

УДК 582.26

К ЭКОЛОГИИ *Nostoc commune* (Цианопрокарьюта) ИЗ ЮЖНОЙ СИБИРИ И МОНГОЛИИ

И. Н. Егорова¹, Г. С. Шамбуева¹, О. В. Шергина¹, Н. Шинен²¹ Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132² Монгольский государственный университет
210646, Монголия, Улан-Батор–14201, Малое кольцо–47, 46А/523E-mail: egorova@sifibr.irk.ru, galina93shambueva@mail.ru, sherolga80@mail.ru,
s_mandakh@yahoo.com

Впервые проанализированы и обобщены авторские и литературные данные о распространении *Nostoc commune* в наземных местообитаниях Южной Сибири и Монголии, размерах образуемой видом биомассы и содержанию в талломах азота – одного из важнейших элементов минерального питания. Установлено 84 местонахождения вида в исследуемом регионе. Большинство из них приурочено к степным, лесостепным, луговым растительным сообществам. На исследуемой территории *N. commune* нередко встречается в лесах, в горной тундре его находки единичны. Вид способен доминировать в растительном покрове ряда антропогенно нарушенных местообитаний. В результате оценки размеров образуемой *N. commune* биомассы в степных, луговых, лугово-лесных растительных сообществах региона получены данные, в целом сопоставимые с таковыми для степных и луговых растительных сообществ Кировской области, Башкирии, Казахстана. Максимальную биомассу (37 г/м²) *N. commune* образовывал на дерново-карбонатной мощной почве остепненного луга в Иркутской области. В талломах *N. commune* содержится от 2.7 до 5.1 % общего азота, что превышает содержание общего азота в зеленых мхах и опаде травянистых растений степных фитоценозов в 2–3 раза. *N. commune* из степных, лесостепных, луговых растительных сообществ Южной Сибири и Монголии содержит такое же количество азота, как и образцы вида из зональных тундр севера России.

Ключевые слова: цианопрокарьюты, *Nostoc commune*, распространение, биомасса, общий азот, юг Сибири, Монголия.

DOI: 10.15372/SJFS20190102

ВВЕДЕНИЕ

Южная Сибирь и Монголия охватывают удаленные от океанов, обширные пространства внутри азиатского субконтинента, имеющие общность геологического развития, динамики климатических условий в течение длительного времени, этноисторических процессов. Территория региона существенно приподнята над уровнем моря, значительную площадь ее занимают горы. Климат характеризуется как континентальный с варьированием от умеренно- до ультраконтинентального. Географическое положение, климат, сильно пересеченный рельеф с большими амплитудами высот обусловили высокое разнообразие и контрастность природ-

ных условий, формирование растительного покрова, в котором сложно сочетаются элементы широтной зональности и вертикальной поясности (Юнатов, 1950; Мурзаев, 1952; Структура и ресурсы..., 1977; Гвоздецкий, Михайлов, 1978; Лавренко, 1991 и др.).

В связи с возрастанием темпов антропогенной трансформации природных экосистем территории особое значение приобретают комплексные исследования, включающие изучение всех их ключевых компонентов. К их числу относятся цианопрокарьюты (синезеленые водоросли, цианобактерии), сочетающие способность к фиксации CO₂ и N₂ кислородные фототрофы, которые вносят большой вклад в глобальный бюджет азота и углерода (цит. по Stal, 2007). Известно,

что содержание азота в почвах повышается там, где имеются массовые разрастания водорослей с наибольшим количеством азотфиксирующих представителей этого рода (цит. по Большев, 1968). Одним из важных источников биогенного вещества в местообитаниях от тропиков до полярных пустынь является азотфиксирующий представитель цианопрокариот *Nostoc commune* Vaucher ex Bornet et Flahault (Potts, 2000).

N. commune – нитчатый организм, образующий колонии разнообразной формы, которые могут вырастать до макроскопических размеров. При размножении в большом количестве вид формирует массовые разрастания на поверхности почвы, что является косвенным показателем его существенного участия в обогащении почв органическим веществом и азотом (Шушуева, 1984). Распространенность вида, способность к массовому развитию, уникальная морфология делают *N. commune* удобным объектом в исследованиях продукционных возможностей фитоценозов. Однако в настоящее время сведения о распределении популяций вида и размерах образуемой им биомассы в тех или иных условиях обитания ограничены. Для рассматриваемой территории данные о виде разрознены в немногочисленных публикациях, преимущественно ограничены указанием его в списках видов водорослей из наземных местообитаний (Андреева, Сдобникова, 1975; Пивоварова, 1994; Бочка, 2000; Сафонова, 2002; Пшенникова, 2011; Новичкова-Иванова, 2017). Единичны работы, в которых изучались морфологические особенности вида (Еленкин, 1938) и образуемая им биомасса (Перминова и др., 1989; Шушуева, 1977, 1982).

Цель данной работы заключается в анализе и обобщении результатов исследований распространения *N. commune* в наземных экосистемах ряда территорий Южной Сибири и Монголии, образуемой им биомассы и содержания в его талломах одного из важнейших элементов минерального питания – азота.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

В июне–сентябре 2007–2018 гг. нами проведены экспедиционные исследования на территории, расположенной между 85–125° в. д. и 42–60° с. ш. Территория охватывает Монголию и ряд регионов юга Сибири (Республику Алтай, южные районы Республики Саха (Якутия) и Красноярского края, Республику Бурятия, Иркутскую область, Забайкальский край). В ходе

исследований обнаружен *N. commune*, в том числе в труднодоступных районах региона, ранее не обследованных в альгологическом отношении; коллекционированы и изучены образцы вида при помощи методов световой микроскопии и биохимии, получены данные о размерах его биомассы. Имеющийся материал пополнен образцами *N. commune* из Республик Хакасия, Бурятия и Тыва, любезно предоставленными авторам для изучения. Результаты частично опубликованы (Егорова и др., 2014б, 2017).

Для микроскопического анализа и получения культур вида отбирали колонии в сухом и влажном состоянии с соблюдением условий стерильности в бумажные пакеты, стеклянную и пластиковую посуду. Часть материала фиксировали 4 % формальдегидом. Образцы транспортировали в лабораторию, просматривали прямым микроскопированием при помощи микроскопов ЛОМО–АУ 12, МБИ–6, Axio Scope A1 с цветной цифровой камерой AxioCam ICc5 и пакета программного обеспечения для захвата и анализа изображений AxioVision SE. Материал хранится на базе СИФИБР СО РАН (г. Иркутск).

Проводили оценку «одномоментной» биомассы *Nostoc commune* в нескольких популяциях (Пп) (табл. 1) согласно методикам (Штина, 1981; Кузяхметов, 1986). В Пп 8–14 измерения проведены в первой половине июня 2014 г., в Пп 3, 5 – в начале августа этого же года. Разные сроки измерений обусловлены удаленностью местонахождений друг от друга. При наличии крупных колоний учитывали их сухую массу в пределах естественных фитоценозов с площадок размером в 1 м² в 10-кратной повторности, заложенных по принципу случайных выборок. Степень покрытия почвы талломами вида определяли глазомерно. Собранные колонии отмывали от частиц пыли, грязи, растительных остатков, высушивали на воздухе при комнатной температуре до воздушно-сухого состояния и взвешивали. Во время сбора колоний в нескольких местонахождениях измеряли температуру и относительную влажность воздуха в почве (на глубине 2–3 см) и на ее поверхности в 3-кратной повторности на каждой площадке размером 1 м² при помощи гигрохрон DS 1923 и приемного устройства iButton типа DS1402D-DR8 (BlueDot), позволяющих вести регистрацию данных на месте. Отбор почвенных проб верхних гумусовых горизонтов (до глубины 0–5 см) проводили квадратно-конвертным способом на каждой из десяти площадок в популяциях. Определение актуальной

кислотности почвенных вытяжек и содержание гумуса по Тюрину выполняли традиционными аналитическими методами в лабораторных условиях.

Устанавливали содержание общего азота в слоевищах *Nostoc commune* фотокolorиметрическим методом ускоренного определения с использованием реактива Несслера после мокрого озоления в серной кислоте при 80–120 °С (Плешков, 1976). Брели отмытый полевой материал. Колонии с вросшими в них включениями различного происхождения, в том числе мелких камней, не анализировали.

