaginatus* Gom. ex Gom., *Dichothrix gypsophila*.

Подгруппа аэрофитных местообитаний характеризуется более динамичными условиями

внешней среды, чем водные и субаэрофитные. Здесь выше колебания факторов, в том числе могут наблюдаться дефицит влаги, колебания влажности воздуха, а также избыточная инсоляция, что характерно для условий Арктики.

В типе тундровых местообитаний выявлено 66 видов цианопрокариот (4,8 % всех находок). Вероятно, самым распространенным и характерным для любых типов тундровых местообитаний, но особенно для влажных тундр, является *Nostoc commune* (35 находок). В условиях влажной моховой тундры он может образовывать огромные по площади разрастания, которые измеряются десятками квадратных метров. Слоевидные ностоки покрывают поверхности мхов, внедряются внутрь моховых дернин, свободно плавают в толще воды в западинках.

Сообщества с доминированием злаков (луговины) не подходят для большинства видов цианопрокариот в силу низкой обводненности, в них найдено только шесть видов.

Эвтрофные местообитания под птичьими базарами характеризуются почвой, обогащенной азотистыми соединениями. Цианопрокариоты в таких условиях немногочисленны (20 видов). Самым частым видом здесь является *Microcoleus autumnalis*.

В тип наземных, лишенных растительности местообитаний, объединены участки, либо не пригодные для высших растений, либо находящиеся на ранних стадиях сукцессии.

Своеобразная группа местообитаний, которая формируется с участием многих видов из разных групп организмов, – биологические почвенные корочки (biocrust). Почвенные водоросли, образующие разрастания на поверхности грунтов, легко могут найти подходящее местообитание благодаря большой представленности оголенных участков. Здесь выявлено 111 видов, которые составляют 11,5 % от числа всех находок. Высоко число специфических видов – 26, которые встречены только в данном местообитании.

Локальные затененные участки (небольшие пещерки), образованные расположением скальных плит, могут существенно отличаться по микроклимату и освещенности от аналогичных скальных стен. Освещенность здесь может быть почти равной нулю большую часть суток. В таких местообитаниях обнару-

живается лишь девять таксонов цианопрокариот, большинство из которых, по-видимому, специфично и требует специального систематического изучения.

Подвижные осыпавшиеся склоны, состоящие из валунов и дресвы, не подходят для произрастания цианопрокариот. На крупноглыбистых осыпях цианопрокариоты также представлены слабо, очевидно, в силу сухости данного местообитания. Здесь выявлено только пять видов.

Одним из самых типичных для цианопрокариот местообитаний являются скальные выходы. На архипелаге Шпицберген представлены различные горные породы: граниты, гнейсы, кварциты, песчаники, базальты, углистые сланцы и др. Большое разнообразие пород и отсутствие конкуренции со стороны высших растений, а в перманентно-влажных участках и со стороны лишайников, благоприятно влияют на видовое богатство скальных цианопрокариот. Наибольшее обилие отмечается на влажных скалах, по которым идет сток от расположенных выше снежников. При наличии твердых пород такой сток будет обилен на протяжении многих метров по высоте склона. Если породы рыхлые, то они легко дренируются, и такие скалы обычно сухие большую часть лета, а следовательно, не заселены цианопрокариотами.

По количеству находок – это наиболее богатый экотоп (23,3 %), в котором зафиксировано обитание 105 видов.

Довольно специфичными являются местообитания на каменистых стенах валунов и останцев, расположенных отдельно на плакоре. Здесь обнаружено девять видов цианопрокариот.

В типе гляциальных местообитаний (снежники, ледники и ледниковые плато) водоросли развиваются при таянии снежных масс и образовании жидкой воды, но из группы цианопрокариот встречаются единичные виды.

Обследованные на ледниках обломки породы, каменистый моренный материал и криоконит, которые выдуваются на поверхность льда, также являются относительно подходящим типом местообитаний для цианопрокариот, всего в этой подгруппе обнаружено 16 видов, все с единичными находками.

Мерзлотные формы рельефа – различные проявления выпучиваний в связи с процесса-

ми оттайки и мерзлотной сортировки, приводящие к формированию оголенных грунтов, характеризуются средним числом видов цианопрокариот (26).

ОБСУЖДЕНИЕ

Сходство видового состава цианопрокариот различных местообитаний

Сходство видового состава цианопрокариот различных местообитаний невелико и не превышает 50 % (рис. 1).

Первую группу наиболее схожих между собой видов формируют флоры скальных стен и просачиваний (55 общих видов), к ним примыкает флора литорали озер и флора медленных ручьев. По всей видимости, широко пластичные виды (27 общих для всех четырех флор, например, *Aphanocapsa grevillei*, *A. rivularis* (Carm.) Rabenh., *Calothrix parietina*, *Chamaesiphon polonicus*, *Chroococcus cohaerens* (Bréb.) Näg., *C. turgidus* (Kütz.) Näg., *C. varius* A. Braun, *Dichothrix gypsophila*, *Gloeocapsa kuetzingiana* Näg., *G. violascea* (Corda) Rabenh., *Gloeotheca confluens* Näg., *Leptolyngbya gracillima*, *Nodosilinea bijugata* (Kongiss.) Perkerson et Kovacik, *Oscillatoria tenuis* C. Ag. ex Gom., *Petalonema incrustans* [Kütz.] Komárek, *Phormidium uncinatum*, *Pseudanabaena frigida* (Fritsch) Anagn., *Stigonema minutum* [C. Ag.] Hass. ex Born. et Flah., *S. ocellatum* [Dillw.] Lyngb. ex Born. et Flah., *Tolypothrix tenuis* Kütz. ex Born. et Flah., *Trichocoleus delicatulus* (W. West et G. S. West) Anagn.) нуждаются в относительно постоянном увлажнении и наличии твердого субстрата.

Второй кластер формируют флоры субаэрофитных местообитаний: эфемерных водоемов, луж и влажной тундры, к которым примыкает флора побережий ручьев и флора быстрых ручьев. Типичными видами здесь являются *Aphanocapsa fonticola* Hansg., *A. muscicola*, *Aphanotheca microscopica* Näg., *Calothrix parietina*, *Dichothrix gypsophila*, *Gloeocapsa atrata* Kütz., *G. violascea*, *Leptolyngbya foveolarum* (Rabenh. ex Gom.) Anagn. et Komárek, *Oscillatoria tenuis*.

Третий кластер формируют флоры болот и песчаных морских побережий. К ним примыкают флоры мерзлотных медальонов и бентоса озер. Общими видами здесь являются *Aphanocapsa muscicola*, *Calothrix parietina*,

