



УДК 582.26 (571.5)

## ***Nostoc commune* (Cyanophyta / Cyanobacteria / Cyanoprokaryota) в наземных экосистемах Байкальского региона**

И. Н. Егорова<sup>1</sup>, М. С. Коновалов<sup>1</sup>, Е. Н. Патова<sup>2</sup>, М. Д. Сивков<sup>2</sup>,  
А. В. Степанов<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Сибирский институт физиологии и биохимии растений СО РАН, Иркутск

<sup>2</sup>Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар

E-mail: [egorova@sifibr.irk.ru](mailto:egorova@sifibr.irk.ru)

**Аннотация.** Обобщены сведения о распространении *Nostoc commune* в наземных экосистемах Байкальского региона. Вид встречается в различных типах растительных сообществ природных зон, охватывающих регион исследований. Массовые разрастания приурочены к лишённым растительности субстратам и моховым стациям. Отмечена значительная морфологическая изменчивость у изученных талломов ностока. Впервые получены региональные данные о скоростях протекания процессов азотфиксации и фотосинтеза у этого вида.

**Ключевые слова:** цианопрокариоты, *Nostoc commune*, азотфиксация, Байкальский регион.

### **Введение**

Современная наземная экосистема основывается на биогеохимических циклах, обусловленных деятельностью про- и эукариотных организмов [10]. Большую роль в функционировании наземных экосистем играют цианопрокариоты (*Cyanophyta* / *Cyanobacteria* / *Cyanoprokaryota*), участвующие в циклах биогенных элементов.

Одним из видов цианопрокариот, известных человечеству на протяжении многих веков, вероятно, является водоросль *Nostoc commune* Vaucher ex Bornet et Flahault. В некоторых горных рисовых полях Китая растут цианопрокариоты, называемые Ge-Xian-Mi, которые употребляли в пищу и использовали как ингредиент китайской медицины ещё в период 317–420 гг. н. э. Ряд исследователей пришли к выводу, что Ge-Xian-Mi – это *N. sphaeroides* Kützing ex Bornet et Flahault, по мнению других – *N. commune* [цит. по: 41].

*Nostoc commune* – широко распространённый в наземных экосистемах вид, способный к кислородному фотосинтезу и фиксации атмосферного азота (диазотроф).

Первым ботаником, отметившим этот носток еще в конце XVII столетия в окрестностях Парижа, был Ж. П. Турнефор, однако описал вид под именем *Nostoc commune* в 1803 г. Ж.-П. Вашер [цит. по: 8]. Впоследствии из-

за высокого полиморфизма внешнего облика слоевища (таллома) водоросли разные формы этого вида описывались под разными видовыми названиями. Спустя 85 лет E. Bornet и C. Flahault (1888), проанализировав материал, включающий около 50 названий видов и форм, объединили все в один полиморфный вид, который по праву приоритета обозначен ими как *Nostoc commune*. А. А. Еленкин [8] рассматривал этот вид в составе рода *Stratonostoc* Elenkin, разделив род *Nostoc* по геометрическому принципу роста талломов на *Amorphonostoc* Elenkin, *Sphaeronostoc* Elenkin, *Stratonostoc* и признав самостоятельность рода *Nematonostoc* Nylander. Однако разработанная им система, по мнению ряда исследователей, была недостаточно обоснована [13] и в настоящее время практически не используется.

Водоросль представляет собой нитчатый организм, образующий колонии разнообразной формы. Нить состоит из трихома (совокупность клеток в пределах нити, соединённых через поперечные перегородки протоплазматическими тяжами) и окружающей его трубчатой структуры – чехла (влагалище). Трихом образован вегетативными клетками и особыми клетками – гетероцитами и акинетами. Гетероциты – специализированные клетки, формирующиеся из вегетативных при нехватке связанных форм азота в среде обитания и осуществляющие фиксацию молекулярного азота в аэробных условиях. Акинеты – спороподобные клетки, развивающиеся из вегетативных при отклонении условий среды от оптимальных. Они существуют от нескольких часов до нескольких десятков лет, обладают высокой стойкостью к перепадам температуры, влажности и освещённости, при благоприятных условиях прорастают в трихом [39]. Клетки трихома образуют слизистые продукты, которые, объединяясь, формируют общую колониальную слизь. Внешний её слой уплотнён, кажется двухконтурным и называется перидермом. Трубчатые структуры вокруг трихомов – чехлы – имеют фибриллярное строение. Фибриллы представляют собой целлюлозоподобные гомоглюканы, которые, вероятно, принимают участие в процессах образования слоёв мембраны клеток [цит. по: 48; 55]. Химическая природа слизистых продуктов и чехлов до конца не изучена, в значительной степени она определяется сложными полисахаридами [3]. Полисахариды играют большую роль в иммобилизации ионов металлов, необходимых или, наоборот, опасных для жизнедеятельности. Они действуют как хелаторы для ионов железа и кальция, нужных для азотфиксации [43], служат барьером, обеспечивающим защиту от кислорода, проникновения патогенных организмов [52].

Колонии *N. commune* с крепким перидермом, шаровидные у молодых особей, с возрастом становящиеся плоскораспростёртыми плотнопластинчатыми, кожистостуденистыми, складчатыми или волнистыми, в сухих местобитаниях разнообразно скрученными, очень тёмного, почти чёрного цвета, во влажных – более или менее широко распростёртыми, иногда неправильно разорванными или продырявленными, достигающими нескольких сантиметров в поперечнике, большей частью оливково-зеленого или жёлтого до жёлто-коричневого, часто очень тёмного, почти чёрного, реже ярко-синезелёного цвета. Трихомы тесно переплетающиеся, изополярные, бледно-оливково-зелёной или сине-зелёной окраски. Влагалища преимущественно

хорошо заметны только к периферии, жёлто-коричневые, толстые, нередко слоистые. Клетки коротко-бочонкообразные, шаровидные, иногда разнообразной формы, (3)4–6 мкм шириной, около 5 мкм длиной. Апикальные клетки морфологически не отличаются от других клеток. Гетероциты почти шаровидные, одиночные или по несколько вместе, около 7 мкм в диаметре. Акинеты такой же величины, как и вегетативные клетки с гладкой бесцветной оболочкой, у типовой формы редки [6; 8; 13; 37; 46].

Для этого вида E. Bornet и C. Flahault [37] привели только одну разновидность: var. *flagelliforme* (Berkeley et Curtis) Bornet et Flahault. Другими исследователями были описаны ещё несколько модификаций *N. commune*. В их числе: f. *antarcticum* (West W. et West G. S.) Wille, f. *coriaceum* (Vaucher) Elenkin, f. *crispatum* Elenkin, f. *lusaticum* Rabenhorst, f. *sphaericum* (Vaucher) Elenkin, f. *typicum* Elenkin, f. *ulvaceum* Elenkin, var. *beilschmiedianum* (Kützing) Rabenhorst, var. *carneum* Lyngbye, var. *carpathicum* Rabenhorst, var. *fieldii* Taylor, var. *fuscum* Kützing, var. *lesler* Bornet, var. *pellucidum* (Kützing) Rabenhorst, var. *siculum* Borzi и т. п. (цит. по: 46; 8). Некоторые из модификаций (var. *flagelliforme* и др.) изначально описаны как самостоятельные видовые единицы. L. Geitler [46] считал, что *N. commune* var. *flagelliforme* – мало изученная модификация и, возможно, представляет собой самостоятельный вид. А. А. Еленкин пришёл к такому же выводу, рассматривая её в ранге вида монотипного рода: *Nematonostoc flagelliforme* (Berkeley et Curtis) Elenkin. По системе J. Komárek, T. Hauer [53] водоросль приводится в ранге вида как *Nostoc flagelliforme* Berkeley et Curtis. *N. commune* f. *sphaericum* изначально описан как *N. sphaericum* Vaucher ex Bornet et Flahault. По J. Komárek, T. Hauer приводится как самостоятельный вид. Н. В. Кондратьева [13] считала, что ряд экземпляров *N. commune*, выделенных методом культур из почв и обозначенных как f. *sphaericum*, на самом деле типовая форма данного вида, которая, обитая между частицами почвы, имеет вид микроскопических колоний. По её мнению, такие колонии правильнее обозначать f. *microsphaericum*.

Согласно А. А. Еленкину [8], в сухих местах, преимущественно степных или полупустынных, а также на сухих лугах, нередко по краям дорог, обитает типичная форма *N. commune*. В более или менее сырых местах и под водой, особенно в арктических и высокогорных областях на заливных лугах, в тундрах и кочковатых болотах, в лужах и ямах с водой, на скалах и камнях, орошаемых водой, в реках или озёрах – f. *coriaceum*, f. *crispatum*, f. *sphaericum*, f. *ulvaceum*.