Для наблюдений за морфологией и особенностями развития вида получали монокультуры с использованием среды BG 11 (Stanier et al., 1971) и модифицированной основной среды Болда (N BBM) (Bischoff, Bold, 1963). Водоросль выращивали на жидких и твердых (0.7–1.4 % агар) питательных средах при комнатной температуре и естественном освещении, а также в холодильных установках при температуре 10–13 °С и искусственном освещении люминесцентными лампами в режиме 16 ч день : 8 ч ночь.

Статистический анализ проведен в MS Excel 2010 при помощи пакета статистических

программ Statistica 6.0 с использованием стандартных показателей, а также в среде программирования R (Зарядов, 2010 и др.). При анализе количественных показателей рассчитывали средние арифметические значения, стандартное отклонение, медиану.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В результате анализа литературных и авторских данных в настоящее время установлено 84 местонахождения *N. commune* на территории Южной Сибири и Монголии. Из них 60 зарегистрированы авторами впервые в ходе экспедиционных работ в 24 административных районах и трех аймаках. Локализация этих местонахождений частично отражена на рис. 1 и в табл. 1. Более подробная характеристика приводилась ранее (Егорова и др., 2014б, 2017).

Большинство местонахождений *Nostoc commune* приурочено к степным, лесостепным и луговым растительным сообществам (рис. 2). Вид также найден в лесах и горной тундре, в антропогенно нарушенных местообитаниях: на обочинах или асфальтированном полотне автомобильных дорог, обочинах железнодорожных

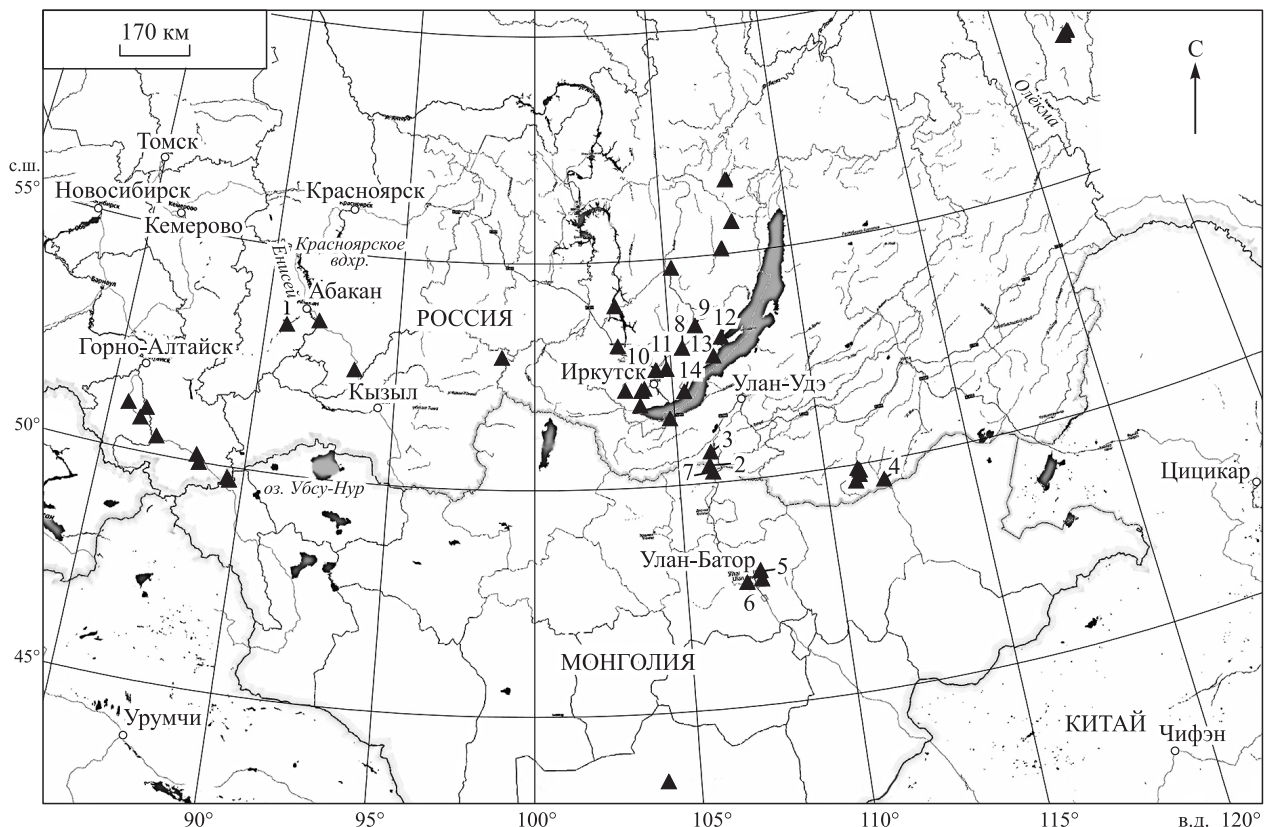


Рис. 1. Местонахождения ностока обыкновенного, установленные авторами. Цифрами обозначены места, в которых взяты образцы популяций для эколого-биохимических исследований.

Таблица 1. Краткая характеристика местонахождений ностока обыкновенного

№ Пп	Территория, Пп*	Местообитание, нарушенность	Растительность	Субстрат
1	Россия: Республика Хакасия, Камышта	Межгорная котловина, в долине реки, не используется	Степная	Почва
2	Республика Бурятия, Джида	Межгорная впадина, ж/д станция, обочина ж/д путей, рекреационная нагрузка	»	»
3	Р. Бурятия, Наушки	Нижняя часть юго-восточного склона, уклон 1–5°, слабая рекреационная нагрузка	»	»
4	Забайкальский край, Кыра	Межгорная котловина, в долине реки, пастбище	»	»
5	Монголия: Тэрэлж	Средняя часть южного склона, уклон 10–15°, пастбище	»	»
6	Манзушир	Нижняя часть северо-западного пологого склона, 1–5°, пастбище	»	»
7	Сухэ-Батор	Газон в черте города рядом с ж/д вокзалом	Злаковая ассоциация	»
8	Россия, Иркутская область: Баяндай	Холмисто-увалистая равнина, рядом со скоростной автомагистралью и ЛЭП, пастбище	Остепненный луг	Почва, ветошь
9	Манзурка	Холмисто-увалистая равнина слабая рекреационная нагрузка	Та же	Почва
10	Суходол	Холмисто-увалистая равнина, берег реки, пастбище, рекреационная нагрузка	»	»
11	Красный Яр	Холмисто-увалистая равнина, обочина проселочной дороги	Лугово-лесная ассоциация	»
12	Курма	Нижняя часть восточного склона, уклон около 5°, не используется	Лесостепная	Почва, ветошь
13	Бухта Ая	Те же	Степная	Почва
14	Большое (Б.) Голоустное	Нижняя часть восточного склона, переходящего в равнину, уклон около 5°, рекреационная нагрузка, пастбище	»	Почва, ветошь

Примечание. * Пп – популяция. Под популяцией понимается совокупность особей вида, обитающих на определенной территории, географически изолированная от других таких групп. Название популяции дано по ближайшему географическому пункту.

путей, на почве в парках и городских газонах, на обнаженных субстратах карьеров, отвалах горнодобывающей промышленности.

Вид регистрировали в ассоциациях с высшими и низшими растениями. Средообразующими организмами в ассоциациях с высшими растениями являлись мохообразные (*Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch., *Sphagnum* spp., *Grimmia* spp.) и сосудистые (*Populus suaveolens* Fischer). Нередко *N. commune* сам выступал в качестве средообразующего организма для представителей прокариотных (*Microcoleus*, *Stigonema*, *Scytonema*, *Tolypothrix*, *Phormidium* и др.) и эукариотных водорослей (*Hantzschia*,

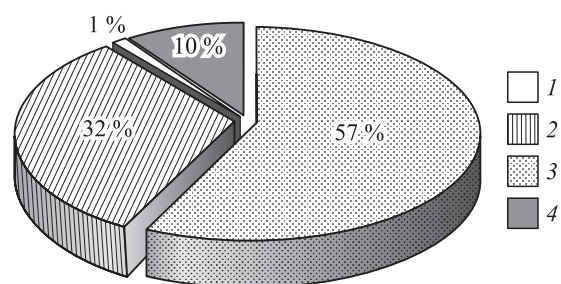


Рис. 2. Распространенность ностока обыкновенного в различных условиях на территории Южной Сибири и Монголии. 1 – степные, лесостепные, луговые растительные сообщества; 2 – лесные; 3 – горно-тундровые; 4 – антропогенно нарушенные.

