

УДК 582.2/.3/58.084.2

ЦИАНОБАКТЕРИИ И ВОДОРОСЛИ БИОЛОГИЧЕСКИХ ПОЧВЕННЫХ КОРОК ПЯТЕН-МЕДАЛЬОНОВ ГОРНЫХ ТУНДР УРАЛА

© 2023 г. Е. Н. Патова^а, *, И. В. Новаковская^а, М. Д. Сивков^а^аИнститут биологии Коми НЦ УрО РАН, ул. Коммунистическая, 28, Сыктывкар, 167982 Россия

*e-mail: patova@ib.komisc.ru

Поступила в редакцию 02.08.2022 г.

После доработки 15.09.2022 г.

Принята к публикации 16.09.2022 г.

Изучено видовое разнообразие цианобактерий и эукариотных водорослей биологических почвенных корочек, формирующихся на пятнах-медальонах в кустарничково-мохово-лишайниковой и ерничково-лишайниково-моховой пятнистых горных тундрах Урала. Выявлено – 46 видов из пяти отделов: Cyanobacteria – 19, Ohrophyta – 1, Bacillariophyta – 2, Chlorophyta – 22, Charophyta – 2. Основу альгоценозов биологических корок исследованных пятен-медальонов формируют виды: Cyanobacteria: *Stigonema minutum*, *Gloeocapsopsis magma*, *Schizothrix fuscescens*, *Dasygloea cf. lamyi*, *Fischerella muscicola*, *Nostoc commune*, *Scytonema hofmannii*; Chlorophyta: *Sporotetras polydermatica*, *Coccomyxa simplex*, *Elliptochloris bilobata*, *E. subsphaerica*, *Lobochlamys culleus*, *Pleurastrum terricola*. Невысокое разнообразие водорослей и цианобактерий связано с экологическими условиями, формирующимися в этом типе местообитаний: нестабильный температурный режим верхних горизонтов почвы, кислые почвы с низкой степенью насыщенности основаниями, а также невысоким содержанием азота, фосфора и других биогенных элементов. Численность клеток цианобактерий и микроводорослей на исследованных пятнах-медальонах составила от 0.03 до 34.19 млн кл./г почвы. Средние скорости азотфиксации, измеренной методом ацетиленовой редукции, на голом грунте пятен-медальонов были в диапазоне от 0.009 до 0.015 мг C₂H₄ м⁻² ч⁻¹, в разных вариантах биологических почвенных корок – от 1.48 до 2.25 мг C₂H₄ м⁻² ч⁻¹. Исследованные пятна планируется использовать для стационарных наблюдений за сукцессионными процессами зарастания криогенных форм рельефа в условиях горных тундр.

Ключевые слова: эукариотные водоросли, комплексы доминантов, азотфиксация, горно-тундровые почвы

DOI: 10.31857/S0032180X22601001, EDN: BJPVDL

ВВЕДЕНИЕ

В горных и высокоширотных регионах биологические почвенные корки (БК) (biological soil crust), которые состоят из цианобактерий, водорослей, грибов, лишайников и мхов, формируют основу сообществ пионерной растительности на оголенных в результате криогенных процессов грунтах – пятнах-медальонах [18–20, 31, 41]. Микроводоросли и цианобактерии являются важным функциональным фототрофным компонентом таких сообществ, оказывают влияние на накопление органического вещества почвы и концентрацию азота, ее гидрологический режим и структуру, влияют на круговорот питательных веществ, микробиологическую активность и газовый режим, участвуют в защите почвы от водной и ветровой эрозии [16, 20, 22, 41, 50]. Сведения о первичном разнообразии криптогамных сообществ на участках криогенных форм рельефа, лишенных растительности, а также долго-

срочные наблюдения за этапами формирования растительности, составление прогнозов их изменения под влиянием наблюдаемых и ожидаемых климатических флуктуаций необходимы для оценки реакции горных экосистем на глобальное изменение климата Земли [38]. Особенно это актуально для высокоширотных и высокогорных районов, которые испытывают более быструю трансформацию почвенно-растительного покрова под влиянием климатических колебаний по сравнению с районами с умеренным климатом [5, 29, 44]. В настоящее время таксономическое разнообразие и экофизиологические показатели БК и их трансформация рассматриваются как индикаторы климатических изменений [40, 41]. Более детально в этом отношении изучены семиаридные области [18, 25]. Активно развиваются исследования по изучению генетического разнообразия и экофизиологии БК зональных сообществ Арктики и Антарктиды [21, 40–42, 45]. Для север-

Таблица 1. Характеристика мест отбора биологических почвенных корочек на стационарных площадках

Тип сообщества	Координаты	Особенности рельефа/ крутизна склона	Высота, м над ур. м.	Площадь, м ² *			
				1	2	3	4
Площадка 1							
Пятнистая кустарничково-мохово-лишайниковая тундра	65°12'17.8" N 60°16'0" E	Верхняя часть склона/до 5°	781	0.23	0.05	0.15	0.03
Площадка 2							
Пятнистая ерниково-лишайниково-моховая тундра	65°13'21" N 60°19'30" E	Нижняя часть склона/выровненный участок	615	0.33	0.12	0.17	0.04

* Площадь исследованных пятен определяли с помощью программы ImagesJ 1.45S. Площадь: 1 — общая для пятна; 2 — серых и черных корочек; 3 — голого грунта; 4 — каменистых участков.

ных регионов России такие исследования мало-численны, направлены в основном на выявление видового богатства водорослей и цианобактерий [7, 23, 24].

Вследствие труднодоступности и удаленности высокоширотных регионов как в России, так и за рубежом, обычно наблюдения за БК ограничиваются разовыми сборами за 1–2 полевых сезона. Длительные временные ряды наблюдений за сукцессионными процессами с участием криптогамных корок при формировании первичных сукцессий на оголенных грунтах для горных территорий единичны [12, 35, 48]. Мало исследованы функциональные показатели БК для разных вариантов пионерных сообществ горной и тундровой растительности, в большей степени в этом отношении изучены арктические тундры на архипелаге Шпицберген [50, 51] и Канадской Арктике [48]. На Урале такие исследования проведены только в северных регионах [39].

Изучение почвенных водорослей в горно-тундровых сообществах Приполярного Урала начато с 2005 г. сотрудниками Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Исследованы разнообразие и структура водорослевых сообществ БК, обнаружены новые виды как для науки, так и для европейского северо-востока России, изучено влияние на них различных факторов среды [6, 8, 36], показано, что на высотном градиенте от горных тундр до горно-лесного пояса наблюдается изменение состава водорослей в почвенных БК [37]. В настоящее время в горных тундрах Урала организованы наблюдения за процессами зарастания голого грунта БК с участием почвенных цианобактерий и водорослей.

Цель исследования — изучить разнообразие и структуру сообществ цианобактерий и водорослей на пятнах-медальонах в двух типах горно-тундровых растительных сообществ, оценить азотфиксирующую активность исследованных биологических почвенных корок. Для проведе-

ния наблюдений заложены стационарные площадки, на которых планируются многолетние наблюдения.

ОБЪЕКТЫ И МЕТОДЫ

Характеристика мест отбора проб. Для изучения состава, распределения и азотфиксирующей активности БК с участием цианобактерий и водорослей на северо-западном склоне горы Баркова в июле 2019 г. заложены стационарные пробные площадки в двух вариантах пятнистых горных тундр (табл. 1, рис. 1). Характеристика особенностей рельефа и растительности района работ приведена в монографической сводке [3]. Площадки расположены на пятнах-медальонах, образованных в результате криогенных процессов. На пятнах хорошо выражены участки с голым грунтом без растительности, а также заросшие корочками серого (серо-коричневого) и черного цвета. Характеристика вариантов зарастания пятен дана ранее [6]. Пробные площадки отличаются положением по высоте и крутизне склона, а также характеру тундровой растительности и почв. Площадка 1 заложена в пятнистой кустарничково-мохово-лишайниковой тундре. Такие сообщества чаще всего приурочены к выположенным верхним частям склонов и нагорным террасам гряд [3]. Микрорельеф выровненный, с западинами между пятнами пучения обрамленными камнями и галькой. Почвы — петроземы потечно-гумусовые (Haplic Leptosols) и подзолы иллювиально-гумусовые (Albic Podzols) [8]. БК могут занимать в таких сообществах до 20% от общего проективного покрытия (ОПП) фитоценоза [3]. Площадка 2 заложена в пятнистой ерниково-лишайниково-моховой тундре. Обычно такие сообщества встречаются на хорошо дренированных участках водораздела с глееземами грубогумусованными (Haplic Gleysols) и литоземами перегнойно-темногумусово-потечно-гумусовыми (Humic Leptosols) [7]. Как правило, сообщества сомкнуты, пят-