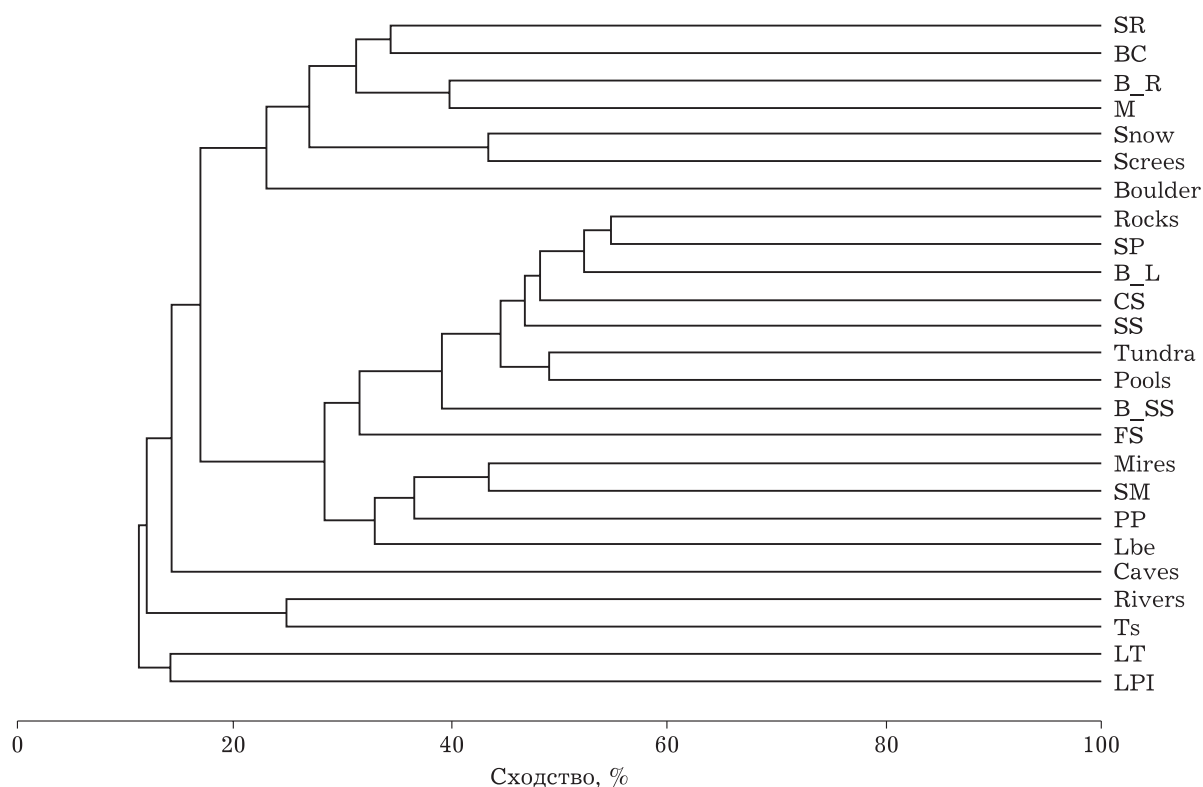


Рис. 1. Сходство флор различных местообитаний: B_L – берега озер, B_R – берега рек, B_SS – берега ручьев, BC – сообщества под птичьими базарами, Boulder – валуны на плакоре, Caves – небольшие пещерки, CS – корочки на почве, FS – быстрые ручьи, Lbe – озеро, бентос, LPI – озеро, планктон, LT – озеро, тихопланктон, M – луговины, Mires – минеротрофные болота, Pools – лужи, эфемерные водоемы, PP – мерзлотные формы рельефа, Rivers – реки, Rocks – скалы, Screes – осыпи, SM – приморские песчаные побережья, Snow – каменистый моренный материал, SP – просачивания, SR – приморские скалы, SS – медленные ручьи, TS – термальные источники, Tundra – тундра

Microcoleus autumnalis, *Nostoc commune*, *Oscillatoria tenuis*, *Pseudanabaena frigida*.

Отдельный кластер составляют относительно ксероморфные местообитания: осыпи и обрастания на каменистых моренных отложениях. К нему примыкает флора отдельных валунов, лежащих на плакоре, и флоры берегов рек, а также луговин.

Возможно, более показательна картина, полученная при анализе по методу главных компонент (рис. 2). Можно предположить, что при “продвижении” по оси 1 наблюдается уменьшение увлажнения, в то время как по оси 2 располагается перманентность этого фактора, т. е. с “продвижением” по оси 2 от 0 к 30 наблюдается увеличение засушливых периодов.

Значительно обособлены скальные местообитания и сообщества наземных корочек. Различные виды субаэрофитных местообита-

ний – медленных ручьев, луж, просачиваний и влажной тундры, занимают центральное положение и близки друг относительно друга, остальные местообитания сгруппированы в единый кластер.

Экологические особенности отдельных видов во флоре цианопрокариот

Экологический анализ отдельных видов имеет ряд специфических проблем. Как указывалось ранее [Hoffmann, 1989], макро- и мезоклиматические характеристики и другие глобальные факторы, такие как температура, инсоляция, могут быть сильно трансформированы специфическими микроусловиями в конкретной микронизе. При этом оценить или измерить конкретные экологические параметры микроместообитаний очень трудно. Второй важный аспект проявляется при срав-

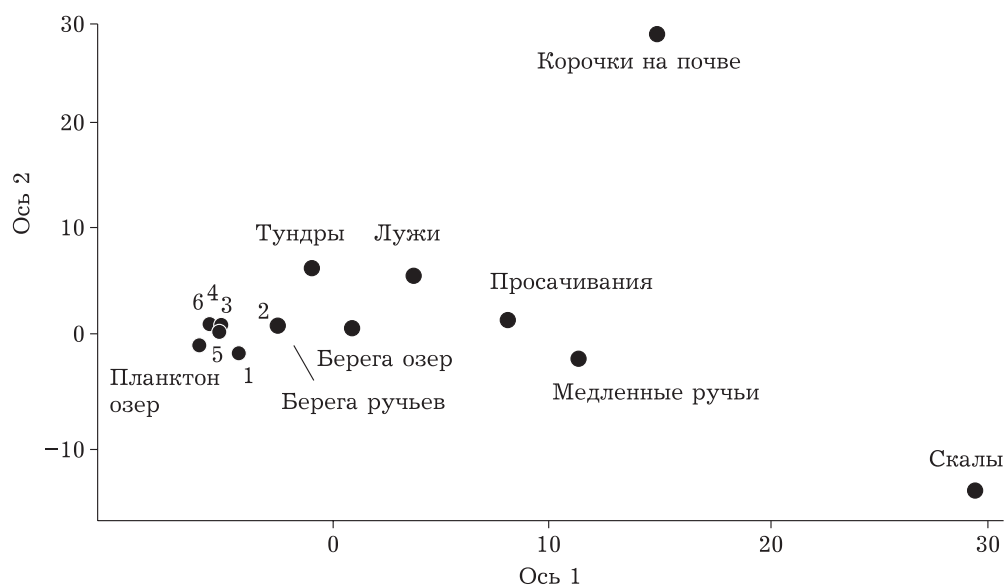


Рис. 2. Граф распределения местообитаний во флоре Шпицбергена по методу главных компонент: 1 – быстрые ручьи, 2 – приморские песчаные побережья, 3 – мерзлотные формы рельефа, 4 – бентос озер, 5 – минеротрофные болота, 6 – совокупность следующих местообитаний: тихопланктон, термальные источники, реки, приморские скалы, лужи, берега рек, луговины, эвтрофные сообщества под птичьими базарами, небольшие пещерки, осыпи, валуны на плакоре, каменистый моренный материал. Ось 1, вероятно, соответствует изменению по фактору увлажнения, Ось 2 отражает постоянство увлажнения

нении большого объема литературных указаний. Один и тот же вид зачастую приводится в большом числе совершенно несхожих местообитаний. Соответственно, либо этот вид следует считать эврибионтом, либо его микро-ниша должна быть описана более подробно и корректно, либо определение данного вида в ряде местонахождений неверно. В каждом конкретном случае для каждого вида необходим анализ факторов микросреды и в идеале – экспериментальная проверка его экологической пластичности.

Для цианопрокариот характерно низкое фенотипическое разнообразие в сочетании с высокой генетической вариабельностью [Dvořák et al., 2015], что приводит к существованию большого числа “криптических” с точки зрения морфологии видов. Низкая разрешающая способность анатомо-морфологических критериев, главенствовавших в таксономии, и низкий уровень морфологической изменчивости, а также, вероятно, быстрая конвергентная эволюция затрудняют идентификацию с использованием световой микроскопии.

В связи с этими проблемами складывается представление, что многие виды цианопрокариот являются эврибионтами – именно такие таксоны, с равномерным распределе-

нием числа находок по ряду несхожих местообитаний, следует в первую очередь относить к кандидатам на выявление “криптических” видов [Davydov et al., 2020].