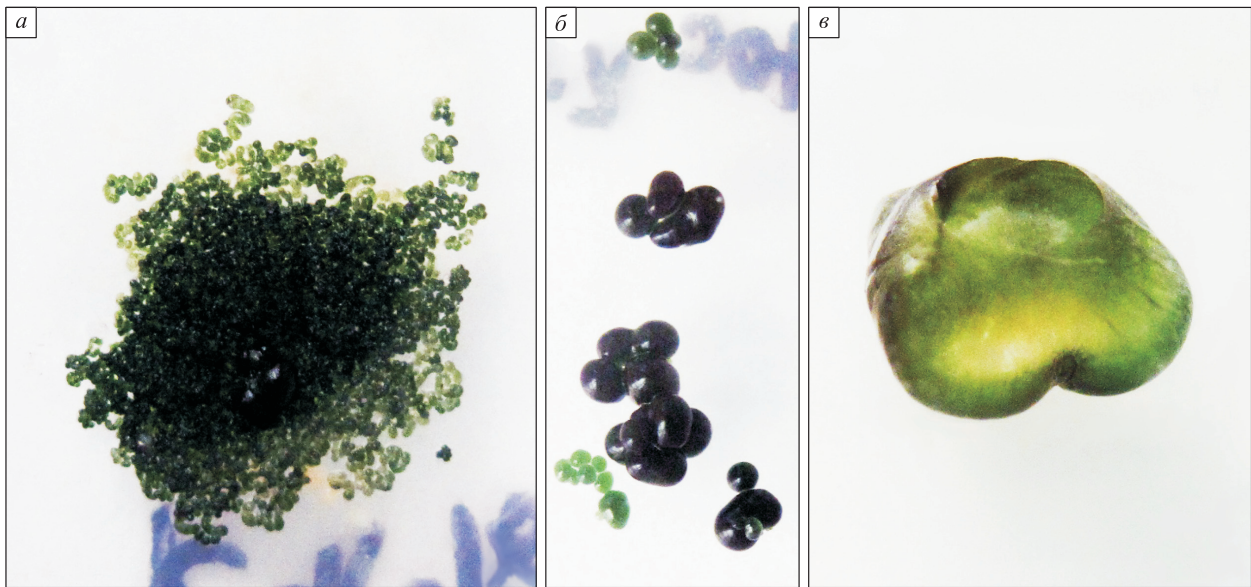


Рис. 3. Формирование колоний ностока обыкновенного в культуре (на примере образца из Республики Алтай): а – размножение гормогониями и их прорастание; б – образование новых колоний из небольших мелких талломов; в – формирование более крупного слоевища.

Epithemia, *Eustigmatos*, *Klebsormidium* и др.), разрывающихся на поверхности его колоний.

При помощи световой микроскопии нами исследовано свыше 300 образцов *N. commune*. Они представляют собой слоевища около 1–20 см в поперечнике, сине-зеленой окраски, которая сильно варьирует, вплоть до желто- или коричнево-сине-зеленой. В сухом состоянии слоевища почти черные. Трихомы (нити) изополярные, сине-зеленые, извилистые. Слизистые чехлы, окружающие трихомы, как правило, хорошо заметны у периферии колоний, бесцветные или желто-коричневой окраски. Клетки короткочечковидные до шаровидных. Ширина вегетативных клеток варьирует в диапазоне 2.8–6 мкм, длина – 2.8–5.5 (7) мкм, гетероциты достигают 6–9 мкм в диаметре. Морфологические признаки изученного материала в целом соответствуют таковым в описании и приведенным ранее собственным данным (Geitler, 1925; Еленкин, 1938; Кондратьева, 1968; Komarek, 2013; Егорова и др., 2014).

Нами получены альгологически чистые культуры вида, что позволило наблюдать его развитие в камеральных условиях. Известно несколько путей размножения представителей *Nostoc*: одиночные клетки из распадающихся нитей формируют новые колонии; размножение специализированными клетками – акинетами и способными к движению фрагментами нитей – гормогониями; большие колонии могут давать начало формированию новых прикрепленных к

ним колоний, которые затем обрываются и функционируют самостоятельно; путем распада на части старых слоевищ (для *N. commune*) и образования из слизистой массы микроскопических колоний шаровидной формы, увеличивающихся в размерах и впоследствии разрастающихся в пластинки (Еленкин, 1931; Dodds et al., 1995). Авторские наблюдения за колониями *N. commune* в природе и культивируемым материалом (рис. 3) согласуются с приведенными выше данными.

Биомасса. Со значительным развитием водорослей связывают повышенную биологическую активность некоторых биотопов, полагая, что она поддерживается поступлением быстро обновляющейся их биомассы (Перминова и др., 1982). Проведенные региональные исследования выявили, что *Nostoc commune* может занимать значительные по площади территории, до нескольких квадратных километров, как, например, в окрестностях с. Большое Голоустное Иркутской обл., где макроскопические слоевища обнаруживаются на территории площадью более 1 км², тогда как в других она незначительна (несколько квадратных сантиметров).

В ряде степных, лесостепных, луговых сообществ (Пп 4, 8, 14) талломы *N. commune* регистрировали в одном и том же местонахождении на протяжении 2–10 лет. Так, в Пп 8 впервые *N. commune* обнаружен в ходе авторских исследований в 2010 г., затем его регистрировали в 2011–2012 гг., в период 2014–2018 гг. В Кош-

Агачском районе Республики Алтай в окрестностях Богутинских озер в 2015 г. нами исследована высокогорная популяция *N. commune*. Местонахождение вида установлено здесь в 1929 г. (Еленкин, 1938). Спустя 86 лет при повторном исследовании наблюдалось массовое развитие *N. commune* с образованием крупных слоевищ (до 20 см и более в поперечнике) на влажной почве и в мелких прибрежных лужах. Морфологические признаки изученного авторами материала сходны с приводившимися ранее для образцов из данного местонахождения. Результаты исследований указывают на долговременный характер существования вида в определенных условиях и его устойчивость к некатастрофическим изменениям экосистемы.

В различных условиях на учетной площадке регистрировали от 1 до 200 и более макроскопических колоний ностока размером 0.5–3(5) см. Сухая масса отдельной колонии составляет от нескольких до нескольких десятков миллиграммов (макс. 135 мг). Слоевища из сухих мест при увлажнении достигают массы 1–2 г, их размеры обычно не превышают 2–7 см в поперечнике. В сырых местах, где влага доступна в течение длительного периода, слоевища вырастают больших размеров, как отмечено выше, а сырая масса одного таллома может превышать 10 г.

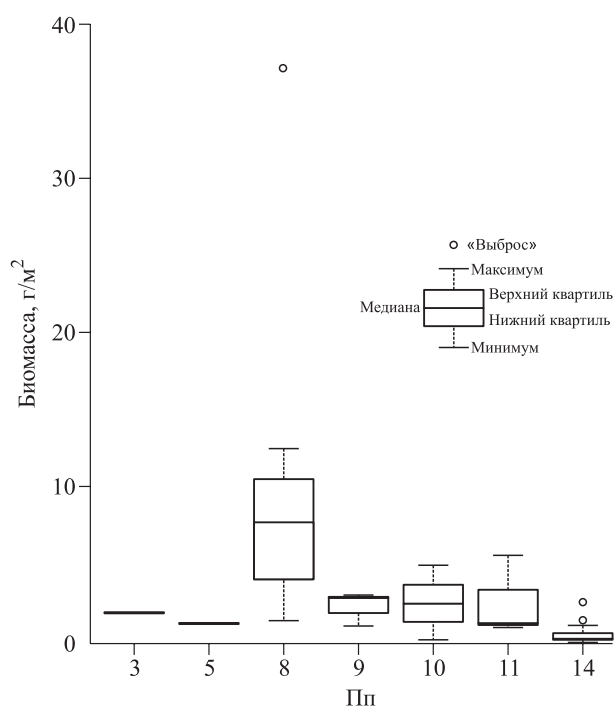


Рис. 4. Варьирование биомассы ностока обыкновенного в разных местонахождениях.