Имеются сведения о нахождении *N. commune* на всех континентах и океанических островах [8; 34; 35; 40; 42; 56; 63; 64; 67; 70 и др.]. Широкое распространение вида в разных экологических условиях вызывает вопросы по его идентификации. Действительно ли в различных экотопах обнаруживается один и тот же вид? Могут ли влиять на генотип вида условия обитания и если да, то как, и т. п.? В результате геносистематических исследований выявлено, что исторические коллекции организмов, идентифицируемых по морфологическим признакам как *N. commune*, включают и другие виды родов *Nostoc* и *Anabaena* [45]. Вместе с тем ряд образцов этого вида из раз-

ных регионов мира обнаруживают высокое сходство исследуемого генетического материала [60–62; 45]. Установлено существование генетического разнообразия в популяциях, обитающих в разных географических и физико-химических условиях [60; 62; 45 и др.].

Исследования, посвящённые *N. commune*, в которых рассматриваются экологические и географические аспекты, были проведены и в Восточной Сибири [9; 33]. Для территории Байкальского региона [21] в настоящий период сведения по его биологии, экологии и географии ограничены. В связи с этим нами предпринята попытка обобщить имеющиеся доступные литературные и авторские результаты исследований этого вида.

### **Материалы и методика**

Образцы водоросли собирали в различных районах региона в стерильные бумажные пакеты или стеклянную посуду. Сборы осуществляли летом и осенью 2007–2013 гг. Для исследований морфологии вида использовали фиксированный в формальдегиде и высушенный материал, который хранится в коллекции водорослей СИФИБР СО РАН, г. Иркутск. Определение проводили с использованием приборного парка СИФИБР: на микроскопах ЛОМО-АУ 12, МБИ-6, Axio Observer Z1, Axio Scope A1. Фотографии, приведённые в работе, сделаны при помощи микроскопа Axio Scope A1 с цветной цифровой камерой AxioCam ICc5 и пакета программного обеспечения для захвата и анализа изображений AxioVision SE.

В ряде образцов была измерена скорость азотфиксации и CO<sub>2</sub>-газообмен. Работа проведена на базе Института биологии Коми НЦ УрО РАН, Сыктывкар. Для экспериментов использовали макроскопические колонии *N. commune* из Забайкальского края. Они были собраны в межгорных котловинах Хэнтэй-Чикойского нагорья: Ингодинской и Алтано-Кыринской. Территория исследования в Ингодинской котловине занята таёжной растительностью, в Алтано-Кыринской – лесостепной и степной. В экспериментах использовали колонии, развивавшиеся и функционировавшие в контрастных экологических условиях: на заболоченном лугу в окрестностях зимовья Ашаглей (пробы № 1 и 3) и на сухом остепнённом лугу в окрестностях с. Кыра (проба № 2) (табл. 1). Их отбирали в один и тот же вегетационный период (во второй половине июля) в бумажные пакеты и высушивали на воздухе.

Измерения азотфиксации проводили через два месяца после сбора, поскольку территория исследований труднодоступна. Носток увлажняли дистиллированной водой и экспонировали в колбах объёмом 50 мл. Световой день продолжительностью 18 ч имитировали с помощью фитолампы SYLVANIA F36W/GRO и лампы дневного света FERON T8/36W G13DY. Свет включали в 3.00, выключали в 21.00. Интенсивность фотосинтетически активной радиации в колбах составляла 85 мкЕ м<sup>2</sup>с<sup>-1</sup>. Температурный режим в колбах с пробами поддерживался стабильными условиями помещения. Показатели контролировали в автоматическом режиме с использованием логгеров температуры (термохрон) DS 1921G в контрольной колбе. В период измерений температура колебалась в диапазоне 24–26 °С, в среднем составляя 25 °С.

Таблица 1

*Nostoc commune* в наземных местообитаниях Байкальского региона

Характеристика местонахождения			Проекти- вное покрытие на 1 м <sup>2</sup>	Форма колоний	Сопутствую- щие виды водорослей в натурном материале	Источник
географическая и топографическая	фитоценотическая	субстрат				
<b>Иркутская область*</b> <b>Бодайбинский район (р-он)</b> Патомское нагорье; долина реки Иллигирь. Высота ?** м. над у. м. N 58°?', E 114°?'	лиственнично- берёзовый	на обнажён- ной почве	–	распростёртые	–	материал Е. А. Судаковой (1983)
<b>Казачинско-Ленский р-он</b> Скальные выходы под пологом смешанного леса в окр. с. Ермаки, на въезде, около 1 км от села. Высота 400 м над у. м. Р. Киренга, ле- вый берег. N 56°37', E 107°46'	разреженная водо- рослево-мохово- лишайниковая эпилитная синузия	на мхах	единично	распростёртые, скрученные	–	Авторский материал (2010)
Около 10 км юго-западнее пос. Карам по тракту, окраина леса. Высота 700 м над у. м. Долина р. Киренга, правый берег. N 55°08', E 107°18'	елово-кедрово- лиственничный	на обнажён- ной почве	единично	мелкие сфериче- ские 0,2–0,5 см в диаметре	–	авторский мате- риал (2010)
Окр. курорта «Талая», в 15 км южнее пос. Тарасово. Правый борт р. Киренга. Высота 450 м над у. м. N 55°42', E 107°49'	сосняк	на мхах ( <i>Rhytidium rugosum</i> )	единично	распростёртые	–	авторский мате- риал (2010)
<b>Жигаловский р-он</b> Около 3 км северо-восточнее с. Тутура по тракту. Левый берег р. Тутура, правого при- тока р. Лена. Высота 420 м над у. м. N 54°48', E 105°17'	остепняющийся луг	на почве	5–10 %	распростёртые, скрученные	<i>Noctoc</i> cf. <i>punctiforme</i> ; <i>Microcoleus</i> sp.	авторский мате- риал (2010)
<b>Качугский р-он</b> Окр. рп. Качуг с юго-восточной стороны. Высота 570 м над у. м. Долина р. Лены. N 53°58', E 105°51'	остепняющийся луг	на почве	10–20 %	распростёртые, скрученные	<i>N.</i> cf. <i>punctiforme</i> ; <i>Scytonema</i> sp.	авторский мате- риал (2010)

Продолжение табл. 1

Характеристика местонахождения			Проекти- вное покрытие на 1 м <sup>2</sup>	Форма колоний	Сопутствую- щие виды водорослей в натурном материале	Источник
географическая и топографическая	фитоценотическая	субстрат				
<b>Иркутская область</b> <b>Усть-Ордынский Бурятский автономный округ, Баяндаевский р-он</b> Окр. с. Баяндай с юго-восточной стороны. Высота 670 м над у. м. Верхнее Приангарье. N 53°04', E 105°30'	остепняющийся луг	на почве	10–30 %	распростёртые, скрученные	–	авторский материал (2010)
<b>Балаганский р-он</b> Окр. п. Балаганск с северо-восточной стороны. Высота около 400 м над у. м. Братское водохранилище. Верхнее Приангарье. N 54°00', E 103°04'	остепняющийся луг	на почве	единично	распростёртые, скрученные	–	авторский материал (2008)
<b>Иркутский р-он</b> Окр. с. Бол. Голоустное, около 2 км северо-западнее села. Склон восточной экспозиции, подножие, уклон 5–10°. Высота 500 м над у. м. Юго-западное побережье оз. Байкал. N 52°01', E 105°24'	разнотравно-злаковый	на почве	10–60 %	распростёртые, скрученные	<i>N. cf. punctiforme;</i> <i>Tolypothrix</i> sp.	авторский материал (2011)
<b>Ольхонский р-он</b> Окр. с. Сахюрта. Высота около 500 м над у. м. Прибайкальский национальный парк. Юго-западное побережье оз. Байкал. Приольхонье. N 55°?', E 106°?'	разнотравно-ковыльно-осоково-типчачковый	в почве	–	–	–	[10]
В 1,5 км севернее м. Шида. Высота около 500? м над у. м. Прибайкальский национальный парк. Юго-западное побережье оз. Байкал, Приольхонье. N 53°03', E 106°?'	степь	на почве и мхах	–	–?	–	[26, 27]

Продолжение табл. 1

Характеристика местонахождения			Проекти- вное покрытие на 1 м <sup>2</sup>	Форма колоний	Сопутствующие виды водорослей в натурном материале	Источник
географическая и топографическая	фитоценотическая	субстрат				
<p><b>Иркутская область</b> <b>Усольский р-он</b> 15 км юго-восточнее с. Тальяны, правый берег р. Мал. Зого, правого притока р. Тойсук. Склон северо-восточной экспозиции, уклон 5–10°, подножие. Высота 560 м над у. м. Восточный Саян, северо-восточный макросклон. N 52°09', E 103°17'</p>	сосняк	на почве	единично	распростёртые, скрученные	–	авторский материал (2009)
<p><b>Слюдянский р-он</b> Хр. Хамар-Дабан, северо-западный макросклон. В верхнем течении р. Слюдянки. Высота около 2 000 м над у. м. N 51°?', E 103°?'</p>	долинный тополевник	на замшелом силикатном камне	–	–	–	[27]
<p><b>Республика Бурятия</b> <b>Селенгинский р-он</b> Хр. Хамар-Дабан, юго-восточный макросклон. Байкальский заповедник, кв. 202. Высота ? м над у. м. N 51°?', E 105°?'</p>	остепняющийся луг	в почве	–	–	–	[20]
Там же	лиственнично-сосновый	в почве	–	–	–	[20]
Там же. Устье р. Абадуй, левого притока р. Темник. Высота ? м над у. м. N 51°?', E 105°?'	берёзово-елово-тополёвый	в почве	–	–	–	[20]
<p><b>Забайкальский край</b> <b>Кыринский р-он</b> Окр. с. Кыра с юго-восточной стороны. Высота 900 м над у. м. Долина р. Кыра. Алтано-Кыринская межгорная котловина. N 49°34', E 111°59'</p>	остепнённый луг	на почве	0–50 %	распростёртые, скрученные	<i>N. cf. punctiforme; Tolypothrix sp.</i>	авторский материал (2011, 2013)