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

Самым пластичным видом во флоре Шпицбергена является *Nostoc commune*, он встречается в 20 типах местообитаний. Экология *Nostoc commune* (рис. 3) действительно размыта, но очевидно, что вид в основном растет на скалах, почвенных корочках и во влажной тундре. На основании проведенных измерений 117 образцов данного вида можно сделать вывод, что он преимущественно обитает в условиях 100%-й освещенности (от 12600 до 44000 лк) и высокой pH (от 6,01 до 9,2), но может расти как в крайне затененных условиях (небольшие пещерки с освещенностью ниже чувствительности прибора),

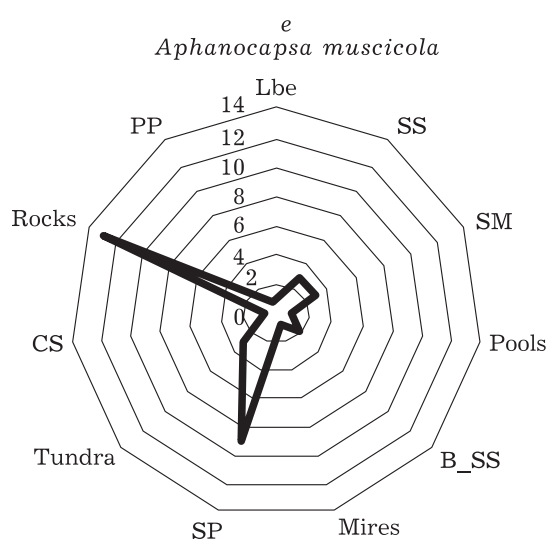
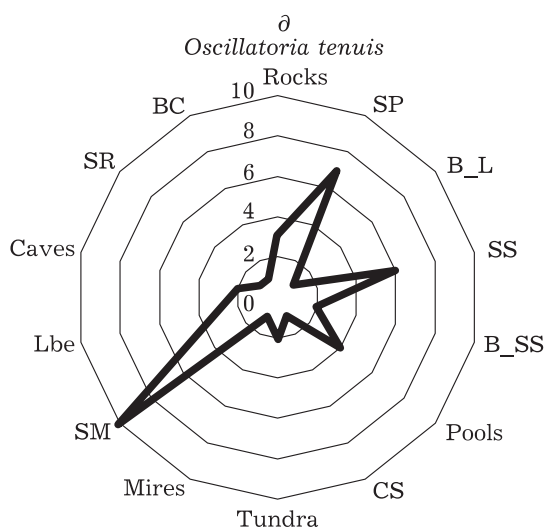
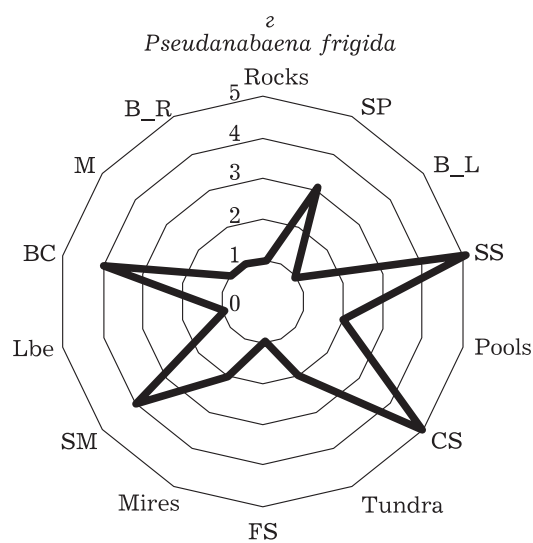
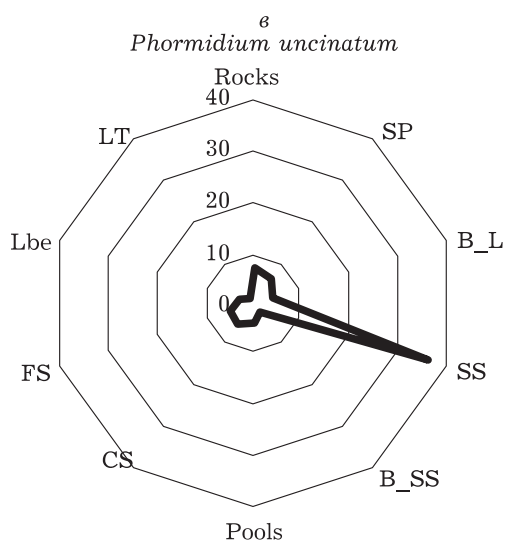
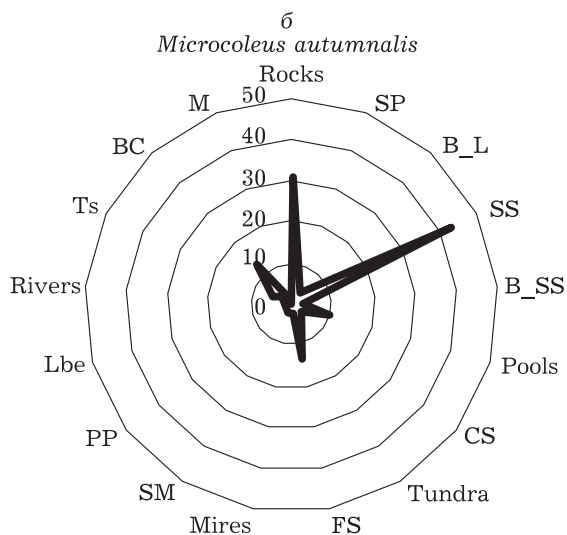
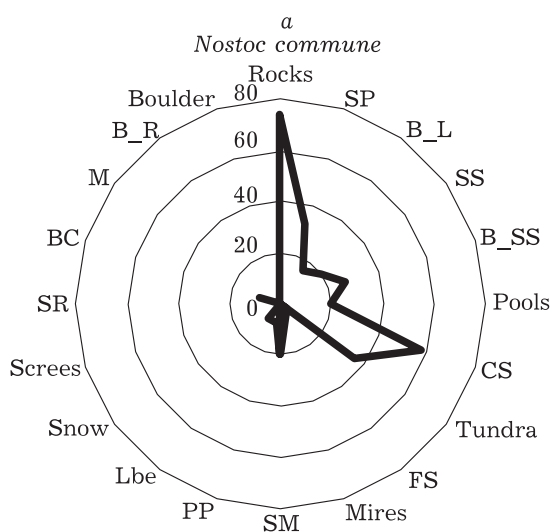
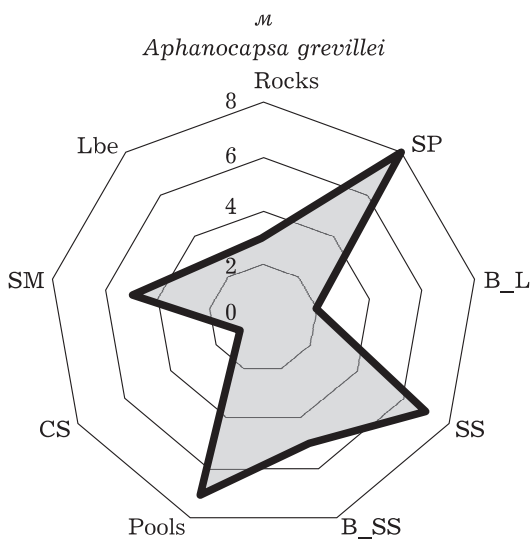
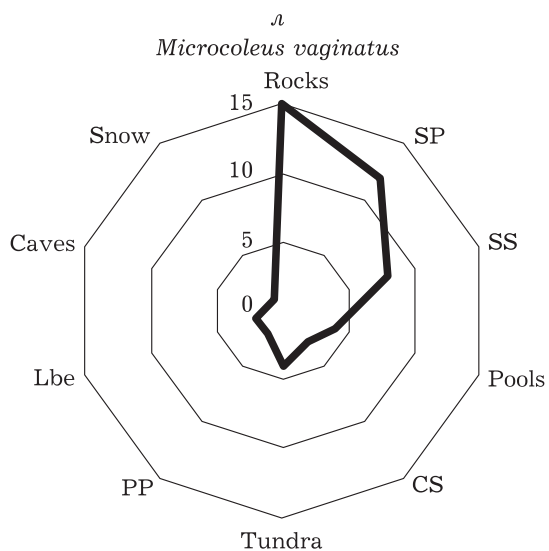
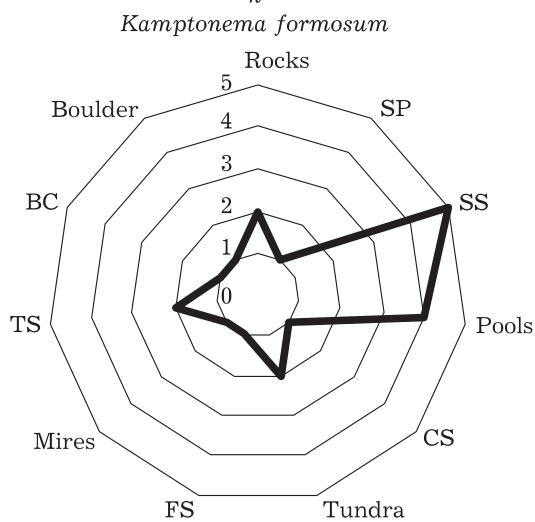
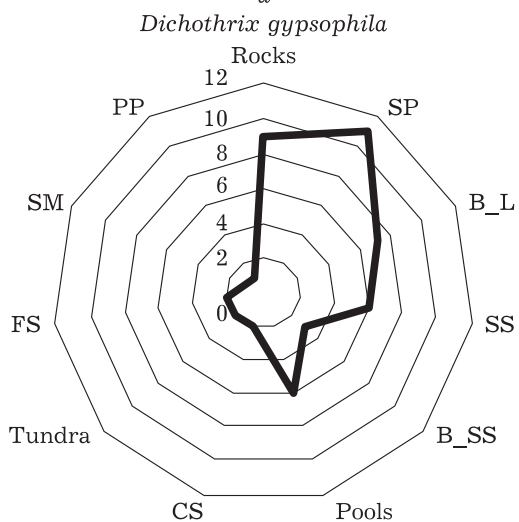
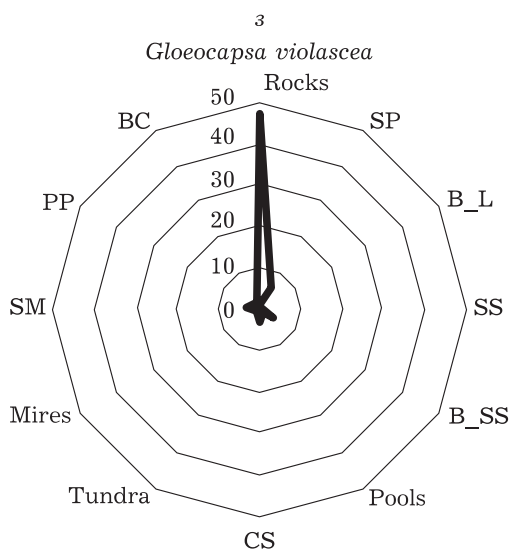
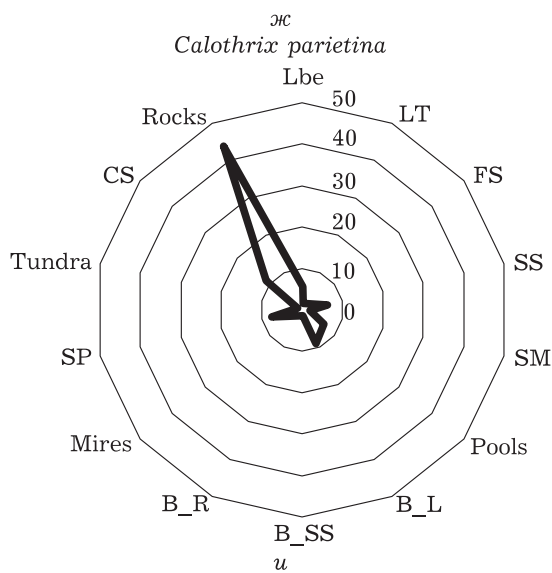


