

УДК 582.26

АССОЦИАЦИИ ВОДОРОСЛЕЙ И МОХООБРАЗНЫХ РОДА *Hedwigia* P. Beauv. В ГОРНОЙ ТАЙГЕ ХЭНТЭЯ (ЗАБАЙКАЛЬСКИЙ КРАЙ, РОССИЯ)

И. Н. Егорова, М. С. Коновалов, О. В. Шергина, Н. В. Дударева, Г. С. Тупикова

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132

E-mail: egorova@sifibr.irk.ru, mikkonovalov@yandex.ru, sherolga80@mail.ru,
dudarevan2020@mail.ru, galina93shambueva@mail.ru

Поступила в редакцию 30.07.2020 г.

Впервые приводятся сведения о распространенных в горно-таежных районах альгобриофитных ассоциациях, средообразующими организмами которых являются представители рода гедвигии *Hedwigia* P. Beauv. (Bryophyta). Исследования проведены в Сохондинском государственном биосферном заповеднике (Забайкальский край, Россия). Для изучения отобраны альгобриофитные сообщества в горной тайге с камней в лесу, каменистых россыпей, скал-останцов, скальных выходов, галечника. Атмосферные осадки здесь – единственный источник влаги. В дернине гедвигии режим температуры и влажности отличался от такового на обнаженной поверхности камней. При более высокой влажности температура во мхах в среднем была на 0.6 °C ниже, чем в это же время на обнаженной поверхности субстрата. В дернине мха, формирующейся на камнях под пологом леса, по сравнению с открытыми пространствами каменистых россыпей было теплее на 1–4 °C, а относительная влажность на 4–8 % выше. Произрастающим на кислых горных породах представителям гедвигии свойственна кислая реакция среды. Во всех изученных образцах мохообразных обнаружены эпибриофитные водоросли. Всего зарегистрировано 68 видов из отделов: Chlorophyta – 40, Cyanoprokaryota – 13, Streptophyta – 8, Ochrophyta – 4, Bacillariophyta – 3. Для большинства из них характерно наземное местообитание. Некоторые из найденных родов водорослей известны как симбионты лишайников. В ассоциациях преобладали цианопрокариоты-дiazотрофы из родов носток *Nostoc* Vauch. ex Bornet et Flahault и стигонема *Stigonema* C. Agardh ex Bornet et Flahault. Обнаружены значительные флуктуации их численности во времени и пространстве. Ассоциированные с гедвигией diaзотрофы могут служить источником азота для мха. Показано, что гедвигия накапливает 0.7–1.5 (2.2) % минерального азота. Сопоставимое с гедвигией количество азота аккумулирует один из доминантов мохового покрова в таежных экосистемах юга Сибири ритидиум морщинистый *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. Этот вид также образует ассоциации с доминированием родов носток и стигонема. Содержание минерального азота в самих свободноживущих эпигейных и эпилитных цианопрокариотах родов носток и стигонема может до 2-3 раз превышать таковое в исследуемых мхах.

Ключевые слова: ассоциации мохообразных и водорослей, *Hedwigia*, цианопрокариоты, эпилиты, юг Сибири.

DOI: 10.15372/SJFS20200606

ВВЕДЕНИЕ

Территория исследований расположена на юге Сибири, значительную часть которой занимают горы. Географическое положение региона, геологическая история, характер рельефа и связанные с ними особенности климатических и почвенно-растительных условий обусловили широкое распространение здесь мохообразных и их большую роль в сложении растительного покрова, в том числе и горно-таежных эко-

систем (Бардунов, 2007). Мохообразные формируют своеобразный, экологически и часто пространственно-обособленный компонент фитоценоза со своей структурой и составом жизненных форм (Баишева и др., 2015). Известно, что некоторые из мохообразных образуют ассоциации и/или симбиозы с микроводорослями, в том числе способными к азотфиксации цианопрокариотами. Мхи являются средообразующими организмами (хозяевами, макропартнерами) ассоциации (Solheim, Zielke, 2002). Роль таких

надорганизменных систем в биогеоценозах во многом не изучена. Исследования дают основание полагать, что ассоциации цианопрокариот и мохообразных вносят существенный вклад в поддержание углеродного и азотного баланса лесных экосистем (DeLuca et al., 2002; Gavazov et al., 2010; Stewart et al., 2011; Lindo et al., 2013 и др.).

Цель нашего исследования – изучить особенности состава и структуры альгобриофитных ассоциаций с распространенными в горных регионах представителями рода гедвигии *Hedwigia* P. Beauv. (Bryophyta). Виды гедвигии обычно поселяются на каменистых субстратах и способны образовывать значительные по площади разрастания. В России работы, посвященные изучению ассоциаций эпилитных мохообразных и водорослей, не проводились. Предлагаемое исследование – первое такого рода.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены на юге Забайкальского края в Сохондинском государственном биосферном заповеднике (рис. 1).

Территория заповедника расположена в возвышенной части Хэнтэй-Чикойского нагорья, которое представляет собой позднепалеозой-

ские комплексы и их структуры (герцениды) на гранитном докембрийском фундаменте (Энциклопедия..., 2002). Для нагорья характерен среднегорный эрозионно-денудационный рельеф (Предбайкалье и Забайкалье, 1965). Климат здесь резко континентальный, среднегодовая температура $-3\text{ }^{\circ}\text{C}$. Продолжительность устойчивого снежного покрова 130–145 дней. Среднегодовое количество осадков в долинах составляет 340 мм, в горах – 650–700 мм. Наибольшее их количество (60–80 %) выпадает в июле и августе в виде ливневых дождей (Справочник..., 1968). Территория заповедника труднодоступна, удалена от населенных пунктов. Во многом благодаря этому здесь сохранились эталонные экосистемы. В исследуемом районе сконцентрированы степные, таежные, горнотундровые и трансзональные (луга, болота и т. д.) сообщества.

Объектом изысканий являются ассоциации водорослей и мохообразных рода гедвигия. До недавнего времени в составе рода выделяли один широко распространенный вид гедвигия реснитчатая *Hedwigia ciliata* (Hedw.) P. Beauv., однако интегративные морфологические и молекулярно-генетические исследования показали, что род не является монотипным и включает несколько видов (Ignatova et al., 2016). Находки гедвигии реснитчатой ограничены преимуще-

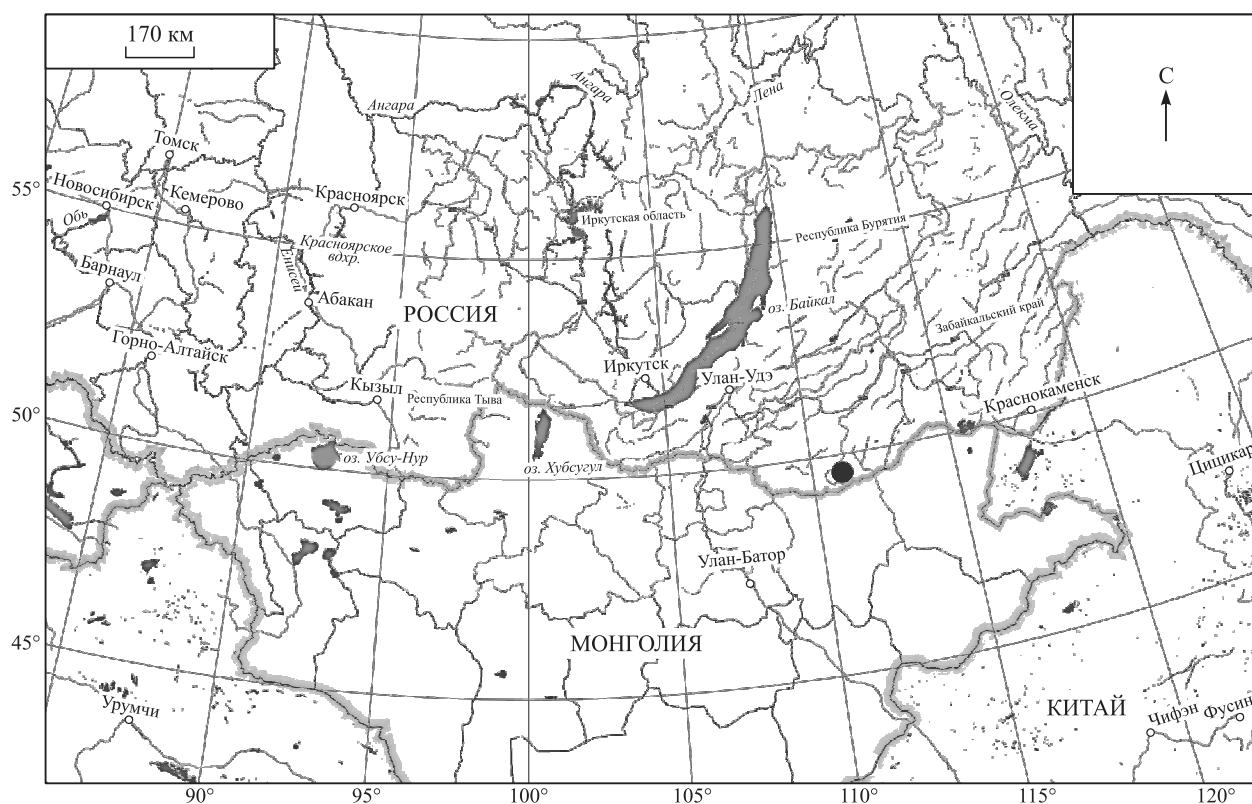


Рис. 1. Район работ обозначен кружком черного цвета.



Рис. 2. Ландшафты района исследований.

