

**О ВОДОРΟΣЛЯХ СКАЛЬНО-КАМЕНИСТЫХ СУБСТРАТОВ
НЕКОТОРЫХ ГОРНЫХ РАЙОНОВ РОССИИ И МОНГОЛИИ**

© 2016 И.Н. Егорова

Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, г. Иркутск

Статья поступила в редакцию 07.09.2016

Приводятся обобщающие данные о водорослях скально-каменистых субстратов и произрастающих здесь мохообразных на территории ряда горных районов юга Сибири и Монголии. Работа является результатом многолетних исследований. Список зарегистрированных водорослей включает представителей шести отделов: Cyanoprokaryota, Bacillariophyta, Eustigmatophyta, Xanthophyta, Chlorophyta, Streptophyta. По числу видов преобладают Cyanoprokaryota и Chlorophyta. Представители трех отделов (Cyanoprokaryota, Chlorophyta и Streptophyta) в массе зарегистрированы на поверхности субстрата, где преимущественный источник влаги – атмосферные осадки. Рассмотрены экологические особенности водорослей, образующих макроскопические разрастания; для района работ это новые данные. *Ключевые слова:* водоросли, экология, биоразнообразие, скально-каменистые субстраты, Сибирь, Монголия.

Работа выполнена при финансовой поддержке проектов РФФИ №№ 09-04-00979-а, 11-04-90818 моб-ст, 12-04-01365-а, 14-44-04105-Сибирь-а, 15-04-06346-а, а также в рамках Гос. задания 52.1.10 от 2015 и 2016 гг.

Горные породы – элемент ландшафта и тип субстрата, который существовал уже на ранних этапах геологической истории Земли. Некоторые систематические группы живых организмов изначально заселили именно скально-каменистые экотопы, в то время как для ряда других они выступают в качестве вторичных [1–4 и др.]. Особые условия среды в таких экотопах, характеризующиеся резким градиентом температуры и влажности, позволяют соседствовать организмам с разными экологическими предпочтениями [3]. Относительно мало меняющийся в течение длительного промежутка времени экологический режим, постоянная экологическая обособленность и ослабленная конкуренция благоприятствуют сохранению здесь редких и реликтовых видов [2].

Одна из групп организмов, способных поселяться на скально-каменистых субстратах – водоросли. Группа представляет несомненный интерес для изучения [5–14]. Тем не менее, в настоящее время ряд территорий охвачены такими исследованиями слабо или представляют собой «белые пятна». К ним относятся и обширные горные пространства юга Сибири и Монголии. Из значительного числа работ, посвященных изучению альгофлоры этой территории, лишь в немногих рассмотрены вопросы состава водорослей, колонизирующих скально-каменистые субстраты в наземных условиях обитания. В частности, в работах И.В. Стебаева и Ж.Ф. Пивоваровой [15], Т.А. Сафоновой [5, 16 и др.], Ш.Р. Абдуллина [17],

Ш.Р. Абдуллина и И.А. Гайнутдинова [18] и некоторых других. На протяжении нескольких лет нами ведутся исследования наземных водорослей в ряде районов юга Сибири, также Монголии. В них затронуты и водоросли, поселяющиеся непосредственно на скально-каменистом субстрате и на поверхности произрастающих здесь мохообразных [19–22 и др.]. Хотя работы в отношении указанной группы водорослей не носили планомерный характер, в результате полевых и камеральных исследований получены данные, способствующие лучшему пониманию особенностей ее состава и развития. Здесь впервые в краткой форме приводятся обобщенные результаты исследований.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экспедиционные работы проведены в Алданском нагорье (Республика Якутия) и нагорье Хэнтэй (Забайкальский край и Монголия), Русском Алтае (Р. Алтай), Западном и Восточном Саяне (Красноярский край и Иркутская область), на склонах Байкальского (Р. Бурятия), Приморского хребтов (Иркутская область), хребта Хамар-Дабан (Р. Бурятия), Гобийском Алтае (Монголия). Это сложная и самобытная территория, для которой в том числе характерна на коротких расстояниях смена степей горными тундрами [23]. Максимум осадков приходится на летнее время. Среднегодовые температуры воздуха преимущественно отрицательные. Вегетационный период короткий.

Сборы осуществлены в течение периодов вегетации с 2007 по 2015 гг. Экспедиционными

*Егорова Ирина Николаевна, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник,
E-mail: egorova@sifibr.irk.ru*

маршрутами охвачены степи, таежные леса и высокогорные формации. Материал собран на высотах от 400 до 2600 м над ур. м. Исследовали выходы подстилающих горных пород, скалы, отдельные камни, каменистые россыпи. Последним термином обозначены образования разного генезиса, такие как обвальное-осыпные отложения и курумы. В подавляющем большинстве случаев атмосферные осадки здесь единственный источник влаги. Образцы собирали в стерильные бумажные пакеты или стеклянную и, преимущественно, пластиковую посуду. Видимые невооруженным глазом разрастания соскабливали; сбор также вели вместе с субстратом. Собраный материал высушивали на воздухе или фиксировали 4% формальдегидом. На выбор методов сбора влияли удаленность и труднодоступность районов работ, а также ограниченность во времени при проведении исследований. Образцы хранятся на базе СИФИБР СО РАН, г. Иркутск.