Продолжение табл. 1

Характеристика местонахождения			Проекти- вное покрытие на 1 м <sup>2</sup>	Форма колоний	Сопутствующие виды водорослей в натурном материале	Источник
географическая и топографическая	фитоценотическая	субстрат				
Окр. зимовья «Вершина Букукуна», возле заброшенной штольни Букукунского рудника. Высота 1 800 м над у. м. Сохондинский заповедник. Голец Саган-Ула. Хр. Хэнтей, юго-восточный макросклон. N 49°37', E 111°02'	кедрово-лиственничный	в поверхностном слое обнажённой почвы	единично	мелкие сферические до 0,3 мм в диаметре, небольшие лопасти	–	авторский материал (2011)
Голец Мал. Сохондо, левый борт р. Тактыканта, правого притока р. Агуца, курум на склоне западной экспозиции, уклон 20–30°. Высота 1 462 м над у. м. Сохондинский заповедник. Хр. Хэнтей, юго-восточный макросклон. N 49°45', E 111°13'.	разреженная водорослево-лишайниковая эпилитная синузия	на сухих камнях среди лишайников	единично	–	<i>Stigonema minutum</i>	авторский материал (2011)
Голец Мал. Сохондо, правый борт р. Тактыканта, правого притока р. Агуца. Высота 1 686 м над у. м. Сохондинский заповедник. Хр. Хэнтей, юго-восточный макросклон. N 49°45', E 111°11'	долинный тополёвник	в ассоциации с эпифитными мхами на комле тополя ( <i>Abietinella abietina</i> , <i>Hypnum cupressiforme</i> )	единично	–	–	авторский материал (2007)
<b>Забайкальский край</b> <b>Улетовский р-он</b> Окр. зимовья «Ашаглей». Р. Ингода, правый берег, недалеко от устья безымянного ручья. Высота около 1400 м. над у. м. Сохондинский заповедник. Хр. Хэнтей, северо-восточный макросклон. N 49°54', E 111°08'.	заболоченный луг	на почве между кочками	единично	распростёртые, скрученные	<i>Stigonema ocellatum</i>	авторский материал (2009, 2011)
Там же	ерниковые заросли по берегу реки	на сыром голом камне	единично	скрученные	–	авторский материал (2011)



Окончание табл. 1

Характеристика местонахождения			Проекти- вное покрытие на 1 м <sup>2</sup>	Форма колоний	Сопутствующие виды водорослей в натурном материале	Источник
географическая и топографическая	фитоценотическая	субстрат				
Окр. зимовья «Ашаглей». Р. Ингода, правый борт, около 1 км вверх по течению от зимовья. Высота 1 400 м над у. м. Сохондинский заповедник. Хр. Хэнтей, северо-восточный макросклон. N 49°54', E 111°07'	сосново- лиственничный	влажный обна- жённый корешок дерева, свисающий из- под почвы над скальной породой	единично	распростёртые	<i>Stigonema ocellatum</i> , <i>Stigonema</i> sp., <i>Mesotaenium chlamydosporum</i>	авторский материал (2011)
Там же, скальник под пологом светлохвойного леса	разреженная водорослево- мохово- лишайниковая эпилитная синузия	во влажных трещинах камней	единично	небольшие лопасти до 1,5 см длиной	–	авторский материал (2011)
Окр. зимовья «Ашаглей». Р. Ингода, левый берег. Высота около 1 400 м над у. м. Сохондинский заповедник. Чатангинский хребёт, юго-восточный макросклон. N 49°54', E 111°07'	кедрово- лиственничный	в луже на лесной тропе	единично	распростёртые	–	авторский материал (2013)
<b>Забайкальский край</b> <b>Улетовский р-он</b> Окр. зимовья «Луковое». Левый берег правого притока р. Зун-Цангинандуй, впадающего в р. Ингода. Высота 1 700 м над у. м. Сохондинский заповедник. Хр. Хэнтей, северо-восточный макросклон. N 49°49', E 111°10'	ерниковые заросли по берегу реки	на мокрых мхах ( <i>Sphagnum</i> spp.), камнях и на поверхности обнажённой почвы	10-20 % (на мхах), единично на камнях почве	сферические и распростёртые	–	авторский материал (2009)

Примечание: \* – административная характеристика принята в соответствии с картами административно-территориального устройства субъектов Российской Федерации [12; 24; 30]; \*\* – знак вопроса и прочерк означают отсутствие сведений.

Исследование параметров азотфиксации выполнено методом ацетиленовой редукиции [71]. Измерения этилена проведены на газовом хроматографе Цвет-800 с пламенно-ионизационным детектором на двухметровой колонке из стали диаметром 4 мм, наполненной сорбентом Porapak N 80/100. Расход газов (воздух/водород/гелий) через колонку составлял 400/40/30 мл/мин. Температура колонки 70 °С. В колбах поддерживали некоторое избыточное давление посредством ввода ацетилена. Объемное содержание ацетилена в них составляло 10 %, для одного анализа отбирали 1 мл пробы. Поскольку в формулу расчёта скорости ацетиленовой редукиции входит также свободный объём колбы, с целью введения поправки определяли объём каждой пробы методом вытеснения воды в мензурке.

СО<sub>2</sub>-газообмен (фотосинтез, темновое дыхание) измеряли в открытой системе на дифференциальном газоанализаторе ОВ-5000 (Германия). Пробы размещали в термостатируемую колбу объёмом 100 мл, температура в которой составляла 25 °С, влажность воздуха около 80 % (регулировалась скоростью потока воздуха через колбу), свет 100 мкЕ м<sup>-2</sup>с<sup>-1</sup> ФАР. В конце экспериментов пробы высушены до абсолютно сухого веса (с. в.) при 103 °С.

Нитрогеназная активность выражена в нмоль С<sub>2</sub>Н<sub>4</sub> г<sup>-1</sup>с. в. ч<sup>-1</sup>, фотосинтез и дыхание – в моль СО<sub>2</sub> г<sup>-1</sup>с. в. ч<sup>-1</sup>.

### **Результаты и обсуждение**

К. И. Мейер зарегистрировал *N. sphaericum* в пробах из губы Анга и близ Ушканьих островов [16–18] из состава коллекций, собранных в оз. Байкал В. Н. Сукачевым в 1914 г. и членами Байкальской экспедиции Академии наук в 1916 г. Возможно, это одно из первых указаний о нахождении в регионе *N. commune*, его сферической формы. В оз. Байкал Л. А. Ижболдина в бухтах Базарной и Хужир-Нугэ зарегистрировала *N. commune* f. *sphaericum* (*Stratonostoc commune* f. *sphaericum* (Vaucher) Elenkin), лежащий на мягком грунте на глубине 3–5 м [цит. по: 11]. В водоёмах бассейна озера на территории Баргузинского заповедника (Республика Бурятия) А. Б. Бочка обнаружил *N. commune* (*Stratonostoc commune* (Vaucher) Elenkin) на дне прибрежной зоны озера № 18 и в ручьях, впадающих в приток Байкала р. Лев. Урбикан [2].

В 1975 г. В. М. Андреевой и Н. В. Сдобниковой [1] опубликованы сведения о нахождении *N. commune* в наземных местообитаниях. Вид найден в типичных для него экологических условиях в степных экосистемах Приольхонья Иркутской области. Территория расположена в средней части юго-западного побережья оз. Байкал, примыкает к о. Ольхон, характеризуется своеобразным ландшафтным обликом, сформировавшимся в условиях высоких показателей соляности, радиационного и температурного режимов, так как лежит в дождевой тени Приморского хребта, обрамляющего котловину озера. Для Приольхонья В. М. Андреева и Н. В. Сдобникова приводят и *N. sphaericum* (возможно, это *N. commune* f. *sphaericum*) в солянково-чичево-ассоциации на солончаке. Позднее носток также находили в степных фитоценозах (см. табл. 1). В авторском материале колонии обнаружены в

сухом состоянии. Они хрупкие, почти чёрные, небольших размеров, разнообразно скрученные, развиты на поверхности почвы неравномерно.