ственно европейской территорией России. Для Забайкальского края имеются сведения о нахождении следующих видов гедвигии: Чернядьевой *H. czernyadjevae* Ignatova, Ignatov & Fedosov, гималайская *H. emodica* Hampe ex Müll. Hal., дубравная *H. nemoralis* Ignatova, Ignatov & Fedosov (Afonina and Czernyadjeva, 2012; Ignatova et al., 2016). С учетом имеющихся новых данных о роде исследованные нами образцы обозначены как *Hedwigia* sp. Изыскания проведены в вегетационный период 2011–2013 гг. в горной тайге хр. Хэнтэй (рис. 2).

Из-за труднодоступности территории и трудоемкости исследований не представлялось

возможным провести все запланированные экспедиционные работы в течение одного сезона, поэтому их проводили в разные сроки с тем, чтобы охватить весь период вегетации. Физико-химические данные основаны на результатах экспедиционных изысканий конца июля – начала августа 2011 г., начала июня 2012 г. (в дальнейшем указывается как июнь) и конца августа – начала сентября 2012 г. (в дальнейшем указывается как август), конца июля – начала августа 2013 г. (приводится как июль). Данные 2011 г. даны с указанием года.

В местах со значительным развитием гедвигии заложили постоянные учетные площадки

(ПП) размером 0,5–1 м² (в зависимости от степени развития мха). Субстратом для гедвигии служили отдельно стоящие камни, скальные выходы, скалы-останцы, камни в каменистых россыпях, галечник. Всего заложено 20 ПП – по 10 на юго-восточном и северо-западном макросклонах хребта. Краткая характеристика местонахождений исследованных ПП приведена в табл. 1. Единственным источником влаги для мхов и водорослей изученных ПП были атмосферные осадки. С каждой ПП с соблюдением правил стерильности отбирали 10 проб размером 5 × 5 см на всю высоту очеса. Из них составляли объединенную пробу, которую помещали в стерильные бумажные пакеты и высушивали на воздухе в тени. Часть пробы фиксировали 4%-м формалином. В 2012 и 2013 гг. во время сбора образцов измеряли температуру и относительную влажность воздуха в моховой дернине и на обнаженной поверхности субстрата в 3-кратной повторности при помощи гигрохрон DS 1923 и приемного устройства iButton типа DS1402D-DR8 (BlueDot). Собирали образцы горных пород, служащих субстратом для исследуемых объектов, с целью определения типа породы и содержания в ней соединений кальция. Отбор свободноживущих эпилитных цианопрокариот вели непосредственно вблизи местонахождений изучаемых альгобриофитных ассоциаций для установления состава свободноживущих и эпифитирующих на мхах видов. Цианопрокариоты – единственная группа водорослей, которая формировала довольно значительные по биомассе разрастания на камнях в исследованных биоценозах. Альгологические образцы помещали в стерильные бумажные пакеты и высушивали на воздухе.

Собранный материал хранится на базе СИФИБР СО РАН (г. Иркутск). Определение видовой принадлежности водорослей проводилось на микроскопах МБИ-6, МБС-10, ЛОМО АУ-12, Axio Scope A1. Применяли метод прямого микроскопирования и осуществляли постановку культур с использованием жидких и агаризованных питательных сред. Состав сред, методы культивирования, литературные источники для определения водорослей, принятая система названий отделов и видов описаны ранее (Егорова, 2012; Егорова и др., 2019, 2020). Фотографии сделаны с использованием цифровой фотокамеры Canon, а также микроскопа Axio Scope A1, оснащенного цветной цифровой камерой AxioCam ICc5 и пакетом программного обеспечения для захвата и анализа изображений AxioVision SE.

Названия видов мохообразных приведены в соответствии с работой М. S. Ignatov et al. (2006).

Для учета встречаемости и относительно обилия эпибриофитных цианопрокариот использовали фиксированные и высушенные особи мха, взятые с 10 разных точек одной ПП. С гаметофита препаровальной иглой делали соскоб по всей его длине и с разных сторон с целью отделения цианопрокариот от мохообразного (высушенные дерновинки предварительно увлажняли стерильной дистиллированной водой). Гаметофит после соскабливания просматривали на отсутствие на нем цианопрокариот. Соскоб помещали в каплю воды и микроскопировали, оценивая наличие и относительное обилие цианопрокариот на мхах согласно методике (Кузяхметов, 1986). В случае, когда цианопрокариот не отмечалось вообще, из общей пробы анализировали дополнительно еще гаметофиты, доводя общее число просмотренных образцов с одной ПП до 30. Если на всех изученных гаметофитах водоросли не обнаруживали, считали, что в данном местонахождении эпифитные цианопрокариоты отсутствуют. В пробах 2013 г. вели целенаправленный подсчет колоний цианопрокариот, поселяющихся на одном гаметофите.

Определяли кислотность водных гомогенатов мха традиционными аналитическими методами. Устанавливали содержание общего азота фотоколориметрическим методом ускоренного определения с использованием реактива Несслера после мокрого озоления в серной кислоте при 80–120 °С (Плешков, 1976). Состав горных пород определен с использованием приборного парка ООО «Георесурс» Красноярск-геофизики. Содержание соединений кальция устанавливали при помощи карбонатометра КМ-1А.

Статистический анализ проведен при помощи пакета статистических программ Statistica 6.0 в MS Excel 2010 с использованием стандартных показателей, а также в среде программирования R (Зарядов, 2010 и др.). Рассчитывали средние арифметические значения, стандартное отклонение, медиану при анализе количественных показателей.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Дана краткая характеристика исследованных местонахождений гедвигии *Hedwigia* sp. (табл. 1). Изучены образцы с шести учетных площадок на отдельно стоящих камнях в лесу, с девяти – на каменистых россыпях, с двух – на

Таблица 1. Краткая характеристика местонахождений гедвигии *Hedwigia sp*

Территория	Местонахождение	Растительность	Субстрат (порода) / содержание соединений кальция	Высота над ур. м., м / географические координаты	№ ПП
Россия, Забайкальский край, Кыринский р-н. Юго-восточный макросклон хр. Хэнгэй	Левый берег р. Бунинда. В нижней части склона. Распадок с временным водотоком. На валуне в лесу	Смешанный лес: береза, осина, лиственница, сосна	Гранит лейкократовый крупнозернистый / СаСО ₃ – 6.9 %	1197 / N 49°42' 14.30", E 111°21' 58.42"	1
Та же	Левый берег р. Агуца. Голец Куца. В нижней части склона. На отдельно стоящем камне в лесу	Осиново-березовый с лиственничной лес	Те же	1264 / N 49°44' 8.92", E 111°18' 36.21"	2
»	Левый берег р. Талгикта (Ларионов ключ), приток р. Агуца. Голец Куца. Каменистая россыпь в окружении темнохвойного леса. В нижней части склона	Разреженные эпилитные сообщества	»	1385 / N 49°46' 14.41", E 111°14' 51.73"	3
»	Левый берег р. Талгикта (Ларионов ключ), выше по течению. Голец Куца, подножие. На валунах в лесу	Кедрово-лиственничный кустарниковый зеленомошный лес	»	1472 / N 49°47' 2.77", E 111°14' 54.50"	4
»	Правый берег р. Тактыканта (Золотой), притока р. Агуца. Голец Малый Сохондо. Замшелая каменистая россыпь в окружении хвойного леса. В нижней части склона	Эпилитные сообщества	»	1391 / N 49°45' 4.54", E 111°13' 57.46"	5
»	Правый берег р. Тактыканта. Голец Малый Сохондо. На валунах в лесу	Кедр с березой и осиной	Известняк метаморфизованный, окремненный / СаСО ₃ – 7.1 %	1441 / N 49°45' 16.37", E 111°13' 17.73"	6
»	Левый берег р. Тактыканта. Голец Малый Сохондо. У подножия склона с каменистыми россыпями. На отдельно стоящем камне в лесу	Смешанный лес: лиственница, кедр, береза, осина, тополь	Гранит лейкократовый крупнозернистый / СаСО ₃ – 6.7 %	1462 / N 49°45' 22.67", E 111°12' 38.8"	7
»	Правый берег р. Тактыканта. Голец Малый Сохондо. Каменистая россыпь на склоне. В верхней части склона	Разреженные эпилитные сообщества	Те же	1561 / N 49°45' 14.50", E 111°12' 14.76"	8
»	Долина р. Тактыканта. Голец Малый Сохондо. Каменистая россыпь в окружении темнохвойного леса	»	»	1628 / N 49°45' 24.24", E 111°11' 22.52"	9
»	Левый берег р. Талгикта (Ларионов ключ), напротив зимовья «Ларионов ключ». Голец Куца. Каменистая россыпь на склоне. В верхней части склона	»	»	1472 / N 49°45' 57.18", E 111°14' 51.14"	10