Видовую принадлежность водорослей устанавливали при помощи световой микроскопии. Частично материал просматривали в полевых условиях прямым микроскопированием, основная его часть обработана камерально. Для ряда видов получены культуры; они позволили отследить жизненный цикл. Методы получения культур опубликованы [24, 25 и др.]. Определение проводили при помощи приборного парка СИФИБРа: на микроскопах ЛОМО-АУ 12, МБИ-6, Axio Observer Z1, Axio Scope A1. Используемые для определения определители, таксономические сводки, статьи, и принятая таксономическая система на уровне отделов указаны в ряде публикаций [24–26 и др.].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Всего зарегистрировано 160 видовых и внутривидовых таксонов водорослей из шести отделов (табл.). По числу представителей преобладают Цианопрокариота и Chlorophyta, на которые в совокупности приходится 84 % от количества зарегистрированных таксонов рангом ниже рода.

Массовые разрастания на поверхности субстрата обнаружены для водорослей трех отделов: Цианопрокариота, Chlorophyta и Streptophyta. В данном сообщении они будут охарактеризованы более подробно. Представители Bacillariophyta, Eustigmatophyta и Xanthophyta выявлены небольшим числом видов (табл.). Многие из них влаголюбивые и теневыносливые водоросли, что, вероятно, и ограничивает их распространение биотопами с менее резкими градиентами влажности, температуры и освещенности. Характеристика обнаруженных представителей этих отделов, в целом, соответствует сведениям, опубликованным ранее [19], в связи с чем, здесь она не приводится.

Известна значительная роль водорослей отдела Цианопрокариота в заселении скально-каменистых субстратов [27–29 и др.], где они наряду с другими криптогамами выступают в качестве первопоселенцев. Результаты полевых и камеральных исследований на рассматриваемой территории согласуются с имеющимися сведениями: в высокогорьях в отсутствие постоянных источников влаги видимые невооруженным глазом разрастания водорослей зарегистрированы нами только для этой группы организмов.

В настоящее время выявлены цианопрокариоты из следующих родов: *Nostoc* Vauch. ex Born. et Flah. – 11 видов и форм, *Stigonema* [C. Ag.] ex Born. et Flah. – 8 видов и форм, *Leptolyngbya* Anagn. et Komárek – 6 видов, *Gloeocapsa* Kütz., *Calothrix* C. Ag. ex Born. et Flah., *Scytonema* C. Ag. ex Born. et Flah., *Jaaginema* Anagn. et Komárek – по 3 вида, *Aphanocapsa* Näg., *Cyanothece* Komárek, *Gloeocapsopsis* Geitl. ex Komárek, *Hassallia* Berk. ex Born. et Flah., *Tolypothrix* Kütz. ex Born. et Flah., *Microcoleus* Desmaz. ex Gom., *Phormidium* Kütz. ex Gom. – по 2 вида, *Aphanothece* Näg., *Chroococcus* Näg., *Trichormus* (Ralfs ex Born. et Flah.) Komárek et Anagn., *Symploca* Kütz. ex Gom., *Symplocastrum* (Gom.) Kirchn. ex Engler et Prantl, *Porphyrosiphon* Kütz. ex Gom., *Pseudanabaena* Lauterborn, *Schizothrix* Kütz. ex Gom., *Fischerella* (Born. et Flah.) Gom. – по 1 виду. Для одного представителя хроококковых

Таблица. Разнообразие водорослей скально-каменистых субстратов

Отдел	Число / % от общего числа		
	родов	видов	внутривидовых таксонов
Цианопрокариота	24 / 30,4	59 / 37,6	2
Bacillariophyta	3 / 3,8	4 / 2,6	-
Eustigmatophyta	1 / 1,3	2 / 0,6	-
Xanthophyta	5 / 6,3	8 / 5,1	-
Chlorophyta	39 / 49,3	73 / 47,1	-
Streptophyta	7 / 8,9	11 / 7,0	1
Всего: 6	79	157	3

водорослей родовая принадлежность не установлена. Перечисленные водоросли характерны для эпилитных синузий [5, 30 и др.], ряд из них свойственны горным районам [31]. Такие цианопрокариоты как *Gloeocapsopsis magma* (Bréb.) Komárek et Anagn., *Gloeocapsopsis dvorakii* (Nováček) Komárek et Anagn., *Stigonema mesentericum* Geitler обнаруживаются преимущественно на скально-каменистом субстрате. Большинство зарегистрированных видов встречаются также в почве и на ее поверхности, на поверхности высших растений и в водных экотопах.