В нескольких работах, посвящённых почвенным водорослям степей Предбайкалья, отмечено, что в период наблюдений в изучаемых фитоценозах отсутствовали напочвенные разрастания водорослей-плёнкообразователей [1; 29]. Ж. Ф. Пивоварова [22] предполагала, что это одна из отличительных черт степей ряда горных территорий. Основываясь на собственных наблюдениях, мы полагаем, что напочвенные разрастания *N. commune* нередки в этих условиях. Неравномерное развитие слоевищ на поверхности почвы, по видимому, одна из причин того, что они не всегда регистрируются.

Свыше 2/3 территории Байкальского региона покрывают леса. В 1983 г. Е. А. Судакова зарегистрировала *N. commune* в лесной зоне на обнажённой поверхности почвы котлована, оставшегося на месте разработки месторождения золота в долине р. Иллигирь на севере региона. По результатам исследований в этом районе ею опубликованы несколько работ [4; 28], однако найденные виды водорослей не были в них указаны.

В 1989 г. Г. Н. Перминовой с соавторами [20] опубликованы данные о нахождении *N. commune* на юге региона в фитоценозах юго-восточного макросклона хр. Хамар-Дабан, обрамляющего котловину оз. Байкал. Исследованный район характеризуется небольшим (до 400 мм в год) количеством осадков, глубоким промерзанием почв, развитием лиственнично-сосновых, кедровых и лиственничных лесов [23]. Вид найден в почве лесных и луговых фитоценозов. В 2002 г. Т. А. Сафонова [28] опубликовала сведения о находке *N. commune* на северо-западном макросклоне хребта. Для рассматриваемой территории характерно избыточное (до 1 000 мм и более в год) атмосферное увлажнение, слабое промерзание почв зимой (на отдельных участках они остаются талыми круглый год), тёмнохвойная кедрово-пихтовая тайга со значительным числом растений-реликтов [23]. Вид зарегистрирован в долинном тополёвнике на каменистом субстрате. Последующие исследования выявили *N. commune* как в северных, так и в южных районах региона в различных природно-территориальных комплексах (см. табл. 1).

Морфологические признаки изученных нами экземпляров в целом соответствуют приводимым в описании. Макроскопические колонии в сухом состоянии тёмно-сине-зелёного до почти чёрного цвета, во влажном окраска разных частей их может быть одинаковой или различаться по интенсивности: от бледно- до ярко-сине-зелёного цвета, коричневатого или жёлто-сине-зелёного и т. п. Поверхность увлажнённых колоний гладкая или мелкобугорчатая, края ровные, слегка волнистые, или сильно изрезаны, с небольшими или сильно развитыми лопастями. Толщина, как правило, не превышает 1 мм, редко отдельные участки 2–3 мм толщиной. Влагалища преимущественно хорошо заметны у периферии колоний, ширина их достигает 20,4 мкм, слоистые или нет, бесцветные или окрашены в жёлто-коричневый цвет. Трихомы изополярные, сине-зелёные, слабо- или сильно извилистые. В разных участках макроскопических колоний они могут быть расположены сходным образом или по-разному. В некоторых случаях можно наблюдать, что у поверхности трихомы, как правило, сильно извитые и лежат относи-

тельно близко друг к другу, в более глубоких слоях они менее извилистые, располагаются по отношению друг к другу почти параллельно, возможно, расположены менее густо, чем у поверхности. Размеры вегетативных клеток варьируют в пределах 2,8–6,3 мкм, диаметр гетероцит иногда составляет 9 мкм. Акинеты не наблюдали. Макроскопические колонии состоят из участков разного жизненного состояния. Во всех изученных образцах есть участки с дезорганизованными клетками, иногда их видно невооруженным глазом – они тоньше и бледнее по окраске, чем соседние. Очень редко в колонии есть полностью отмершие высохшие черновато-коричневые области. Колонии, собранные в сухих местах (в степях, сухих лугах), несколько отличались по морфологии от колоний, собранных в местах повышенного увлажнения (на заболоченных лугах, растительных и каменистых субстратах во влажных условиях или орошаемых водой, сырой почве в лесу и т. п.) (рис. 1). Талломы из сухих местообитаний в сравнении с таковыми из сырых мест характеризуются менее плотной колониальной слизью и отсутствием её структурированности. Полученные нами результаты в определённой степени согласуются с наблюдениями А. А. Еленкина.

Макроскопические колонии *N. commune* зарегистрированы на обнажённой поверхности почвы, камней, корней древесных растений и на поверхности дерновины мхов: *Rhytidium rugosum* (Hedw.) Kindb., *Hypnum cupressiforme* Hedw., *Abietinella abietina* (Hedw.) M. Fleisch., видов рода *Sphagnum* и т. п. Проективное покрытие ностока в некоторых случаях составило 60 % на 1 м<sup>2</sup>. По данным Е. Н. Патовой с соавторами [19], в разнообразных фитоценозах арктических и гипоарктических тундр наиболее характерными экотопами для поселения *N. commune* также являются голый грунт и моховая дернина. Проективное покрытие водоросли на оголённых пятнах различных типов тундр и в сильно увлажнённых осоково-моховых ценозах достигало 80–95 %.

*N. commune* может вносить существенный вклад в продуктивность растительных сообществ. В тундровых фитоценозах вид способен за сезон фиксировать до 75 мг N<sub>2</sub>/м<sup>2</sup> [5], максимальные значения его биомассы составили 4,5–5,0 г сухого веса/0,06 м<sup>2</sup> [19]. На дерново-карбонатных почвах Кировской области биомасса ностока в сыром виде достигала 150 г/м<sup>2</sup> [цит. по: 14]. В луговых фитоценозах на поверхности ненарушенных пойменных почв Кировской, Новгородской, Московской областей в России, а также в пойменных почвах Латвии в зависимости от периода измерений она варьировала от 4,7 до 7,4 г сырого веса/м<sup>2</sup> [65]. В лесостепях и степях Башкирии на тёмно-серой лесной почве и чернозёмах биомасса ностока достигала 0,4 г и 55,7 г сухого веса на 1 м<sup>2</sup> соответственно [14; 15]. Сухой вес колоний *N. commune* в степях Северного Казахстана, по данным М. Г. Шушуевой [31; 32] варьировал в пределах 0,24–132 г/м<sup>2</sup>. В Восточной Сибири на территории Республики Тува биомасса ностока в различных степных фитоценозах достигала 4,9 г сухого веса на 1 м<sup>2</sup> [33]. Исследование его продуктивности в растительных сообществах Байкальского региона представляет особый интерес.