На рис. 4 отражены результаты измерений биомассы вида из 7 популяций. Краткая характеристика местонаждений этих популяций дана в табл. 2.

Таблица 2. Почвенно-растительные условия в некоторых местонахождениях ностока обыкновенного

№ Пп	Тип почвы (дан по источнику: Классификация..., 1977)	Реакция почвенной среды (водн.)	Градации почв по содержанию гумуса, %	Содержание** суммы обменных форм Са и Mg в гумусовом горизонте, мг-экв./100 г почвы	Температура, °С/относительная влажность воздуха в почве и на поверхности, %	ОПП* (пределы колебаний), %	
						Травостой	Носток обыкновенный
3	Дерновая степная маломощная	Слабокислая	Малогумусные (2–3)	Среднее (7.1–9.1)	–	50–60	20–30
5	Каштановая среднемощная	»	» (2–3)	» (6.9–8.3)	–	60–70	20–30
8	Дерново-карбонатная мощная	Нейтральная	Высокогумусные (5–8)	Высокое (19.1–22.4)	30–33/28–36	30–70	10–50
9	Серая лесная среднемощная	Слабокислая	Среднегумусные (3–5)	Повышенное (14.3–17.2)	–	40–70	10–30
10	Дерновая луговая среднемощная	»	» (3–4)	Среднее (7.8–10.1)	–	70–80	10–30
11	Дерново-карбонатная выщелоченная среднемощная	Нейтральная	Высокогумусные (5–7)	Высокое (20.3–24.8)	–	30–40	30–40
14	Каштановая среднемощная	Слабокислая	Малогумусные (2–3)	Повышенное (12.5–15.1)	19–33/30–36 (94)	50–90	10–20

Примечание. * ОПП – относительное проективное покрытие; ** дано по источнику: Кузьмин, 2005.

Периоды, предшествовавшие сбору колоний, в целом были теплыми и сухими. Температура в почве и на поверхности составляла 19–33 °С, относительная влажность воздуха – 30–36 % (табл. 2). В Пп 14 после вечернего кратковременного дождя, прошедшего накануне отбора образцов, относительная влажность в почве и на поверхности повышалась до 94 % (см. табл. 2). Тем не менее колонии *Nostoc commune* во время сбора были уже сухими, образования новых талломов не наблюдалось.

Из данных рис. 4 видно, что в Пп 8–11 *Nostoc commune* наращивает значительную биомассу, однако отдельные учетные площадки довольно сильно различаются по ее количеству. Указанные Пп приурочены к лесостепной зоне Иркутско-Черемховской равнины. Для этой зоны характерны серые лесные и дерново-карбонатные почвы (Кузьмин, 2002). Реакция почв в основном слабокислая до нейтральной.

Наибольшую биомассу *N. commune* образовывал на дерново-карбонатной мощной почве в Пп 8 (см. рис. 4). Дерново-карбонатные почвы отличаются высоким содержанием гумуса (до 5–8 %) и высокой насыщенностью гумусовых горизонтов почвенного профиля обменными катионами Ca^{2+} и Mg^{2+} (до 19–25 ммоль/100 г почвы) (Кузьмин, 2005). По некоторым данным, вид предпочитает почвы с повышенным содержанием кальция (цит. по: Большев, 1968). Территория, на которой функционирует Пп 8, подвержена сильному антропогенному воздействию (см. табл. 1). Проективное покрытие растительности на учетных площадках существенно варьирует (см. табл. 2). На одной из площадок масса *N. commune* была особенно велика – 37 г/м², здесь же отмечены наиболее высокое покрытие талломами вида учетной поверхности (50 %) и наибольшая разреженность травостоя, относительное проективное покрытие которого составило 30 % (см. табл. 2). *N. commune* является здесь одним из доминантов растительного покрова.

На слабокислых и нейтральных почвах под лугово-лесной и остепненной луговой растительностью в Пп 9–11 вид образовывал меньшую биомассу, чем установлено для Пп 8. Ее максимальная величина также отмечена на учетных площадках с разреженным травостоем. Пп 3, 5 и 14 объединяют невысокие зарегистрированные количества производимой *Nostoc commune* биомассы (см. рис. 4). Эти популяции функционируют в степях, развитых в нижней

части или у подножия горных склонов на дерново-степных и каштановых мало- и среднемощных слабокислых почвах с содержанием гумуса до 2–3 %, обменных катионов Ca^{2+} и Mg^{2+} в гумусовых горизонтах до 7–15 ммоль/100 г почвы. Территория подвержена слабому воздействию антропогенных факторов (см. табл. 1). Биомасса вида, создаваемая им в пределах одной учетной площадки, в период наблюдений не превышала 1–2 г/м². В сравнении с биомассой других исследованных Пп это наименьшие показатели.

В целом можно отметить, что на почвах с повышенным содержанием органического вещества под остепненными лугами и лугово-лесными растительными сообществами биомасса *Nostoc commune* была более высокой.

Содержание общего азота ($\text{N}_{\text{общ}}$) измеряли в талломах *Nostoc commune*, развивающихся в различных растительных сообществах юга Сибири и Монголии. Исследования включали образцы вида из географически удаленных друг от друга популяций, расположенных на разной широте, различающихся и по положению на долготном и высотном градиентах. Для сравнения также взяли несколько образцов в пределах нахождения одной популяции.

Полученные результаты показывают, что содержание общего азота варьирует в талломах вида из разных местонахождений. Содержание $\text{N}_{\text{общ}}$ в среднем составило около 4 % воздушно-сухой массы, колебания значений – от 2.7 до 5.1 % (рис. 5).

На рис. 6, 7 представлено содержание общего азота в ностоке на широтном, долготном и высотном градиентах.

Прямого влияния географического фактора на содержание $\text{N}_{\text{общ}}$ в слоевищах вида не выявлено. Диапазон значений общего азота в талломах *Nostoc commune* из популяций, функционирующих на 52° широты и 105° долготы, больше, чем в талломах вида из популяций в более высоких или низких широтах, западнее или восточнее на долготном градиенте. В талломах вида из местонахождений, располагающихся на высоте около 400–500 м над ур. м., регистрировали такие же количества азота, как и в *N. commune* из местонахождений на больших высотах.

Установлено содержание общего азота в слоевищах, собранных в разных местах в пределах нахождения одной популяции. Исследования проведены на примере *N. commune* из Пп 14 и 8, расположенных на 52 и 53° широты соответственно, 105° долготы, на высоте около 500–

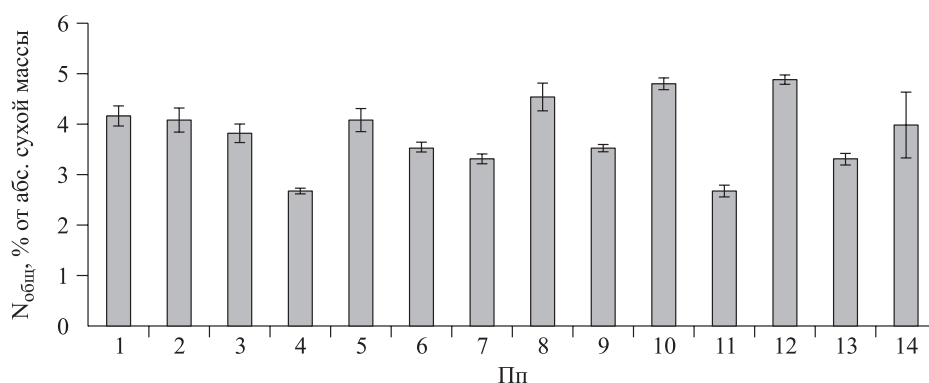


Рис. 5. Содержание общего азота (среднее) в талломах ностока обыкновенного. 1 – Камышта; 2 – Джида; 3 – Наушки; 4 – Кыра; 5 – Тэрэлж; 6 – Манзушир; 7 – Сухэ-Батор; 8 – Баяндай; 9 – Манзурка; 10 – Суходол; 11 – Красный Яр; 12 – Курма; 13 – бухта Ая; 14 – Большое Голоустное.