Россия, Забайкальский край, Улетовский р-н. Северо-западный макросклон хр. Хэнтэй	Правый берег р. Зун-Цангинандуй, притока р. Ингода. Голец Малый Сохондо. 1.5 км от зимовья «Луковое». Скалы-останцы	Листоветочно-кедровый с кедровым стлаником ерничково-багульниковый бруснично-лишайниковый лес	»	1729 / N 49°50' 41.97", E 111°10' 36.67"	11
Та же	Правый берег р. Зун-Цангинандуй. Голец Малый Сохондо. Скалы-останцы	Кедрово-лиственничное редкорежее с кедровым стлаником	Песчаник известковистый, темно-серый, мелкозернистый / CaCO ₃ – 6.5 %, MgCaCO ₃ – 0.2 %	1851 / N 49°49' 17.47", E 111°10' 46.02"	12
»	Правый берег р. Барун-Цангинандуй, притока р. Ингода. На валунах в лесу	Кедрово-лиственничный багульниково-брусничный лишайниково-моховой лес	Гранит лейкократовый крупнозернистый / CaCO ₃ – 6.7 %	1493 / N 49°51' 39.27", E 111°10' 15.51"	13
»	Правый берег р. Барун-Цангинандуй. Каменистая россыпь в окружении кедрово-лиственничного леса. В нижней части склона	Разреженные эпилитные сообщества	Гранит лейкократовый крупнозернистый / –	1494 / N 49°51' 38.01", E 111°09' 53.93"	14
»	То же, ниже по течению	Та же	Те же	1434 / N 49°51' 45.38", E 111°08' 52.19"	15
»	Левый берег р. Ингода. Небольшой остров у берега. На гальке с песчаными наносами в высохшем русле протоки	Тополево-елово-лиственничный лес	–	1338 / N 49°54' 49.83", E 111°08' 30.59"	16
»	Левый берег р. Ингода. Остров в русле реки. В 5 км вниз по течению от зимовья «Ашаглей». На гальке	Тополево-елово-лиственничный с ерничком лес	–	1331 / N 49°55' 25.27", E 111°09' 13.32"	17
»	Правый приток р. Ингода, безымянный ручей. В 2-х км вверх от устья склон с каменистыми россыпями под пологом смешанного леса	Разреженные эпилитные сообщества	Кварц-полевошпатовый, метосоматит крупнозернистый / CaCO ₃ – 6.8 %, MgCaCO ₃ – 0.4 %	1475 / N 49°53' 39.09", E 111°08' 59.29"	18
»	То же, выше по течению	Та же	Аргиллит массивный темно-серый, твердый / CaCO ₃ – 7.4 %	1501 / N 49°53' 34.12", E 111°09' 13.40"	19
»	Правый берег р. Ингода, напротив зимовья «Ашаглей». Скальные выходы под пологом хвойного леса. Подножие склона	Кедрово-лиственничный багульниково-брусничный лишайниково-моховой лес	–	1368 / N 49°54' 5.01", E 111°07' 28.68"	20

Примечание. Проверк – отсутствие сведений.

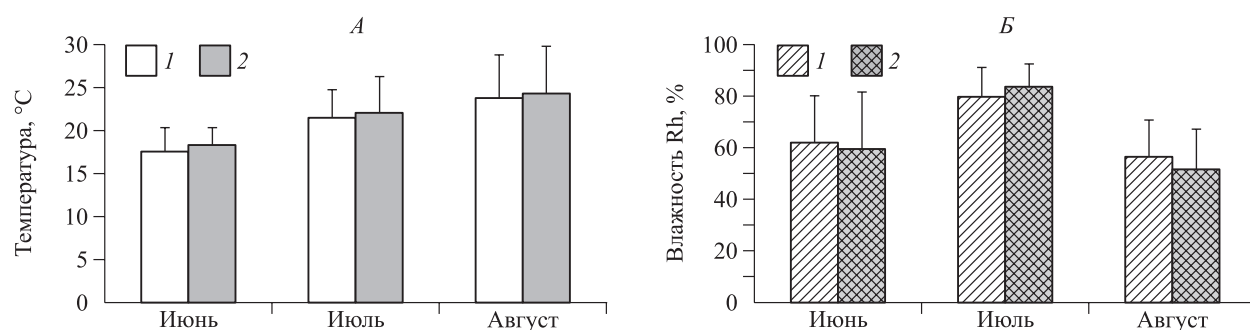


Рис. 3. Температура (А) и относительная влажность (Б) воздуха в моховой дернине и на поверхности субстрата в разные периоды измерений: 1 – в дернине мха, 2 – на поверхности камня. Планки погрешностей здесь и на рис. 4–6 показывают среднее отклонение (только положительное).

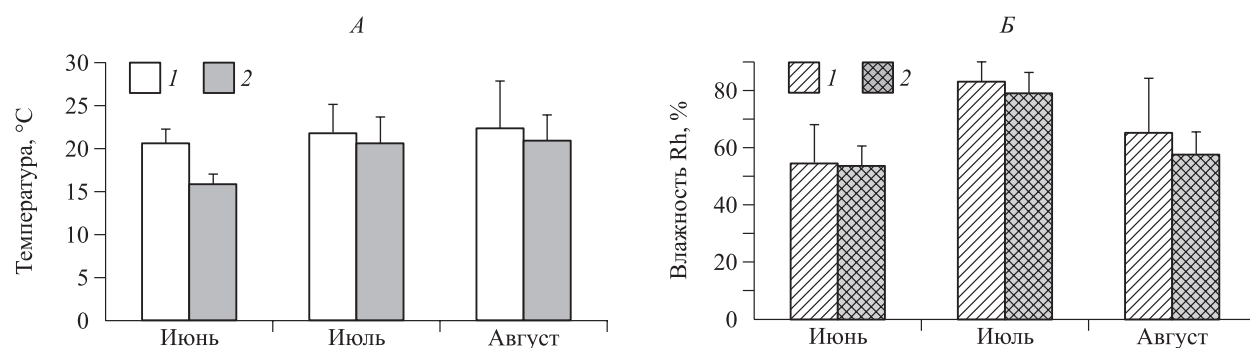


Рис. 4. Температура (А) и относительная влажность (Б) воздуха в моховой дернине в разные периоды измерений: 1 – на камнях в лесу, 2 – на камнях в каменистой россыпи.

скалах-останцах и с двух – на галечнике, с одной – на скальных выходах под пологом леса.

В период исследований в августе регистрировали наибольшие положительные температуры, в июне – наименьшие (рис. 3, А).

В июне относительная влажность воздуха в среднем была на 5.7 % выше, чем в августе, а диапазон колебаний влажности в этот период был наибольший (рис. 3, Б), хотя начало июня – период с минимальным количеством осадков, которые выпадают в летние месяцы (Справочник..., 1968). Возможно, существенное влияние на влажность приземных слоев воздуха, как и на температуру, в июне оказали таяние снега и/или оттаивание и прогревание почвы и каменистых субстратов. В этот экспедиционный период в горах местами еще лежал снег.

Во мхах при более высокой влажности средняя температура была на 0.6 °С ниже, чем в это же время на поверхности субстрата (см. рис. 3). Диапазон колебаний температуры на поверхности обнаженного субстрата по сравнению с моховой дерниной был больше в июле и августе и меньше в июне (см. рис. 3, А). В моховой дернине в июне и августе относительная влажность воздуха в среднем на 2.6–4.6 % превышала тако-

ую на поверхности обнаженного субстрата, в то время как в июле отмечена иная тенденция – на 3.4 % ниже (см. рис. 3, Б). Вероятно, это связано с более медленным насыщением влагой воздуха в моховой дернине в исследованный период июля. Полученные нами данные сходны с результатами исследований, проведенными в Антарктиде Т. Matsuda (1968) и Р. А. Broady (1979). Они отмечали, что в дернине некоторых мхов складывается относительно автономный режим температуры и влажности.

Для сравнения показаны результаты измерений только на юго-восточном макросклоне хр. Хэнтэй, поскольку эта территория была менее труднодоступна для наблюдений, а исследованные каменистые россыпи заросли лесом в значительно меньшей степени, чем на северо-западном макросклоне.

Средняя температура на 1.3–4.4 °С и относительная влажность воздуха на 4–7.7 % были выше в моховой дернине, развивающейся на камнях под пологом леса, чем на незащищенных от ветра каменистых россыпях (рис. 4, А). Под пологом леса в эпилитных мхах средняя температура в течение периода вегетации менялась менее значительно (на 1.7 °С) по сравнению с

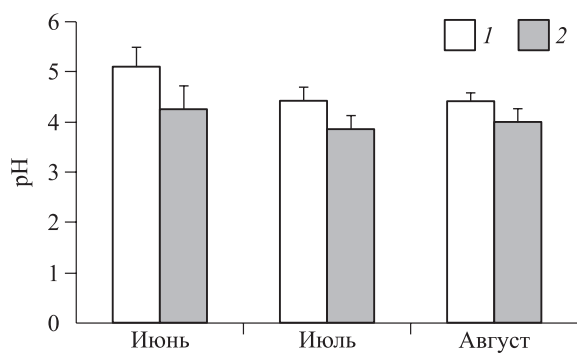


Рис. 5. Кислотность гомогената гедвигии *Hedwigia* sp. в разные периоды измерений: 1 – pH_{водн}, 2 – pH_{KCl}.

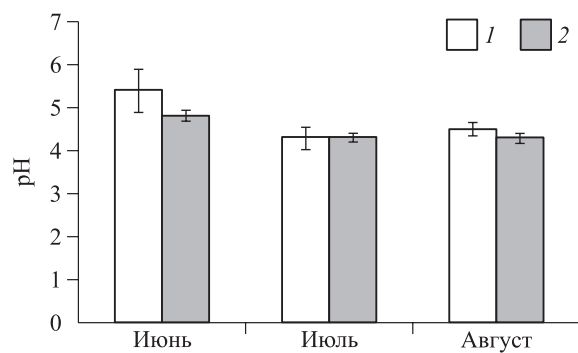


Рис. 6. Кислотность гомогената pH_{водн} гедвигии *Hedwigia* sp. в разных местообитаниях: 1 – на камнях в лесу, 2 – на камнях в каменистой россыпи.

таковой во мхах каменистых россыпей (на 5 °С). Однако в июле и августе с увеличением осадков температура в моховой дернине на камнях в лесу колебалась в более широком диапазоне, чем во мхах курумов. Относительная влажность воздуха варьировалась сильнее в начале и в конце вегетационного периода в лесных мхах (рис. 4, Б). Различия в диапазоне колебаний температуры и влажности воздуха во мхах, растущих под пологом леса и на открытых пространствах, во многом связаны с ролью древесной растительности, которая не только защищает от ветра, но и задерживает осадки и препятствует проникновению солнечных лучей.

Исследуемые альгобриофитные ассоциации произрастают в большинстве случаев на кислых горных породах, преимущественно гранитах (см. табл. 1). Содержание соединений кальция в них не превышает 10 %. Определение кислотности гомогената мха показало, что преобладают значения, соответствующие кислой и слабокислой реакции среды (рис. 5).