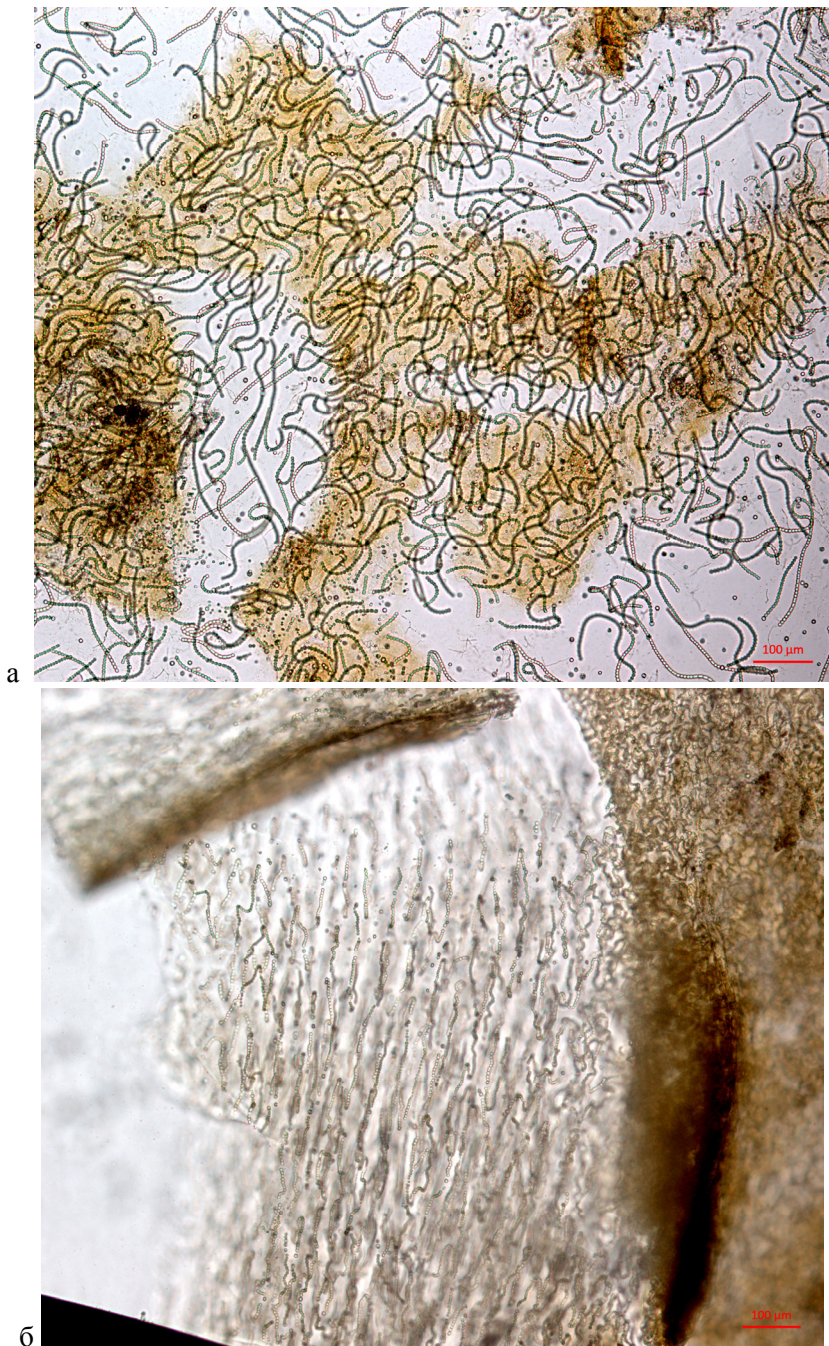


Рис. 1. Колонии *Nostoc commune* (препарированные участки, объектив Arlan  $\times 10$ ) из разных местообитаний в Забайкальском крае: а – колония с остепнённого луга в окрестностях с. Кыра; б – колония из ерниковых зарослей в окрестностях зимовья Ашаглей (Сохондинский заповедник)

Известно, что *N. commune* образует ассоциации с разными видами водорослей [7; 19; 25; 31 и др.]. Специальных работ по выявлению сопутствующих водорослей нами не проводилось. В результате прямого микрофотографирования слоевищ *N. commune*, собранного в сухом состоянии на почве, на поверхности некоторых колоний найдены *N. cf. punctiforme* (Kützing ex Hariot) Hariot, *Microcoleus* sp., *Scytonema* sp., *Tolypothrix* sp. В ряде случаев (см. табл. 1) на сухих каменистых субстратах и в местах повышенного увлажнения *N. commune* зарегистрирован в ассоциациях со *Stigonema minutum* (Agardh) Elenkin, *S. ocellatum* (Dillwyn) Thuret, *Stigonema* sp., *Mesotaenium chlamydosporum* De Bary. В культуре кроме *N. commune* развивались водоросли из родов *Phormidium*, *Jaaginema*, *Tolypothrix*, *Vischeria*, *Mychonastes*, *Pseudococcomyxa*, *Scenedesmus*, *Stichococcus*, *Klebsormidium*, *Interfilum*.

Проявляя устойчивость к резким перепадам температуры, влажности и поступления элементов питательных веществ, к высокой инсоляции, *N. commune* способен осуществлять жизнедеятельность длительный период. В наземных местообитаниях атолла Альдабра (Сейшельские о-ва) в Индийском океане макроскопические колонии около шести месяцев в году существовали в высушенном состоянии, оживая во время сезона муссонов [75]. Известно, что хранящиеся в камеральных условиях высушенные колонии ностока оживали даже более чем через 100-летний период [38]. М. Г. Шушуевой [31] было показано, что крупные колонии *N. commune* в степных экосистемах Казахстана разлагаются медленно, в первые два месяца процесс практически отсутствует. За время опыта, длившегося 13 месяцев, вес колоний снизился в среднем на 60 %. Систематическое отчуждение колоний отрицательно сказалось на скорости их возобновления.

Нами повторно обследован ряд экотопов, в которых регистрировали макроскопические колонии вида: в окрестностях сёл Тальяны (Иркутская обл.) и Кыра, а также в Сохондинском заповеднике (Забайкальский край) (см. табл. 1). Близ с. Кыра на сухом остепнённом лугу в траве на поверхности обнажённой почвы обнаружены многочисленные мелкие колонии, которые регистрировали в разные годы исследований. В Сохондинском заповеднике повторно изучали экотопы в бассейне р. Ингода. На заболоченном лугу по правому борту реки в окрестностях зимовья Ашаглей между кочками были найдены довольно многочисленные, мелкие и крупные (более 10 см в поперечнике) макроскопические колонии *N. commune*. Их также отмечали в разные годы исследований. В окрестностях зимовья Луковое на сфагновых мхах были обнаружены многочисленные сферические и расплостёртые кожистые слоевища, растущие в местах избыточного увлажнения от разлившихся ручьёв. При повторном обследовании этих местообитаний спустя два года видимых невооружённым глазом слоевищ не выявлено, что, вероятно, связано с иными гидрологическими условиями, сложившимися в данный период. В окрестностях с. Тальяны наблюдения вели в течение следующих после обнаружения вида трёх лет, однако макроскопических колоний *N. commune* больше не наблюдали. Таким образом, в некоторых изученных местообитаниях носток существует в виде заметных невооружённым глазом



слоевищ определённый оптимальный для их развития период, по-видимому, относительно непродолжительный.

*N. commune* – один из ведущих азотфиксаторов в природных экосистемах. Измерения азотфиксирующей активности макроскопических колоний вида, собранных в контрастных экологических условиях и отличающихся морфо-анатомически, показали, что максимальную скорость нитрогеназной активности (НА) пробы набирали через разные периоды времени: № 2 спустя 4 сут. после увлажнения, № 1 – 3–6 сут., № 3 практически на 9–10 сут. после увлажнения (рис. 2). Наблюдаемые продолжительные периоды достижения стационарного состояния НА обусловлены длительностью хранения высушенных проб. Известно, что восстановление азотфиксирующей активности после увлажнения талломов зависит от времени нахождения экспериментальных проб в сухом состоянии до начала измерений: хранение талломов ностока в течение нескольких месяцев или лет приводит к заметному удлинению срока достижения максимальных значений скорости азотфиксации [68].

На процесс фиксации молекулярного азота существенное влияние оказывает морфология талломов цианопрокариот: нитрогеназная активность в целом выше у видов, не имеющих толстых слизистых оболочек, присутствие которых снижает диффузию газов и проникновение света внутрь талломов [36]. Скорость ацетиленовой редукции и показатели  $\text{CO}_2$ -газообмена (табл. 2) у исследованных проб ностока были различны.

Максимальная скорость нитрогеназной активности дольше всего устанавливалась в пробе № 3 (у таллома с наиболее плотной колониальной слизью). В этой же пробе были зарегистрированы наименьшие значения НА, фотосинтеза и дыхательной активности (см. табл. 2).

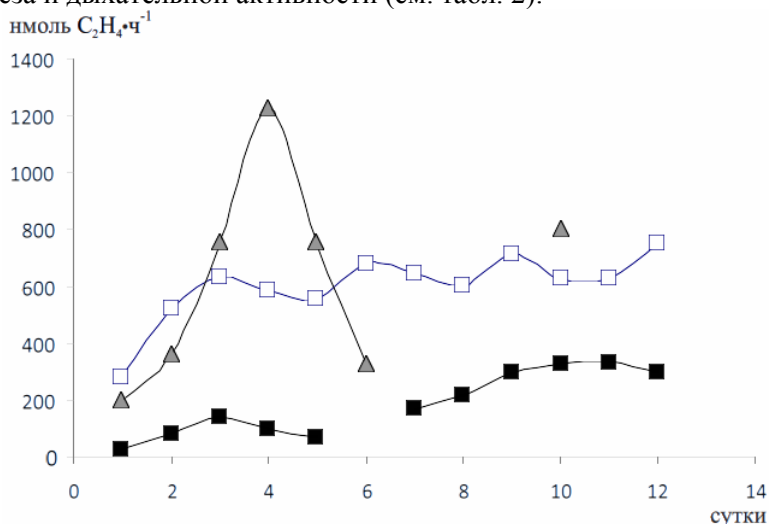


Рис. 2. Динамика нитрогеназной активности *Nostoc commune* из проб, собранных в Забайкальском крае после увлажнения (нмоль  $\text{C}_2\text{H}_4 \text{ ч}^{-1}$ ): светлые (проба № 1) и темные (проба № 3) квадраты – заболоченный луг в окрестностях зимовья Ашаглей (Сохондинский заповедник); треугольники (проба № 2) – остепнённый луг в окрестностях с. Кыра

Таблица 2

Показатели нитрогеназной активности (нмоль  $C_2H_4$   $г^{-1}$  с. в.  $\cdot$  ч $^{-1}$ ), фотосинтеза и дыхания (моль  $CO_2$   $г^{-1}$  с. в.  $\cdot$  ч $^{-1}$ ) *N. commune* из проб, собранных в Забайкальском крае (при  $t = 25$  °C, 100 мкЕ  $м^{-2}$ с $^{-1}$  ФАР)

Показатели	Пробы		
	№ 1	№ 2	№ 3
Максимальная скорость НА	4 385	11 028	2 757
Средняя скорость НА	3 974±363	7 970±2 047	2 604±156
Фотосинтез	35,0±5,1	–	18,1±2,8
Темновое дыхание	29,0	–	14,6
Биомасса, г с. в.	0,171	0,111	0,121

Примечание: средние значения  $\pm$  ст. отклонения,  $n = 2-4$ ; прочерк – измерения не проводили.