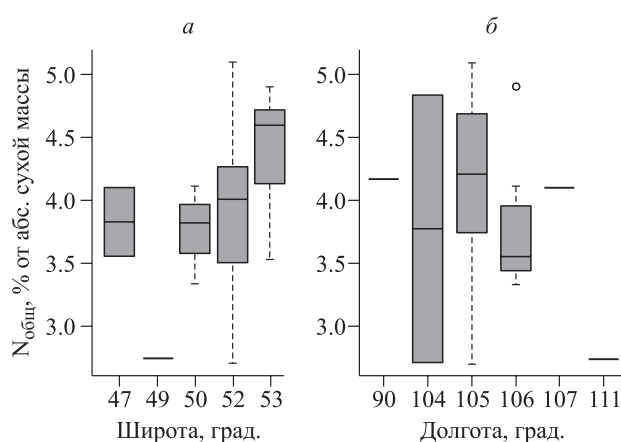


Рис. 6. Изменение содержания общего азота в ностоке обыкновенном в зависимости от расположения мест его находок: *а* – на широтном градиенте; *б* – на долготном градиенте.

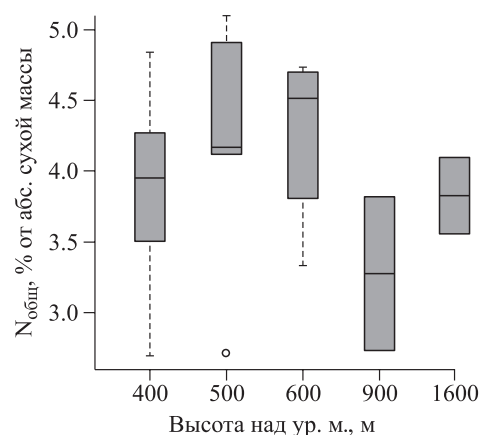


Рис. 7. Изменение содержания общего азота в ностоке обыкновенном в зависимости от расположения мест находок на высотном градиенте.

600 м над ур. м., различающихся по почвенно-растительным условиям и образуемой биомассе. Результаты измерений представлены на рис. 8, на котором также в целях сравнения отражены данные по содержанию $N_{\text{общ}}$ в талломах вида и из других популяций.

Образцы вида из одного местонахождения содержат разное количество азота, диапазон варьирования значений $N_{\text{общ}}$ довольно большой: в Пп 14 он составил от 2.7 до 5.1 % абс. сухой массы, в Пп 8 – от 4.1 до 4.7 % абс. сухой массы (см. рис. 8). Средние значения $N_{\text{общ}}$ в *N. commune* из Пп 8 были несколько выше, чем в талломах вида из Пп 14, – 4.5 и 4.0 % абс. сухой массы соответственно. Следует отметить, что носток из Пп 8 функционирует в условиях высокого антропогенного загрязнения, вблизи скоростной автотрассы, территория испытывает сильное рекреационное воздействие. Сопоставляя дан-

ные по количеству общего азота в талломах (см. рис. 8) и образуемой видом биомассе в исследованных местонахождениях (см. рис. 4), можно предполагать более высокое поступление азота в почву с отмирающими колониями в Пп 8, где вид наращивал значительную массу по сравнению с Пп 14. Однако необходимо учитывать такой фактор, влияющий на поступление азота с мортмассой, как скорость разложения талломов и образования новых. В настоящее время эти процессы на исследуемой территории не изучены.

Наибольшее число значений $N_{\text{общ}}$ в *N. commune* из разных местонаждений находится в диапазоне 3.5–4.5 % абс. сухой массы. Немногочисленны данные ниже и выше указанного диапазона. $N_{\text{общ}} = \text{около } 5\%$ отмечено в талломах вида из Пп 8, 10, 12, 14. Наименьшие значения $N_{\text{общ}} = 2.7\%$ абс. сухой массы установлены в *N. commune* из Пп 4, 11 и 14. Перечисленные

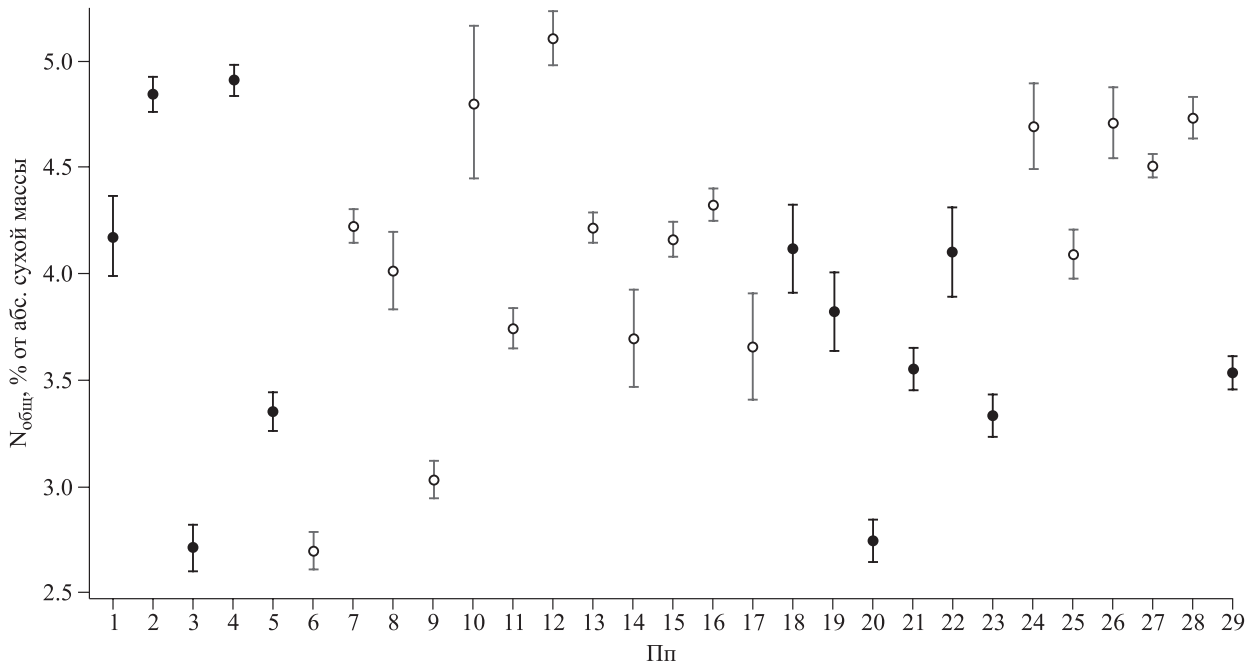


Рис. 8. Содержание общего азота в талломах ностока обыкновенного. Точка посередине линий – содержание общего азота, вертикальные линии – стандартное отклонение. 1 – Пп 1 (Камышта); 2 – Пп 10 (Суходол); 3 – Пп 11 (Красный Яр); 4 – Пп 12 (Курма); 5 – Пп 13 (бухта Ая); 6–17 – Пп 14 (Б. Голоустное); 18 – Пп 2 (Джида); 19 – Пп 3 (Наушки); 20 – Пп 4 (Кыра); 21 – Пп 5 (Тэрэлж); 22 – Пп 6 (Манзушир); 23 – Пп 7 (Сухэ-Батор); 24–28 – Пп 8 (Баяндай); 29 – Пп 9 (Манзурка).

популяции географически удалены друг от друга, фитоценотическая характеристика биотопов и экологические условия различны (см. табл. 1). Вопрос, чем обусловлены существенные различия в уровнях накопления азота *N. commune*, остается открытым.

Распространение Nostoc commune в исследуемом регионе. На изучаемой территории *N. commune* наиболее часто находили в сухих местах, преимущественно степных, полупустынных, луговых (см. рис. 2), что в целом для него характерно (Голлербах, Штина, 1969). На примере регионального материала показано, что *N. commune* нередок в лесных экосистемах, где он поселяется на различных наземных субстратах (скально-каменистых и растительных) и обнаженной поверхности почвы. В почвах лесов исследуемого региона его находки малочисленны, что соответствует и данным Т. А. Алексахиной, Э. А. Штиной (1984), согласно которым из более чем 300 местонахождений *N. commune* в бывшем СССР лишь 11 (4 % от общего числа местонахождений) установлены для лесных почв. Небольшое число региональных находок вида в горной тундре, возможно, обусловлено недостаточной альгологической изученностью высокогорных экосистем территории исследования.