Следует отметить, что субстрат, на котором произрастают мхи, может оказывать влияние на их pH (Егорова, Коновалов, 2013).

Для эпилитных мхов, растущих под пологом леса, в начале и в конце периода вегетации отмечали меньшую кислотность среды, чем для гедвигии, растущей на открытых пространствах курумов (рис. 6).

В ассоциациях с *Hedwigia* sp. при помощи методов культивирования и прямого микроскопирования выявлено 68 видовых таксонов водорослей: Chlorophyta – 40 видов, Cyanoprokaryota – 13, Streptophyta – 8, Ochrophyta – 4, Bacillariophyta – 3 (табл. 2).

Наименее представлены диатомовые водоросли (Bacillariophyta). Отмечены единичные экземпляры лишь в 15 % изученных ПП (см.

табл. 2). Зарегистрированные нами виды известны как холодостойкие, светолюбивые, но не устойчивые к высыханию организмы (Голлербах, Штина, 1969; Алексахина, Штина, 1984). Возможно, это является одной из причин, почему их находки единичны. Среди охрофитовых (Ochrophyta) водорослей наиболее часто регистрировали одноклеточных представителей рода вишерия *Vischeria* Pascher. Водоросли этого рода широко распространены, способны переживать неблагоприятные условия (Volkman et al., 1999; Ett, Gärtner, 2014; Lattaud et al., 2018). К постоянному компоненту ассоциаций могут быть отнесены зеленые водоросли отделов Chlorophyta и Streptophyta. Они найдены в культурах всех изученных образцов. Это преимущественно характерные обитатели наземных субстратов, многие из них находились в почвах (Алексахина, Штина, 1984). Среди цианопрокариот также обнаружены виды, типичные для наземных условий обитания. Представители рода стигонема *Stigonema* C. Agardh ex Bornet et Flahault образовывали макроскопические разрастания и на поверхности камней вблизи исследованных местонахождений гедвигии *Hedwigia* sp. (рис. 7).

Составы водорослей в ассоциациях, формирующихся на каменистых россыпях, скалах-останцах, отдельно стоящих камнях в лесу, скальных выходах, галечнике во многом сходны. В ассоциациях с гедвигией на камнях в лесу регистрировали от 7 до 20 видов водорослей (в среднем 15), на каменистых россыпях – от 9 до 17 (в среднем 12), на скалах-останцах – 8 и 14, на скальных выходах – 13, на галечнике – 16 и 18. Среднее число видов водорослей больше в ассоциациях с гедвигией, растущей на камнях в лесу. Как отмечалось выше, в моховой дернине здесь теплее и более влажно, а кислотность среды мха варьировалась в диапазоне менее высо-

Таблица 2. Водоросли в ассоциациях с гедвигией *Hedwigia* sp.

Таксон	Субстрат				
	КЛ	КР	СО	СВ	Г
1	2	3	4	5	6
Суанопрокэрыота					
<i>Aphanocapsa muscicola</i> (Menegh.) Wille	1	1			1
<i>Jaaginema pseudogeminatum</i> (G. Schmid) Anagn. et Komárek	1		1	1	
<i>Jaaginema</i> sp.					1
<i>Timaviella edaphica</i> (Elenkin) O. M. Vinogradova et Mikhailiuk	1				
<i>Leptolyngbya foveolaria</i> (Gomont) Anagn. et Komárek	1				
<i>Leptolyngbya</i> sp.		1	1		
Носток болотный <i>Nostoc paludosum</i> Kütz. ex Bornet et Flahault	1	1	1	1	1
Носток точковидный <i>Nostoc punctiforme</i> Hariot	1	1	1		1
Носток <i>Nostoc</i> sp.	1	1	1		
Стигонема бесформенная <i>Stigonema informe</i> Kütz. ex Bornet et Flahault		1			
Стигонема маленькая <i>Stigonema minutum</i> Hassall ex Bornet et Flahault	1	1	1	1	
Стигонема глазчатая <i>Stigonema ocellatum</i> Thur. ex Bornet et Flahault		1			
<i>Tolypothrix tenuis</i> Kütz. ex Bornet et Flahault f. <i>terrestris</i> J. B. Petersen	1				
Вацилариофита					
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenb.) Grunow				1	
<i>Pinnularia borealis</i> Ehrenb.	1				1
Cf. <i>Stauroneis</i>	1				
Охрофита					
<i>Heterococcus</i> sp.		1			
Cf. <i>Monodopsis unipapilla</i> (Reisigl) Santos		1			
<i>Vischeria</i> cf. <i>helvetica</i> (Vischer et Pascher) D. J. Hibberd		1		1	1
Вишерия <i>Vischeria</i> sp.		1	1		
Хлорофита					
<i>Apatococcus lobatus</i> (Chodat) J. B. Petersen		1			
<i>Bracteacoccus giganteus</i> H. W. Bisch. et H. C. Bold			1	1	1
<i>Bracteacoccus</i> sp.	1	1	1		1
Cf. <i>Ploeotila</i>			1		
<i>Chlamydocapsa</i> sp.					1
<i>Chlamydomonas</i> sp.	1	1	1	1	1
<i>Chlorococcum infusionum</i> (Schrank) Menegh.		1			
<i>Chlorococcum lobatum</i> (Korshikov) F. E. Fritsch. Et R. P. John	1				
<i>Chlorococcum</i> sp.	1				
<i>Chloroidium</i> sp.	1				
Коккомикса <i>Coccomyxa</i> sp. 1		1			
<i>Coccomyxa</i> sp. 2	1	1			1
<i>Coelastrella</i> cf. <i>aeroterrestrica</i> A. Tschaike, G. Gärtner et W. Kofler	1				1
<i>Coelastrella</i> cf. <i>oocystiformis</i> (Lund.) Hegewald et Hanagata		1			
<i>Coelastrella</i> cf. <i>vacuolata</i> (Shihira et R. W. Krauss) E. Hegewald et N. Hanagata	1				
<i>Coelastrella</i> sp.	1	1	1		
<i>Coenochloris oleifera</i> (Broady) Kostikov, Darienko, Lukešová et L. Hoffm.					1
<i>Desmococcus olivaceus</i> (Pers. ex Ach.) J. R. Laundon		1			
<i>Dictyochloropsis</i> sp.	1				
<i>Diplosphaera chodatii</i> Bialosukniá	1	1			1
<i>Elliptochloris subsphaerica</i> (Reisigl) H. Ettl et G. Gärtner	1	1			
<i>Fottea stichococcoides</i> Hindák	1	1			

Окончание табл. 2.

1	2	3	4	5	6
<i>Heterotetracystis</i> – like alga	1	1			1
<i>Leptosira polychloris</i> Reisingl	1	1	1		
Лептозира <i>Leptosira</i> spp.	1	1	1	1	1
<i>Macrochloris</i> sp.		1		1	1
<i>Myrmecia biatorellae</i> J. B. Petersen		1			1
<i>Myrmecia bisecta</i> Reisingl	1	1			1
Мирмеция <i>Myrmecia</i> sp.	1	1	1	1	
<i>Neocystis subglobosa</i> (Pascher) Hindák	1	1			
<i>Palmellopsis gelatinosa</i> Korshikov	1				
<i>Parietochloris alveolaris</i> (H. C. Bold) Shin Watan. et G. L. Floyd					1
<i>Parietochloris pseudoalveolaris</i> (Deason et H. C. Bold) Shin Watan. et G. L. Floyd					1
<i>Pleurastrum sarcinoideum</i> Groover et H. C. Bold	1				
<i>Pleurastrum terricola</i> (Bristol) D. M. John	1				1
<i>Scenedesmus</i> sp.	1				1
<i>Spongiochloris</i> cf. <i>irregularis</i> Kostikov		1			
<i>Stichococcus bacillaris</i> Nägeli	1		1		
<i>Stichococcus minor</i> Nägeli	1	1	1		1
Стихококкус <i>Stichococcus</i> sp.	1	1		1	
Streptophyta					
<i>Cosmarium anceps</i> P. Lundell	1	1			
<i>Interfilum paradoxum</i> Chodat et Topali	1				
<i>Interfilum terricola</i> (J. B. Petersen) Mikhailyuk, Sluiman, Massalski, Mudimu, Demchenko, Friedl et Kondratyuk	1	1			1
<i>Interfilum</i> sp. 1	1	1	1	1	
<i>Interfilum</i> sp. 2	1				
<i>Klebsormidium</i> cf. <i>nitens</i> (Kütz.) Lokhorst	1	1	1		1
<i>Klebsormidium</i> cf. <i>pseudostichococcus</i> (Heering) H. Ettl et G. Gärtner	1				
<i>Klebsormidium</i> sp.		1		1	
Итого: 68	44	40	19	13	26

Примечание. Жирным шрифтом выделены таксоны ранга отделов водорослей. КЛ – камни в лесу; КР – каменистые россыпи; СК – скалы-останцы; СВ – скальные выходы; Г – галечник.

ких значений, чем отмечено для гедвигии, произрастающей на курумах.

Среди найденных в ассоциациях с *Hedwigia* sp. родов водорослей известны симбионты лишайников. Это хлорофитовые мирмеция *Myrmecia* Printz, коккомикса *Coccomyxa* Schmidle, диплосфера *Diplosphaera* Bialosuknia, лептозира *Leptosira* Borzi, десмококкус *Desmococcus* F. Brandt, стихококкус *Stichococcus* Nägeli, эллиптохлорис *Elliptochloris* Tschermak-Woess, плевраструм *Pleurastrum* Chodat, цианопрокариоты из родов афанокапса *Aphanocapsa* C. Nägeli, носток *Nostoc* Vaucher ex Bornet et Flahault, стигонема *Stigonema*, толипотрикс *Tolypothrix* Kützinger ex E. Bornet et C. Flahault, охрофитовые – гетерококкус *Heterococcus* Chodat (Friedl, Büdel, 2008; Войцехович и др., 2011;

Moу et al., 2018). Возможно, мхи как экологическая ниша с относительно более благоприятными условиями обитания, чем обнаженная поверхность камней, играют определенную роль в выживании и распространении в таких экстремальных экотопах микроскопических водорослей. Способность последних в условиях дефицита влаги, элементов минерального питания, резких перепадов температуры, инсоляции синтезировать органические соединения, усваивать атмосферный азот и переводить его в доступные для других организмов формы приобретает здесь большое значение и для других живых существ.