Схожие морфо-анатомически талломы, сформированные и функционирующие в сходных экологических условиях (№ 1 и № 3) обнаружили более близкую динамику скорости азотфиксации (см. рис. 2). Максимальные значения НА отмечены для колонии с остепнённого луга (проба № 2) с наименее плотной и неструктурированной колониальной слизью.

В момент измерений колонии частично усыхали, что могло сказаться на значительном увеличении скорости азотфиксации за счёт эффекта повышения фотохимической производительности, связанной с улучшением диффузии газов в частично высохшей колонии [54]. Так, в пробе № 2 наблюдали кратковременный рост нитрогеназной активности до 11 028 нмоль  $C_2H_4$   $г^{-1}$   $\cdot$  ч $^{-1}$ . Следует отметить, что частично высохшие колонии в природных условиях могут вносить существенный вклад в круговорот углерода и азота. В тундровых сообществах *N. commune* сохраняет способность к фотосинтезу и азотфиксации даже при уровне влажности талломов около 60 % от их полногидратированного веса [54].

Сравнение результатов измерений нитрогеназной активности колоний *N. commune* Байкальского региона с имеющимися в литературе данными (табл. 3) показывает, что диапазон варьирования её значений соответствует таковому в других природно-территориальных комплексах.

Таблица 3

Показатели нитрогеназной активности *N. commune* в разных географических широтах

Район	Температура, °C	НА*, нмоль $C_2H_4$ $г^{-1}$ с. в. $\cdot$ ч $^{-1}$
о. Шпицберген (Норвегия), 78° с. ш. [58]	20	0,72–1,91 мг этилена $г^{-1}$ с. в. сут $^{-1}$ или примерно 1071–2842
о. Девон (Канада), 75° с. ш. [57]	20	2 119
о. Девон, 74° с. ш. [72]	–	5 400
Большеземельская тундра (Россия), 67° с. ш. [19]	18–20	3 070–3 400
Внутренняя Монголия (Китай), около 40° с. ш. [69]	30	6 000–8 000 макс. 11 000

Примечание: \* – из многочисленных литературных сведений в табл. 3 сведены только те результаты исследований, в которых значения НА даны с расчётом к сухому весу талломов.



В высоких широтах он составляет 1 070–5 400, а в средних 6 000–11 000 нмоль  $C_2H_4$  г<sup>-1</sup> ч<sup>-1</sup> (см. табл. 2). Максимальные установленные нами значения скорости азотфиксации у ностока с остепнённого луга являются наивысшими среди указанных в доступных литературных источниках.

Таким образом, первые результаты сравнительного изучения функциональных показателей колоний ностока, собранных в разных районах региона в экотопах со сходными или контрастными экологическими условиями показывают, что талломы с менее плотной колониальной слизью характеризуются более высокими показателями фотосинтеза, нитрогеназной и дыхательной активности. Полученные данные являются предварительными, необходимо проведение дополнительных исследований.

### **Заключение**

*N. commune* – широко распространённый в природе организм с высокой адаптацией к условиям окружающей среды, играющий значительную роль в функционировании наземных экосистем. Распространённость вида и уникальная морфология делают его удобным модельным объектом в научных исследованиях [44; 49; 52; 66; 73; 74 и др.]. Результаты этих исследований позволяют приблизиться к пониманию ряда явлений и процессов, происходящих в экосистемах, ответить на некоторые вопросы теоретического и прикладного характера. Вид перспективен для использования в биотехнологии [50; 51; 59 и др.], мониторинге окружающей среды и ремедиации [25 и др.].

Анализ и обобщение имеющихся для территории Байкальского региона данных о виде показывают, что в настоящий период исследователями затронуты лишь некоторые аспекты его географии, экологии и биологии. Нами обобщены сведения о распространении *N. commune* в наземных экосистемах региона. Носток встречается в различных типах растительных сообществ, массовые разрастания приурочены к лишённым растительности субстратам и моховым стациям. Местообитания *N. commune* характеризуются широким экологическим диапазоном: вид найден в степях, сухих и заболоченных лугах, в лесных фитоценозах и эпилитных синузиях в местах повышенного увлажнения. В значительном числе местообитаний *N. commune* является одним из доминантов среди споровых растений. В разных экологических условиях формируются талломы *N. commune*, морфо-анатомическая организация которых отражает специфику условий обитания. Полученные в разных местообитаниях региона данные о скорости процессов азотфиксации и фотосинтеза у этого вида показывают, что нитрогеназная активность и углекислотный газообмен протекают по-разному в талломах, имеющих различия морфо-анатомической организации.

Продолжение изучения *N. commune* как в эколого-географическом, так и в физиолого-биохимическом аспекте с привлечением методов молекулярной биологии представляет значительный интерес.

*Авторы выражают глубокую признательность Е. А. Судаковой за предоставленные материалы, Н. В. Дударевой и С. Г. Казановскому за опрелделение мохообразных. Работа выполнена при финансовой поддержке*

проектов РФФИ № 09-04-00979-а, №11-04-90818 моб-ст, № 12-04-01365-а, интеграционного проекта УрО РАН № 12-С-4-1002.

#### Список литературы

1. Андреева В. М. О почвенных водорослях степных районов Прибайкалья / В. М. Андреева, Н. В. Сдобникова // *Новости систематики низших растений*. – 1975. – Т. 12. – С. 81–88.
2. Бочка А. Б. Водоросли. Флора и фауна водоёмов и водотоков Баргузинского заповедника (Аннотированные списки видов) / А. Б. Бочка // *Флора и фауна заповедников*. – М., 2000. – Вып. 91. – С. 8–123.
3. Водоросли. Справочник / под ред. С. П. Вассера. – Киев : Наукова Думка, 1989. – 608 с.
4. Высоких Е. М. Начальные этапы сингенеза растительности на дражных отвалах Бодайбинского района / Е. М. Высоких, Е. А. Судакова // *Реакция растений на глобальные и региональные изменения природной среды : тез. докл. Всерос. совещ.*, 25–29 сент. 2000 г. – Иркутск, 2000. – С. 29.
5. Гецен М. В. Водоросли как конституционная основа жизни высокоширотных экосистем / М. В. Гецен // *Бот. журн.* – 1990. – Т. 75, № 12. – С. 1641–1647.
6. Голлербах М. М. Сине-зеленые водоросли / М. М. Голлербах, Е. К. Косинская, В. И. Полянский // *Определитель пресноводных водорослей СССР*. – М., 1953. – Вып. 2. – 652 с.
7. Давыдов Д. А. Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области / Д. А. Давыдов. – М. : Геос, 2010. – 184 с.
8. Еленкин А. А. Сине-зелёные водоросли СССР. Специальная часть / А. А. Еленкин. – М. ; Л., 1938. – Вып. I. – 984 с.
9. Ермолаев В. И. Экологические особенности и значение *Nostoc commune* f. *ulvaceum* Elenk. / В. И. Ермолаев // *Экология*. – 1979. – № 4. – С. 90–92.
10. Заварзин Г. А. Образование содовых условий как глобальный процесс / Г. А. Заварзин // *Тр. ин-та микробиологии им. С. Н. Вернадского*. Вып. 14. *Алкалофильные микробные сообщества*. – М. : Наука, 2007. – С. 8–57.
11. Ижболдина Л. А. Атлас и определитель водорослей бентоса и перифитона озера Байкал (мейо- и макрофиты) с краткими очерками по их экологии / Л. А. Ижболдина ; отв. ред. О. А. Тимошкин, С. И. Генкал. – Новосибирск : Наука-Центр, 2007. – 248 с.
12. Иркутская область. Карта административно-территориального устройства субъектов Российской Федерации по состоянию на ноябрь 2010 г. М. 1:1 650 000 / ст. ред. Т. П. Филатова. – Омск : Омская картограф. фабрика, 2011.
13. Кондратьева Н. В. Визначник прісноводних водоростей Української РСР. I. Синьо-зелені водорості – Суанопhyta. Ч. 2. Клас Гормогонієві – *Hormogoniophyceae* / Н. В. Кондратьева. – Київ : Наук. думка, 1968. – 524 с.
14. Кузяхметов Г. Г. Водоросли зональных почв степи и лесостепи / Г. Г. Кузяхметов // *Почвоведение*. – 1991. – № 9. – С. 63–72.
15. Кузяхметов Г. Г. Продукция Ностока обыкновенного (*Nostoc commune* Vauch.) в степных сообществах и ее связь с условиями местообитания / Г. Г. Кузяхметов // *Биол. науки*. – 1989. – № 12. – С. 45–46.
16. Мейер К. И. Введение во флору водорослей озера Байкала / К. И. Мейер // *Бюл. МОИП. Отд. Биологии*. – М., 1930. – Т. 39, вып. 3–4. – С. 179–396.