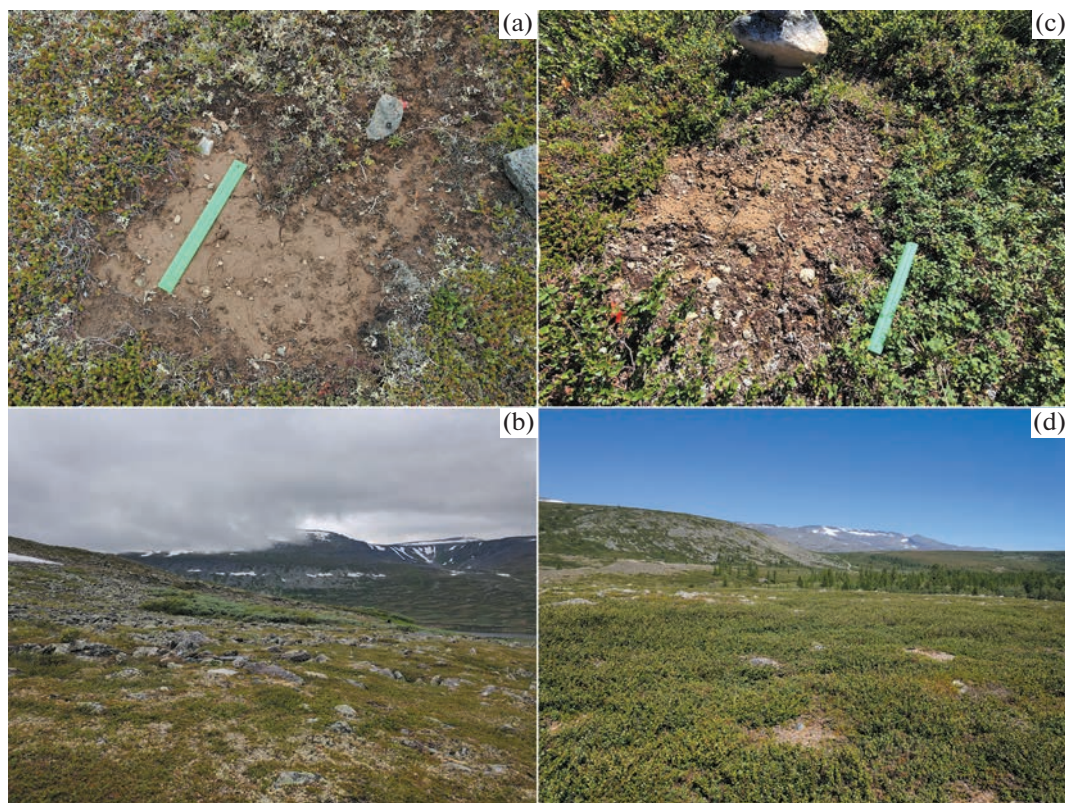


Рис. 1. Объекты исследования — пятна-медальоны голого грунта в горных тундрах. а, б — стационарная площадка 1 в пятнистой кустарничково-мохово-лишайниковой тундре, с, d — стационарная площадка 2 в пятнистой ерниково-лишайниково-моховой тундре.

на медальоны с БК здесь встречаются реже и занимают около 5% от ОПП и приурочены к межбугровым понижениям, где происходит аккумуляция снега [3].

Характеристика климата района исследований. Климат района исследований резко континентальный, с холодной длительной зимой, прохладным летом, коротким вегетационным периодом и с относительно большим количеством осадков, чрезвычайно малыми величинами испарения и избыточным увлажнением [2]. Среднегодовая температура воздуха составляет -4.4°C . Средняя температура воздуха самого холодного месяца (января) $-18...-21^{\circ}\text{C}$; самого теплого (июля) $-8...-11^{\circ}\text{C}$. Вегетационный период составляет не более 80 дней. Лето в горах прохладное, в июне—июле температура может достигать $20...30^{\circ}\text{C}$, в этот период погода особенно непостоянна. Наиболее увлажненными оказываются наветренные (западные и юго-западные) склоны Урала поскольку вынос влажных атлантических масс воздуха происходит преимущественно в виде западных и юго-западных потоков. В наиболее возвышенных западных склонах выпадает $1000...1500$ мм осадков [2].

Климатические особенности определяют условия развития растительного покрова горных тундр, включая водорослевые группировки БК.

Измерение экологических параметров. Для оценки годовой динамики температуры в поверхностном слое почвы оголенного пятна-медальона на площадке 1 в 2019–2020 гг. измеряли температуру почвы в верхнем $0...1$ см слое с использованием термохрона DS 1922L (Dallas Semiconductor, США). Влажность почвы (объемное содержание воды, %) поверхностных горизонтов пятен-медальонов исследовали с помощью почвенного влагомера Field Scout TDR-100 (Spectrum Technologies, США) в 10-кратной повторности. Измерение фотосинтетически активной радиации (ФАР), температуры ($T_{\text{в}}$) и относительной влажности воздуха выполняли с применением датчиков ФАР S-LIA-M003, температуры/влажности S-TNA-M00 в комплекте со станцией климата HOBO H21-002 (Onset Computer Corporation, США).

Измерение азотфиксации. Активность фиксации молекулярного азота (ARA) измеряли с помощью метода восстановления ацетилена [49]. На мониторинговых площадках пятен-медальонов и рядом на аналогичных пятнах вырезали случайным образом БК или участки голого грунта размером 2×3 см² с минеральным слоем почвы толщиной менее 0.5 см и помещали в 130 мл стеклянные конические колбы. Колбы закрывали резиновыми пробками с модифицированными перегородками

для отбора проб газовых смесей. Откачивали воздух объемом 13 мл и вводили дополнительно около 13 мл 100% ацетилена для создания в объеме колбы 10% смеси ацетилен/воздух. Измерения выполняли в околополуденное время: первую пробу газовой смеси отбирали спустя 40 мин после ввода ацетилена, вторую пробу – спустя 2 ч, каждый раз отбирали 3 мл пробы и вводили в герметичные 12 мл флаконы Labco Exetainer (Англия). Для контроля температуры корочек использовали дополнительную колбу с БК, в которую ацетилен не вводили, в ней проводили измерение температуры микротермопарой НОВО (Onset Computer Corporation, США).

Анализ этилена во флаконах выполняли в лабораторных условиях на газовом хроматографе Цвет-800 (Россия) с сорбентом Porapak N 80/100 в 2 м металлической колонке. В колонку вводили 0.8 мл газовой смеси, для калибровки использовали стандартные смеси ЛиндеГаз (Россия). Скорость АРА рассчитывали, как количество этилена (мг), произведенного единицей поверхности БК или голого грунта в единицу времени ($\text{мг C}_2\text{H}_4 \text{ м}^{-2} \text{ ч}^{-1}$).

Анализ почвенных образцов. Аналитическую обработку образцов верхних горизонтов почвы, отобранных с глубины 0–5 см по стандартным методам (ГОСТ 17.4.3.01-83), проводили в Эко-аналитической лаборатории центра коллективного пользования “Хроматография”, а также отделе почвоведения Института биологии Коми НЦ УрО РАН. Использованные методы и методики для химического анализа описаны ранее [8].

Методы исследования видового разнообразия и количественных показателей водорослей и цианобактерий. Сборы почвенных водорослей выполнены общепринятыми в почвенной альгологии методами [15, 17]. Пробы отбирали на пятнах с криптогамными корками толщиной до 1.5 см. Выявление видового состава водорослей выполняли двумя методами. Активно вегетирующие и доминантные виды определяли методом прямого микроскопирования свежесобранных почвенных образцов. Исследование проводили в полевых условиях с помощью микроскопа Биолам Д-11. Для выделения доминирующих видов учитывали частоту встречаемости видов и количественные показатели. Для оценки частоты встречаемости использовали шкалу Стармаха [47]: “+” – очень редко (вид присутствует в отдельных препаратах); 1 – единично (1–6 экземпляров в препарате); 2 – мало (7–16 экземпляров в препарате); 3 – порочно (17–30 экземпляров в препарате); 4 – много (31–50 экземпляров в препарате); 5 – очень много, абсолютное преобладание (>50 экземпляров в препарате). К доминирующим отнесены виды, отмеченные с частотой встречаемости 3–5 и преобладающие по численности. Количественные показатели водорослей изучали в свежесо-

бранных образцах голого грунта и БК [14]. Для подсчета количества клеток отобранные образцы растирали в ступке, далее навеску в 5 мг растирали в 1 мл воды. Учет проводили в одной капле (объем 1/26 мл), помещали ее на предметное стекло, накрывали покровным стеклом и просматривали под микроскопом ($\times 400$). Учет проводили в 10 продольных полосах, затем пересчитывали численность на общее число продольных полос на покровном стекле (предварительно было подсчитано). Затем проводили пересчет числа клеток на 1 г почвенного образца. Брели по 10 повторностей для каждой пробы, для оценки численности использовали диапазон полученных значений.

В лабораторных условиях изучали разнообразие цианобактерий и водорослей с использованием накопительных культур с последующим выделением из них монокультур. Выращивание водорослей проводили с применением почвенной вытяжки, а также широко используемых жидких и агаризованных сред 3N-BBM и BG 11 [17] при освещении $40 \text{ мкмоль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ ФАР (фитолампа Uniel ULI-P11 -35 W/SPFR IP40 WHITE, Китай), температуре 20°C и 12-часовом световом периоде. Для получения альгологически чистых культур использовали метод посева штрихом и изоляцию с помощью микропипетки [17]. Водоросли определяли при увеличении до 1000 на микроскопе Nikon Eclipse80i, оборудованного системой дифференциального интерференционного контраста и видеофиксации изображений. Виды идентифицировали с привлечением отечественных и зарубежных определителей [1, 26, 30–32]. Таксономия и номенклатура водорослей приведены по AlgaeBase [28]. Для выявления сходства видового состава использовали коэффициент Сьеренсена–Чекановского [46].

Статистический анализ выполняли с использованием программы Statistica 13.0 (StatSoft, США). Сравнение влажности почвы, химических показателей, значений АРА корочек, численности водорослей в БК выполняли с использованием критерия Манна–Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Характеристика экологических условий на пятнах-медальонах. В горных тундрах на развитие растительного покрова заметное влияние оказывает температурный режим почвы [51], наиболее резким колебаниям температуры подвержена поверхность оголенных грунтов на пятнах [13].