Из указанных родов представители восьми (*Nostoc*, *Trichormus*, *Hassallia*, *Tolypothrix*, *Calothrix*, *Scytonema*, *Stigonema* и *Fischerella*) являются гетероцитными – потенциально способны фиксировать атмосферный азот в аэробных условиях и переводить его в доступные для усвоения формы. Это имеет большое значение не только для самих цианопрокариот, но и для развивающихся здесь различных групп организмов. В частности, для мхов недостаток азота, по-видимому, является одним из факторов, приводящих к образованию ими ассоциаций с цианопрокариотами [32 и др.].

Микроскопические размеры цианопрокариот позволяют им занимать экологические микрониши, территориальная протяженность которых ничтожно мала. Это во многом создает трудности при работе в природных условиях, а также при интерпретации получаемых результатов. Ряд представителей цианопрокариот способны формировать макроскопические разрастания, регистрируемые невооруженным глазом *in situ*. Непосредственное наблюдение в природе за этими организмами позволяет в некоторой степени охарактеризовать экологические условия, в которых они существуют. К числу указанных цианопрокариот принадлежат *Gloeocapsopsis*, *Nostoc*, *Tolypothrix*, *Scytonema*, *Microcoleus*, *Phormidium*, *Symploca*, *Symplocastrum*, *Porphyrosiphon* и *Leptolyngbya*. Их разрастания находили в периоды продолжительного увлажнения при благоприятном режиме температуры и освещения, также вблизи временных или постоянных водоемов и водотоков. На поверхности субстрата при высокой сухости воздуха и инсоляции (на скалах и россыпях камней, в том числе, в высокогорьях) в массе обнаружены только популяции *Stigonema*. Водоросли рода – один из наиболее характерных компонентов эпилитных синузий; зарегистрированы на всех обследованных территориях в разных высотных поясах. Из числа обнаруженных нами видов только *S. minutum* [C. Ag.] Born. et Flah., *S. informe* Kütz. ex Born. et Flah. и *S. cf. informe* формировали макроскопические разрастания на каменистых россыпях в высокогорьях. Дерновинки указанных *Stigonema* образуют видимые невооруженным глазом подушечки, высотой до 1 см и более. Аналогичные формы роста свойственны и мохообразным. Скучен-

ность особей в таких агрегациях препятствует выходу воды, в них создается особая среда с повышенной влажностью, которая также участвует в терморегуляции [цит. по 34]. Эти агрегации окрашены в темные «светопоглощающие» цвета; в высушенном состоянии они кажутся практически черными (окраска характерна для многих обитателей рассматриваемого элемента ландшафта: лишайников, мохообразных, насекомых). С учетом указанных свойств подушечки *Stigonema* часто являются ассоциациями с другими организмами, включая и цианопрокариот, и эукариотических водорослей. Благодаря структурным и физиолого-биохимическим адаптациям виды *Stigonema* продвинуты дальше к вершинам, чем многие другие эпилитные цианопрокариоты. На исследуемой территории *Stigonema* найдены на скально-каменистом субстрате у верхней границы леса или несколько выше, на высотах около 1800 м над ур. м. Тем не менее, *Stigonema* не обнаруживаются на совершенно открытых пространствах каменистых россыпей или подвижных каменных осыпей.

Особенности распространения и развития цианопрокариот, по-видимому, в определенной степени обусловлены их физиологией. Установлено, что после полного высыхания для восстановления процессов фотосинтеза некоторым видам необходима капельно-жидкая вода [33 и др.]. Специфика каменистого субстрата такова, что даже при отсутствии осадков влага регулярно поступает из воздуха, конденсируясь на холодных каменных поверхностях (такой субстрат еще называют и «аккумулятором» холода) [цит. по 3]. Однако, развивающимся на скалах и камнях водорослям важно не только само по себе наличие влаги, но и наличие ее в достаточном количестве необходимый для развития период в совокупности с оптимальными условиями освещенности и температуры. Чрезвычайно крутой градиент этих факторов на открытых незарастающих каменистых субстратах в условиях гор, вероятно, одна из причин, ограничивающих развитие эпилитов.