17. Мейер К. И. К флоре водорослей о. Байкала и Забайкалья / К. И. Мейер, Л. В. Рейнгардт // Бюл. МОИП. Отд. Биологии. – М., 1925. – Т. 33, вып. 3–4. – С. 201–242.
18. Мейер К. И. Материалы по флоре о. Байкала (отчет об участии в экспедиции для изучения о. Байкала, снаряженной Академией Наук в 1916 г.) / К. И. Мейер // Журн. Моск. отд-ния Рус. Бот. о-ва. – М., 1922. – № 4. – С. 1–27.
19. Патова Е. Н. *Nostoc commune* (Cyanophyta) в тундрах Российского сектора Арктики / Е. Н. Патова, М. В. Гецен, М. Д. Сивков // Бот. журн. – 2000. – Т. 85, № 1. – С. 71–80.
20. Почвенные водоросли фитоценозов Байкальского заповедника / Г. Н. Перминова, И. С. Гутишвили, Е. В. Китаев // Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР. Сб. науч. тр. ЦНИЛ Главохоты РСФСР. – М., 1989. – С. 17–26.
21. Пешкова Г. А. Растительность Сибири (Предбайкалье и Забайкалье) / Г. А. Пешкова. – Новосибирск : Наука, 1985. – 145 с.
22. Пивоварова Ж. Ф. Особенности флористического состава и фитоценотической организации водорослевых группировок горных степей Северо-Восточной Азии / Ж. Ф. Пивоварова // Бот. журн. – 1986. – Т. 71, № 4. – С. 521–527.
23. Растительность хребта Хамар-Дабан / отв. ред. Г. И. Галазий. – Новосибирск : Наука, 1988. – 113 с.
24. Республика Бурятия. Карта административно-территориального устройства субъектов Российской Федерации по состоянию на 1 января 2001 г. М. 1:4 000 000. Республика Бурятия. Автодорожные карты России. – Чита : Забайк. аэрогеодез. предприятие, 2004. – С. 6–7.
25. Самоорганизация биопленок *Nostoc commune* Vaucher – фактор выживания в условиях стресса / Л. В. Кондакова [и др.] // Альгология : тез. докл. IV Междунар. конф. – Киев, 2012. – С. 143–144.
26. Сафонова Т. А. Аэрофильные водоросли / Т. А. Сафонова, И. Н. Егорова // Споровые растения Прибайкальского национального парка. – Новосибирск : Акад. изд-во «Гео», 2008. – С. 27–48.
27. Сафонова Т. А. Синезеленые водоросли (Cyanoprokaryota) на каменистых субстратах Прибайкалья / Т. А. Сафонова // Turczaninowia. – 2002. – Т. 5, вып. 1. – С. 68–75.
28. Судакова Е. А. К вопросу о восстановлении растительного покрова на дражных отвалах Бодайбинского района / Е. А. Судакова, Е. М. Высоких // Разнообразие растительного покрова Байкальского региона : материалы Междунар. науч. конф. – Улан-Удэ, 1999. – С. 79–80.
29. Судакова Е. А. Почвенные водоросли основных фитоценозов и пахотных угодий южной части Предбайкалья : дис. ... канд. биол. наук / Е. А. Судакова. – Л., 1977. – 145 с.
30. Читинская область, Агинский Бурятский автономный округ. Карта административно-территориального устройства субъектов Российской Федерации по состоянию на 4 июня 2004 г. М. 1:3 500 000 // Атлас. – Новосибирск, 2007. – С. 4–5.
31. Шушуева М. Г. Динамика биомассы почвенных водорослей в степных биогеоценозах / М. Г. Шушуева // Почвоведение. – 1984. – № 8. – С. 111–116.
32. Шушуева М. Г. Почвенные водоросли в биогеоценозах степной зоны Северного Казахстана / М. Г. Шушуева // Бот. журн. – 1985. – Т. 70, № 1. – С. 23–31.
33. Шушуева М. Г. Почвенные водоросли степных сообществ Тувы / М. Г. Шушуева // Степная растительность Сибири и некоторые черты ее экологии. – Новосибирск : Наука, 1982. – С. 121–129.

34. Aboal M. Aportación al estudio algológico del sistema de Sierras de Ponce y Quipar (NO de Murcia, SE de España) / M. Aboal, X. Limona // *Anales Biología*. – 1984. – Vol. 2. – P. 1–17.
35. Bibliographic check-list of non-marine algae in Australia / S. A. Day [et al.] // *Flora of Australia. Supplementary Series*. – 1995. – N 4. – 276 p.
36. Biological Dinitrogen Fixation by Selected Soil Cyanobacteria as Affected by Strain Origin, Morphotype and Light Conditions / K. Hřčkova [et al.] // *Folia Microbiol.* – 2010. – Vol. 55, N 5. – P. 467–473.
37. Bornet É. Revision des Nostocacées hétérocystées contenues dans les principaux herbiers de France / É. Bornet, C. Flahault // *Annales des Sciences Naturelles, Botanique*. – 1888. – Septième Série 7. – P. 177–262.
38. Cameron R. E. Species of Nostoc Vaucher occurring in the Sonoran Desert in Arizona / R. E. Cameron // *Trans. Am. Microsc. Soc.* – 1962. – Vol. 81. – P. 379–384.
39. Cellular differentiation in the cyanobacterium Nostoc punctiforme / J. C. Meeks [et al.] // *Arch. Microbiol.* – 2002. – Vol. 188. – P. 395–403.
40. Chapman V. J. The marine algae of New Zealand. Part I. Myxophyceae and Chlorophyceae / V. J. Chapman // *J. of the Linnean Society of London / Botany* – 1956. – Vol. 55. – P. 333–501.
41. Chen Z. Effects of three pesticides on the growth, photosynthesis and photoinhibition of the edible cyanobacterium Ge-Xian-Mi (Nostoc) / Z. Chen, P. Juneau, B. Qiu // *Aquatic Toxicol.*, 2007. – Vol. 81. – P. 256–265.
42. Croasdale H. T. Freshwater algae of Ellesmere Island, N.W.T. (exclusive of diatoms and flagellates) / H. T. Croasdale // *National Museum of Canada Publications in Botany*. – 1973. – N 3. – P. 1–131.
43. De Philipps R. Exocellular polysaccharides from cyanobacteria and their possible applications / R. De Philipps, M. Vincenzini // *FEMS Microbiol. Reviews*. – 2006. – Vol. 22. – P. 151–175.
44. Dessication tolerance in cyanobacteria / N. Dadheech // *African J. of Microbiology research*. – 2010. – Vol. 4(15). – P. 1584–1593.
45. Form species Nostoc commune (Cyanobacteria) / D. Wright [et al.] // *Intern. J. of Syst. and Evol. Microbiol.* – 2001. – Vol. 51. – P. 1839–1852.
46. Geitler L. Die Süßwasserflora Deutschlands, Österreichs und der Schweiz. Heft 12: Cyanophyceae / L. Geitler. – Jena : Verlag von Gustav Fischer, 1925. – 482 s.
47. Guiry M. D. AlgaeBase. World-wide electronic publication / M. D. Guiry, G. M. Guiry // National University of Ireland, Galway. – URL: <http://www.algaebase.org>.
48. Hoiczuk E. Cyanobacterial cell walls: news from an unusual prokaryotic envelope / E. Hoiczuk, A. Hansel // *J. of Bacteriology*. – 2000. – Vol. 182, N 5. – P. 1191–1199.
49. Honegger R. Functional aspects of the lichen symbiosis / R. Honegger // *Ann. Rev. Plant Mol. Biol.* – 1991. – Vol. 42. – P. 553–578.
50. Jaki B. A novel extracellular diterpenoid with antibacterial activity from the Cyanobacterium Nostoc commune / B. Jaki, J. Orjala, O. Sticher // *J. Nat. Prod.* – 1999. – Vol. 62, N 3. – P. 502–503.
51. Jaki B. New Antibacterial Metabolites from the Cyanobacterium Nostoc commune (EAWAG 122b) / B. Jaki, J. Heilmann, O. Sticher // *J. Nat. Prod.* – 2000. – Vol. 63. – P. 1283–1285.
52. Jordan B. R. Carbohydrate-interacting proteins from two Nostoc (Cyanobacteria) species / B. R. Jordan // A dissertation submitted to the faculty of the Virginia Polytechnic Institute and State University in Partial Fulfillment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy in Biochemistry. – Blacksburg : VA, 2004. – 185 p.