Так, известны обильные сборы этого вида ностока из высокогорий Памира (Еленкин, 1938).

Отмечено преимущественное развитие макроскопических слоевищ *N. commune* на поверхности почвы и различных наземных субстратов. Вероятно, это связано с тем, что оптимальными экотопами для вида могут являться влажные места, в которых в слоевища через нижнюю поверхность поступают вода, неорганический углерод и питательные вещества, а через верхнюю – свет и CO₂ (Sand-Jensen, 2014). К таким местам принадлежат небольшие мелкие водоемы, лужи, поверхность влажных или переувлажненных почв, камней, влажный моховой покров.

В ряде местонахождений *N. commune* в исследуемом регионе обнаружено, что он занимает здесь большие по площади территории – до нескольких квадратных километров. Способность вида занимать такие территории во многом обусловлена особенностями его метаболизма и размножения. *N. commune* может переживать месяцы или годы мороза и сухости в виде неактивных сухих корочек и в течение нескольких минут или часов реактивировать ионный обмен, дыхание, фотосинтез, азотфиксацию, когда вода снова становится доступна и устанавливаются подходящие температуры (Sato et al., 2002).

и др.). В этот период, если он длится продолжительное время, *N. commune* осуществляет процессы роста и размножения (Еленкин, 1931; Møller et al., 2014). При этом вид не обязательно каждый раз формирует слоевища *de novo*. В природных условиях в результате механического воздействия его колонии часто фрагментируются. Отломленные участки способны продолжать самостоятельно функционировать. Распространение сухих слоевищ и их фрагментов может происходить путем переноса ветром, водой, насекомыми, животными, транспортом.

В результате проведенных нами региональных исследований установлено, что на отдельных территориях *Nostoc commune* существует в течение длительного периода времени: от нескольких до нескольких десятков лет, возможно, и более. Долговременный характер существования вида позволяет изучать динамику развития его популяций во времени и пространстве, что до сих пор является одним из наименее изученных аспектов функционирования вида в разных эколого-географических условиях.

Размеры биомассы вида. В работе проведена оценка размеров биомассы *N. commune* прямым методом – взвешиванием макроскопических колоний. Такая оценка не дает полного представления о величине биомассы, поскольку не учитывается масса микроскопических талломов. Последняя может быть сопоставима с массой макроскопических колоний: на бестранспортных отвалах в северной лесостепи Кузнецкой котловины в 1 г почвы разнотравно-злаковых ассоциаций насчитывалось до 30 тыс. микроколоний *N. commune*, их сырая масса, установленная объемно-расчетным методом, достигала 3.44 г/м², в ивняке разнотравном – 5.43 г/м² (Шушуева, 1977). Для сравнения: в тундровых биогеоценозах Крайнего Севера в моховой дернине расчетная масса водорослей *Nostoc* варьировала в диапазоне 0.08–5.78 мг/см², в почве тундрового луга – (1.50 ± 0.14) мг/см³ (Перминова и др., 1982).

Анализ литературных данных по оценке биомассы вида прямым методом показал, что в различных эколого-географических условиях масса сухого вещества *N. commune* составляет от нескольких миллиграммов до нескольких десятков граммов на 1 м² или меньшую площадь (Шушуева, 1982; 1984, 1985; Перминова и др., 1982; Coxson, Kershaw, 1983; Кузяхметов, 1989; Патова и др., 2000; Holst et al., 2009). Биомасса ностока может существенно увеличиваться

при пастбищной или антропогенной деградации растительности (Шушуева, 1982; Кузяхметов, 1989; Holst et al., 2009).

Полученные нами результаты сопоставимы с имеющимися в литературе. Биомасса *Nostoc commune* Пп 3, 5 и 14 сходна с таковой популяций вида из опустыненных степей Тувы и Северного Казахстана (Шушуева, 1982; 1985). Биомасса вида остальных Пп, рассматриваемых в данном сообщении, варьирует в диапазоне значений, установленном для засушливых и сухих степей Казахстана и Башкирии, лугов Кировской области (Панкратова, 1972; Шушуева, 1984; Кузяхметов, 1991). Высокие показатели биомассы вида в исследуемом нами регионе регистрировали в местах с разреженным травостоем на дерново-карбонатной мощной почве. В ряде исследований также регистрировали высокие показатели биомассы вида на дерново-карбонатных почвах и карбонатных черноземах (Голлербах, Штина, 1969; Кузяхметов, 1991).

Содержание общего азота в талломах вида, функционирующих в разных природных экосистемах. Представители рода *Nostoc* – одни из важнейших поставщиков азота в экосистемах. Азот цианопрокариот используется как сосудистыми растениями, так и различными организмами, функционирующими в биогеоценозе. Как правило, он поступает в циркуляцию в виде прижизненных внеклеточных выделений или после отмирания цианопрокариот. Имеются данные, что в почве азот, выделяемый клетками свободноживущих водорослей, используется преимущественно микроорганизмами (гетеро- и автотрофами, в том числе другими водорослями) и мхами. Сосудистые растения лучше снабжаются азотом цианопрокариот после отмирания последних и их распада в процессе гниения (Панкратова, 1972). В настоящее время значительное число исследований посвящено изучению вопросов азотфиксации *Nostoc commune*, тогда как сведения о содержании в талломах вида общего азота отрывочны.

Содержание общего азота у разных видов рода *Nostoc* может значительно различаться и составлять до 7 % абс. сухой массы (Shinde et al., 2010). Имеются отдельные сведения, что в полевых образцах *Nostoc commune* из некоторых регионов России и Китая содержание общего азота варьировало в пределах 1.7–4.6 % абс. сухой массы (Болышев, 1968; Ермолаев, 1979; Патова и др., 2000; Holst et al., 2009 и др.). В высокоширотных регионах отмечали тенденцию

к увеличению содержания общего азота по направлению с севера на юг наряду с увеличением скорости азотфиксации (Патова и др., 2000).

Проведенные нами исследования включали образцы вида из географически удаленных друг от друга популяций, расположенных на разной широте и долготе, различающихся и по положению на высотном градиенте. Для сравнения также были взяты образцы в пределах нахождения одной популяции. Установлено, что количество $N_{\text{общ}}$ в *N. commune* до 2–4 раз выше, чем известно для мхов, которые заселены микроскопическими представителями рода *Nostoc* (Егорова и др., 2014a), или растительного опада степных фитоценозов (Буянтуева, Намсараев, 2009).

Талломы вида из одной популяции существенно различались по содержанию общего азота. Диапазон варьирования значений $N_{\text{общ}}$ здесь сопоставим с таковым, зарегистрированным для всех изученных образцов из разных местонахождений в регионе (см. рис. 8). Нами показано, что прямого влияния географический фактор на содержание $N_{\text{общ}}$ в слоевищах *N. commune* не оказывал. Это подтверждает и то, что слоевища вида из исследованных южно-сибирских и монгольских популяций содержат примерно одинаковые количества азота с теми, которые установлены в талломах *N. commune* из северных регионов России. Так, в слоевищах вида из арктических и гипоарктических тундр европейского севера России оно варьирует от 2.6 до 4.56 % сухой массы. В окрестностях цементного завода Воркутинского промышленного центра в ностике зарегистрировано 1.7 % общего азота (Патова и др., 2000). В *N. commune* из мелкого озера в пятнистой тундре п-ова Таймыр (Красноярский край, азиатский север России) содержание общего азота составило 3.36 % (Ермолаев, 1979). В настоящее время остается открытым вопрос, насколько интенсивность азотфиксации влияет на содержание общего азота в талломах *N. commune*, а какую роль в его накоплении играют другие факторы. Некоторыми исследователями отмечалась значительно более высокая скорость азотфиксации ностока, функционирующего в ряде местообитаний средних и низких широт, чем высоких (Dodds et al., 1995; Holst et al., 2009; Егорова и др., 2014б; Патова и др., 2018). Мы не обнаружили существенно более высоких значений $N_{\text{общ}}$ в региональном материале в сравнении с образцами вида из высокоширотных экосистем. Как показано выше, диапазон их варьирования в талломах вида из

Южной Сибири и Монголии сходен с таковым в *N. commune* из тундр севера России. В целом эти вопросы требуют дальнейшего изучения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые проведен анализ распространения *Nostoc commune* в наземных экосистемах Южной Сибири и Монголии. Установлено 84 местонахождения вида, из которых 60 зарегистрированы авторами в ходе экспедиционных работ. Большинство находок (57 % от общего числа) приурочено к степным, лесостепным, луговым растительным сообществам. Значительное число местонахождений (32 %) зарегистрировано в лесных экосистемах, где вид найден преимущественно в условиях повышенного увлажнения на поверхности обнаженной почвы или различных наземных субстратов. Находки *N. commune* в горной тундре единичны (1 % от общего числа находок), вероятно, вследствие слабой изученности в альгологическом отношении высокогорий рассматриваемого региона. Установлен долговременный характер существования вида в различных эколого-географических условиях (от нескольких до нескольких десятков лет).