Результаты измерения в годовом интервале времени среднесуточной температуры на пятне-медальоне в пятнистой кустарничково-мохово-лишайниковой тундре представлены на рис. 2. Количество дней с отрицательными среднесуточными температурами на почве составило 214.

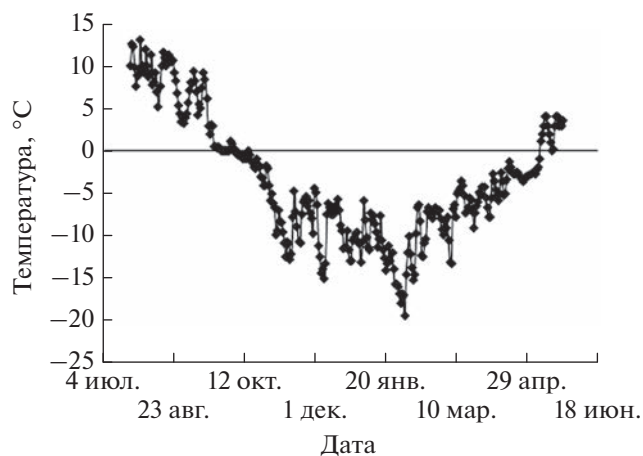


Рис. 2. Годовая динамика среднесуточной температуры поверхностного слоя (0–1 см) почвы пятна-медальона (площадка 1) в 2019–2020 гг.

Устойчивые отрицательные температуры почвы установились поздно для данной местности, в конце первой декады октября. Среднесуточная температура почвы пятна-медальона зимой составила -7.5°C , что значительно выше среднесуточной температуры воздуха -11.4°C . За период измерений минимальная среднесуточная температура почвы составила -19°C , а максимальная $+13.1^{\circ}\text{C}$. Положительные среднесуточные температуры на почве отмечены весной в первой декаде мая.

Выполнены сравнительные сезонные измерения температуры пятен голого грунта на площадках. За вегетационный сезон (измерения выполнены в течение 63 сут) среднесуточные температуры поверхности почвы (0–1 см) на исследованных

пятнах-медальонах не опускались ниже $+5^{\circ}\text{C}$ (рис. 3).

В летний период температура поверхностного горизонта почвы голого грунта на площадке 2 незначительно превышала показатели, измеренные на площадке 1 ($p = 0.054$) (рис. 4). Разница температур была более заметна при относительно высоких значениях температуры и обусловлена, скорее всего, разным положением исследованных пятен в микроландшафте и степенью ветрового воздействия (на выровненном участке ерниковой тундры отмечено значительно меньше воздействие ветра).

В период проведения исследований (третья декада июля) наблюдали высокие для данной местности значения среднесуточных ФАР — $417\text{--}545 \text{ мк моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ и $T_{\text{в}} = 10.3\text{--}14.9^{\circ}\text{C}$. При этом отмечены низкие значения относительной влажности воздуха — $59\text{--}65\%$. В полуденное время было сухо, влажность снижалась до 28% . Максимальные значения ФАР и $T_{\text{в}}$ составили $1900 \text{ мк моль м}^{-2} \text{ с}^{-1}$ и 26°C соответственно. Ночи были прохладными, $T_{\text{в}}$ опускалась до 1.2°C .

Измерения влажности почвы выполнены только в дни отбора альгологических проб. Диапазон показателей объемного содержания воды в верхнем горизонте площадок был довольно широким — $18.2\text{--}46.5\%$, разница между площадками по данному показателю была статистически незначимой ($p > 0.05$, критерий Манна–Уитни).

Краткая характеристика химических свойств почв верхних горизонтов пятен-медальонов. Для исследованных пятен характерны кислые почвы с низкой степенью насыщенности основаниями, с

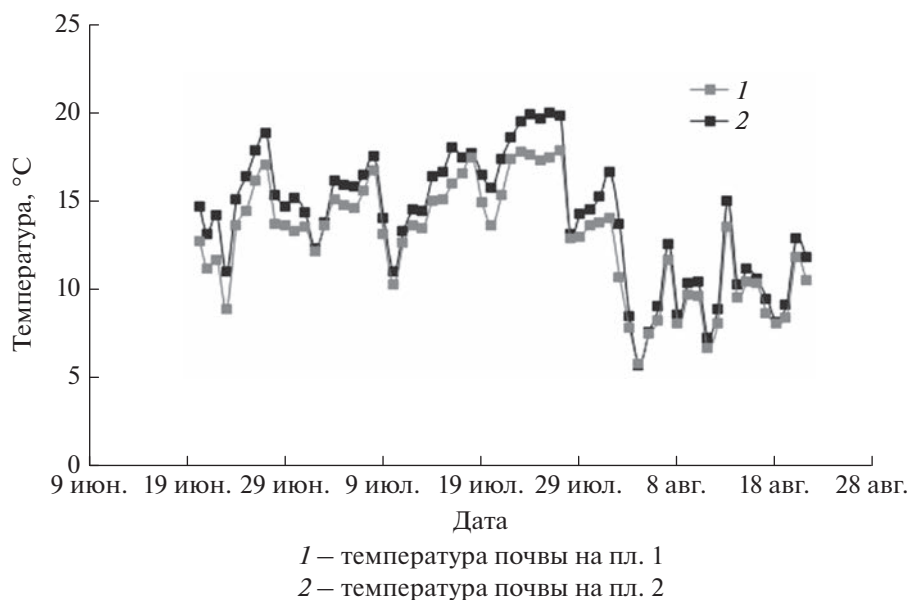


Рис. 3. Сезонная динамика среднесуточных температур верхнего слоя почвы (0–1 см) на стационарных площадках 1 и 2 в течение вегетационного периода.

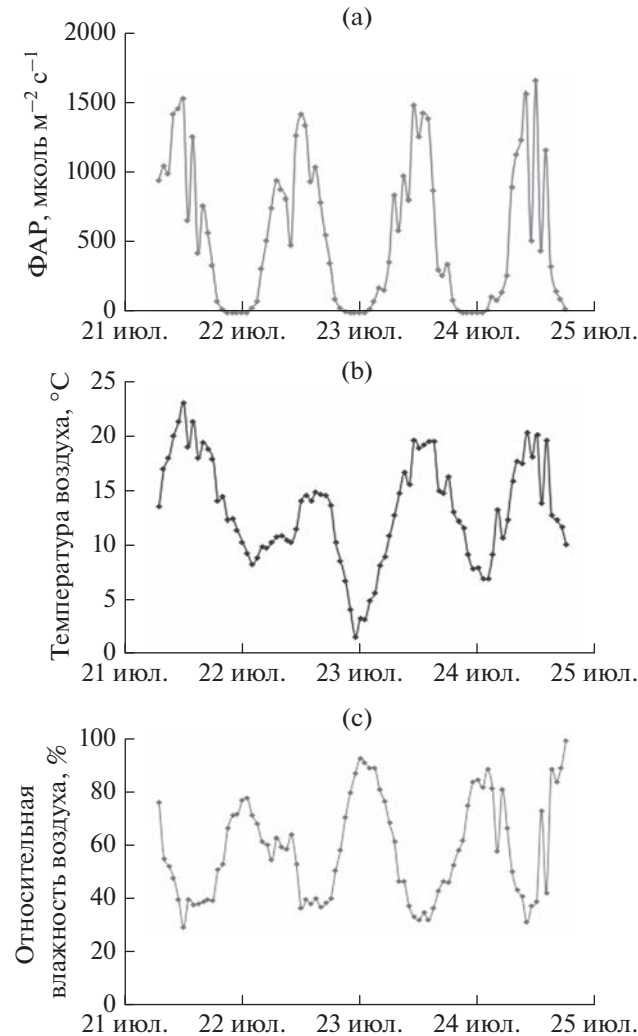


Рис. 4. Климатические показатели в период выполнения работ. а – ФАР, б – температура воздуха, с – относительная влажность воздуха.

невысоким содержанием азота, фосфора и других биогенных элементов (табл. 2). Для площадки 1 отмечено большее содержание углерода, азота, кальция и магния (рис. 5) ($p < 0.05$). Заметных отличий по содержанию остальных изученных элементов не обнаружено. Величина отношения C/N в почвенной толще под исследованными БК находится в пределах 13–14, что свидетельствует об относительно низкой степени обогащенности органического вещества почв азотом в следствие слабой трансформации органических остатков.

Видовой состав цианобактерий и водорослей. Всего на исследованных пятнах выявлено – 46 видов. Cyanobacteria – 19, Ohrophyta – 1, Bacillariophyta – 2, Chlorophyta – 22, Charophyta – 2 (табл. 3). Видовое богатство и таксономическое разнообразие на сравниваемых пятнах-медальонах было сходным (рис. 6). На стационарной площадке 1 обнаружено 27 видов. На площадке 2 – 38 видов водорослей, на этом участке отмечено большее число видов цианобактерий и зеленых водорослей.

Активно вегетирующие виды, обнаруженные методом прямого микроскопирования свежеобработанных почвенных образцов, составили более 50% от общего разнообразия водорослей. Остальные виды выявлены только при культивировании. В лабораторных условиях с использованием питательных сред идентифицирован 21 вид водорослей, что составляет 46% от общего видового богатства. На исследованных пятнах активно вегетирующие виды и доминантные комплексы имеют небольшие различия.

Во всех типах корочек в смешанных культурах на почвенной вытяжке выявлены виды: *Bracteacoccus minor*, *Chlamydocapsa* sp., *Coccomyxa simplex*, *Coelastrrella oocystiformis*, *Elliptochloris subsphaerica*, *Fischerella muscicola*, *Myrmecia bisecta*, *Sporotetras polydermatica*, *Schizothrix fuscescens*, *Vischeria magna*.