Рис. 3. Распределение находок *Nostoc commune* (а), *Microcoleus autumnalis* (б), *Phormidium uncinatum* (в), *Pseudanabaena frigida* (г), *Oscillatoria tenuis* (д), *Aphanocapsa muscicola* (е), *Calothrix parietina* (ж), *Gloeocapsa violascea* (з), *Dichothrix gypsophila* (и), *Kamptomena formosum* (к), *Microcoleus vaginatus* (л), *Aphanocapsa grevillei* (м): B_L – берега озер, B_R – берега рек, B_SS – берега ручьев, BC – сообщества



под птичьими базарами, Boulder – валуны на плакоре, CS – корочки на почве, FS – быстрые ручьи, Lbe – озеро, бентос, М – лугвины, Mires – минеротрофные болота, Pools – лужи, эфемерные водоемы, PP – мерзлотные формы рельефа, Rocks – скалы, Scree – осыпи, SM – приморские песчаные побережья, Snow – каменистый моренный материал, SP – просачивания, SR – приморские скалы, SS – медленные ручьи, Tundra – тундра

так и в слабо освещенных местообитаниях (>5 %).

Также широкой экологией обладает *Microcoleus autumnalis* (см. рис. 3), который выявлен в 17 типах местообитаний. Он преимущественно занимает медленные ручьи, но может образовывать пленочки и на влажных скалах. Вид предпочитает места с высокой (80–100 %) освещенностью и pH 6,55–8,62. Также способен переносит низкие (2–8 %) значения от полной освещенности (выявлено у 5 % образцов).

Еще в большей степени приурочен к медленным ручьям *Phormidium uncinatum* (обнаружен в 11 типах местообитаний) (см. рис. 3). Вид обнаруживается при pH от 6,54 до 8,4 и при освещенности от 10 до 100 %.

Вид с неясным статусом *Leptolyngbya* cf. *gracillima* выявлен в 15 типах местообитаний, но от анализа его распространения в данный момент следует воздержаться, так как, вероятно, формы с данной морфологией могут оказаться “криптическими” видами при изучении их молекулярно-генетическими методами.

По 14 типов местообитаний занимают *Calothrix parietina*, *Oscillatoria tenuis*, *Pseudanabaena frigida*. *Oscillatoria tenuis* (см. рис. 3) встречается на берегах ручьев, озер или в лужах, а также активно заселяет приморские марши. По частоте встречаемости можно сделать предположения, что *Aphanocapsa muscicola* (см. рис. 3) (занимает 11 местообитаний), *Calothrix parietina* (см. рис. 3) и *Gloeocapsa violascea* (12 типов местообитаний) (см. рис. 3) – преимущественно скальные виды, способные произрастать и на просачиваниях.

Ряд видов (*Dichothrix gypsophila*, *Kamptonema formosum* (Bory ex Gom.) Strunecký et al., *Chroococcus pallidus* (Näg.) Næg., *Gloeocapsa kuetzingiana*, *Microcoleus vaginatus*) встречаются на 10–11 местообитаниях. *Dichothrix gypsophila* (см. рис. 3) приурочен к просачиваниям, скалам, медленным ручьям и берегам озер, т. е. преимущественно к местообитаниям, где есть каменистый субстрат и достаточное увлажнение. *Kamptonema formosum* (см. рис. 3) в большей степени приурочен к медленным ручьям и лужам, *Microcoleus vaginatus* Gom. ex Gom. (см. рис. 3) – к скалам и просачиваниям.

По девять местообитаний занимают *Aphanocapsa grevillei* (см. рис. 3), *Chroococcus turgidus*, *Leptolyngbya foveolarum*, *Nostoc punctiforme* (Kütz. ex Hariot) Hariot, *Tolypothrix tenuis*.

