

Российская академия наук
Уральское отделение
Коми научный центр
Институт биологии

И.В. Новаковская, Е.Н. Патова

**ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ
ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ И ИХ ИЗМЕНЕНИЯ
В УСЛОВИЯХ
АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ**

Ответственный редактор
к.б.н. М.Ф. Дорохова

Сыктывкар 2011

УДК 631.466.3:630*187:582.475.2:504.3.054

Новаковская И.В., Патова Е.Н. **Почвенные водоросли еловых лесов и их изменения в условиях аэротехногенного загрязнения.** Сыктывкар, 2011. 128 с.

В монографии обобщены результаты многолетних исследований почвенных водорослей еловых лесов подзон средней и южной тайги (Кировская область и Республика Коми). Приводится список видов. Выполнен анализ таксономической и эколого-географической структур, оценены количественные показатели альгогруппировок ельников. Выявлены особенности изменения группировок почвенных водорослей еловых фитоценозов в условиях разных видов аэротехногенного загрязнения. Выделены виды-индикаторы для оценки состояния экосистем еловых лесов.

Книга предназначена для специалистов в области альгологии, почвоведения, экологии, биологии и охраны окружающей среды.

Табл.: 25. Ил.: 23. Вклейка. Библиогр.: 237.

Рецензенты

к.б.н. И.Н. Егорова, к.б.н. Л.В. Кондакова

Novakovskaya I.V., Patova E.N. **Soil algae of spruce forests and their change under conditions of aero-technogenic pollution.** Syktyvkar, 2011. 128 p.

The book summarizes results of long-term studies of soil algae in middle and southern taiga spruce forests (the Kirov region and the Komi Republic). A list of species was composed. The analysis of taxonomic and ecological and geographical structure was made as well as quantity indicators of spruce algae communities were revealed. The features of changes in groups of spruce algae communities under the influences of different aero-technogenic pollution types also occurred. Indicator species for spruce ecosystems assessment were proposed.

The book is intended for professionals in the fields of algology, soil science, ecology, biology, and environmental protection.

Tables: 25. Fig.: 23. Color insert. Bibliography: 237.

The book was recommended to be edited by Academic council of Institute of biology Komi Sci Center Ural Div. RAS

Executive editor M.F. Dorochova

Reviewers I.N. Egorova, L.V. Kondakova

ISBN 978-5-89606-463-3

© И.В. Новаковская, Е.Н. Патова, 2011
© Институт биологии Коми НЦ УрО РАН, 2011

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	4
Глава 1. Характеристика районов исследования	7
Глава 2. Материалы и методы исследования	14
2.1. Объекты исследования	14
2.2. Методика изучения почвенных водорослей	18
2.3. Методы исследования экологических параметров	21
2.4. Флористический и статистический анализы	22
Глава 3. Особенности флоры почвенных водорослей еловых лесов подзон средней и южной тайги	24
3.1. Таксономический анализ альгофлоры хвойных лесов (обзор литературы)	24
3.2. Таксономический анализ альгофлоры еловых лесов	35
3.3. Разнообразие почвенных водорослей изученных еловых ассоциаций	43
3.4. Анализ эколого-географической структуры флоры почвенных водорослей еловых лесов	50
3.5. Количественные показатели развития почвенных водорослей в исследованных ельниках	52
Глава 4. Изменения альгогруппировок еловых лесов под влиянием аэротехногенного загрязнения	59
4.1. Использование почвенных водорослей в качестве биоиндикаторов техногенно нарушенных фитоценозов	59
4.2. Таксономическое и экологическое разнообразие группировок почвенных водорослей еловых лесов фоновых и аэротехногенно загрязненных участков	65
4.3. Влияние аэротехногенного загрязнения на альгогруппировки еловых лесов	75
Заключение	84
Литература	87
Приложение. Систематический список почвенных водорослей еловых лесов различных природно-климатических зон	102

ВВЕДЕНИЕ

Еловые леса являются составной частью таежной растительности и оказывают огромное воздействие на экологическое состояние природных комплексов. Ельники участвуют в регулировании водного стока, играют важную роль в предотвращении эрозии, сохраняют и повышают плодородие почв, обогащают атмосферу кислородом и связывают углерод, оказывают благоприятное влияние на формирование климата и защищают воздушный бассейн от загрязнения (Гузев, Левин, 1991; Леса Республики Коми, 1999; Копчик, 2004; Коренные..., 2006).

Одним из компонентов любого биогеоценоза, в том числе и хвойного леса, являются почвенные водоросли. Они, наряду с высшими растениями, могут выступать в роли ценозообразователей и участвовать в формировании почвы. Водоросли выделяют в окружающую среду биологически активные вещества, препятствуют эрозионному процессу, способствуют удержанию влаги, участвуют в обогащении почвы азотом, стимулируют активность некоторых азотофиксирующих бактерий. Органическое вещество этих организмов оказывает большое влияние как на почвенную микрофлору и фауну, так и на физико-химические свойства почвы (Штина, 1959а, б; Большев, 1968; Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976; Metting, 1981; Mollenhauer, 1985; Hoffmann, 1989; Костиков, 1991б; Дубовик, 1995; Hubert, Lukesova, 2001; Lukesova, 2001; Кабиров, 2002).