Изучение гаметофитов гедвигии *Hedwigia* sp. прямым микроскопированием показало, что среди водорослей, живущих на поверхности ли-



Рис. 7. Объекты исследований: гедвигия (слева), стигонема (справа).

ствев, в их пазухах и на стеблях, преобладают цианопрокариоты из родов носток (н. точковидный, н. болотный, *Nostoc* sp.) и стигонема (стигонема маленькая) (рис. 8). Это колониальные организмы, способные к азотфиксации благодаря наличию особых клеток – гетероцит, в которых происходит фиксация атмосферного азота.

Ассоциированные с гедвигией цианопрокариоты отмечены во всех исследованных ПП, хотя в ряде случаев в отдельные периоды наблюдений они отсутствовали (рис. 9).

На одном гаметофите регистрировали от одной до многих десятков колоний родов носток и стигонема или только одного из этих представителей. Их численность существенно варьировалась во времени и пространстве (см. рис. 9, 10). Ее колебания не являются сезонными и связаны, по-видимому, с изменением условий в определенный промежуток времени (до не-

скольких дней), предшествующий изысканиям (см. рис. 10, Б).

Чаще встречались представители рода стигонема, чем носток (см. рис. 9), что может быть следствием функционирования альгобриофитных сообществ на каменистых субстратах. Представители стигонемы (с. маленькая, с. бесформенная, с. глазчатая) в отличие от видов носток формировали самостоятельные разрастания макроскопических размеров на поверхности камней вблизи исследованных местонахождений мхов. Единичные экземпляры последних регистрировали в колониях стигонем. Не наблюдали самостоятельных разрастаний видов носток на камнях в условиях длительного отсутствия воды.

Ранее нами показано, что в ассоциациях с напочвенным мхом ритидиумом морщинистым *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. в тот же ис-

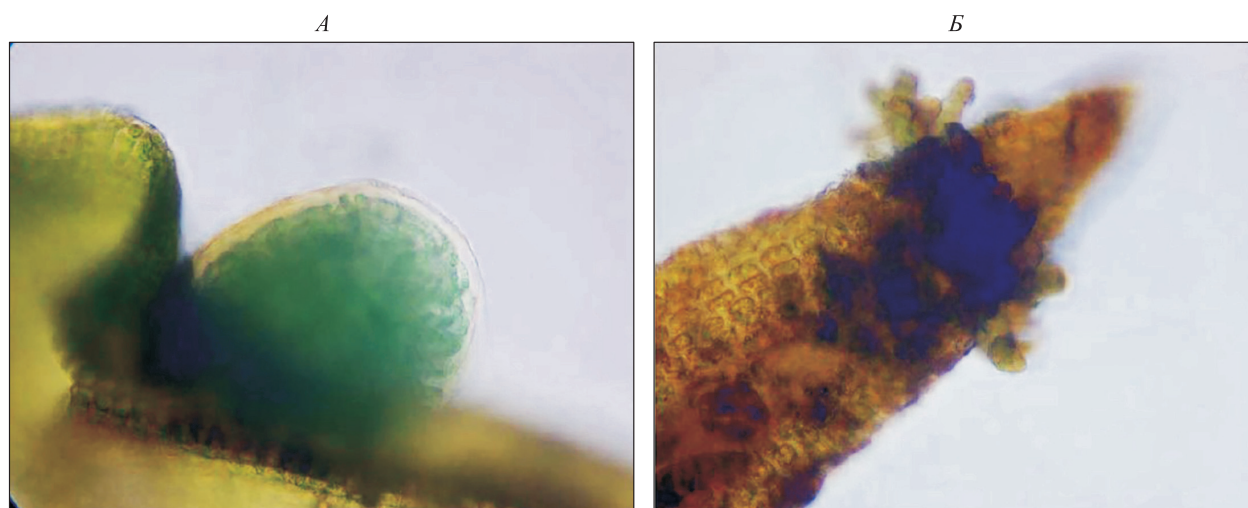


Рис. 8. Объекты исследований на листьях гедвигии: А – носток болотный, Б – стигонема маленькая.

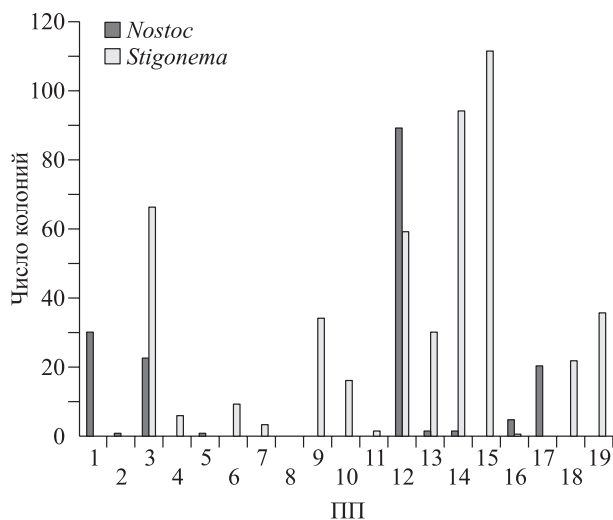


Рис. 9. Среднее число колоний цианопрокариот на одном гаметофите гедвигии.

следующий период ведущая роль по частоте встречаемости принадлежала видам рода носток, представителей рода стигонема регистрировали реже (Егорова, Коновалов, 2014).

Полученные нами данные соответствуют результатам исследований альгобриофитных сообществ в других регионах. Так, сообщалось о ведущей роли видов носток и стигонема в ассоциациях с некоторыми представителями мохового покрова ряда территорий Антарктиды, Евразии, Северной и Южной Америки, Африки (Broady, 1979; Smith, Russell, 1982; Ohtan, Kanda, 1987; Abou El-Kheir et al., 1988; Перминова, 1990; Pandey et al., 1992; Solheim et al., 2004, 2006; Gentili et al., 2005; Matuła et al., 2007; Давыдов, 2010; Stewart et al., 2011; Arróniz-Crespo et al., 2014; Патова и др., 2020). Это свидетельствует о существовании общих черт формирования альгобриофитных ассоциаций в наземных экосистемах. На основании полученных данных можно выдвинуть предположение, что фиксация атмосферного азота в альгобриофитных сообществах в различных условиях и/или в разные сроки может осуществляться разными группами организмов. В Северной Швеции проведены исследования с использованием методов молекулярной генетики состава цианопрокариот, ассоциированных с распространенными в бореальных лесах мхами плевроциумом Шребера *Pleurozium schreberi* (Brid.) Mitt. и гилокомиумом блестящим *Hylocomium splendens* (Hedw.) Bruch et al. (Warshan et al., 2016). Наряду с другими цианопрокариотами обнаружены виды носток и стигонема, что подтверждает данные, полученные при помощи световой микроско-

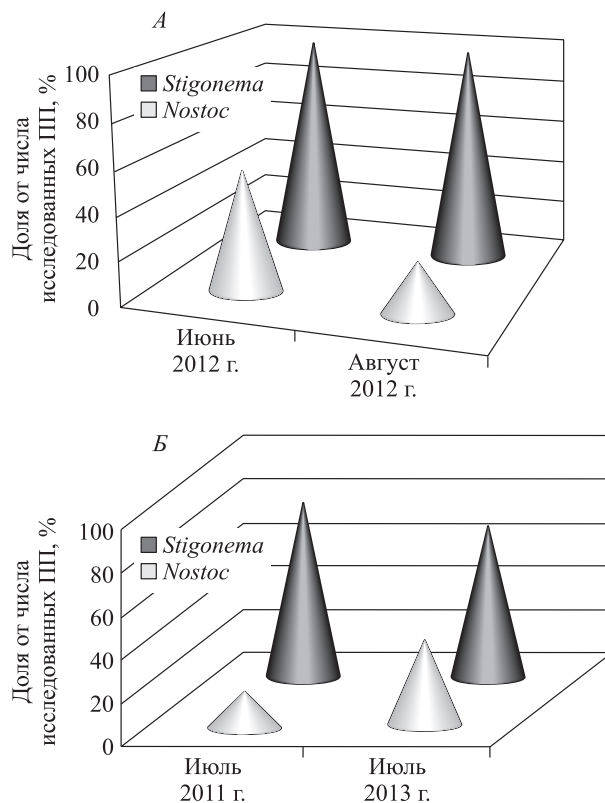


Рис. 10. Встречаемость эпибриофитных цианопрокариот на учетных площадках: А – в начале и в конце вегетационного периода, Б – в середине вегетационного периода в разные годы.

пии. Установлена положительная корреляция между скоростью азотфиксации и транскрипционной активностью гена *nifH*, кодирующего нитрогеназный ферментативный комплекс этих цианопрокариот. Однако показано, что стигонема, не являясь доминантом в составе эпибриофитных сообществ указанных напочвенных мохообразных, может вносить основной вклад в азотфиксацию. Тогда как носток, рассматриваемый как наиболее значимый род сообществ, показал низкую транскрипционную активность гена *nifH* (Warshan et al., 2016). Вопрос о роли представителей этих двух родов в ассоциациях с мохообразными требует дальнейшего изучения с учетом и региональной специфики.