Ряд видов демонстрирует довольно узкую экологическую нишу и преобладает только в одном типе местообитаний. Исключительно в сообществах почвенных корочек выявлены¹: *Aphanocapsa fusco-lutea* Hansg., *Dichothrix fusca* F. E. Fritsch, *Jaaginema geminatum* (Menegh. ex Gom.) Anagn. et Komárek, *Nostoc minutum* Desmaz. ex Born. et Flah., *Schizothrix lardacea* Gom., *Scytonema tolypothrichoides* Kütz. и др. Только на скальных стенках найден ряд видов с низкой встречаемостью, трижды обнаружен лишь *Dichothrix orsiniana* (Kütz.) Born. et Flah. Для просачиваний не выявлено видов, которые бы достоверно обитали только здесь.

Кластерный анализ видового состава цианопрокариот на основе качественных данных демонстрирует, что некоторые виды имеют сходное распределение по местообитаниям. Высокая совместная встречаемость выявлена у *Phormidium uncinatum* и *Chamaesiphon polonicus*, а также *Microcoleus vaginatus* и *Dichothrix gypsophila*. В одну группу объединены виды, которые обитают только на почвенных корочках. Наиболее часто здесь встречаются *Schizothrix lardacea* Gom., *Dichothrix fusca*, *Scytonema tolypothrichoides* Kütz., *Aphanocapsa fusco-lutea*, *Jaaginema geminatum*, *Nostoc minutum*.

Небольшая группа видов встречается с равной вероятностью в лужах и в переувлажненной тундре: *Cyanosarcina chroococcoides* (Geitl.) Kováčik, *Nostoc minutissimum* Kütz. ex Born. et Flah., *Woronichinia tenera* (Skuja) Komárek et Hindák, или в перечисленных местообитаниях и планктоне озер: *Leptolyngbya perelegans* (Lemm.) Anagn. et Komárek, *Gomphosphaeria aponina* Kütz., *G. natans* Komárek et Hindák.

Вместе объединены также виды, предпочитающие амфибиальные местообитания, встречающиеся на просачиваниях, в лужах, и, вероятно, способные переносить временное высушивание, так как они обитают еще и в корочках на почве: *Chroococcus prescottii* Drouet et Daily, *Eucapsis minor* (Skuja) Elenkin, *Gloeocapsa punctata* Næg., *Merismopedia sphagnicola* Joosten.

Близки друг другу по своим предпочтениям виды, обитающие в медленных ручьях

¹ Здесь и далее приводятся виды, встреченные в данном местообитании не менее трех раз.

ях и на просачиваниях: *Leptolyngbya valderiana*, *Phormidium kuetzingianum* (Näg. ex Gom.) Anagn. et Komárek, *Pseudanabaena minima*, *Rivularia biasolettiana* Menegh. ex Born. et Flah., *Siphononema polonicum* (Racib.) Geitl.

Большую группу видов формируют обитатели скал, больше нигде не произрастающие: *Coleodesmium wrangelii* ([C. Ag.] Born. et Flah.) Borzi ex Geitl., *Dichothrix orsiniana*, *Gloeocapsopsis pleurocapsoides* (Nováč.) Komárek et Anagn., *Nodosilinea epilithica* Perkinson et Casamatta, *Pleurocapsa fusca* Godward.

Ряд видов обнаруживается преимущественно в планктоне озер: *Aphanocapsa incerta* Skuja, *Dolichospermum planctonicum* (Brunnth.) Wacklin et al., *Limnococcus limneticus* (Lemm.) Komárková et al., *Nostoc kihlmanii* Lemm.

С коэффициентом сходства более 90 % объединены в один кластер *Petalonema incrustans* и *Tolypothrix tenuis*, к ним примыкает *Stigonema minutum*. Анализ их местообитаний показывает, что преимущественно это скальные виды, которые могут произрастать на каменистых субстратах по берегам водоемов (характерно для *Tolypothrix tenuis* и *Stigonema minutum*) или по просачиваниям и берегам ручьев (рис. 4).

Также высокий коэффициент сходства имеют виды *Ammatoidea normanii* W. West et G. S. West и *Pseudanabaena minima*. Они встречаются преимущественно на скальных субстратах в медленных ручьях (рис. 5).

Отношение видов цианопрокариот к pH реакции среды

По отношению к pH реакции среды большинство видов цианопрокариот в условиях Шпицбергена демонстрирует приуроченность к нейтральным и щелочным условиям (табл. 3, рис. 6), небольшое число таксонов можно считать ацидофилами (*Chroococcus turicensis* (Näg.) Hansg., *Gloeocapsopsis magma* (Bréb.) Komárek et Anagn., *Stigonema minutum*, *Stigonema ocellatum*) или алкалифилами (*Aphanocapsa muscicola*, *Gloeocapsa kuetzingiana*, *Nostoc commune*, *Dichothrix gypsophila*, *Gloeotheca confluens*, *Tolypothrix distorta* Kütz. ex Born. et Flah., *Aphanocapsa fonticola*, *Chroococcus minutus* (Kütz.) Næg., *Chroococcus pallidus*, *Petalonema incrustans*, *Rivularia* cf. *beccariana* [De Not.] Born. et Flah.).

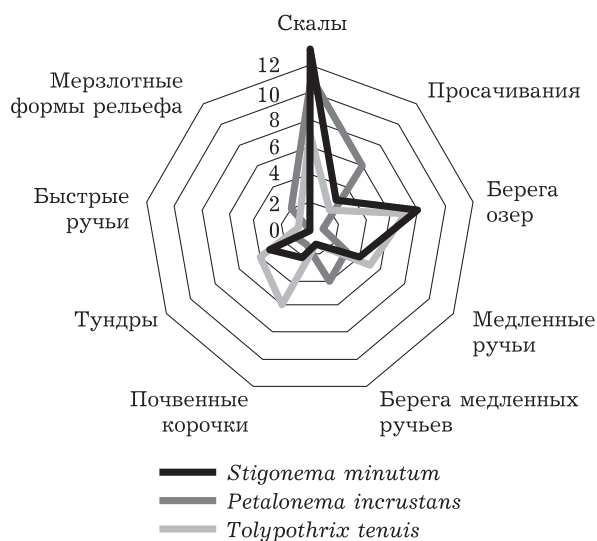


Рис. 4. Распределение по числу находок видов *Petalonema incrustans*, *Tolypothrix tenuis*, *Stigonema minutum* в различных местообитаниях

На основании наибольшей частоты встречаемости и приуроченности только к высоким значениям pH можно предположить, что виды *Dichothrix gypsophila*, *Tolypothrix distorta*, *Aphanocapsa fonticola*, *Chroococcus pallidus*, *Petalonema incrustans* являются индикаторами щелочных условий.

Анализ субстратной приуроченности

Анализ субстратной приуроченности цианопрокариот демонстрирует, что наиболь-

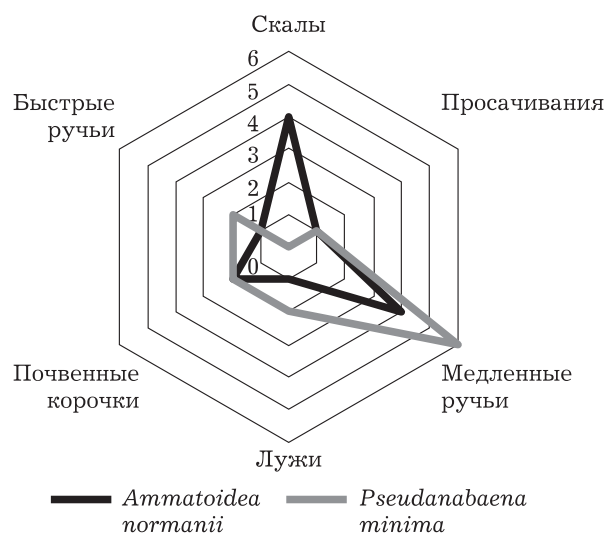


Рис. 5. Распределение по числу находок видов *Ammatoidea normanii*, *Pseudanabaena minima* в различных местообитаниях

Встречаемость видов цианопрокариот флоры архипелага Шпицберген в условиях различной реакции pH