Доминирующая группа по числу зарегистрированных видов, широко представленная на скально-каменистых субстратах, – зеленые хлорофитовые водоросли (Chlorophyta) (табл.). Выявлены виды из следующих родов: *Chlorococcum* Menegh., *Scenedesmus* Meyen – по 5 видов, *Tetracystis* Brown et Bold, *Stichococcus* Näg. – по 4 вида, *Chlamydomonas* Ehrenb., *Bracteacoccus* Tereg, *Myrmecia* Printz, *Parietochloris* S. Watanabe et Floyd, *Leptosira* Borzi – по 3 вида, *Chloromonas* Gobi, *Pseudococcomyxa* Korsh., *Neocystis* F. Hindák, *Spongiochloris* Starr, *Chlorosarcinopsis* Hernd., *Trentepohlia* Martius, *Fottea* F. Hindák – по 2 вида, *Chlamydocapsa* Fott, *Palmellopsis* Korsh., *Dispora* Printz, *Radiosphaera* Snow ex Hernd., *Deasonia* Ettl et Komárek, cf. *Heterotetracystis* Cox et Deason, *Tetraëdron* Kütz., *Elliptochloris* Tsch.-Woess,

Keratococcus Pasch., *Chlorolobion* Korsh., *Scotiellopsis* Fott, *Mychonastes* Simpson et Van Valkenburg, cf. *Sporotetras* Butcher, *Coccomyxa* Schmidle, *Coenochloris* Korsh., *Neochlorosarcina* S. Watanabe, *Chloroplana* Hollerb., *Gloeotila* Kütz., *Microthamnion* Näg., *Apatococcus* F. Brand, *Diplosphaera* Bial., *Desmococcus* F. Brand, *Trebouxia* Puym., *Gloeotilopsis* Iyengar et Philipose – по 1 виду. Для одного представителя гемимонадных водорослей родовая принадлежность не установлена. Отмеченные водоросли характерны для наземных местообитаний, некоторые из них приурочены и к водным экотопам [35, 36 и др.]. К водорослям, преимущественно развивающимся на поверхности каменистого субстрата, вероятно, можно отнести *Trentepohlia jolithus* (L.) Wall. Подавляющее же большинство видов отдела зарегистрированы в качестве эпифитов в ассоциациях с другими криптогамами.

Также как и цианопрокариоты, хлорофитовые избегают открытых, сильно освещенных и сухих, долгое время незарастающих субстратов. Известно, что некоторым видам отдела для роста и развития достаточно воды, содержащейся в парообразном состоянии в воздухе [цит. по 37 и др.]. При благоприятных условиях температуры, освещения и влажности они способны массово разрастаться на поверхности субстрата даже при периодическом отсутствии капельно-жидкой воды. Из числа таких видов наиболее массовые разрастания в ходе экспедиционных исследований зарегистрированы для нитчатых водорослей рода *Trentepohlia* (*T. jolithus* и *Trentepohlia* spp.). *Trentepohlia* характерны для горных территорий, на что обращали внимание многие исследователи [38, 39 и др.]. В горах они доходят до субальпийского пояса [39]. Клетки *Trentepohlia* с толстыми целлюлозными слоистыми оболочками. Они накапливают каротиноиды, благодаря чему при массовом развитии водоросли рода хорошо заметны, так как поверхность камней окрашивается в разные оттенки красного. Нити *Trentepohlia* частично ползучие, частично приподнимающиеся или прямостоячие, последние иногда хорошо видны. Обычно *Trentepohlia* образуют тонкий налет, который практически невозможно отделить от субстрата. Лишь в продолжительные периоды увлажнения водоросли разрастаются так, что формируется войлочный или бархатистый налет толщиной до нескольких (1–3) мм. На исследуемой территории *Trentepohlia* регистрировали на каменистых берегах озер, рек или ручьев в горной тайге, где иногда они покрывают площадь в несколько десятков м² или узкой лентой тянутся вдоль водотока, в отдельных случаях, на протяжении более чем 100 м. Особенно интенсивно *Trentepohlia* развивается на камнях в сильно закустаренных, плохо продуваемых ущельях с бегущим на дне ручьем. Здесь, в тени и при высокой влажности воздуха *Trentepohlia* (иногда вместе с

цианопрокариотами) господствует на холодных и влажных поверхностях на выступающих над водой каменных глыбах и прибрежных камнях. Представители рода развиваются и на камнях открытых пространств курумов, в глубине тел которых бежит вода или скапливается влага, как правило, обрастают вертикальные поверхности. Также как и в случае с цианопрокариотами, значительно выше лесного пояса водоросли рода в наших исследованиях не были обнаружены.