По размерам биомассы, производимой *N. commune* в степных, остепненных луговых, лугово-лесных ассоциациях территории исследований (до 37 г/м²), полученные данные сопоставимы с таковыми степных и луговых растительных сообществ Кировской области, Башкирии, Казахстана, Тывы.

Установлено высокое содержание общего азота (2.7–5.1 % абс. сухой массы) в талломах вида, превышающее содержание $N_{\text{общ}}$ в зеленых мхах и травянистых растениях. Показано, что накопление азота в *N. commune* из Южной Сибири и Монголии сопоставимо с накоплением этого элемента в талломах вида из северных регионов (2.6–4.6 % сухой массы). Колонии, функционирующие в антропогенно нарушенных местообитаниях региона вблизи автомобильных трасс, накапливают столько же азота, сколько и талломы вида в местообитаниях, не подверженных сильному техногенному загрязнению. При этом *N. commune* является здесь одним из доминантов растительного покрова, что косвенно свидетельствует о большой роли вида в восстановительных процессах.

Учитывая полученные данные, можно предполагать значительный вклад *Nostoc commune* в первичную биомассу и азотный баланс биогеоценозов исследуемой территории.

Авторы выражают глубокую признательность С. Г. Казановскому, И. В. Енущенко, Т. И. Морозовой, В. С. Вишнякову за предоставленные отдельные образцы вида, М. С. Коновалову за помощь в сборах полевого материала, И. А. Антонову за помощь при работе с картографическими материалами. Работа выполнена при поддержке РФФИ № 12-04-01365-а, а также в рамках государственного задания № 52.1.10 от 2016–2018 гг.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексахина Т. И., Штина Э. А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 149 с.
- Андреева В. М., Сдобникова Н. В. О почвенных водорослях степных районов Прибайкалья // Новости сист. низш. раст. 1975. Т. 12. С. 81–88.
- Большев Н. Н. Водоросли и их роль в образовании почв. М.: Изд-во Московск. ун-та, 1968. 84 с.
- Бочка А. Б. Водоросли (под ред. Г. Ф. Мазеповой) // Флора и фауна заповедников. Вып. 91. Флора и фауна водоемов и водотоков Баргузинского заповедника (аннотированные списки видов). М., 2000. С. 8–123.
- Буянтуева Л. Б., Намсараев Б. Б. Участие микроорганизмов в круговороте биогенных элементов в степных экосистемах Восточного Забайкалья // Вестн. Бурят. гос. ун-та. 2009. № 4. С. 78–84.
- Гвоздецкий Н. А., Михайлов Н. И. Физическая география СССР. Азиатская часть. Учебник для студ. геогр. факультетов ун-тов. М.: Мысль, 1978. 512 с.
- Голлербах М. М., Штина Э. А. Почвенные водоросли. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 196 с.
- Егорова И. Н., Коновалов М. С., Шергина О. В., Патова Е. Н., Сивков М. Д. О некоторых аспектах экологии альгобриофитных сообществ лесных экосистем // Проблемы устойчивого управления лесами Сибири и Дальнего Востока: мат-лы Всерос. конф. с междунар. участ., посвящ. 75-летию образования Дальневосточного науч.-исслед. ин-та лесн. хоз-ва, Хабаровск, 1–3 октября 2014 г. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2014а. С. 424–427.
- Егорова И. Н., Коновалов М. С., Патова Е. Н., Сивков М. Д., Степанов А. В. *Nostoc commune* (Cyanophyta / Cyanobacteria / Cyanoprokaryota) в наземных экосистемах Байкальского региона // Изв. Иркутск. гос. ун-та. Сер. Биол. Экол. 2014б. Т. 9. С. 21–43.
- Егорова И. Н., Шамбуева Г. С., Морозова Т. И., Шинен Н. К изучению *Nostoc commune* (Cyanoprokaryota) // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. ст. по мат-лам XVI Междунар. науч.-практ. конф., Барнаул, 5–8 июня 2017 г. Барнаул: Изд-во Алтайск. гос. ун-та, 2017. С. 110–112.
- Еленкин А. А. О некоторых съедобных пресноводных водорослях // Природа. 1931. № 10. С. 965–990.
- Еленкин А. А. Синезеленые водоросли СССР. Специальная (систематическая) часть. Вып. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1938. 984 с.
- Ермолаев В. И. Экологические особенности и значение *Nostoc commune* f. *ulvaceum* Elenk. // Экология. 1979. № 4. С. 90–92.
- Зарядов И. С. Статистический пакет R: теория вероятностей и математическая статистика: учеб.-метод. пособ. М.: Изд-во Рос. ун-та дружбы народов, 2010. 141 с.
- Классификация и диагностика почв СССР / В. В. Егоров, В. М. Фридланд, Е. Н. Иванова, Н. Н. Розов, В. А. Носин, Т. А. Фриев (сост.). М.: Колос, 1977. 221 с.
- Кондратьева Н. В. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. I. Синьо-зелені водорості – Суанопфита. Ч. 2. Класс Гормогоніеві – Hormogoniophyceae. Київ: Наук. думка, 1968. 524 с.
- Кузьмин В. А. Почвенно-экологическое районирование Иркутской области // Почвоведение. 2002. № 12. С. 1436–1444.
- Кузьмин В. А. Геохимия почв юга Восточной Сибири. Иркутск: Ин-т географии им. В. Б. Сочавы СО РАН, 2005. 137 с.
- Кузьяметов Г. Г. Методические указания по изучению почвенных водорослей. Уфа: Башкир. гос. ун-т, 1986. 32 с.
- Кузьяметов Г. Г. Продукция ностока обыкновенного (*Nostoc commune* Vauch.) в степных сообществах и ее связь с условиями местообитания // Биол. науки. 1989. № 12. С. 45–46.
- Кузьяметов Г. Г. Водоросли зональных почв степи и лесостепи // Почвоведение. 1991. № 9. С. 63–72.
- Лавренко Е. М., Карамышева З. В., Никулина Р. И. Степи Евразии. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1991. 146 с.
- Мурзаев Э. М. Монгольская Народная Республика: физико-географическое описание. М., 1952. 470 с.
- Новичкова-Иванова Л. Н. Почвенные водоросли степей Монголии. Ботанико-географический анализ флор // Общество. Среда. Развитие. 2017. № 4. С. 157–163.
- Панкратова Е. М. Роль синезеленых водорослей в обогащении почвы азотом // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей: тр. Киров. с.-х. ин-та. Киров: Киров. с.-х. ин-т, 1972. С. 98–106.
- Патова Е. Н., Гецен М. В., Сивков М. Д. *Nostoc commune* (Cyanophyta) в тундрах Российского сектора Арктики // Ботан. журн. 2000. Т. 85. № 1. С. 71–79.
- Патова Е. Н., Сивков М. Д., Новаковская И. В., Егорова И. Н., Давыдов Д. А., Романов Р. Е., Харпухаева Т. М. Генетическое разнообразие, морфология и экология *Nostoc commune* Vauch. ex Born. et Flah. (Cyanoprokaryota) от тундровых до степных экосистем // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: сб. науч. ст. по мат-лам XVII Междунар. науч.-практ. конф., Барнаул, 24–27 мая 2018 г. Барнаул: Изд-во Алтай. гос. ун-та, 2018. С. 229–233.
- Перминова Г. Н., Кабилов Р. Р., Киприянов В. М. Водоросли как продуценты тундровых биогеоценозов // Споры растений тундровых биогеоценозов: тр. Коми филиала АН СССР. 1982. № 49. С. 81–94.
- Перминова Г. Н., Гутинвили И. С., Китаев Е. В. Почвенные водоросли фитоценозов Байкальского запо-