Вид	pH					
	4–5	5,01–6	6,01–7	7,01–8	8,01–9	9,01–10
<i>Chroococcus turicensis</i>	+					
<i>Gloeocapsopsis magma</i>	+	+	+	+		
<i>Stigonema minutum</i>	+	+	+	+		
<i>Stigonema ocellatum</i>	+	+	+	+	+	
<i>Aphanocapsa grevillei</i>		+	+	+	+	
<i>Phormidiochaete nordstedtii</i> (Born. et Flah. ex De Toni) Komárek		+	+			
<i>Dichothrix orsiniana</i>			+			
<i>Gloeobacter violaceus</i>			+			
<i>Gloeotheca violacea</i> Rabenh.			+			
<i>Leptolyngbya compacta</i>			+			
<i>Schizothrix tinctoria</i> Gom. ex Gom.			+			
<i>Scytonema ocellatum</i> [Dillw.] Lyngb. ex Born. et Flah.			+			
<i>Snowella lacustris</i> (Chod.) Komárek et Hindák			+			
<i>Woronichinia elorantae</i> Komárek et Kom.-Legn.			+			
<i>Cyanotheca aeruginosa</i> (Näg.) Komárek			+	+		
<i>Ammatoidea normanii</i> W. West et G. S. West			+	+		
<i>Leptolyngbya gracillima</i>			+	+		
<i>Tolypothrix tenuis</i>			+	+		
<i>Chroococcus varius</i>			+	+	+	
<i>Gloeocapsa violascea</i>			+	+	+	
<i>Microcoleus autumnalis</i>			+	+	+	
<i>Phormidium uncinatum</i>			+	+	+	
<i>Trichocoleus delicatulus</i>			+	+	+	
<i>Aphanocapsa muscicola</i>			+	+	+	+
<i>Gloeocapsa kuetzingiana</i>			+	+	+	+
<i>Nostoc commune</i>			+	+	+	+
<i>Microcoleus vaginatus</i>				+	+	+
<i>Anabaena catenula</i>				+		
<i>Calothrix parietina</i>				+		
<i>Chroococcus spelaeus</i> Erceg.				+		
<i>Gloeocapsa ralfsii</i> (Harv.) Kütz.				+		
<i>Gloeocapsa sanguinea</i> (C. Ag.) Kütz.				+		
<i>Phormidium aerugineo-caeruleum</i> (Gom.) Anagn. et Komárek				+		
<i>Nostoc paludosum</i> Kütz. ex Born. et Flah.				+		
<i>Pseudanabaena minima</i>				+		
<i>Schizothrix simplicior</i>				+		
<i>Stigonema informe</i> Kütz. ex Born. Flah.				+		
<i>Chamaesiphon polonicus</i>				+	+	
<i>Gloeotheca palea</i> (Kütz.) Rabenh.				+	+	
<i>Oscillatoria tenuis</i>				+	+	
<i>Pseudanabaena frigida</i>				+	+	
<i>Aphanocapsa rivularis</i>					+	
<i>Anabaena inaequalis</i> (Kütz.) Born. et Flah.					+	
<i>Anagnostidinema acutissimum</i>					+	
<i>Chroococcus helveticus</i> Næg.					+	
<i>Chroococcus turgidus</i>					+	
<i>Gloeotrichia pisum</i> (C. Ag.) Thur. ex Born. et Flah.					+	
<i>Leptolyngbya valderiana</i>					+	
<i>Oscillatoria</i> cf. <i>limosa</i> C. Ag. ex Gom.					+	
<i>Phormidium kuetzingianum</i>					+	
<i>Schizothrix arenaria</i> Gom.					+	
<i>Woronichinia karelica</i> Komárek et Kom.-Legn.					+	
<i>Dichothrix gypsophila</i>					+	+
<i>Gloeotheca confluens</i>					+	+
<i>Tolypothrix distorta</i>					+	+
<i>Aphanocapsa fonticola</i>						+
<i>Chroococcus minutus</i>						+
<i>Chroococcus pallidus</i>						+
<i>Petalonema incrustans</i>						+
<i>Rivularia</i> cf. <i>beccariana</i>						+

шее число их видов встречено на почве (144, или 56,4 % от общего числа видов, имеющих указание на субстрат), каменистых субстратах (142, или 55,7 %) и мохообразных (113, или 44,3 %). Соответственно, эти три группы и формируют общий кластер (рис. 7) – для этих трех субстратов насчитывается 50 общих видов (19,5 %). К ним примыкают виды, произрастающие на мелкозем (73, или 28,6 %) и песке (65, или 25,4 %).

Построенный на основе коэффициентов сходства дендрит (рис. 8) показывает сходство видового состава ценофлор каменистых субстратов и почв, а также мелкозема. К последнему наиболее близка ценофлора песчаных субстратов.

Двадцать три таксона не проявляют большой специфичности в отношении субстрата и встречаются на всех широко распространенных типах (камни, почва, мелкозем, песок, мохообразные): *Aphanocapsa muscicola*, *Aphanocapsa* sp., *Aphanothece saxicola* Näg., *Calothrix parietina*, *Chroococcus turgidus*, *Dichothrix gypsophila*, *Gloeobacter violaceus* Rippka et al., *Gloeocapsa biformis* Erceg., *G. compacta* Kütz., *G. violascea*, *Gloeocapsopsis magma*, *Gloeotheca confluens*, *Leptolyngbya gracillima*, *Leptolyngbya* sp., *Microcoleus autumnalis*, *M. Cvaginatus*, *Nostoc commune*, *Nostoc* sp., *Oscillatoria*

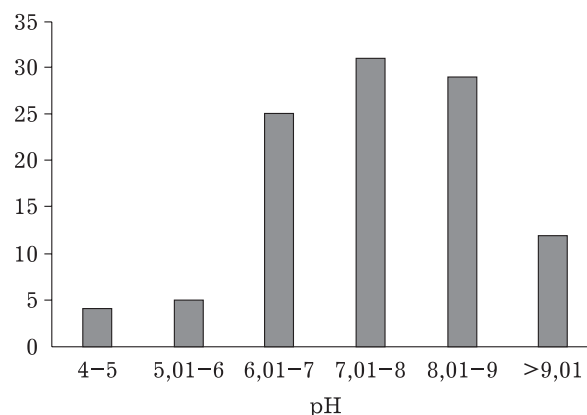


Рис. 6. Распределение числа видов цианопрокариот по встречаемости в условиях различной реакции среды

tenuis, *Phormidium uncinatum*, *Pseudanabaena frigida*, *P. minima*, *Tolypothrix tenuis*.

Специфическими для каменистых субстратов являются виды: *Anagnostidinema acutissimum* (Kuff.) Strunecký et al., *Coelosphaerium kuetzingianum* Näg., *Coleodesmium wrangelii*, *Cyanobacterium synechococcoides* Komárek, *Cyanogranis ferruginea* (Wawrik) Hindak, *Cyanosarcina chroococcoides*, *Geitlerinema acuminatum* Anagn., *Gloeocapsa novacekii* Komárek et Anagn., *Gloeocapsopsis cyanea* (Krieg.) Komárek et Anagn., *G. pleurocapsoides*, *Leptolyngbya compacta*, *Microchaete calothrichoides* Hansg., *Oscil-*