На поверхности холодных и влажных каменных глыб и растущих здесь мохообразных *in situ* регистрировали студенистые, почти бесцветные до ярко-зеленых, похожие на желе, колонии хлорофитовых радиококковых водорослей: cf. *Sporotetras polydermatica* (Kütz.) Kostikov et al., *Coccomyxa* sp., *Neocystis curvata* (Broady) Kostikov et al. [21, 25]. Некоторым представителям родов *Sporotetras*, *Coccomyxa*, *Neocystis* свойственно обитание на скально-каменистых субстратах [35, 36 и др.]. Ряд видов характеризуются широким распространением, например *Sporotetras polydermatica*. Нахождение радиококковых в составе группы водорослей, колонизирующей скально-каменистые субстраты на рассматриваемой территории, также вполне закономерно. Нами в массе они обнаружены в лесной зоне: на замшелых камнях под пологом леса (нагорье Хэнтэй, Приморский хребет, Западный Саян), на каменных глыбах на берегу реки (Западный Саян) и на камнях курума (Алданское нагорье). Колонии занимали небольшую площадь: несколько см² или, реже, десятков см². Толщина слизистых образований достигала 5–7 см. В отсутствие близко расположенных источников воды массовое развитие радиококковых неоднократно регистрировали на влажных замшелых камнях в лесу в дождливую погоду. Водоросли развивались как на поверхности камня, так и на растущих здесь мхах. Мохообразные способны довольно долго удерживать влагу, благодаря чему в моховой подушке и рядом с ней создается и определенное время поддерживается влажный микроклимат, который благоприятен и для колоний радиококковых. Другие указанные местообитания приурочены к источникам воды, в том числе и в каменистой россыпи [21]. Следует отметить, что макроскопические слизистые агрегации не переносят длительных периодов яркого освещения или сухости воздуха, довольно быстро высыхают и отмирают.

К характерным компонентам эпилитных группировок можно отнести и стрептофитовые водоросли. Выявлены виды следующих родов: *Klebsormidium* Silva, Mattox et Blackwell – 4 вида, *Interfilum* Chod., *Mesotaenium* Näg. – по 2 вида и разновидности, *Cosmarium* Corda ex Ralfs, cf. *Cosmarium*, *Spirotaenia* Bréb. ex Ralfs, *Chlorokybus* Geitl. – по 1 виду. Среди указанных представителей макроскопические разрастания зарегистрированы

стрированы для *Klebsormidium* и *Mesotaenium*. *Klebsormidium* – одни из наиболее широко распространенных зеленых микроводорослей в мире [40, 41 и др.]. Это нитчатые организмы, которые, как и *Trentepohlia*, формируют тонкий налет на поверхности. Ранее для горных районов юга Сибири указывался случай массового развития *Hormidium montanum* (Hansg.) Skuja (= *Klebsormidium montanum* (Hansg.) S. Watanabe) [42]. Нити *Hormidium* были обнаружены на отвалах от угольных разработок в горной тайге Кузнецкого Алатау. Эти отвалы в значительной степени были представлены каменистым субстратом. Наиболее интенсивно водоросль развивалась в мае-июле на влажных теневых северных откосах и шлейфах. Разрастания занимали большую площадь: на пологих откосах и мало подверженных эрозионному смыву террасированных уступах до 28 м², а на вершине и крутых участках отвала – 106 м² [42]. В наших исследованиях обрастающих, занимающих значительную площадь, для *Klebsormidium* зарегистрировано не было. Как правило, это локальные участки скально-каменистого субстрата, которые определенный период дневного времени суток находятся в тени и с высокой влажностью воздуха. Представители рода выявлены преимущественно в составе альгогруппировок. Исключительного доминирования *Klebsormidium* в них не установлено. Возможно, для этого не было условий в период наблюдений. Только однажды, при проведении работ в нагорье Хэнтэй, был обнаружен *Klebsormidium* sp., полностью обросший поверхность камня в ложе пересыхающего ручья, где все остальные надводные поверхности каменных глыб и прибрежных камней занимали *Trentepohlia* в ассоциации с цианопрокариотами.

Макроскопические агрегации, внешне сходные с таковыми радиококковых, формируют представители рода *Mesotaenium*. Такие агрегации нами зарегистрированы для *Mesotaenium* cf. *macrococcum* (Kütz.) Roy et Bisset. Известно, что водоросли рода встречаются на влажных (преимущественно песчаниковых) скалах и склонах, на сырой почве (особенно в лиственных и хвойных лесах), влажных мхах и сырых дорогах, способны образовывать большие слизистые скопления или корочки [43]. Некоторые виды характерны для горной местности [44]. На исследуемой нами территории представители *Mesotaenium* нередки, развиваются как в составе напочвенного покрова [45], так и эпилитных водорослевых группировок [22]. Их находили в горной тайге в Восточном Саяне и Хэнтэе на влажных открытых поверхностях обычно вместе с цианопрокариотами или хлорофитовыми водорослями. Здесь можно отметить способность *Mesotaenium* переносить условия сильной освещенности. В зависимости от интенсивности света и ультрафиолетового излучения хлоропласт видов рода меняет положение,

что свойственно высшим растениям и некоторым другим саккодермным водорослям [цит. по 44]. Больших агрегаций, как у радиококковых, для *Mesotaenium* не обнаруживали. Однако, вероятно, в благоприятных условиях они способны существенно увеличивать свою биомассу.