Таблица 2. Химические свойства горно-тундровых почв (0–5 см горизонт) пятен-медальонов

№ площадки	Влажность почвы, %	C	N	pH		Обменные катионы			P ₂ O ₅	K ₂ O	Pb	Cd	Zn	Ni	Co	Cu	Fe	Mn	Al
		%	H ₂ O	KCl	Ca ²⁺	Mg ²⁺	Na ⁺	ммоль /кг	мг/кг										
		$\frac{\omega}{\pm \Delta}$	$\frac{\omega}{\pm \Delta}$	$\frac{pH}{\pm \Delta}$	$\frac{pH}{\pm \Delta}$	$\frac{\omega}{\pm \Delta}$	$\frac{\omega}{\pm \Delta}$	$\frac{\omega}{\pm \Delta}$	$\frac{\omega}{\pm \Delta}$	$\frac{\omega}{\pm \Delta}$	$\frac{\omega}{\pm \Delta}$	$\frac{\omega}{\pm \Delta}$	$\frac{\omega}{\pm \Delta}$	$\frac{\omega}{\pm \Delta}$	$\frac{\omega}{\pm \Delta}$	$\frac{\omega}{\pm \Delta}$	$\frac{\omega}{\pm \Delta}$	$\frac{\omega}{\pm \Delta}$	$\frac{\omega}{\pm \Delta}$
1	46.5	$\frac{2.8}{0.4}$	$\frac{0.2}{0.04}$	$\frac{4.08}{0.2}$	$\frac{3.68}{0.2}$	$\frac{72}{14}$	$\frac{24}{5}$	<0.20	$\frac{26}{5}$	$\frac{93}{14}$	$\frac{13}{3}$	$\frac{0.45}{0.23}$	$\frac{37}{7}$	$\frac{13}{5}$	$\frac{8}{3}$	<0.4	>100 (382)	$\frac{22}{3}$	>100 (1007)
2	35.6	$\frac{1.5}{0.3}$	$\frac{0.110}{0.022}$	$\frac{4.26}{0.2}$	$\frac{3.83}{0.2}$	$\frac{37}{7}$	$\frac{12.1}{2.4}$	<0.20	$\frac{8}{2}$	$\frac{57}{8}$	$\frac{12}{3}$	$\frac{0.36}{0.18}$	$\frac{28}{6}$	$\frac{11.2}{2.2}$	$\frac{5.9}{2.4}$	<0.4	>100 (407)	<5.0	>100 (1491)

Примечание. Над чертой – значение показателя, под чертой – $\pm \Delta$ границы интервала абсолютной погрешности при $P = 0.95$, < – результаты ниже предела определения методики измерений.

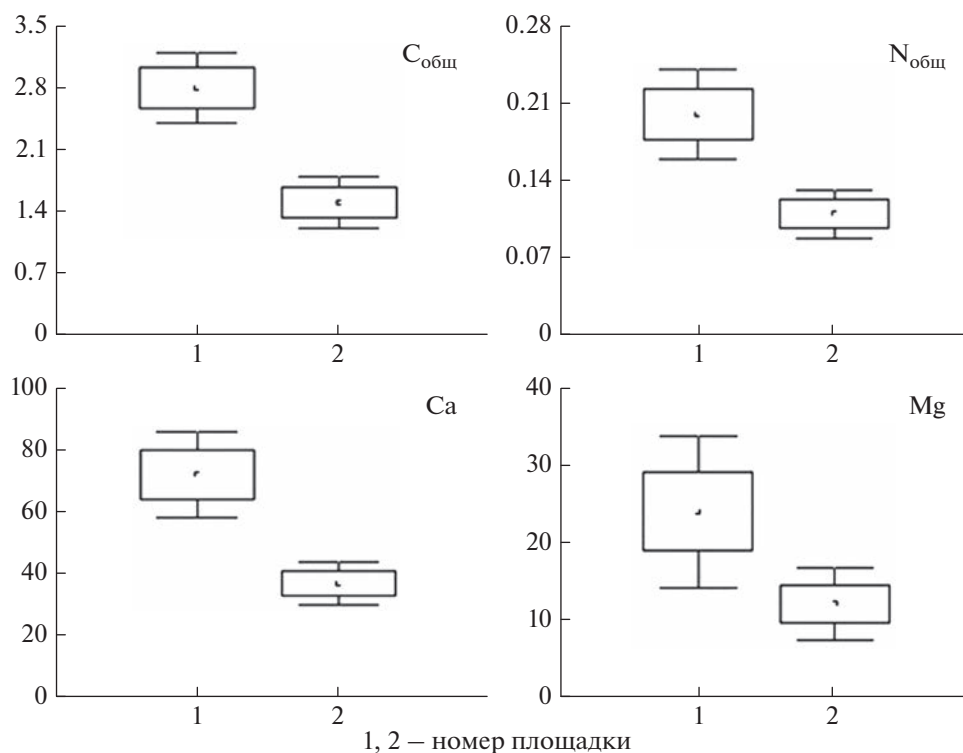


Рис. 5. Попарное сравнение содержания $C_{общ}$, $N_{общ}$ (%) и обменных оснований Ca^{2+} и Mg^{2+} (мг/кг) в верхних горизонтах исследованных пятен-медальонов. Даны средние значения для показателей, различия для которых статистически значимы. Точка в центре — среднее значение, прямоугольник — стандартная ошибка средней, бары — стандартное отклонение.

Азотфиксаторы представлены 11 видами, из них в комплекс доминантов по частоте встречаемости входят *Stigonema minutum*, *Nostoc commune*, *Fischerella muscicola*, *Tolypothrix tenuis* (табл. 3).

Количественные показатели. Результаты учета численности водорослей на пятах приведены в табл. 4. Основу водорослевых сообществ на пятах формируют активно вегетирующие в природных условиях цианобактерии и зеленые водоросли, основные из них приведены на рис. 7. На голом грунте пятен численность цианобактерий и водорослей была на несколько порядков ниже, чем в серых и черных БК. Основу альгогруппировок формировали из цианобактерий виды родов *Dasygloea*, *Phormidium*, *Tolypothrix*, *Fischerella*, из зеленых — *Coccomyxa*, *Sporotetrax* и *Elliptochloris*, из диатомовых — *Navicula* и *Pinnularia*. В серых корках по показателям численности доминировали из цианобактерий *Stigonema minutum* (80% от численности цианобактерий), из зеленых водорослей — *Coccomyxa simplex*, *Sporotetrax polydermatica* и *Elliptochloris bilobata*. В черных корках абсолютным доминантом по численности на обеих площадках была *Stigonema minutum*. Относительно высокую численность имели *Gloeocapsopsis magma*, *Fischerella muscicola*, *Nostoc commune*, *Sporotetrax polydermatica*, *Elliptochloris subsphaerica* и *Coccomyxa simplex*. В черных БК площадки 1 количество

зеленых водорослей было значимо ($p = 0.002$) ниже, чем в черных БК площадки 2 (12.2 против 20.5 млн клеток), при этом средние значения численности цианобактерий статистически не отли-

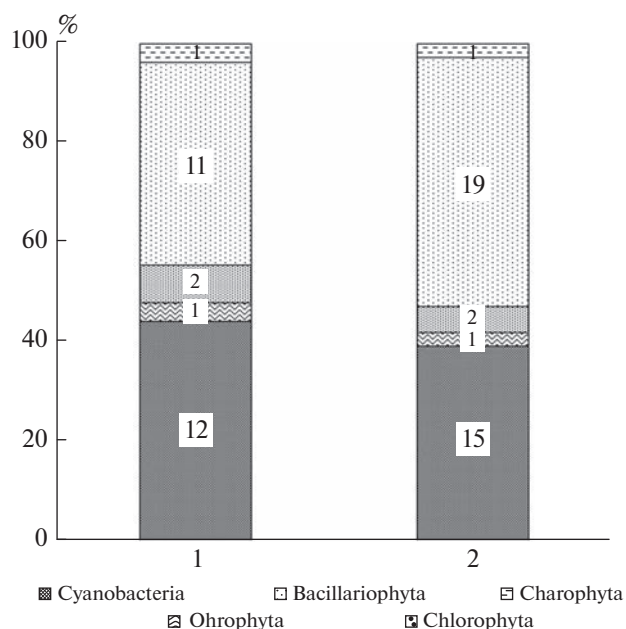


Рис. 6. Таксономический состав водорослей на исследованных пятнах-медальонах.