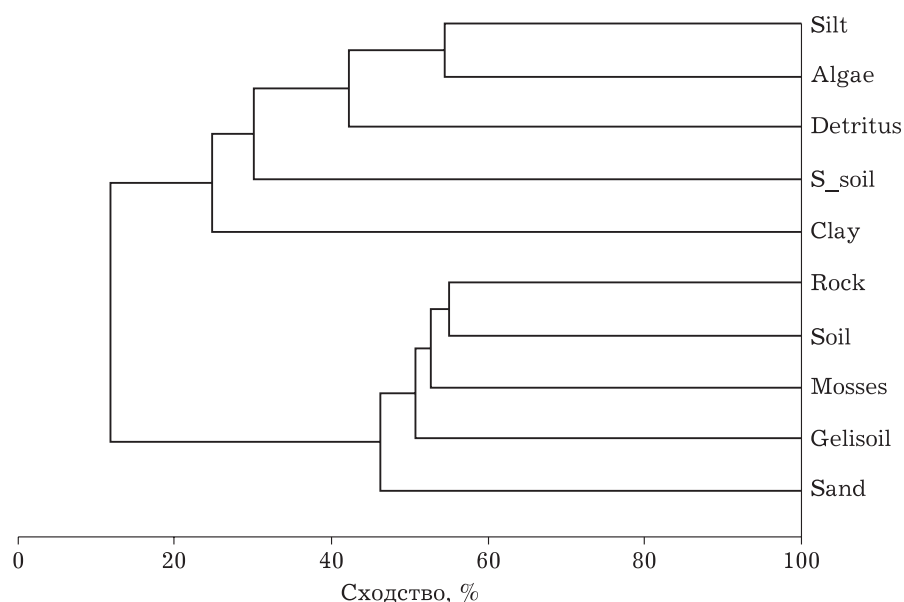


Рис. 7. Кластерный анализ сходства типов субстратов по видовому составу цианопрокариот флоры Шпицбергена: Algae – водоросли, Clay – глина, Detritus – детрит, Gelisoil – мелкозем, Mosses – мохообразные, Rock – каменистый субстрат, Sand – песок, Silt – ил, Soil – почва, S_soil – песчаная почва

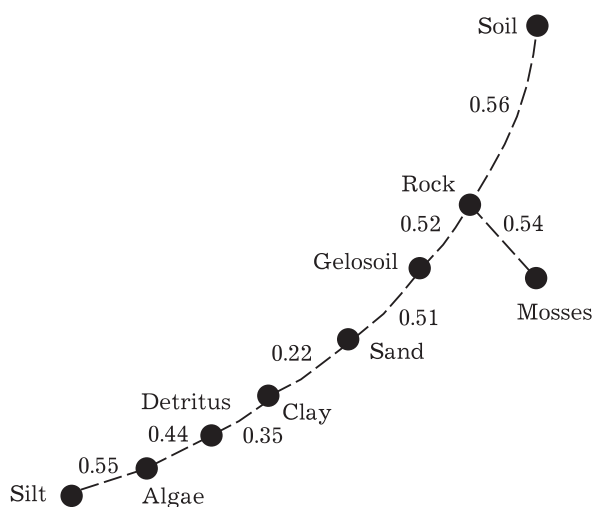


Рис. 8. Дендрит сходства видового состава цианопрокариот различных типов субстратов во флоре Шпицбергена: Algae – водоросли, Clay – глина, Detritus – детрит, Gelosoil – мелкозем, Mosses – мохообразные, Rock – каменистый субстрат, Sand – песок, Silt – ил, Soil – почва, S_soil – песчаная почва

latoria limosa C. Ag. ex Gom., *O. lutea* Ag. ex Gom., *Phormidium lividum* Näg., *Pleurocapsa fusca*, *Rivularia* cf. *beccariana*, *Rivularia* cf. *dura* Roth ex Born. et Flah., *Schizothrix simplicior* Skuja, *Schizothrix* cf. *septentrionalis* Gom., *Spirulina tenuior* (Legerh.) Kirchn., *Tolypothrix fasciculata* Gom., *T. limbata* Thur. ex Born. et Flah.

Только на мхах встречены *Anabaena catenula* (Kütz.) Born. et Flah., *Aphanocapsa delicatissima* W. West et G. S. West, *Calothrix fusca* Born. et Flah., *Gloeocapsopsis crepidinum* (Thur.) Geitl. ex Komárek, *Gloeotheca subtilis* Skuja, *Gomphosphaeria natans*, *Hydrococcus rivularis* Kütz., *Jaaginema gracile* (Bösch.) Anagn. et Komárek, *J. kuetszingianum* (Näg. ex Gom.) Anagn. et Komárek, *Johanseninema constrictum* (Szafer) Hasler et al., *Komvophoron groenlandicum* Anagn. et Komárek, *K. minutum* (Skuja) Anagn. et Komárek, *Leptolyngbya* cf. *fallax* (Hansg. ex Forti) Komárek, *L. margaretheana* (G. Schmid) Anagn. et Komárek, *L. subtruncata* (Voronich.) Anagn., *Microcoleus favosus* (Gom.) Strunecky et al., *Nostoc zetterstedtii* Aresch. ex Born. et Flah., *Oscillatoria sancta* Kütz. ex Gom., *Phormidium insigne* (Skuja) Anagn., *Planktolingbya limnetica* (Lemm.) Kom.-Legn. et G. Cronberg, *Rhabdoderma lineare* Schmidle et Laut., *Scytonema subtile* K. Möbius, *Synechocystis crassa* Voronich., *Synechocystis minuscula* Voronich.

Больше всего специфичных видов обнаружено на почве – 45 (*Gloeocapsa bituminosa* (Bory) Kütz., *G. decorticans* (A. Braun) P. G. Richter, *Gloeotheca incerta* Skuja, *Leptolyngbya boryana* (Gom.) Anagn. et Komárek, *L. nostocorum* (Born. ex Gom.) Anagn. et Komárek, *L. tenuis* (Gom.) Anagn. et Komárek, *Phormidium breve* (Kütz. ex Gom.) Anagn. et Komárek, *Phormidium ingricum* (Voronich.) Anagn. et Komárek, *Schizothrix delicatissima* W. West et G. S. West, *S. heufleri* Grun. ex Gom., *S. lardacea*, *Scytonema myochrous* C. Ag. ex Born. et Flah., *S. tolypothrichoides*, *Tolypothrix elenkinii* Hollerb. и др.).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Обобщая данные по экологическим особенностям цианопрокариот Шпицбергена, подчеркнем, что вариабельность местообитаний в арктических экосистемах можно представить в виде градиента увлажнения от типично водных через субаэрофитные до сухих наземных. Исходя из количества находок и видового богатства можно сделать вывод, что наиболее благоприятными для цианопрокариот в условиях Шпицбергена являются: 1) скальные сообщества в условиях достаточного увлажнения, 2) оголенные грунты, на которых формируются биологические почвенные корочки, 3) медленные, хорошо прогреваемые ручьи, а также 4) специфические переувлажненные местообитания – просачивания.

С продвижением на юг в большинстве этих местообитаний происходят значительные трансформации – в них возрастает пресс конкуренции со стороны высших растений, из-за которого снижается видовое богатство цианопрокариот и их обилие в большинстве вышеназванных экотопов. Высокое видовое разнообразие и заметная роль в сложении растительного покрова остаются за цианопрокариотами на скалах и частично в сообществах почвенных корочек.

Представления об эврибионтных свойствах большинства видов цианопрокариот несостоятельны. На примере анализа экологических особенностей видов, произрастающих на архипелаге, показано, что наибольшую пластичность проявляют *Nostoc commune*, *Microcoleus autumnalis*, *Calothrix parietina*, *Oscillatoria tenuis*, *Pseudanabaena frigida*. При этом все виды,

включая и вышеперечисленные, имеют очевидные экологические предпочтения. Анализ субстратной приуроченности цианопрокариот демонстрирует, что наибольшее число их видов встречено на почве, каменистых субстратах и мохообразных.

Финансирование

Исследование выполнено в рамках темы государственного задания Полярно-альпийского ботанического сада-института – обособленного подразделения Федерального исследовательского центра “Кольский научный центр” “Изучение криптогамной биоты, особенностей адаптации растений и процессов почвообразования в арктических экосистемах архипелага Шпицберген”.

Соблюдение этических стандартов

В данной работе отсутствуют исследования человека или животных.

Конфликт интересов

Автор данной работы заявляет, что у него нет конфликта интересов.