Из рассматриваемых водорослей макроскопические разрастания видов *Stigonema* и *Trentepohlia* в отдельных случаях можно считать многолетними. Они зимуют под снегом или частично без снегового укрытия, что наблюдали в горах Восточного Саяна. Слизеобразующие хлорофитовые и стрептофитовые водоросли в массе существовали лишь определенное, благоприятное для развития время в течение периода вегетации. После изменения экологических условий массовые агрегации отмирали без следа. Насколько жизнеспособны и устойчивы макроскопические разрастания *Klebsormidium* в настоящее время оценить трудно. Возможно, и они могут перезимовывать под снегом.

В исследованиях для ряда водорослей не установлена видовая принадлежность. Это обусловлено несколькими причинами: сложностью введения вида в культуру; недостаточностью сведений, приводимых в оригинальных видовых описаниях; отсутствием исследований изменчивости внутри вида, при том, что видовые очерки некоторых водорослей основаны на изучении лишь одного изолята и т.п. Следует отметить, что рассматриваемые в сообщении представители принадлежат к таксономически трудным группам [46–48 и др.]. Некоторые из них, например *Klebsormidium*, включают криптические виды [49 и др.].

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные данные, в определенной степени, характеризуют общие черты альгофлоры территории исследований. Они могут быть определены как свойственные горной местности. Учитывая размеры территории и то, что наземные водоросли преимущественно микроскопических размеров, в работе основное внимание было уделено представителям, способным формировать видимые невооруженным глазом разрастания. Это позволило на месте частично увидеть занимаемую ими нишу и оценить их положение в сравнении с другими участниками биоценоза, не прибегая к экспериментам. Макроскопические агрегации водорослей на поверхности скально-каменистого субстрата преимущественно были зарегистрированы в горной тайге, что обусловлено характером проводившихся исследований, а также благоприятными для их массового развития условиями, складывающихся под пологом леса. Как следует из приведенных выше данных, описываемые здесь водоросли нельзя считать специфичными. В то же время, вопрос оригинальности этой группы водорослей остается

открытым и должен решаться с использованием комплекса методов, в том числе и молекулярной филогении.