Таблица 3. Состав и распределение цианобактерий и водорослей на исследованных пятнах-медальонах

Таксон	Площадка					
	1			2		
	голый грунт	серая корка	черная корка	голый грунт	серая корка	черная корка
Сyanobacteria						
<i>Aphanocapsa muscicola</i> (Meneghini) Wille	—	—	2	—	—	—
<i>Aphanocapsa</i> sp.	K	—	—	—	—	K
<i>Calothrix</i> sp.*	—	—	—	—	3	—
<i>Calothrix braunii</i> Bornet et Flahault*	—	—	—	—	—	2, K
<i>Calothrix parietina</i> Thuret ex Bornet & Flahault*	—	—	—	2	—	3
<i>Dasygloea</i> cf. <i>lamyi</i> (Gomont) Senna & Komárek	3, K	—	4, K	—	4, K	—
<i>Gloeocapsopsis magma</i> (Brébisson) Komárek & Anagnostidis ex Komárek	—	2	4	—	4	4
<i>Gloeocapsopsis dvorakii</i> (Nováček) Komárek & Anagnostidis ex Komárek	—	—	3	—	—	—
<i>Fischerella muscicola</i> Gomont*	—	—	—	2, K	3, K	4
<i>Nostoc commune</i> Vaucher ex Bornet & Flahault*	—	—	—	—	K	3, K
<i>Nostoc punctiforme</i> Hariot*	—	—	—	—	K	K
<i>Phormidium corium</i> Gomont	2	—	3	5	2	3
<i>Scytonema hofmannii</i> C. Agardh ex Bornet & Flahault*	K	—	2, K	—	—	—
<i>Schizothrix fuscescens</i> Kutzing ex Gomont	—	K	3, K	K	2, K	3, K
<i>Stigonema minutum</i> Hassall ex Bornet et Flahault*	K	4, K	5, K	2	4	5, K
<i>Stigonema ocellatum</i> Thuret ex Bornet & Flahault*	—	—	—	—	—	2
<i>Synechococcus</i> sp.	K	—	—	—	K	K
<i>Tolypothrix lanata</i> Wartmann ex Bornet & Flahault*	—	—	2	—	—	—
<i>Tolypothrix tenuis</i> Kützing ex Bornet & Flahault*	2	—	—	2	—	—
Ohrophyta						
<i>Vischeria magna</i> (Petersen) Kryvenda, Rybalka, Wolf & Friedl	K	—	—	K	K	K
Bacillariophyta						
<i>Navicula</i> spp.	2	2	—	3	2	—
<i>Pinnularia</i> spp.	2	—	2	2	2	—
Chlorophyta						
<i>Bracteacoccus minor</i> (Schmidle ex Chodat) Petrová	K	—	—	K	K	K
<i>Chlamydomonas hindakii</i> Ettl	—	—	—	—	K	—
<i>Chlamydomonas</i> cf. <i>noctigama</i> Korshikov	—	—	—	—	—	K
<i>Chlamydomonas</i> spp.	—	K	—	—	—	—
<i>Chlamydomonas thomassonii</i> Ettl	—	—	—	K	—	—
<i>Chlamydocapsa</i> sp.	—	—	—	K	K	K
<i>Coccomyxa simplex</i> Mainx	3, K	3, K	3, K	3	3	3, K
<i>Coelastrrella oocystiformis</i> (J.W.G. Lund) E. Hegewald & N. Hanagata	—	—	—	K	K	K
<i>Elliptochloris bilobata</i> Tschermak-Woess	2, K	3, K	—	—	3, K	—
<i>Elliptochloris subsphaerica</i> (Reisigl) H. Ettl et G. Gärtner	K	—	2, K	K	3, K	3, K

Таблица 3. Окончание

Таксон	Площадка					
	1			2		
	голый грунт	серая корка	черная корка	голый грунт	серая корка	черная корка
<i>Elliptochloris reniformis</i> H. Ettl et G. Gärtner	—	—	К	—	—	—
<i>Hormidiopsis crenulata</i> (Kütz.) Heering	—	—	—	К	—	—
<i>Interfilum terricola</i> (J.B. Petersen) Mikhailyuk, Sluiman, Massalski, Mudimu, Demchenko, Friedl et Kondratyuk	—	—	—	—	К	К
<i>Leptosira polychloris</i> Reisigl	—	—	—	—	К	—
<i>Lobochlamys culleus</i> (Ettl) T. Pröschold, B. Marin, U.W. Schlösser & M. Melkonian	К	—	К	—	—	—
<i>Myrmecia bisecta</i> Reisigl	—	—	—	К	К	К
<i>Neocystis curvata</i> (P.A. Broady) I. Kostikov, T. Darienko, A. Lukesová, & L. Hoffmann	—	—	—	—	К	—
<i>Parietochloris bilobata</i> (Vinatzer) V.M. Andreeva	К	—	К	К	К	—
<i>Pleurastrum terricola</i> (Bristol) D.M. John	К	К	—	К	—	К
<i>Sporotetras polyderrmatica</i> (Kütz.) Kostikov, Darienko, Lukesová et L. Hoffm	К	—	4, К	3, К	3, К	4, К
<i>Stichococcus</i> sp.	—	—	—	—	—	К
<i>Trebouxia</i> sp.	—	—	2	—	—	2
Charophyta						
<i>Cylindrocystis</i> sp.	—	—	—	3	—	—
<i>Mesotaenium</i> sp.	—	—	1	—	—	—
Всего видов	18	8	18	20	26	25

Примечание. Названия таксонов расположены в таблице по отделам, внутри отделов в алфавитном порядке; * — виды-азот-фиксаторы; “—” — вид не обнаружен; цифрами от 1 до 5 отмечена частота встречаемости вида при прямом микроскопировании по шкале Стармаха; К — виды, которые были обнаружены при культивировании на почвенной вытяжке в накопительной культуре и в монокультурах (частоту встречаемости клеток в культуре не отмечали). Большинство зеленых водорослей обнаружено в культуре, так как идентификация до вида возможна только при культивировании водоросли с изучением ее жизненного цикла и морфологических особенностей.

чались ($p = 0.745$). В серых БК площадки 1 наблюдали существенно более высокие ($p = 0.0022$) количества цианобактерий относительно площадки 2 (5.09 и 1.81 млн клеток соответственно). Остальные группы водорослей данного типа корочек показали статистически не достоверные отличия. Сравнение численных значений водорослей в черных и серых корочках показало значимые превышения ($p < 0.012$) средних значений общего количества клеток Cyanobacteria и Chlorophyta в черных БК на обеих площадках.

Азотфиксация на пятнах-медальонах. Скорости азотфиксации для БК и участков голого грунта на пятнах-медальонах приведены в табл. 5. В образцах голого грунта на обеих площадках скорость ацетиленовой редукции была очень низкой — 0.009–0.22 мг C_2H_4 м $^{-2}$ ч $^{-1}$. Обилие азотфиксаторов здесь было невысоким. На площадке 1 на голом грунте из диазотрофов отмечен *Tolypothrix tenuis*, на

площадке 2 — *Fischerella muscicola* и *Tolypothrix tenuis*. В БК азотфиксирующая активность значительно превышала показатели на голом грунте. Средние скорости АРА для БК площадки 2 были выше, чем для площадки 1 — 2.25 и 1.48 мг C_2H_4 м $^{-2}$ ч $^{-1}$ соответственно, хотя не обнаружено статистически значимой разницы между средними скоростями обеих площадок ($p = 0.22$). *Stigonema minutum* вид, определяющий азотфиксацию в БК обоих вариантов пятен-медальонов, доминант и по частоте встречаемости, и по количественным показателям. На площадке 2 кроме этого вида комплекс доминантов из диазотрофов формировали также *Fischerella muscicola* и *Nostoc commune*.

ОБСУЖДЕНИЕ

Почвенные водоросли, несмотря на неблагоприятные климатические условия, характерные

Таблица 4. Количественные показатели развития водорослей на исследованных пятнах-медальонах

Показатель	Средние и диапазон значений численности почвенных водорослей, млн кл./г почвы		
	голый грунт	серая корка	черная корка
Площадка 1			
Общая численность	—	5.68	14.40
min—max	0.03—0.33	1.47—0.2	5.88—28.72
Цианобактерии	—	3.48	12.19
min—max	—	1.26—6.06	3.53—23.39
Зеленые*	—	0.50	1.09
min—max	—	0.07—1.40	0.11—4.41
Диатомовые	—	0.01	0.004
min—max	—	0—0.07	0—0.04
Площадка 2			
Общая численность	—	2.57	20.45
min—max	0.137—0.154	0.22—5.58	12.85—34.19
Цианобактерии	—	1.81	14.17
min—max	—	0—4.19	8.63—21.55
Зеленые*	—	0.48	6.33
min—max	—	0.18—0.88	3.27—9.66
Диатомовые	—	0.01	0
min—max	—	0—0.07	0

Примечание. Прочерк — учет отдельных групп водорослей не проводили, * — учитывали представителей зеленых, охрофитовых и харовых водорослей.

Таблица 5. Активность ацетиленовой редукции биологических почвенных корочек и голого грунта на пятнах-медальонах

Площадка	ARA, мг C ₂ H ₄ м ⁻² ч ⁻¹			Дiazотрофные цианобактерии
	min	max	среднее	
Площадка 1				
БК	0.225	1.48	0.82 ± 0.37	Д: <i>Stigonema minutum</i> , С6: <i>Tolypothrix lanata</i> , <i>Scytonema hofmannii</i>
Голый грунт	0.009	0.12	0.07 ± 0.02	П: <i>Tolypothrix tenuis</i>
Площадка 2				
БК	0.015	2.25	1.07 ± 0.75	Д: <i>Stigonema minutum</i> , <i>Fischerella muscicola</i> , <i>Nostoc commune</i> С6: <i>Calothrix braunii</i> , <i>C. parietina</i>
Голый грунт	0.22	0.48	0.34 ± 0.12	П: <i>Fischerella muscicola</i> , <i>Tolypothrix tenuis</i>

Примечание. ARA — ацетиленовая редукция, измеренная при температуре 17°C. Д — доминанты по частоте встречаемости и количественным показателям, Сб — субдоминанты, П — виды с невысокой частотой встречаемости.

для Приполярного Урала (низкие среднегодовые температуры, прохладное лето, короткий вегетационный период), активно развиваются в горных тундрах, формируют массовые разрастания на поверхности пятен-медальонов. Период наблюдений в июле 2020 г. характеризовался высокими среднесуточными и максимальными за сутки значениями ФАР, с присущей условиям горной тундры большой амплитудой $T_{\text{в}}$, и низкой отно-

сительной влажностью воздуха (рис. 4). Такие условия можно считать относительно благоприятными для развития тундровых растительных сообществ. Необходимо отметить, в разные годы эти климатические показатели могут существенно отличаться, что, несомненно, оказывает влияние на состояние растительного покрова и формирование водорослевых сообществ БК, в частности.