53. Komárek J. CyanoDB.cz. On-line database of cyanobacterial genera [Electronic resource] / J. Komárek, T. Hauer // World-wide electronic publication. Univ. of South Bohemia and Inst. of Botany AS CR : URL: <http://www.cyanodb.cz>. 2014.
54. Kvíderová J. In situ response of *Nostoc commune* s. l. colonies to desiccation in Central Svalbard, Norwegian High Arctic / J. Kvíderová, J. Elster, M. Šimek // *Fottea*. – 2011. – Vol. 11, N 1. – P. 87–97.
55. Lee R. E. *Phycology* / R. E. Lee. – N. Y. ; Cambridge : Cambridge University Press, 2008. – 547 p.
56. Lembi C. A. *Algae and human affairs* / C. A. Lembi, J. R. Waaland. – Cambridge : Cambridge University Press, 1988. – 590 p.
57. Lennihan R. Nitrogen fixation and photosynthesis in high arctic forms of *Nostoc commune* / R. Lennihan, D. M. Chapin, L. G. Dickson // *Can. J. Bot.* – 1994. – Vol. 72. – P. 940–945.
58. Liengen T. Conversion factor between acetylene reduction and nitrogen fixation in free-living cyanobacteria from high arctic habitats / T. Liengen // *Can. J. Microbiol.* – 1999. – Vol. 45. – P. 223–229.
59. Lipid extract of *Nostoc commune* var. *sphaeroides* Kützing, a blue-green alga, inhibits the activation of sterol regulatory element binding proteins in HepG2 Cells1–3 / H. E. Rasmussen [et al.] // *J. Nutr.* – 2008. – Vol. 138. – P. 476–481.
60. Molecular genetic and chemotaxonomic characterization of the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* and its neighboring species / H. Arima [et al.] // *FEMS Microbiol. Ecol.* – 2012. Vol. 79. – P. 34–45.
61. Morphological and molecular characterization of selected desert soil cyanobacteria: three species new to science including *Mojavia pulchra* gen. et sp. Nov / K. Reháková [et al.] // *Phycologia*. – 2007. – Vol. 46. – P. 481–502.
62. Novis P. M. Two genetic and ecological groups of *Nostoc commune* in Victoria Land, Antarctica, revealed by AFLP analysis / P. M. Novis, R. D. Smissen // *Antarctic Science*. – 2006. – Vol. 18, N 4. – P. 573–581.
63. Ohtani S. Epiphytic algae on mosses in the Vicinity of Syowa station, Antarctica / S. Ohtani // *Mem. Nat. Inst. Polar Res.* – 1986. – № 44 Spec. Issue. – P. 209–219.
64. Okamura K. On Chinese edible *Nostoc* identified by Prof. Setchell as *Nostoc commune* var. *flagelliforme* / K. Okamura // *Bot. Mag.* – Tokyo, 1913. – Vol. 27. – P. 177–183.
65. Pankratova E. M. Functioning of Cyanobacteria in soil ecosystems / E. M. Pankratova // *Eurasian Soil Science*. – 2006. – Vol. 39, Suppl. 1. – P. S118–S127.
66. Potts M. Desiccation tolerance of prokaryotes / M. Potts // *Microbiol. Rev.* – 1994. – Vol. 58, N 4. – P. 755–805.
67. Potts M. *Nostoc* / M. Potts // *Ecology of Cyanobacteria*. – Dordrecht : Kluwer Academic, 2000. – P. 465–504.
68. Rewetting of drought-resistant blue-green algae: time course of water uptake and reappearance of respiration, photosynthesis, and nitrogen fixation / S. Scherer [et al.] // *Oecologia*. – 1984. – Vol. 62. – P. 418–423.
69. Scherer S. Desiccation independence of terrestrial *Nostoc commune* / S. Scherer, Ze-Pu. Zhong // *Microb. Ecol.* – 1991. – Vol. 22. – P. 271–283.
70. Skinner S. Non-marine algae of Australia: 1. Survey of colonial gelatinous blue-green macroalgae (Cyanobacteria) / S. Skinner, T. J. Entwisle // *Telopea*. – 2001. – Vol. 9, N 3. – P. 573–599.
71. Stewart W. D. P. Acetylene reduction by nitrogen fixing blue-green algae / W. D. P. Stewart, G. P. Fitzgerald, R. H. Burris // *J. Arch. Microbiol.* – 1968. – Vol. 62. – P. 336–348.

72. Stutz R. C. Nitrogen fixation in soils of Truelove Lowland, Devon Island, Northwest Territories / R. C. Stutz, L. C. Bliss // *Can. J. Bot.* – 1975. – Vol. 5. – P. 1387–1399.

73. Tolerance to freezing stress in cyanobacteria, *Nostoc commune* and some cyanobacteria with various tolerances to drying stress / Yu. Lin [et al.] // *Polar. Biosci.* – 2004. – Vol. 17. – P. 56–68.

74. Water stress proteins of *Nostoc commune* (Cyanobacteria) are secreted with UV-A/B-absorbing pigments and associate with 1,4- $\beta$ -D-xylanxylanohydrolase activity / D. R. H. Hill [et al.] // *J. Biol. Chem.* – 1994. – Vol. 269. – P. 7726–7734.

75. Whitton B. A. Nitrogen fixation by *Nostoc* colonies in terrestrial environments of Aldabra Atoll, Indian Ocean / B. A. Whitton, A. Donaldson, M. Potts // *Phycologia.* – 1979. – Vol. 18. – P. 278–287.

## ***Nostoc commune* (Cyanophyta / Cyanobacteria / Cyanoprokaryota) in the terrestrial ecosystems of Baikal region**

I. N. Egorova<sup>1</sup>, M. S. Konovalov<sup>1</sup>, E. N. Patova<sup>2</sup>, M. D. Sivkov<sup>2</sup>,  
A. W. Stepanov<sup>1</sup>

<sup>1</sup>*Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry SB RAS, Irkutsk*

<sup>2</sup>*Institute of Biology, Komi Scientific Centre UrB RAS, Syktyvkar*

**Abstract.** Distribution of the cyanobacteria *N. commune* in terrestrial ecosystems of the Baikal region was summarized. Species is found in various types of plant communities in natural areas, covering the region of research. Species mass growth confined to the bare substrates and moss habitats. The morphological variability of the studied *Nostoc commune* was significant. First obtained regional data on the rates of the processes of photosynthesis and nitrogen fixation for this species.

**Key words:** cyanoprokaryota, *Nostoc commune*, nitrogen fixation, Baikal region.

*Егорова Ирина Николаевна*  
кандидат биологических наук,  
старший научный сотрудник  
Сибирский институт физиологии  
и биохимии растений СО РАН  
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132  
тел.: 8(3952)42-45-95  
e-mail: egorova@sifibr.irk.ru

*Egorova Irina Nikolaevna*  
Candidate of Sciences (Biology)  
Senior Research Scientist  
Siberian Institute of Plant Physiology  
and Biochemistry SB RAS  
132, Lermontov st., Irkutsk, 664033  
tel.: 8(3952)42-45-95  
e-mail: egorova@sifibr.irk.ru

*Коновалов Михаил Сергеевич*  
аспирант, ведущий инженер  
Сибирский институт физиологии  
и биохимии растений СО РАН  
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132  
тел.: 8(3952)42-45-95  
e-mail: mikkonovalov@yandex.ru

*Konovalov Mikhail Sergeevich*  
Postgraduate, Leading Engineer  
Siberian Institute of Plant Physiology  
and Biochemistry SB RAS  
132, Lermontov st., Irkutsk, 664033  
tel.: 8(3952)42-45-95  
e-mail: mikkonovalov@yandex.ru

*Патова Елена Николаевна*  
кандидат биологических наук  
ведущий научный сотрудник  
зав. лабораторией, доцент  
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН  
167982, Сыктывкар, Коммунистическая, 28  
тел.: (8212)21–64–88  
e-mail: patova@ib.komisc.ru

*Patova Elena Nikolaevna*  
Candidate of Sciences (Biology)  
Leading Research Scientist  
Head of Laboratory, Associate Professor  
Institute of Biology Komi Scientific Centre  
UrB RAS  
28, Kommunisticheskaja st., Syktyvkar,  
167982  
tel.: (8212)21–64–88  
e-mail: patova@ib.komisc.ru

*Сивков Михаил Дмитриевич*  
ведущий инженер  
Институт биологии Коми НЦ УрО РАН  
167982, Сыктывкар,  
Коммунистическая, 28  
тел.: 8(8212)21–64–88  
e-mail: sivkov@ib.komisc.ru

*Sivkov Mikhail Dmitrievich*  
Leading Engineer  
Institute of Biology Komi Scientific Centre  
UrB RAS  
28, Kommunisticheskaja st., Syktyvkar,  
167982  
tel.: 8(8212)21–64–88  
e-mail: sivkov@ib.komisc.ru

*Степанов Алексей Владимирович*  
кандидат биологических наук  
научный сотрудник  
Сибирский институт физиологии  
и биохимии растений СО РАН  
664033, Иркутск, ул. Лермонтова, 132  
тел.: 8(3952)42–46–59  
e-mail: stepanov@sifibr.irk.ru

*Stepanov Aleksei Vladimirovich*  
Candidate of Sciences (Biology)  
Research Scientist  
Siberian Institute of Plant Physiology  
and Biochemistry SB RAS  
132, Lermontov st., Irkutsk, 664033  
tel.: 8(3952)42–46–59  
e-mail: stepanov@sifibr.irk.ru