Автор выражает глубокую признательность Е.Н. Патовой и Д.А. Давыдову за консультации по определению цианопрокариот и копии недоступных литературных источников, В.М. Андреевой за консультации по определению зеленых микроводорослей, коллегам и сотрудникам особо охраняемых природных территорий за содействие в организации экспедиций.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Бардунов Л.В. Листостебельные мхи Алтая и Саян. Новосибирск: Наука, Сиб. Отд-ние. 1974. 168 с.
2. Макрый Т.В. Лишайники Байкальского хребта. Новосибирск: Наука, Сиб. Отд-ние. 1990. 200 с.
3. Сибирский сад камней / Р.Ю. Дудко, И.И. Любечанский, В.В. Дубатолов, Ю.М. Марусик // Наука из первых рук, 2012. Т. 44. №2. С. 107-123.
4. Скальные полевки в сообществах грызунов горных ландшафтов Сибири, Казахстана и Монголии / Ю.Н. Литвинов, С.А. Абрамов, Н.В. Лопатина, О.В. Чертилина // Вестник ТвГУ. Серия «Биология и экология». 2014. №4. С. 123-132.
5. Сафонова Т.А. Водоросли аэролитофитона Прибайкалья (Россия) // Сибирский экологический журнал, 2001. Т. 4. С. 405-412.
6. Mikhailyuk T.I. Terrestrial lithophilic algae in a granite canyon of the Teteriv River (Ukraine) // Biologia, 2008. Vol.63. № 6. P. 820-826.
7. Лишайники, мохоподібні та наземні водорості гранітних каньйонів України / Т.І. Михайлюк, С.Я. Кондратюк, С.О. Нупорко [и др.]. Киев: Альтерпресс, 2011. 398 с.
8. Mulec J., Kosi G., Vrhovšek D. Characterization of cave aerophytic algal communities and effects of irradiance levels on production of pigments // Journal of Cave and Karst Studies, 2008. Vol. 70. №. 1. P. 3-12.
9. Bacterial Life and Dinitrogen Fixation at a Gypsum Rock / G. Boison, A. Mergel, H. Jolkver, H. Bothe // Applied and Environmental Microbiology 2004. Vol. 70. No. 12. P. 7070-7077.
10. Vaccarino M. A., Johansen J. R. *Scytonematopsis contorta* sp. nov. (Nostocales), a new species from the Hawaiian Islands // Fottea, 2011. Vol. 11. №1. P. 149-161.
11. Микробиота пещеры Киндерлинская (Южный Урал, Россия) / Л.Ю. Кузьмина, Н.Ф. Галимзянова, Ш.Р. Абдуллин, А.С. Рябова // Микробиология, 2012. Т. 81. № 2. С. 273-281.
12. New findings on the true-branched monotypic genus *Iphinoe* (Cyanobacteria) from geographically isolated caves (Greece) / V. Lamprinou, M. Hernández-Mariné, M.G. Pachadaki, K.A. Kormas, A. Economou-Amilli, A. Pantazidou // Fottea, 2013. Vol. 13. №1. P. 15-23.
13. Phenotype diversity and phylogeny of selected *Scytonema*-species (Cyanoprokaryota) from SE Brazil / J. Komárek, C.L. Sant'Anna, M. Bohunická, J. Mareš, G.S. Hentschke, J. Rigonato, M.F. Fiore // Fottea, Olomouc, 2013. Vol. 13, №2. P. 173-200.
14. Characterization of Hawaiian freshwater and terrestrial cyanobacteria reveals high diversity and numerous putative endemics / Sherwood A.R., Carlile A.L., Vaccarino M.A., Johansen J.R. // Phycological research, 2015. Vol. 63. P. 85-92.
15. Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф. Возникновение и развитие биогеоценозов на скалах // Журнал общей биологии, 1992. Т. 51. № 5. С. 715-729.
16. Сафонова Т.А. Синезеленые водоросли (CYANOPROKARYOTA) на каменистых субстратах Прибайкалья // Turczaninowia, 2002. Т.5. Вып. 1. С. 68-75.
17. Абдуллин Ш.Р. Цианобактерии и водоросли пещер Ледяная и Водораздельная (Красноярский край) // Пещеры: охрана, история исследований, культура, туризм, современное состояние и перспективы научных исследований в пещерах на территории бывшего СССР: Материалы научно-практической конф. Красноярск, 2009. С. 116-121.
18. Абдуллин Ш.Р., Гайнутдинов И.А. Биоразнообразие цианопрокариот и водорослей некоторых пещер Республики Алтай // Спелеология и спелестология: Сборник материалов V Междунар. науч. заочной конф., посвящ. 100-летию А.В. Рюмина. Набережные Челны: НИСПТР, 2014. С. 297-299.
19. Водоросли в ассоциациях с мохообразными каменистых субстратов / И.Н. Егорова, Н.В. Дударева, М.С. Коновалов, С.Г. Казановский // Проблемы ботаники Южной Сибири и Монголии: Материалы X междунар. научно-практической конф. Барнаул: Изд-во «АРТИКА», 2011. С. 40-43.
20. Коновалов М.С., Егорова И.Н. CYANOPROKARYOTA (CYANOPHYTA / CYANOBACTERIA) в наземных местообитаниях Сохондинского заповедника (Забайкальский край) // Известия Иркутского государственного университета. Сер. «Биология. Экология», 2013. Т. 6. № 2. С.43-49.
21. Егорова И.Н. К флоре наземных водорослей юга Якутии // Труды государственного природного заповедника «Олекминский». Вып. 1. Якутск: Издательский дом СВФУ, 2015. С. 129-148.
22. Егорова И.Н. О наземных водорослях нагорья Хэн-тэй // Материалы международной конференции «Экосистемы Центральной Азии в современных условиях социально-экономического развития». Улан-Батор, Монголия, 2015. Т. 1. С. 100-103.
23. Кузьмин В.А. Опыт почвенно-географических исследований на территории Байкальской Сибири // География и природные ресурсы, 2007. № 3. С. 197-205.
24. Егорова И.Н. Новые виды в составе наземной альгофлоры Байкальского региона // Известия Иркутского государственного университета. Сер. «Биология. Экология». 2011. Т. 4. № 3. С. 18-22.
25. Егорова И.Н. Видовой состав водорослей в ассоциациях с *Rhytidium rugosum* (BRYOPHYTA) в Сохондинском заповеднике (Забайкальский край) // Ботанический журнал, 2012а. Т. 97. № 8. С. 1051-1061.
26. *Nostoc commune* (CYANOPHYTA / CYANOBACTERIA / CYANOPROKARYOTA) в наземных экосистемах Байкальского региона / И.Н. Егорова, М.С. Коновалов, Е.Н. Патова, М.Д. Сивков, А.В. Степанов // Известия Иркутского государственного университета. Сер. «Биология. Экология». 2014. Т. 9. С. 21-43.
27. Еленкин А.А. Синезелёные водоросли СССР. Специальная часть. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1938. Вып. I. 984 с.
28. Fott B. Algenkunde. VEB Gustav Fischer Verlag, Jena. 1959. 482 s.