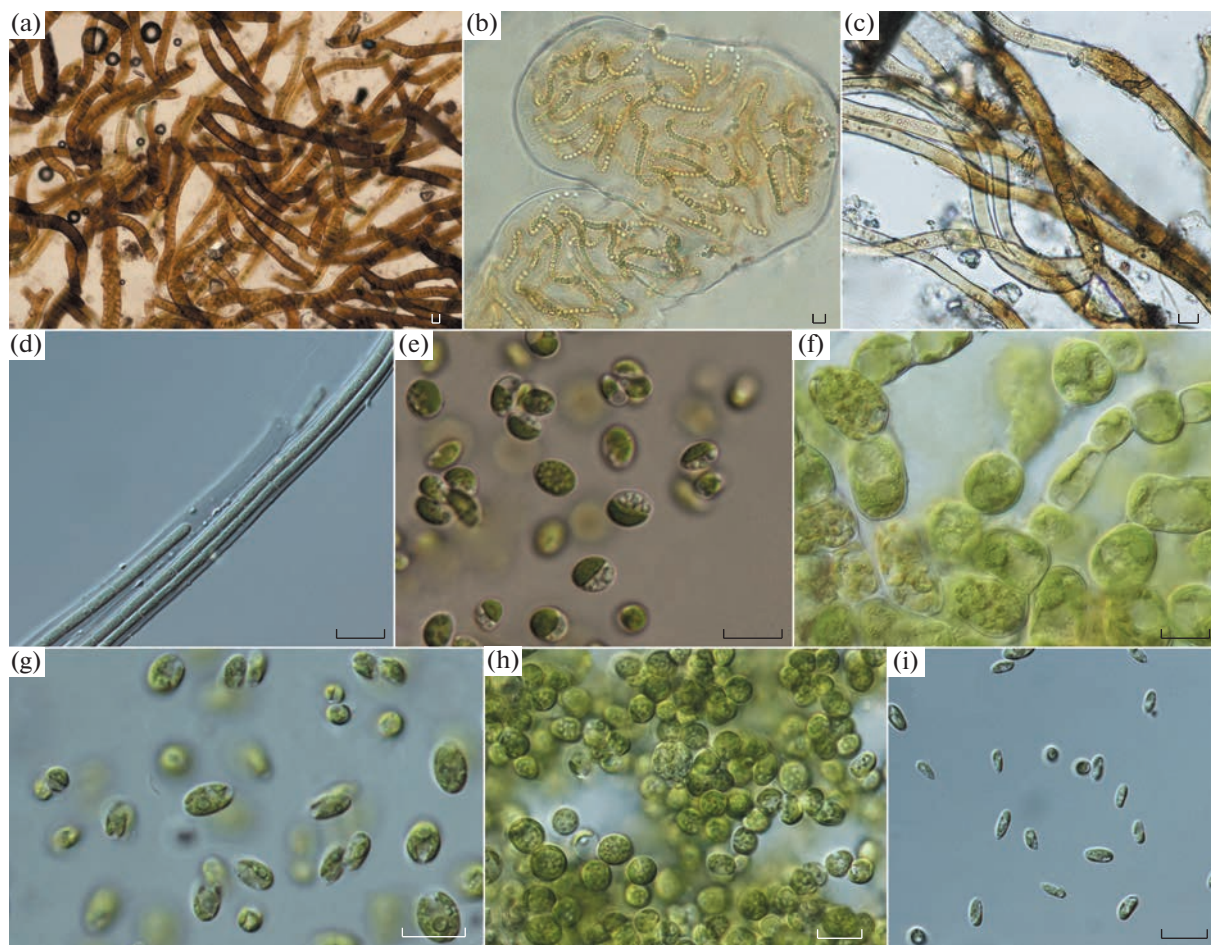


Рис. 7. Виды цианобактерий и эукариотных водорослей, формирующие основу альгоценозов БК пятен-медальонов: а – *Stigonema minutum*, б – *Nostoc commune*, в – *Scytonema hofmannii*, д – *Dasygloea* cf. *lamyi*, е – *Sporotetras polydermatica*, ф – *Pleurastrum terricola*, г – *Lobochlamys culleus*, h – *Elliptochloris bilobata*, и – *Coccoxyxa simplex*.

Разнообразие и структуру водорослевых сообществ БК определяют условия местообитания (температура и влажность почвы, высотный градиент, физико-химические свойства почв, растительное сообщество) [6, 8, 9, 19, 23, 36, 37, 42, 51]. В связи с различным положением в рельефе зарастание пятен БК на исследованных площадках отличается. БК на площадке 1 занимают до 21% от площади пятна, на площадке 2 около 37%. Как показали наблюдения, несмотря на отличие стационарных участков по расположению в рельефе и по типу растительных сообществ, в ерниково-лишайниково-моховых и кустарничково-мохово-лишайниковых пятнистых тундрах на пятнах-медальонах формируются сходные экологические условия. На стационарных площадках в течение всего вегетационного периода отмечены благоприятные температурные условия для развития цианобактерий и водорослей. Разница температур на площадках статистически не достоверна, и была более заметна только в летний период при относительно высоких значениях

температуры воздуха. За сезон среднесуточные температуры поверхности почвы не опускались ниже +5°C. Известно, что при такой температуре у почвенных цианобактерий и водорослей арктических регионов сохраняется функциональная активность – способность к фотосинтезу и азот-фиксации (у цианобактерий) [34, 39, 51, 52]. Не отмечено и статистически значимых отличий почвы по показателям влажности и химическому составу. Относительная влажность почвы была в диапазоне, достаточном для поддержания исследованных БК в активном состоянии [19, 39, 52]. Почвенные условия не благоприятны для поселения сосудистых растений, но вследствие снижения конкуренции здесь активно развиваются споровые растения с доминированием водорослей и фиксирующих азот цианобактерий. Сходство экологических условий определяет особенности формирования и распределения видового состава БК на пятнах-медальонах.

Из 46 обнаруженных видов основу альгогруппировок пятен формируют зеленые водоросли (22)

и цианобактерии (19 таксонов). Отмечено увеличение числа видов от голого грунта к черным корочкам. Видовое богатство меньше, чем для пятен южных тундр Таймыра (идентифицировано 118 видов цианобактерий и водорослей) [12] и для архипелага Шпицберген, где в БК обнаружено 102 вида зеленых водорослей [19]. Но необходимо учитывать, что обследовано всего два варианта пятен. В составе альгогруппировок БК Приполярного Урала отмечено много общих видов, характерных для БК арктических и равнинных тундр.

Коэффициент флористического сходства Сьерсенсена–Чекановского для исследованных альгогруппировок пятен-медальонов составил 0.55. К активно вегетирующим видам, которые формируют основу водорослевых сообществ БК, относятся Cyanobacteria: *Stigonema minutum*, *Gloeocapsopsis magma*, *Schizothrix fuscescens*, *Dasygloea* cf. *lamyi*, *Fischerella muscicola*, *Nostoc commune*, *Scytonema hofmannii*; Chlorophyta: *Sporotetras polyderrmatica*, *Coccomyxa simplex*, *Elliptochloris bilobata*, *E. subsphaerica*, *Lobochlamys culleus*, *Pleurastrum terricola* (рис. 7). Эти виды преобладают по частоте встречаемости в альгогруппировках БК обоих стационарных площадок и по биомассе. Большинство из перечисленных видов входит в состав доминантов БК как в горных и северных, так и в арктических регионах по всему миру [22].

С использованием питательных сред идентифицирован 21 вид водорослей (46%), то есть культуральные методы позволяют выявить скрытое разнообразие водорослей. При этом значение в формировании БК и обилие таких видов в природных условиях оценить довольно сложно.

Численность водорослей в БК была высокой. По количественным показателям преобладают цианобактерии и зеленые водоросли. Полученные значения для обеих площадок сопоставимы, но, на площадке 1 численность водорослей была ниже на участках голого грунта и в черных корочках, в серых корках на этом пятне показатели были выше. Минимальные показатели отмечены для голого грунта на площадке 1 – 0.03 млн кл./г почвы, максимальные для черных корочек площадки 2 – 34.19 млн кл./г почвы. Полученные значения сопоставимы с данными, количественного учета водорослей в равнинных пятнистых тундрах [10], горных районах Хибин [11], Кавказа [16] и Гималаев [43]. По количественным показателям в обоих вариантах корок преобладают азотфиксирующие виды (более 60% от общей численности водорослей), что связано с низкой концентрацией этого элемента в почве пятен-медальонов. Аналогичная тенденция при формировании корочек отмечена для Гималаев [43] и архипелага Шпицберген [42]. На участках голого грунта, наиболее сильно подверженных сезонным колебаниям температуры, общая численность клеток в целом

очень низкая, из азотфиксаторов здесь развивается цианобактерия – *Tolypothrix tenuis*. Известно, что представители данного рода устойчивы к резким колебаниям температуры и влажности почвы [27]. Другие группы водорослей, населяющие голый грунт, представлены в основном одноклеточными зелеными и охрофитовыми водорослями (*Coccomyxa simplex*, *Vischeria magna*, видами из родов *Bracteacoccus*, *Elliptochloris*), а также немногочисленными клетками диатомовых водорослей из родов *Navicula* и *Pinnularia*. В более стабильных условиях на зарастающих участках из зеленых водорослей основу численности формировали: в серых корочках – *Pleurastrum terricola*, *Tribonema* sp.; черных корочках – *Coccomyxa simplex*, *Elliptochloris bilobata*, *Sporotetras polyderrmatica*. Абсолютный доминант по количественным показателям и по частоте встречаемости – *Stigonema minutum*, цианобактерия определяющая азотфиксацию в БК обоих вариантов пятен-медальонов. На площадке 2 кроме этого вида комплекс доминантов из диатомов формировали *Fischerella muscicola* и *Nostoc commune*.