Известно, что фиксированный эпифитными цианопрокариотами атмосферный азот в значительной степени аккумулируется в тканях мха-хозяина (Егоров, 2007; Egorov, 2007; Hyodo, Wardle, 2009; Menge et al., 2011). В данном исследовании нами оценено содержание общего азота в исследованных образцах гедвигии. Данные представлены на рис. 11. Для сравнения также приведены авторские результаты измерений содержания минерального азота в не-

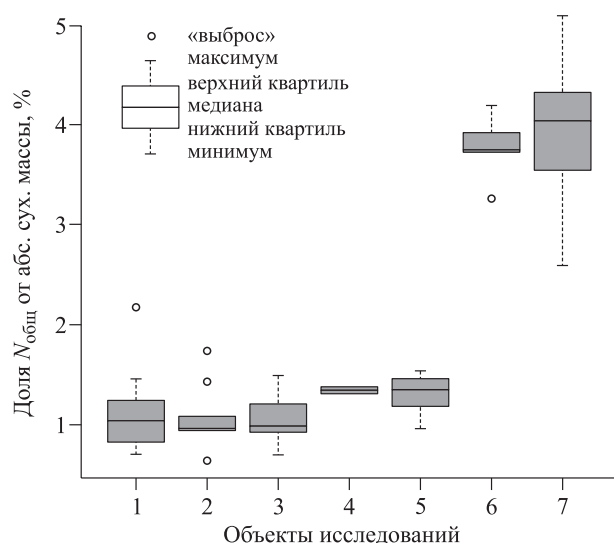


Рис. 11. Содержание общего азота в мохообразных и водорослях. Объекты исследования: 1–5 – мохообразные, 6–7 – цианопрокариоты. 1 – гедвигия *Hedwigia* sp.; 2 – ритидиум морщинистый, произрастающий на камнях; 3 – ритидиум морщинистый на почве; 4 – зеленые мхи с массовым развитием безгетероцитной цианопрокариоты симплокаструм фриза *Symplocastrum friesii* (Gomont) Kirchn.; 5 – пилезия многоцветковая *Pylaisia polyantha* (Hedw.) Bruch. et al. с коры тополя *Populus* L.; 6 – стигонема; 7 – носток обыкновенный *Nostoc commune* Vaucher ex Bornet et Flachault.

которых других мхах, образующих ассоциации с водорослями, и в самих свободноживущих цианопрокариотах. В среднем содержание $N_{\text{общ}}$ в гедвигии составило около 1 % абс. сухой массы (см. рис. 11). Сопоставимые значения по накоплению минерального азота получены нами для ритидиума морщинистого (см. рис. 11) (Егорова, Коновалов, 2014). Наши результаты сходны с литературными данными. Согласно В. И. Егорову (2007), виды эпигейных мохообразных северо-востока России маршанция альпийская *Marchantia alpestris* (Nees) Burgeff., филонопис ключевой *Philonotis fontana* (Hedw.) Brid., гирогипнум твердоватый *Higrogipnum duriusculum* (Vent.) Jamieson., тритомария пятизубая *Tritomaria quinquedentata* Huds. содержали 0.73–0.97 % $N_{\text{общ}}$, а антелия Юрацки *Anthelia juratzkiana* (Limpr.) Trev., гимноколеа вздутая *Gymnocolea inflata* (Huds) Dum, лофозия *Lophozia* sp., лимприхтия отвернутая *Limprichtia revolvens* (Sw.) Loeske, саниония крючковатая *Sanionia uncinata* (Hedw.) Loeske, блязия крошечная *Blasia pusilla* L., бриум Вейгеля *Bryum weigelii* Spreng., скапания топяная *Scapania uliginosa* (Lindenb.) Dum. накапливали от 0.15 до 0.64 % абс. сухой массы минерального азота, что

в 3–5 раз меньше, чем способны накапливать некоторые свободноживущие цианопрокариоты – представители стигонема и носток, циано-бионтные лишайники или бобовые (Меркушева и др., 2006; Егорова и др., 2019; Табаленкова и др., 2020).

Показано, что обеспеченность мхов азотом может иметь значение для формирования ими ассоциаций с цианопрокариотами-диазотрофами или для интенсивности протекания процесса азотфиксации (Егоров, 2007; Egorov, 2007; Menge et al., 2011). В наших исследованиях при максимальном содержании $N_{\text{общ}}$ во мхах (2.2 %) виды родов носток и стигонема в ассоциациях отсутствовали. Однако этот вопрос требует более детального изучения.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведены первые исследования, посвященные изучению водорослей, ассоциированных с широко распространенными в горных регионах эпилитными мхами рода гедвигия *Hedwigia* sp. Выявлено значительное разнообразие водорослей (68 видов) из отделов Cyanoprokaryota (19.1 % от общего числа видов), Bacillariophyta (4.4 %), Ochrophyta (5.9 %), Chlorophyta (58.8 %), Streptophyta (11.8 % от числа найденных водорослей). В основном они распространены в наземных местообитаниях, некоторые известны как симбионты лишайников. К постоянному компоненту ассоциаций могут быть отнесены зеленые водоросли (Chlorophyta и Streptophyta), найденные во всех исследованных биотопах и в разные периоды изысканий. К числу доминантов принадлежат азотфиксирующие цианопрокариоты родов носток и стигонема. Установлены значительные колебания их численности во времени и пространстве, не являющиеся сезонными. На одном гаметофите мха может развиваться до многих десятков колоний родов и носток, и стигонема (более 200), или только одного из этих диазотрофов.

В лесу в дернине эпилитных мхов в целом было теплее (на 1–4 °C) и более влажно (на 4–8 %), чем во мхах открытых пространств курумов. В ассоциациях с гедвигией, развивающихся на камнях под пологом леса, разнообразие водорослей выше (в среднем 15 видов), чем в таковых на каменистых россыпях (в среднем 12).

Установлено, что гедвигия накапливает невысокое количество общего азота (около 1 %), сопоставимое с тем, которое содержится в некоторых других представителях мохообразных в

районе работ и в других регионах. Показано, что свободноживущие эпигейные и эпилитные цианопрокариоты родов носток и стигонема способны накапливать в 3-4 раза больше азота, чем исследованные мхи.

Проведенные исследования имеют значение для понимания процессов, происходящих на начальных этапах почвообразования и сукцессий растительности. Дальнейшие работы, безусловно, дополнят и уточнят наши знания в этой области.

Авторы выражают глубокую признательность В. И. Яшинову, директору, и сотрудникам Сохондинского заповедника за содействие в организации экспедиционных работ, В. А. Шергину за определение состава горных пород, Е. С. Степанчук за работу с гистологическими срезами, И. А. Антонову за работу с картографическими материалами. Исследования выполнены при поддержке РФФИ (гранты 09-04-00979-а, 12-04-01365-а), а также в рамках государственного задания 52.1.10 от 2020 г.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ (REFERENCES)

- Алексахина Т. И., Штина Э. А.* Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 149 с. [*Aleksakhina T. I., Shtina E. A.* Pochvennye vodorosli lesnykh biogeotsenozov (Soil algae of forest biogeocenoses). Moscow: Nauka, 1984. 149 p. (in Russian)].
- Баишева Э. З., Мартыненко В. Б., Широких П. С.* Мохообразные лесных экосистем Республики Башкортостан. Уфа: Гилем, Башк. энцикл., 2015. 352 с. [*Baishева E. Z., Martynenko V. B., Shirokikh P. S.* Mokhoobraznye lesnykh ekosistem Respubliki Bashkortostan (Bryophytes in forest ecosystems of the Republic of Bashkortostan). Ufa: Gilem, Bashk. entsikl. (Gilem, Bashkir Encyclopedia), 2015. 352 p. (in Russian)].
- Бардунов Л. В.* В поле и за микроскопом. Из записок-воспоминаний сибирского ботаника. Новосибирск: Акад. изд-во «Гео», 2007. 141 с. [*Bardunov L. V.* V pole i za mikroskopom. Iz zapisok-vospominaniy sibirskogo botanika (In the field and behind the microscope. From memoirs of a Siberian botanist). Novosibirsk: Geo Acad. Publ., 2007. 141 p. (in Russian)].
- Войцехович А. А., Михайлюк Т. И., Дариенко Т. М.* Фотобионты лишайников. 1: разнообразие, экологические особенности, взаимоотношения и пути совместной эволюции с микобионтом // Альгология. 2011. Т. 21. № 1. С. 3–26. [*Voytsekhovich A. A., Mikhaylyuk T. I., Darienko T. M.* Fotobionty lishaynikov. 1: raznoobrazie, ekologicheskie osobennosti, vzaimootnosheniya i puti sovmestnoy evolyutsii s mikobiontom (Lichen photobionts. 1: biodiversity, ecophysiology and co-evolution with the mycobiont) // Algologiya (Algologia). 2011. V. 21. N. 1. P. 3–26 (in Russian with English abstract)].
- Голлербах М. М., Штина Э. А.* Почвенные водоросли. Л.: Наука. Ленингр. отд-ние, 1969. 228 с. [*Gollerbakh M. M., Shtina E. A.* Pochvennye vodorosli (Soil algae). Leningrad: Nauka. Leningrad Br., 1969. 228 p. (in Russian)].
- Давыдов Д. А.* Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области. М.: ГЕОС, 2010. 184 с. [*Davydov D. A.* Tsianoprokarioty i ikh rol' v protsesse azotfiksatsii v nazemnykh ekosistemakh Murmanskoy oblasti (Cyanoprokaryota and their role in nitrogen fixation in terrestrial ecosystems of Murmansk Oblast). Moscow: GEOS, 2010. 184 p. (in Russian with English abstract)].
- Егоров В. И.* Азотный режим и биологическая азотфиксация в сообществах мхов (Хибины) // Почвоведение. 2007. № 4. С. 505–509 [*Egorov V. I.* Azotny rezhim i biologicheskaya azotfiksatsiya v soobshchestvakh mkhov (Khibiny) (The nitrogen regime and biological fixation of nitrogen in moss communities (the Khibiny Mountains)) // Pochvovedenie (Soil Sci.). 2007. N. 4. P. 505–509 (in Russian with English abstract)].
- Егорова И. Н.* Видовой состав водорослей в ассоциациях с *Rhytidium rugosum* (Bryophyta) в Сохондинском заповеднике (Забайкальский край) // Ботан. журн. 2012. Т. 97. № 8. С. 1051–1061 [*Egorova I. N.* Vidovoy sostav vodorosley v assotsiatsiyakh s *Rhytidium rugosum* (Bryophyta) v Sokhondinskom zapovednike (Zabaykalsky kray) (The species diversity of algae in associations with *Rhytidium rugosum* (Bryophyta) in Sokhondinsky reserve (Zabaykalsky Krai)) // Botan. zhurn. (Bot. J.). 2012. V. 97. N. 8. P. 1051–1061 (in Russian with English abstract)].
- Егорова И. Н., Коновалов М. С.* К вопросу о роли наземных водорослей в функционировании лесных экосистем // Состояние лесов и актуальные проблемы лесопользования: мат-лы Всерос. конф. с междунар. участ., Хабаровск, 10-11 окт. 2013 г. Хабаровск: ДальНИИЛХ, 2013. С. 325–329 [*Egorova I. N., Konovalov M. S.* K voprosu o roli nazemnykh vodorosley v funktsionirovaniy lesnykh ekosistem (On the question about a role of terrestrial algae in the functioning of forest ecosystems) // Sostoyanie lesov i aktual'nye problemy lesoupravleniya: mat-ly Vseros. konf. s mezhdunar. uchast., Khabarovsk, 10-11 Oct. 2013) (State of forests and current problems of forest management: Proc. All-Rus. Conf. Int. Participat. Khabarovsk, 10-11 Oct., 2013). Khabarovsk: Dal'NIILKH (Far East For. Res. Inst.), 2013. P. 325–329 (in Russian with English abstract)].
- Егорова И. Н., Коновалов М. С.* О некоторых итогах исследований водорослей в ассоциациях с мохообразными Байкальского региона // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: сб. мат-лов III Междунар. науч. конф., 24–29 авг. 2014 г. Ярославль: Филигрань, 2014. С. 60–62 [*Egorova I. N., Konovalov M. S.* O nekotorykh itogakh issledovaniy vodorosley v assotsiatsiyakh s mokhoobraznyimi Baykal'skogo regiona (About some results of the studeis of algae in the associations with Briophyta of the Baikal region) // Vodorosli: problemy taksonomii, ekologii i ispol'zovanie v monitoring: sb. mat-lov III Mezhdunar. nauch. konf., 24–29 avg. 2014 g. (Algae: problems of taxonomy, ecology and use in monitoring. Proc. III Int. Conf., 24–29 Aug., 2014). Yaroslavl': Filigran', 2014. P. 60–62 (in Russian)].