ЛИТЕРАТУРА

- Давыдов Д. А., Денисов Д. Б., Патова Е. Н. Водоросли и цианопрокариоты в разнотипных озерах восточной части архипелага Шпицберген. Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана // Материалы Всерос. конф. “Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана”. Сыктывкар, 2013. С. 197–200.
- Мелехин А. В., Давыдов Д. А. Использование системы баз данных в гербарии Полярно-альпийского ботанического сада-института // Формирование баз данных по биоразнообразию – опыт, проблемы, решения. Барнаул, 2009. С. 160–166.
- Мелехин А. В., Давыдов Д. А. “Микроместообитание” как базовое понятие в изучении экологии лишайников и цианопрокариот // Геосферно-биосферные взаимодействия, биоразнообразие и состояние биосистем в высоких широтах. Апатиты, 2007. С. 42–45.
- Мелехин А. В., Давыдов Д. А., Шалыгин С. С., Боровичев Е. А. Общедоступная информационная система по биоразнообразию цианопрокариот и лишайников CRIS (Cryptogamic Russian Information System) // Бюл. МОИП. Отд. биол. 2013. Т. 118. С. 51–56.
- Новаковский А. Б. Взаимодействие Excel и статистического пакета R для обработки данных в экологии // Вестн. Ин-та биологии Коми НЦ УрО РАН. 2016. С. 26–33.
- Новаковский А. Б. Возможности и принципы работы программного модуля “GRAFS.” Сыктывкар, 2004. 28 с.
- Bliss L. C., Henry G. H. R., Svoboda J. Patterns of plant distribution within two polar desert landscapes // Arct. Antarct. Alp. Res. 1994. Vol. 26. P. 46–55.
- Davydov D. Cyanobacterial diversity of Svalbard Archipelago // Polar Biol. 2021. Vol. 44. P. 1967–1978. <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02931-3>
- Davydov D., Patova E. The diversity of Cyanoprokaryota from freshwater and terrestrial habitats in the Eurasian Arctic and Hypoarctic // Hydrobiologia. 2018. Vol. 811. P. 119–137. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3400-3>
- Davydov D. A., Patova E. N., Shalygin S. S., Vilnet A. A., Novakovskaya I. V. The problem of Cyanobacteria cryptic speciation in the Arctic region // Theor. Appl. Ecol. 2020. P. 110–116. <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2020-1-110-116>
- Dvořák P., Casamatta D. A., Pouličková A., Hašler P., Ondřej V., Sanges R. *Synechococcus*: 3 billion years of global dominance // Mol. Ecol. 2014. Vol. 23. P. 5538–5551. <https://doi.org/10.1111/mec.12948>
- Dvořák P., Pouličková A., Hašler P., Belli M., Casamatta D. A., Papini A. Species concepts and speciation factors in cyanobacteria, with connection to the problems of diversity and classification // Biodivers. Conservat. 2015. Vol. 24. P. 739–757. <https://doi.org/10.1007/s10531-015-0888-6>
- Elster J. Ecological classification of terrestrial algal communities in polar environments // Ecol. Stud. 2002. Vol. 154. P. 303–326.
- Gaysina L. A., Saraf A., Singh P. Cyanobacteria in Diverse Habitats // Cyanobacteria. Elsevier. 2019. P. 1–28. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814667-5.00001-5>
- Hoffmann L. Algae of terrestrial habitats // Bot. Rev. 1989. Vol. 55. P. 77–105. <https://doi.org/10.1007/BF02858529>
- Jung P., Brust K., Schultz M., Büdel B., Donner A., Lakatos M. Opening the gap: rare lichens with rare cyanobionts – unexpected cyanobiont diversity in cyanobacterial lichens of the Order Lichinales // Front. Microbiol. 2021. Vol. 12. 728378. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2021.728378>
- Kennedy A. D. Water as a limiting factor in the Antarctic terrestrial environment: a biogeographical synthesis // Arct. Antarct. Alp. Res. 1993. Vol. 25. P. 308–315.
- Komárek J. Cyanoprokaryota 3. Teil: Heterocytous genera, Süßwasserflora von Mitteleuropa. Berlin, Heidelberg: Springer, 2013. <https://doi.org/10.1007/978-3-8274-2737-3>
- Komárek J., Anagnostidis K. Chroococcales, Unaltered repr. ed. Cyanoprokaryota / Komárek, Jiří. Heidelberg, Verl: Spektrum Akad., 2008a.
- Komárek J., Anagnostidis K. Oscillatoriales, Unaltered repr., 2. print. ed. Cyanoprokaryota / Komárek, Jiří. Heidelberg, Verl: Spektrum Akad., 2008b.
- Lyons T. W., Reinhard C. T., Planavsky N. J. The rise of oxygen in Earth's early ocean and atmosphere // Nature. 2014. Vol. 506. P. 307–315. <https://doi.org/10.1038/nature13068>
- Melekhin A. V., Davydov D. A., Borovichev E. A., Shalygin S. S., Konstantinova N. A. CRIS – service for input, storage and analysis of the biodiversity data of the cryptogams // Folia Cryptogam. Est. 2019. Vol. 56. P. 99–108. <https://doi.org/10.12697/fce.2019.56.10>
- Sánchez-Baracaldo P., Bianchini G., Wilson J. D., Knoll A. H. Cyanobacteria and biogeochemical cycles through Earth history // Trends Microbiol. 2022. Vol. 30. P. 143–157. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2021.05.008>
- Schirrmeister B. E., Gugger M., Donoghue P. C. J. Cyanobacteria and the Great Oxidation Event: evidence from genes and fossils // Palaeontology. 2015. Vol. 58. P. 769–785. <https://doi.org/10.1111/pala.12178>

- Sibbald S. J., Archibald J. M. Genomic insights into plastid evolution // *Genome Biol. Evol.* 2020. Vol. 12. P. 978–990. <https://doi.org/10.1093/gbe/evaa096>
- Strunecký O., Ivanova A. P., Mareš J. An updated classification of cyanobacterial orders and families based on phylogenomic and polyphasic analysis // *J. Phycol.* 2023. Vol. 59. P. 12–51. <https://doi.org/10.1111/jpy.13304>
- Svoboda J., Henry G. H. R. Succession in marginal arctic environments // *Arct. Antarct. Alp. Res.* 1987. Vol. 4. 373–384.
- Whitton B. A., Potts M. Introduction to the Cyanobacteria // *The Ecology of Cyanobacteria* / Eds.: B. A. Whitton, M. Potts. Dordrecht: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 1–11. https://doi.org/10.1007/0-306-46855-7_1

Ecological analysis of the cyanoprokaryotes of the Svalbard Archipelago

D. A. DAVYDOV

*Polar-Alpine Botanical Garden-Institute – Separate subdivision
of the Federal Research Center “Kola Science Center”
18A, Fersman’s str., Apatity, 184209, Russia
E-mail: d.davydov@ksc.ru*

An analysis of the ecological characteristics of cyanobacteria in Svalbard has been carried out. Two groups of habitats have been identified: aquatic and terrestrial. The main factor determining the development of cyanobacteria is considered to be the degree of water saturation. The variability of habitats can be represented as a gradient of moisture from typically aquatic to dry terrestrial habitats. Based on the number of findings and species richness, it can be concluded that the most favorable habitats for cyanobacteria in Svalbard are 1) rocky communities in conditions of sufficient moisture, 2) exposed soil surfaces on which biological soil crusts form, 3) slow, well-warmed streams, and 4) specific over-moistened habitats such as seepages. Using the example of the analysis of the ecological characteristics of species growing in the archipelago, it is shown that the concept of eurybiont properties of cyanobacteria is not tenable. The greatest plasticity is exhibited by *Nostoc commune* Vauch. ex Born. et Flah., *Microcoleus autumnalis* (Trev. ex Gom.) Strunecky et al., *Calothrix parietina* Thur. ex Born. et Flah., *Oscillatoria tenuis* C. Ag. ex Gom., *Pseudanabaena frigida* (Fritsch) Anagn. All of cyanobacterial species, including those mentioned above, have obvious ecological preferences. Analysis of the substrate specificity of cyanobacteria demonstrates that the greatest number of species are found in soil, rocky substrates, and moss-like environments.

Key words: cyanoprokaryotes, cyanobacteria, habitat classification, ecology, the Arctic, Svalbard.