Для исследованных пятен отмечены относительно высокие скорости фиксации молекулярного азота, сопоставимые с показателями, отмеченными для БК других тундровых и горных регионов [39, 48, 52]. Максимальные показатели измерены для черных корочек, минимальные для голого грунта. Для БК площадки 1, сформированной в основном *Stigonema minutum*, скорости азотфиксации ниже, чем в БК площадки 2, где в составе доминантов отмечен *Nostoc commune*. Этот вид фиксирует азот с наиболее высокими скоростями среди цианобактерий [33, 39, 48]. Ранее показано, что стигонемовые корки на Приполярном Урале могут фиксировать до 0.3 г N м⁻² за вегетационный сезон [39].

Накопленное почвенными водорослями органическое вещество и фиксированный цианобактериями азот активно используются споровыми организмами, формирующими БК, а также способствуют развитию на пятнах сосудистых растений [22]. При этом остается открытым вопрос о времени существования и скорости зарастания пятен-медальонов. Известно, что криогенные формы рельефа способны существовать длительное время, радиоуглеродное датирование показало, что возраст таких образований на Приполярном Урале достигает до 450 ± 40 радиоуглеродных лет [4]. Формирование БК на пятнах зависит от многих климатических и эдафических факторов, включая физические свойства почв и их состав, подвижность и степень увлажнения грунтов, ветровую и водную эрозию, глубины сезонного промерзания и др. Наблюдения за БК, включая оценку площади зарастаний, видового состава, количественных показателей, азотфиксирующей активности, могут быть индикаторами изменения скоро-

сти и направленности сукцессионных процессов формирования растительности на пятнах-медальонах в условиях прогнозируемого изменения климата [40–42]. При этом можно ожидать изменений в составе и структуре водорослевых сообществ БК при усилении климатических флуктуаций, как в сторону потепления, так и похолодания.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В ходе проведенного исследования в БК, формирующихся на пятнах-медальонах выявлено 46 видов цианобактерий и эукариотных водорослей, которые формируют устойчивые альгокомплексы и сохраняют стабильность состава. Основу водорослевых сообществ формируют цианобактерии из родов: *Stigonema*, *Gloeocapsopsis*, *Schizothrix*, *Dasygloea*, *Fischerella*, *Nostoc*, *Scytonema*, и зеленые водоросли: *Sporotetras*, *Coccomyxa*, *Elliptochloris*, *Lobochlamys*, *Pleurastrum*. Численность водорослей на пятнах-медальонах была в диапазоне 0.03–34.19 млн кл./г почвы, максимальные показатели отмечены для черных БК. Доминируют по обилию и количественным показателям азотфиксирующие виды цианобактерий *Stigonema minutum*, *Nostoc commune*, *Tolypothrix tenuis*, *Fischerella muscicola*. Средние скорости азотфиксации, измеренной методом ацетиленовой редукции, на голом грунте были в диапазоне от 0.009 до 0.015, а в разных вариантах БК — от 1.48 до 2.25 мг C₂H₄ м⁻² ч⁻¹.

Изученные пятна-медальоны могут стать удобным стационарным объектом для длительных наблюдений за сукцессионными процессами зарастания криогенных форм рельефа в условиях горных тундр. Организация таких наблюдений на стационарных участках позволит получить новые данные и расширить существующие представления о видовом и функциональном разнообразии фототрофных микроорганизмов и стадиях формирования пространственно-временных рядов пионерных сообществ с участием микроводорослей и цианобактерий в горно-тундровых сообществах. Можно прогнозировать, что альгологические комплексы БК будут менять видовое и структурное разнообразие, это позволит индизировать происходящие изменения на пятнах-медальонах при изменениях климата в горных районах Урала. Для расширения представлений о скрытом разнообразии почвенных водорослей и цианобактерий БК горных регионов Урала планируется привлечение методов метабаркодинга и метагеномики, базирующихся на выделении тотальной ДНК из почвы и последующем ее анализе.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследования выполнены при поддержке гранта РНФ № 22-24-00673 <https://rscf.ru/project/22-24-00673/>.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреева В.М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (*Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales*). СПб.: Наука, 1998. 352 с.
2. Атлас Коми Автономной Советской Социалистической Республики / Под ред. С.В. Колесника. М.: ГУГК, 1964. 112 с.
3. Биоразнообразие водных и наземных экосистем бассейна реки Кожым (северная часть национального парка “Югыд ва”) / Под ред. Е.Н. Патовой. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН, 2010. 192 с.
4. Гаранкина Е.В. Эволюция криогенного микрорельефа низкогорий субарктики // Криосфера Земли. 2013. Т. XVII. № 3. С. 3–16.
5. Матвеева Н.В., Заноха Л.Л., Афонина О.М., Потемкин А.Д., Патова Е.Н., Давыдов Д.А., Андреева В.М. и др. Растения и грибы полярных пустынь Северного полушария. СПб.: Марафон, 2015. 317 с.
6. Новаковская И.В., Патова Е.Н., Кулюгина Е.Е. Изменение разнообразия цианопрокариот и водорослей при зарастании пятен-медальонов горно-тундровых сообществ Северного Урала // Бот. журн. 2019. Т. 104. № 4. С. 569–586. <https://doi.org/10.1134/S0006813619040057>
7. Патова Е.Н., Новаковская И.В. Почвенные водоросли северо-востока европейской части России // Новости систематики низших растений. 2018. Т. 52. С. 311–353. <https://doi.org/10.3111/nsnr/2018.52.2.311>
8. Патова Е.Н., Новаковская И.В., Денева С.В. Влияние эдафических и орографических факторов на разнообразие водорослевых сообществ биологических почвенных корочек на пятнах-медальонах Полярного и Приполярного Урала // Почвоведение. 2018. № 3. С. 1–13. <https://doi.org/10.7868/S0032180X1803006>
9. Патова Е.Н., Новаковская И.В., Сивков М.Д., Новаковский А.Б. Влияние экологических факторов на формирование альгогруппировок горно-тундровых почв (Приполярный Урал) // Теоретическая и прикладная экология. 2012. № 2. С. 89–98.
10. Перминова Г.Н., Кабиров Р.Р., Киприянов В.М. Водоросли как продуценты тундровых биогеоценозов // Споровые растения тундровых биогеоценозов. Тр. Коми филиала АН ССР. 1982. № 49. С. 81–94.
11. Ройзин М.Б. Микрофлора скал и примитивных почв высокогорной арктической пустыни // Бот. журн. 1960. Т. 45. № 7. С. 997–1007.
12. Сдобникова Н.В. Почвенные водоросли в южных тундрах Таймыра // Южные тундры Таймыра. Л.: Наука, 1986. С. 68–79.
13. Старцев В.В., Дубровский Ю.А., Жангуров Е.В., Дымов А.А. Пространственная неоднородность свойств почв в зоне распространения островной мерзлоты (Приполярный Урал) // Вестн. Том. гос. ун-та. Биология. 2019. № 48. С. 32–55. <https://doi.org/10.17223/19988591/48/2>