- Егорова И. Н., Шамбуева Г. С., Шергина О. В., Шинен Н. К. Экологии *Nostoc commune* (Cyanoprokaryota) из Южной Сибири и Монголии // Сиб. лесн. журн. 2019. № 1. С. 16–29 [Egorova I. N., Shambueva G. S., Shergina O. V., Shinen N. K. Ecology of *Nostoc commune* (Cyanoprokaryota) in Southern Siberia and Mongolia // Sib. lesn. zurn. (Sib. J. For. Sci.). 2019. N. 1. P. 16–29 (in Russian with English abstract)].
- Егорова И. Н., Судакова Е. А., Максимова Е. Н., Тупикова Г. С. Наземные водоросли гор Южной Сибири и Северной Монголии // Ботан. журн. 2020. Т. 105. № 2. С. 107–132 [Egorova I. N., Sudakova E. A., Maksimova E. N., Tupikova G. S. Nazemnye vodorosli gor Yuzhnoy Sibiri i Severnoy Mongolii (Terrestrial algae of the mountains of South Siberia and North Mongolia) // Botan. zhurn. (Bot. J.). 2020. V. 105. N. 2. P. 107–132 (in Russian with English abstract)].
- 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. [Zaryadov I. S. Statisticheskii paket R: teoriya veroyatnostey i matematicheskaya statistika: ucheb.-metod. posob. (Statistical package R: probability theory and mathematical statistics: educational and methodological guide). Moscow: Izd-vo Ros. un-ta druzhby narodov (Peoples' Friendship Univ. Rus. Publ.), 2010. 141 p. (in Russian)].
- Кузьяхметов Г. Г. Методические указания по изучению почвенных водорослей. Уфа: Башкир. гос. ун-т, 1986. 32 с. [Kuzuyakhmetov G. G. Metodicheskie ukazaniya po izucheniyu pochvennykh vodorosley (Guidelines for the study of soil algae). Ufa: Bashkir St. Univ. Publ., 1986. 32 p. (in Russian)].
- Меркушева М. Г., Убугунов Л. Л., Корсунов В. М. Биопродуктивность сенокосов и пастбищ сухостепной зоны Забайкалья. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. науч. центра СО РАН, 2006. 515 с. [Merkusheva M. G., Ubugunov L. L., Korsunov V. M. Bioproduktivnost' senokosov i pastbishch sukhostepnoy zony Zabaykal'ya (Bioproductivity of hayfields and pastures of the dry-steppe zone of Transbaikalia). Ulan-Ude: Buryat Sci. Center. Sib. Br., Rus. Acad. Sci. Publ., 2006. 515 p. (in Russian)].
- Патова Е. Н., Сивков М. Д., Гончарова Н. Н., Шубина Т. П. Ассоциации азотфиксирующих цианобактерий со сфагновыми мхами в пойменном болоте средней тайги (европейский Северо-Восток) // Теор. и прикл. экол. 2020. № 1. С. 117–123 [Patova E. N., Sivkov M. D., Goncharova N. N., Shubina T. P. Assotsiatsii azotfiksiruyushchikh tsianobakteriy so sfgagnovymi mkhami v poymennom bolote sredney taygi (evropeyskiy Severo-Vostok) (Associations between nitrogen-fixing cyanobacteria and sphagnum mosses in floodplain bogs of the middle taiga (European Northeast) // Teor. i prikl. ecol. (Theor. Appl. Ecol.). 2020. N. 1. P. 117–123 (in Russian with English abstract)].
- Перминова Г. Н. Почвенные водоросли некоторых районов севера Евразии и Дальнего Востока. Киров, 1990. 41 с. [Perminova G. N. Pochvennye vodorosli nekotorykh rayonov severa Evrazii i Dalnego Vostoka (Soil algae of some regions of the North of Eurasia and the Far East). Kirov, 1990. 41 p. (in Russian)].
- Плешков Б. П. Практикум по биохимии растений: учеб. пособ. для студ. высш. с.-х. учеб. завед. по спец. «Агрохимия и почвоведение». 2-е изд., доп. и перераб. М.: Колос, 1976. 254 с. [Pleshkov B. P. Praktikum po biokhimmii rasteniy: ucheb. posob. dlya stud. vyssh. s.-kh. ucheb. zaved. po spets. «Agrokhimiya i pochvovedenie» (Workshop on plant biochemistry: textbook for students of higher education. agr. inst. spec. in «Agrochemistry and Soil Science»). 2nd Ed., updated and revised. Moscow: Kolos, 1976. 254 p. (in Russian)].
- Предбайкалье и Забайкалье / Под общ. ред. И. П. Герасимова. М.: Наука, 1965. 492 с. [Predbaykalye i Zabaykalye (Prebaikalia and Transbaikalia) / I. P. Gerasimov (Gen. Ed.). Moscow: Nauka, 1965. 492 p. (in Russian)].
- Справочник по климату СССР. В 34 вып. Вып. 23: Бурятская АССР и Читинская область. Ч. IV. Влажность воздуха, атмосферные осадки, снежный покров / Отв. ред. И. А. Зильберштейн. Л.: Гидромет. изд-во, 1968. 328 с. [Spravochnik po klimatu SSSR. V 34 vyp. Vyp. 23. Buryatskaya ASSR i Chitinskaya oblast'. Chap. IV. Vlazhnost' vozdukha, atmosferynye osadki, snezhny pokrov (Reference book on the climate of the USSR. In 34 iss. Iss. 23. Buryat ASSR and Chita Oblast. Pt. IV. Humidity, precipitation, snow cover) / I. A. Zilbershteyn (Responsible Ed.). Leningrad: Gidromet. Publ., 1968. 328 p. (in Russian)].
- Табаленкова Г. Н., Дымова О. В., Головки Т. К. Азот и азотсодержащие соединения в цианолишайниках рода *Peltigera* // Теор. и прикл. экол. 2020. № 1. С. 84–88 [Tabalenkova G. N., Dymova O. V., Golovko T. K. Azot i azotsoderzhashchie soedineniya v tsianolishaynikakh roda *Peltigera* (Nitrogen and nitrogen-containing compounds in cyanolichens of *Peltigera* genus) // Teor. i prikl. ecol. (Theor. Appl. Ecol.). 2020. N. 1. С. 84–88 (in Russian with English abstract)].
- Энциклопедия Забайкалья. Читинская область. В 2 т. Т. 1. Общий очерк. 2-е изд., испр. / Гл. ред. Р. Ф. Гениатулин. Новосибирск: Наука. Сиб. отд-ние, 2002. 302 с. [Entsiklopediya Zabaykalya. Chitinskaya oblast. V 2 t. T. 1. Obshchy ocherk (Encyclopedia of Transbaikalia. Chita region. In 2 vols. V. 1. General essay). 2-е изд., испр. (2nd ed., rev.) / R. F. Geniatulin (Chief Ed.). Novosibirsk: Nauka. Sib. Br., 2002. 302 p. (in Russian)].
- Abou El-Kheir W. S., El-Saadawi W. E., Darwish M. H. Observations on the alga-moss associations // J. Hattory Bot. Lab. 1988. N. 65. P. 303–309.
- Afonina O. M., Czernyadjeva I. V. New moss records from Zabaikal'sky Territory // Arctoa. 2012. N. 21. P. 294.
- Arróniz-Crespo M., Perez-Órtega S., De los Ríos A., Green T. G., Ochoa-Hueso R., Casermeiro M. Á., de la Cruz M. T., Pintado A., Palacios D., Rozzi R., Tysklind N., Sancho L. G. Bryophyte-cyanobacteria associations during primary succession in recently deglaciated areas of Tierra del Fuego (Chile) // PLoS ONE. 2014. V. 9. Iss. 5. Article number: e96081.
- Broady P. A. The Signy Islands terrestrial reference sites: IX. The ecology of the algae of site 2. A moss carpet // Br. Antarct. Surv. Bull. 1979. N. 47. P. 13–29.
- DeLuca T. H., Zackrisson O., Nilsson M.-C., Sellstedt A. Quantifying nitrogen-fixation in feather moss carpets of boreal forests // Nature. 2002. V. 419. N. 6910. P. 917–920.
- Egorov V. I. The nitrogen regime and biological fixation of nitrogen in moss communities (the Khibiny Mountains //