29. Lopez-Batista J.M., Rindi F., Casamatta D. The Systematics of Subaerial Algae / Algae and Cyanobacteria in Extreme Environments. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2007. P. 601-621.
30. Komárek J. Cyanoprokaryota 3. Teil / 3rd part: Heterocytous genera. Berlin Heidelberg: Springer Verlag, 2013. Bd. 19. Vol. 3. 1131 p.
31. Давыдов Д.А. Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области. М.: ГЕОС, 2010. 184 с.
32. Solheim B. and Zielke M. Associations between cyanobacteria and mosses / Cyanobacteria in symbiosis. Dordrecht, The Netherlands: Kluwer Academic Publishers, 2002. P. 137-152.
33. Honegger R. Functional aspects of the lichen symbiosis // Ann. Rev. Plant Mol. Biol., 1991. Vol. 42. P. 553-578.
34. Ибатуллин А.А., Емельянова М.С., Коврижин М.Н. Флора мхов скальных и каменистых субстратов Северного Урала. К истории вопроса // Вестник ВГУ. Серия «Химия. Биология. Формация», 2015. № 1. С. 69-80.
35. Андреева В.М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). СПб.: Наука, 1998. 351 с.
36. Ettl H., Gärtner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. Stuttgart, 1995. 721 S.
37. Библь Р. Цитологические основы экологии растений (пер. с нем. Т.С. Матвеевой). М.: Изд-во «Мир», 1965. 464 с.
38. Дорогостайский В.Ч. Материалы по альгологии оз. Байкал и его бассейна // Известия Восточно-Сибирского отделения Русского географического общества, 1904. Т. 35. Вып. 3. С. 1-44.
39. Мошкова Н.А., Голлербах М.М. Зеленые водоросли. Класс улотриксовые (1). Порядок улотриксовые. Л., 1986. 360 с. (Определитель пресноводных водорослей СССР; вып. 10).
40. Rindi F., Guiri M.D. Composition and spatial variability of terrestrial algal assemblages occurring at the bases of urban walls in Europe // Phycologia, 2004. Vol. 43. № 3. P. 225-235.
41. Rindi F., Guiri M.D., López-Bautista J.M. Distribution, morphology, and phylogeny of *Klebsormidium* (Klebsormidiales, Charophyceae) in urban environments in Europe // Journal of Phycology, 2008. Vol. 44. P. 1529-1540.
42. Шушужева М.Г. Формирование водорослевых группировок на отвалах угольных разработок в Кузбассе / Природные комплексы низших растений Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1977. С. 57-85.
43. Косинская Е.К. Мезотениевые и гонатозиговые водоросли // Флора споровых растений СССР. Т. II. Конъюгаты или сцеплянки (1). М.; Л., 1952. 162 с.
44. Паламарь-Мордвинцева Г.М., Петльованый О.А. Флора водорослей Украины. Т. 12. Стрептофітові водорості. Вип. I. Родина мезотенієві. Київ: Інститут ботаніки НАН України, 2009. 156 с.
45. Егорова И.Н. Водоросли поверхности почв в условиях горного эрозионного рельефа Восточного Саяна (Иркутская область, Россия) // Проблемы изучения и сохранения растительного мира Евразии: Материалы Всеросс. конф. с междунар. участием. Иркутск, 2010. С. 85-87.
46. López-Bautista J.M., Rindi F., Guiry M.D. Molecular systematics of the subaerial green algal order Trentepohliales: an assessment based on morphological and molecular data // International Journal of Systematic and Evolutionary Microbiology, 2006. Vol. 56. P. 1709-1715.
47. Revision of the classification system of Radiococcaceae Fott et Komárek (except the subfamily Dictyochlorelloideae) (Chlorophyta) / I. Kostikov, T. Darienko, A. Lukešová, L. Hoffmann // Archiv für Hydrobiologie, 2002. Supplement 143 [Algological Studies 105]. P. 23-58.
48. Gontcharov A.A. Phylogeny and classification of Zygnematophyceae (Streptophyta) current state of affairs // Fottea, 2008. Vol. 8. № 2. P. 87-104.
49. Škaloud P., Rindi F. Ecological Differentiation of Cryptic Species within an Asexual Protist Morphospecies: A Case Study of Filamentous Green Alga *Klebsormidium* (Streptophyta) // Journal of Eukaryotic Microbiology, 2013. Vol. 60. P. 350-362.

ABOUT OF EPILITHIC ALGAE SOME MOUNTAIN AREAS OF RUSSIA AND MONGOLIA

© 2016 I.N. Egorova

Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry,
Siberian Branch of Russian Academy of Sciences, Irkutsk

Algological study of stones and rocks and epilithic mosses of some mountain areas of south Siberia (Russia) and Mongolia was carried. Natural-geographical conditions of this territory are diverse. 160 species, variation and forms algae were revealed. Algae belong to 6 divisions: Cyanoprokaryota, Bacillariophyta, Eustigmatophyta, Xanthophyta, Chlorophyta, Streptophyta. The leading divisions are Cyanoprokaryota – 59 species and Chlorophyta – 73 species. They contain 84% of registered algae. In the spectrum of genera and species is marked representatives of mountainous flora. Representatives of Cyanoprokaryota, Chlorophyta and Streptophyta form macroscopic growths on the surface of substrates. They are characterized.

Keywords: algae, ecology, biodiversity, rocky-stones substrates, Siberia, Mongolia.