- ведника // Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР. Сб. науч. тр. М.: ЦНИЛ Главохоты РСФСР, 1989. С. 17–26.
- Пивоварова Ж. Ф. Почвенные водоросли опустыненных степей Тувы // Сиб. экол. журн. 1994. Т. 1. № 5. С. 459–467.
- Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений. 2-е изд., доп. и перераб. М.: Колос, 1976. 256 с.
- Пшенникова Е. В. Изучение почвенных водорослей Якутии // Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге. Екатеринбург: УрО РАН, 2011. С. 110–116.
- Сафонова Т. А. Синезеленые водоросли (Cyanoprokaryota) на каменистых субстратах Прибайкалья // Turczaninowia. 2002. Т. 5. Вып. 1. С. 68–75.
- Структура и ресурсы климата Байкала и сопредельных пространств / Отв. ред. Н. П. Ладейщиков. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. 272 с.
- Штина Э. А. Методы изучения почвенных водорослей. Киров: Киров. с.-х. ин-т, 1981. 35 с.
- Шушужева М. Г. Формирование водорослевых группировок на отвалах угольных разработок в Кузбассе // Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1977. С. 57–85.
- Шушужева М. Г. Почвенные водоросли степных сообществ Тувы // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 1982. С. 121–129.
- Шушужева М. Г. Динамика биомассы почвенных водорослей в степных биогеоценозах // Почвоведение. 1984. № 8. С. 111–116.
- Шушужева М. Г. Почвенные водоросли в биогеоценозах степной зоны Северного Казахстана // Ботан. журн. 1985. Т. 70. № 1. С. 23–31.
- Юнатов А. А. Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики // Тр. Монг. комис. АН СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. Вып. 39. 223 с.
- Bischoff H. W., Bold H. C. Phycological studies IV. Some soil algae from enchanted rock and related algal species. Univ. Texas Publ. N. 6318. Austin, Texas, USA, 1963. 95 p.
- Coxson D. S., Kershaw K. A. The pattern of *in situ* summer nitrogenase activity in terrestrial *Nostoc commune* from *Stipa-Bouteloa* grassland, southern Alberta // Can. J. Bot. 1983. V. 61. N. 10. P. 2686–2693.
- Dodds W. K., Gudder D. A., Mollenhauer D. The ecology of *Nostoc* // J. Phycology. 1995. V. 31. Iss. 1. P. 2–18.
- Geitler L. Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Heft 12: Cyanophyceae. Jena: Verlag von Gustav Fischer, 1925. 482 s.
- Holst J., Butterbach-Bahl K., Liu Ch., Zheng X., Kaiser A. J., Schnitzler J.-P., Zechmeister-Boltenstern S., Brüggemann N. Dinitrogen fixation by biological soil crusts in an Inner Mongolian steppe // Biol. Fertility Soils. 2009. V. 45. Iss. 7. P. 679–690.
- Hrouzek P., Ventura S., Lukešová A., Mugnai M. A., Turicchia S., Komárek J. Diversity of soil *Nostoc* strains: phylogenetic and phenotypic variability // Algological Studies. 2005. Suppl. V. 117 (Cyanobacterial Res. 6). Arch. Hydrobiol. Suppl. 159. P. 251–264.
- Komárek J. Cyanoprokaryota III. Nostocales, Stigonematales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Jena-Stuttgart-Lübeck-Ulm, 2013. Bd. 19(3). 1131 s.
- Møller C. L., Vangsøe M. T., Sand-Jensen K. Comparative growth and metabolism of gelatinous colonies of three cyanobacteria, *Nostoc commune*, *Nostoc pruniforme* and *Nostoc zetterstedtii*, at different temperatures // Freshwater Biol. 2014. V. 59. Iss. 10. P. 2183–2193.
- Potts M. *Nostoc* // The ecology of cyanobacteria: their diversity in time and space / B. A. Whitton, M. Potts (Eds.). Springer Netherlands, 2002. P. 465–504.
- Sand-Jensen K. Ecophysiology of gelatinous *Nostoc* colonies: unprecedented slow growth and survival in resource-poor and harsh environments // Ann. Bot. 2014. V. 114. Iss. 1. P. 17–33.
- Satoh K., Hirai M., Nishio J., Yamaji T., Kashino Ya., Koike H. Recovery of photosynthetic systems during rewetting is quite rapid in a terrestrial cyanobacterium, *Nostoc commune* // Plant and Cell Physiol. 2002. V. 43. Iss. 2. P. 170–176.
- Shinde G. S., Pingle S. D., Davange S. B. Biochemical analysis of five nitrogen fixing *Nostoc* species: a quantitative assessment // Asian J. Exp. Biol. Sci. 2010. Sp. V. 1. N. 1. P. 133–135.
- Stal L. J. Cyanobacteria: diversity and versatility, clues to life in extreme environments // Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments / J. Seckbach (Ed.). Springer Netherlands, 2007. P. 659–680.
- Stanier R. Y., Kunisawa R., Mandel M., Cohen-Bazire G. Purification and properties of unicellular blue-green algae (order *Chroococcales*) // Bacteriol. Rev. 1971. V. 35. N. 2. P. 171–205.
- Vincent W. F. Cyanobacterial dominance in the Polar Regions // B. A. Whitton, M. Potts (Eds.) The ecology of cyanobacteria: their diversity in time and space. Springer, Dordrecht, 2000. P. 321–340.

ON THE ECOLOGY OF *Nostoc commune* (Cyanoprokaryota) IN SOUTHERN SIBERIA AND MONGOLIA

I. N. Egorova¹, G. S. Shambueva¹, O. V. Shergina¹, N. Shinen²

¹ Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry, Russian Academy of Sciences, Siberian Branch Lermontov str., 132, Irkutsk, 664033, Russian Federation

² National University of Mongolia

Ikh Surguuliin gudamj, 1, P. O. Box 46A/523, 210646, Ulaanbaatar, Mongolia

E-mail: egorova@sifibr.irk.ru, galina93shambueva@mail.ru, sherolga80@mail.ru, s_mandakh@yahoo.com

The author's and literature data on the distribution of the *Nostoc commune* Vaucher ex Bornet et Flahault in the terrestrial habitats of Southern Siberia and Mongolia, the size of the biomass formed by the species and the content of nitrogen in the thallus have been analyzed and summarized for the first time. Established in the study region was a location of 84 species. Most of them are confined to steppe, forest-steppe, and meadow plant communities. In the study area *Nostoc* is often found in forests, while in the mountain tundra it is seldom encountered. The species is able to dominate the vegetation cover of a number of anthropogenically disturbed habitats. As a result of assessing the size of the biomass formed by *Nostoc* in the steppe, meadow, meadow-forest plant communities of the region, the data were obtained, which, in general, are comparable to those for the steppe and meadow plant communities of Kirov Oblast, the Republic of Bashkiria, and Kazakhstan. *Nostoc* formed maximum biomass (37 g/m²) on the sod-carbonaceous thick soil of the steppe meadow in Irkutsk Oblast. In the thallus of *Nostoc*, from 2.7 to 5.1 % of the total nitrogen is accumulated, which exceeds the content of total nitrogen in green mosses and litter of grassy plants of steppe phytocenoses by 2–3 times. The species of *Nostoc* of the steppe, forest-steppe, meadow plant communities of Southern Siberia and Mongolia contain the same amount of nitrogen as the samples of this species from the zonal tundra of northern Russia.

Keywords: *Cyanoprokaryota*, *Nostoc commune*, distribution, biomass, total nitrogen, Southern Siberia, Mongolia.

How to cite: Egorova I. N., Shambueva G. S., Shergina O. V., Shinen N. On the ecology of *Nostoc commune* (Cyanoprokaryota) in Southern Siberia and Mongolia // *Sibirskij Lesnoj Zhurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2019. N. 1: 16–29 (in Russian with English abstract).

DOI: 10.15372/SJFS20190102