14. *Хазиев Ф.Х., Кабиров Р.Р.* Количественные методы почвенно-альгологических исследований. Уфа: БФАН СССР, 1986. 172 с.
15. *Штина Э.А., Голлербах М.М.* Экология почвенных водорослей М.: Наука, 1976. 144 с.
16. *Штина Э.А., Онищенко В.Г., Разран Л.М.* Почвенные водоросли высокогорных фитоценозов Тебердинского заповедника (Северо-Западный Кавказ) // Альгология. 1995. Т. 5. № 1. С. 17–28.
17. *Andersen R.A.* Algal Culturing Techniques. N.Y., 2005. 589 p.
18. *Belnap J., Lange O.L.* Biological Soil Crusts: Structure, Function, and Management // Ecological Studies. V. 150. Berlin: Springer-Verlag, 2003. 503 p.
19. *Borchhardt N., Baum C., Mikhailyuk T., Karsten U.* Biological Soil Crusts of Arctic Svalbard – Water Availability as Potential Controlling Factor for Microalgal Biodiversity // Front. Microbiol. 2017. V. 8 P. 1–12. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.01485>
20. *Borchhardt N., Schiefelbein U., Abarca N., Boy J., Mikhailyuk T., Sipman H.J.M., Karsten U.* Diversity of algae and lichens in biological soil crusts of Ardley and King George islands, Antarctica // Antarctic Science. 2017. V. 29. P. 229–237. <https://doi.org/10.1017/S0954102016000638>
21. *Büdel B., Colesie C., Green T.A., Grube M., Suau R.L., Loewen-Schneider K., Maier S., Peer T., Pintado A., Raggio J., Ruprecht U.* Improved appreciation of the functioning and importance of biological soil crusts in Europe: the Soil Crust International Project (SCIN) // Biodiversity and Conservation. 2014. V. 23. P. 1639–1658.
22. *Büdel B., Dulić T., Darienko T., Rybalka N., Friedl T.* Cyanobacteria and Algae of Biological Soil Crusts // Photosynthetic Adaptation. V. 226. Cham: Springer International Publishing. 2016. P. 55–80.
23. *Davydov D.* Cyanobacterial Diversity of the Northern Polar Ural Mountains. Diversity. 2021. V. 13. P. 607. <https://doi.org/10.3390/d13110607>
24. *Davydov D., Patova E.* The diversity of Cyanoprokaryota from freshwater and terrestrial habitats in the Eurasian Arctic and Hypoarctic // Hydrobiologia. 2018. V. 811. P. 119–137. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3400-3>
25. *Deng S., Zhang D., Wang G., Zhou X., Ye C., Fu T., Ke T., Zhang Y., Liu Y., Chen L.* Biological soil crust succession in deserts through a 59-year-long case study in China: How induced biological soil crust strategy accelerates desertification reversal from decades to years // Soil Biol. Biochem. 2020. V. 141. P. 107665.
26. *Ettl H., Gartner G.* Syllabus der Boden-, Luft-und Flechtenalgen 2. Auflage, 2014. 773 p.
27. *Fritz-Sheridan R.P.* Physiological Ecology of nitrogen fixing blue-green algal crusts in the upper-subalpine life zone // J. Phycol. 1988. V. 24. P. 302–309.
28. *Guiry M.D., Guiry G.M.* AlgaeBase. World-wide electronic publication. National University of Ireland. Galway, 2022. <http://www.algaebase.org>
29. *Karsten U., Holzinger A.* Green algae in alpine biological soil crust communities: acclimation strategies against ultraviolet radiation and dehydration // Biodiversity and Conservation. 2014. V. 23. P. 1845–1858. <https://doi.org/10.1007/s10531-014-0653-2>
30. *Komárek J.* Cyanoprokaryota III: Nostocales, Stigonematales // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Berlin, 2013. V. 19/3. 1130 p.
31. *Komárek J., Anagnostidis K.* Cyanoprokaryota I. Teil: Chroococcales // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Heidelberg, Berlin, 1998. V. 19/1. 548 p.
32. *Komárek J., Anagnostidis K.* Cyanoprokaryota II. Teil: Oscillatoriales // Süßwasserflora von Mitteleuropa. München, 2005. V. 19/2. 643 p.
33. *Lennihan R., Chapin D.M., Dickson L.G.* Nitrogen fixation and photosynthesis in high arctic forms of Nostoc commune // Can. J. Bot. 1994. V. 72. P. 940–945.
34. *Liengen T.* Environmental factors influencing the nitrogen fixation activity of freeliving terrestrial cyanobacteria from a high arctic area, Spitsbergen // Can. J. Microbiol. 1999. V. 45. P. 573–581.
35. *Matuła J., Pietryka M., Richter D., Wojtun B.* Cyanoprokaryota and algae of Arctic terrestrial ecosystems in the Hornsund area, Spitsbergen // Polish Polar Res. 2007. V. 28. P. 283–315.
36. *Novakovskaya I.V., Dubrovskiy Y.A., Patova E.N., Novakovskiy A.B., Sterlyagova I.N.* Influence of ecological factors on soil algae in different types of mountain tundra and sparse forests in the Northern Urals // Phycologia. 2020. V. 59. P. 320–329. <https://doi.org/10.1080/00318884.2020.1754736>
37. *Novakovskaya I.V., Patova E.N., Dubrovskiy Y.A., Novakovskiy A.B., Kulyugina E.E.* Distribution algae and cyanobacteria of biological soil crusts along the elevation gradient in mountain plant communities at the Northern Urals (Russian European Northeast) // J. Mountain Sci. 2022. V. 19. P. 637–646. <https://doi.org/10.1007/s11629-021-6952-7>
38. *Patil A., Lamnganbi M.* Impact of climate change on soil health: A review // Int. J. Chem. Studies. 2018. V. 6. P. 2399–2404.
39. *Patova E., Sivkov M., Patova A.* Nitrogen fixation activity in biological soil crusts dominated by cyanobacteria in the subpolar Urals (European North–East Russia) // FEMS Microbiology Ecology. 2016. V. 9. P. 1–9. <https://doi.org/10.1093/femsec/fiw131>
40. *Pietryka M., Richter D., Matuła J.* Arctic ecosystems-relations between cyanobacterial assemblages and vegetation (Spitsbergen) // Ecol. Questions. 2018. V. 29. P. 9–20. <https://doi.org/10.12775/EQ.2018.001>
41. *Pushkareva E., Johansen J.R., Elster J.* A review of the ecology, ecophysiology, and biodiversity of microalgae in Arctic soil crusts // Polar Biology. 2016. V. 39. P. 2227–2240. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1902-5>
42. *Pushkareva E., Wilmotte A., Láska K., Elster J.* Comparison of Microphototrophic Communities Living in Different Soil Environments in the High Arctic // Front. Ecol. Evol. 2019. V. 7. 00393. <https://doi.org/10.3389/fevo.2019.00393>
43. *Řeháková K., Chlumská Z., Doležal J.* Soil cyanobacterial and microalgal diversity in dry mountains of Ladakh, NW Himalaya, as related to site, altitude, and vegetation // Microbial Ecology. 2011. V. 62. P. 337–346. <https://doi.org/10.1007/s00248-011-9878-8>

44. Rogora M., Frate L., Carranza M.L., Freppaz M., Stanisci A., Bertani I., Bottarin R. et al. Assessment of climate change effects on mountain ecosystems through a cross-site analysis in the Alps and Apennines // *Sci. Total Environ.* 2018. V. 624. P. 1429–1442.
45. Rousk K., Sorensen P.L., Michelsen A. What drives biological nitrogen fixation in high arctic tundra: Moisture or temperature? // *Ecosphere.* 2018. V. 9. P. e02117.40.
46. Sorensen T. A method of establishing groups of equal amplitude in plant sociology based on similarity of species and its application to analyses of the vegetation on Danish commons // *Biol. Skr. K. Danske Vidensk. Selsk.* 1948. V. 5. P. 1–34.
47. Starmach K. Metody badania planktonu. Warszawa: PWN, 1955. 135 p.
48. Stewart K.J., Lamb E.G. Coxson D.S., Siciliano S.D. Bryophyte cyanobacterial associations as key factor in N₂-fixation across the Canadian Arctic // *Plant Soil.* 2011. V. 344. P. 335–346.
<https://doi.org/10.1007/s11104-011-0750-x>
49. Stewart W.D., Fitzgerald G.P., Burris R.H. In situ studies on N₂ fixation using the acetylene reduction technique // *Proceed. N. Acad. Sci. USA.* 1967. V. 58. P. 2071–2078.
50. Weber B., Belnap J., Büdel B., Antoninka A.J., Barger N.N., Chaudhary V.B. et al. What is a biocrust? A refined, contemporary definition for a broadening research community // *Biological Rev.* 2022.
<https://doi.org/10.1111/brv.12862>
51. Yoshitake S., Uchida M., Koizumi H., Kanda H., Nakat-subo T. Production of biological soil crusts in the early stage of primary succession on a High Arctic glacier foreland // *New Phytologist.* 2010. V. 186. P. 451–460.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03180.x>
52. Zielke M., Solheim B., Spjelkavik S., Olsen R.A. Nitrogen fixation in the high arctic: role of vegetation and environmental conditions // *Arctic, Antarctic, Alpine Res.* 2005. V. 37. P. 372–378.
[https://doi.org/10.1657/1523-0430\(2005\)037\[0372:NFITHA\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1657/1523-0430(2005)037[0372:NFITHA]2.0.CO;2)

Cyanobacteria and Algae in Biological Soil Crusts of Frost Boils in the Mountain Tundra of the Urals

E. N. Patova^{1,*}, I. V. Novakovskaya¹, and M. D. Sivkov¹

¹*Institute of Biology FRC Komi SC UB RAS, Syktyvkar, 167982 Russia*

**e-mail: patova@ib.komisc.ru*

Diversity of cyanobacteria and eukaryotic algae was recovered from biological soil crusts formed on bare spots in tundras of the Ural mountains. The research was carried out in two typical tundra types, dominated by shrub-moss-lichen and dwarf birch-lichen-moss communities. In total, 46 species belonging to five divisions were identified: Cyanobacteria (19), Ochrophyta (1), Bacillariophyta (2), Chlorophyta (22), Charophyta (2). Core species of the biological crusts come from Cyanobacteria (*Stigonema minutum*, *Gloeocapsopsis magma*, *Schizothrix fuscescens*, *Dasygloea* cf. *lamyi*, *Fischerella muscicola*, *Nostoc commune*, *Scytonema hofmannii*) and Chlorophyta (*Sporotetras polyderrmatica*, *Coccomyxa simplex*, *Elliptochloris bilobata*, *E. subsphaerica*, *Lobochlamys culleus*, *Pleurastrum terricola*). The low diversity of algae and cyanobacteria results from harsh environmental conditions of their habitat: extreme fluctuation of upper ground temperatures, acidic soils with low base content, and reduced levels of nitrogen, phosphorus and other crucial biogenic elements. The total number of cyanobacterial and algal cells per g of soil was estimated at 0.03 to 34.19 million. Based on the acetylene reduction method, the average nitrogen fixation rates in biological crusts ranged from 0.009 to 0.015 mg C₂H₄ m⁻²h⁻¹. The activity varied between soil crust types from 1.48 to 2.25 mg C₂H₄ m⁻²h⁻¹. In future, regular observations are planned on the studied sites to reconstruct and predict succession processes in cryogenic landscapes under mountain tundra conditions.

Keywords: eukaryotic algae, complexes of dominants, nitrogen fixation, mountain tundra soils