- Euras. Soil Sci. 2007. V. 40. N. 4. P. 463–467 (Original Rus. text © V. I. Egorov, 2007, publ. in Pochvovedenie. 2007. N. 4. P. 505–509).
- Ettl H., Gärtner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtentalgen. 2 ergänzte Auflage. Berlin et Heidelberg: Springer Spektrum, 2014. 773 p.
- Friedl T., Büdel B. Photobionts // Lichen biology / T. H. Nash (Ed.). New York: Cambridge Univ. Press, 2008. P. 9–26.
- Gavazov K. S., Soudzilovskaya N. A., Logtestjin R. S. van, Braster M., Cornelissen J. H. Isotopic analysis of cyanobacterial nitrogen fixation associated with subarctic lichen and bryophyte species // Plant Soil. 2010. V. 333. P. 507–517.
- Gentili F., Nilsson M.-C., Zackrisson O., DeLuca T. H., Sellstedt A. Physiological and molecular diversity of feather moss associative N₂-fixing cyanobacteria // J. Exp. Bot. 2005. V. 456. N. 422. P. 3121–3127.
- Hyodo F., Wardle D. A. Effect of ecosystem retrogression on stable nitrogen and carbon isotopes of plants, soils and consumer organisms in boreal forest islands // Rapid Commun. Mass Spectrom. 2009. V. 23. N. 13. P. 1892–1898.
- Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A., Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otmyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. Check-list of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. 2006. N. 15. P. 1–130.
- Ignatova E. A., Kuznetsova O. A., Fedosov V. E., Ignatov M. S. On the genus *Hedwigia* (Hedwigiaceae, Bryophyta) in Russia // Arctoa. 2016. N. 25. P. 241–277.
- Lattaud J., Kirkels F., Peterse F., Freymond C. V., Eglinton T. I., Hefter J., Mollenhauer G., Balzano S., Villanueva L., van der Meer M. T., Hopmans E. C., Damsté J. S., Schouten S. Long-chain diols in rivers: distribution and potential biological sources // Biogeosciences. 2018. N. 15. P. 4147–4161.
- Lindo Z., Nilsson M.-C., Gundale M. J. Bryophyte-cyanobacteria associations as regulators of the northern latitude carbon balance in response to global change // Glob. Change Biol. 2013. V. 19 (7). P. 2020–2035.
- Matsuda T. Ecological study of the moss community and microorganisms in the vicinity of Syowa station, Antarctica // JARE Sci. Rep. Ser. E: Biol. 1968. V. 29. P. 1–58.
- Matula J., Pietryka M., Richter D., Wojtuń B. Cyanoprokaryota and algae of Arctic terrestrial ecosystems in the Hornsund area, Spitsbergen // Polish Polar Res. 2007. V. 28. N. 4. P. 283–315.
- Menge D. N., Baisden T. W., Richardson S. J., Peltzer D. A., Barbour M. M. Declining foliar and litter δ¹⁵N diverge from soil, epiphyte and input δ¹⁵N along a 120 000 yr temperate rainforest chronosequence // New Phytol. 2011. V. 190 (4). P. 941–952.
- Moya P., Chiva S., Molins A., Jadrná I., Škaloud P., Peksa O., Barreno E. *Myrmecia israeliensis* as the primary symbiotic microalga in squamulose lichens growing in European and Canary Island terricolous communities // Fottea, Olomouc. 2018. V. 18. N. 1. P. 72–85.
- Ohtani S., Kanda H. Epiphytic algae on the moss community of *Grimmia lawiana* around Syowa station, Antarctica // Proc. NIPR Symp. Polar Biol. 1987. N. 1. P. 255–264.
- Pandey K. D., Kashyap A. K., Gupta R. K. Nitrogen fixation by cyanobacteria associated with moss communities in Schirmacher oasis, Antarctica // Israel J. Bot. 1992. N. 41. P. 187–198.
- Smith V. R., Russel S. Acetylene reduction by bryophyte-cyanobacteria associations on a Subantarctic Island // Polar Biol. 1982. V. 1. P. 153–157.
- Solheim B., Wiggen H., Röberg S., Spaink H. P. Associations between Arctic cyanobacteria and mosses // Symbiosis. 2004. V. 37 (1). P. 169–187.
- Solheim B., Zielke M. Associations between cyanobacteria and mosses // Cyanobacteria in Symbiosis. Chap. 8. 2002. P. 137–152.
- Solheim B., Zielke M., Bjerke J. W., Rozema J. Effects of enhanced UV-B radiation on nitrogen fixation in arctic ecosystems // Plant Ecol. 2006. V. 182. P. 109–118.
- Stewart K. J., Lamb E. G., Coxson D. S., Siciliano S. D. Bryophyte-cyanobacterial associations as a key factor in N₂-fixation across the Canadian Arctic // Plant and Soil. 2011. V. 344 (1). P. 335–346.
- Warshan D., Bay G., Nahar N., Wardle D. A., Nilsson M.-Ch., Rasmussen U. Seasonal variation in *nifH* abundance and expression of cyanobacterial communities associated with boreal feather mosses // ISME J. 2016. N. 10. P. 2198–2208.
- Volkman J. K., Barret S. M., Blackburn S. I. Fatty acids and hydroxy fatty acids in three species of freshwater euglenophytes // J. Phycol. 1999. N. 35. P. 1005–1012.

ALGAE AND EPILITIC MOSSES ASSOCIATIONS OF THE *Hedwigia* P. Beauv. GENUS IN MOUNTAIN TAIGA OF THE KHENTEY UPLANDS (ZABAYKALSKIY KRAI, RUSSIA)

I. N. Egorova, M. S. Konovalov, O. V. Shergina, N. V. Dudareva, G. S. Tupikova

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

E-mail: egorova@sifibr.irk.ru, mikkonovalov@yandex.ru, sherolga80@mail.ru, dudarevan2020@mail.ru, galina93shambueva@mail.ru

For the first time, information is provided about algobryophytic associations common in mountain taiga regions. The environment-forming organisms these associations are representatives of the genus *Hedwigia* P. Beauv. (Bryophyta). The research was conducted in the Sokhondinskiy state biosphere reserve (Zabaykalskiy Krai, Russia). We selected algobryophyte communities in the mountain taiga, these associations are function on stones in the forest, stony placers, remnant rocks, rock outcrops, and pebbles. Precipitation is the only source of moisture here. It was found that in moss-carpet of the *Hedwigia* at higher humidity, the average temperature was 0.6 °C lower than at the same time on the exposed surface of the substrate. In the sod of moss formed on rocks under the forest canopy, compared with open spaces of stony placers, it was warmer by 1–4 °C, and the relative humidity is 4–8 % higher. Representatives of *Hedwigia* growing on acidic mountain breed are characterized by an acidic reaction of the pH. In all investigated samples of bryophytes discovered epiphytic algae. A total of 68 species from the Chlorophyta (40 species), Cyanoprokaryota (13 species), Streptophyta (8 species), Ochrophyta (4 species), Bacillariophyta (3 species) departments have been registered. Most registered of algae species are typical inhabitants of various terrestrial biotopes. A number of algae genera found are known as lichen symbionts. In the associations were dominated by cyanoprokaryotes-diazotrophs from the *Nostoc* Vauch. ex Bornet et Flahault and *Stigonema* C. Agardh ex Bornet et Flahault genera. Significant fluctuations in their numbers in time and space were found. Diazotrophs associated with *Hedwigia* can serve as a source of nitrogen for this moss. It has been shown, that *Hedwigia* accumulates 0.7–1.5 (2.2) % of mineral nitrogen. The amount of nitrogen comparable to *Hedwigia* accumulates one of the dominant moss cover in taiga ecosystems of southern Siberia *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb. This species also forms associations with dominance of the *Nostoc* и *Stigonema*. The content of mineral nitrogen in the free-living epigenic and epilithic cyanoprokaryotes of the *Nostoc* and *Stigonema* genera can be up to 2–3 times higher than that in the studied mosses.

Keywords: association of bryophytes and algae, *Hedwigia*, Cyanoprokaryota, epilithes, South of Siberia.

How to cite: Egorova I. N., Konovalov M. S., Shergina O. V., Dudareva N. V., Tupikova G. S. Algae and epilithic mosses associations of the *Hedwigia* P. Beauv. genus in mountain taiga of the Khentey Uplands (Zabaykalskiy Krai, Russia) // *Sibirskij Lesnoj Zurnal* (Sib. J. For. Sci.). 2020. N. 6. P. 64–80 (in Russian with English abstract and references).