Почвы под хвойными фитоценозами характеризуются низким видовым разнообразием водорослей с преобладанием одноклеточных зеленых и желтозеленых (Комарому, 1976; Алексахина, Штина, 1984). При этом в разных типах хвойных лесов альгогруппировки отличаются по видовому составу, количеству и комплексу доминирующих видов. Видовое разнообразие и развитие группировок почвенных водорослей изменяется в зависимости от зонально-географических особенностей территорий, их вертикально-ярусного размещения в горизонте, типа почвы и сезона года. Альгогруппировки разных почв однотипных лесов имеют высокое сходство видового состава (Алексахина, 1971).

В настоящее время, согласно данным литературы, наиболее детально изучены альгофлоры сосновых и смешанных лесов (Чаплыгина, 1976; Алексахина, 1978; Сугачкова, 2000; Lukesova, 2001; Мальцева, 2010). Сведения о почвенных водорослях ельников северных регионов таежной зоны немногочисленны и ограничиваются исследованиями Л.М. Зауера (1956), Э.А. Штиной и М.Б. Ройзина (1966), Л.Б. Негановой, И.И. Шиловой и Э.А. Штиной (1978), Т.А. Ельшиной (1986). Наиболее слабо изучены почвенные водоросли хвойных лесов северной и среднетаежной подзон.

Лесные экосистемы в зоне влияния крупных городов испытывают сильное влияние техногенного загрязнения, выполняя барьерные функции и аккумулируя загрязняющие вещества. Для оценки происходящих структурно-функциональных изменений лесных сообществ необходимо проведение мониторинга состояния всех компонентов биоты или использование в этих целях наиболее показательных групп живых организмов. Чутко реагируют на изменение экологических условий микроорганизмы и почвенные водоросли, которые широко используются для биодиагностики почв. Техногенное загрязнение почвы вызывает отчетливые изменения таксономического разнообразия и структуры альгогруппировок. При этом может происходить обеднение альгосинузий или полная замена исходных группировок водорослей. В сообществах этих организмов в зависимости от степени техногенной нагрузки происходят нарушения, начинающиеся с изменения биомассы и состава доминирующих видов. Дальнейшее усиление нагрузки приводит к обеднению видового состава и уменьшению количественных показателей (Особенности..., 1985; Штина и др., 1998). Данные о состоянии альгогруппировок в почвах хвойных лесов средне- и южнотаежной подзон в условиях аэротехногенного загрязнения, связанного с эмиссиями автотранспорта и производственных объектов, также немногочисленны (Особенности..., 1985; Кондакова, 2004; Инварианты..., 2005).

Цель настоящей работы – обобщение сведений о разнообразии почвенных водорослей еловых лесов и трансформации их группировок в условиях аэротехногенного загрязнения. Полученные результаты дополняют представления о видовом составе альгогруппировок таежных лесов.

Работа проводилась в рамках региональной научно-технической программы «Оценка и мониторинг антропогенного влияния на природные комплексы и здоровье населения в районе промышленной агломерации городов Киров–Кирово-Чепецк», на базе лаборатории биомониторинга Института биологии (ИБ) Коми НЦ УрО РАН и Вятского государственного гуманитарного университета (ВГГУ).

Авторы выражают благодарность всем сотрудникам лаборатории биомониторинга ИБ и ВГУ, особенно Л.В. Кондаковой, Т.Я. Ашихминой, Н.В. Бородиной, Е.В. Дабах, за помощь в организации полевых исследований, любезно предоставленные геоботанические описания еловых фитоценозов и характеристику почв. Авторы признательны редактору книги, с.н.с. кафедры геохимии ландшафтов и географии почв географического факультета МГУ, М.Ф. Дороховой за подробный анализ, обсуждение и редактирование работы. Благодарим А.С. Стенину, с.н.с. отдела флоры и растительности Севера Института биологии Коми НЦ УрО РАН, за помощь в определении диатомовых водорослей; сотрудников экоаналитической лаборатории Института биологии за проведение химического анализа образцов почв, а также А.Б. Новаковского, н.с. отдела компьютерных систем, технологий и моделирования Института биологии, за статистическую обработку материала.

Глава 1 ХАРАКТЕРИСТИКА РАЙОНОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследования проводили на территориях Кировской области и Республики Коми, расположенных на северо-востоке Европейской части России (табл. 1).

Кировская область занимает площадь 120.8 тыс. км², вытянута с севера на юг на 570 км, с запада на восток на 440 км; граница имеет сложную конфигурацию, ее протяженность около 3.5 тыс. км. Область удалена от морей (800-1400 км); большая часть ее относится к бассейну р. Волга, два северных района (Лузский и Подосиновский) – к бассейну р. Северная Двина (Окружающая..., 1996).

Территория Республики Коми площадью 416 тыс. км² в направлении с юго-запада на северо-восток имеет протяженность 1300 км. Крайняя северная и северо-восточная части республики представлены тундровой зоной и лесотундрой, остальная – таежной (крайнесеверная, северная, средняя и южная подзоны). Речные сети Коми относятся к бассейнам Белого, Баренцева, Карского и Каспийского морей (Атлас..., 1964; Леса..., 1999).

Геоморфология. Кировская область занимает часть фундамента Восточно-Европейской платформы, которая сложена кристаллическими породами, образовавшимися в докембрии (Кассин, 1946; Кузницын, Колчанов, 1996). За несколько миллиардов лет она прошла сложный путь геологического развития. На первом, докембрийском этапе образовался фундамент платформы. На втором – на кристаллическом фундаменте сформировалась мощная толща осадочных пород – осадочный чехол (Окружающая..., 1996). На последнем этапе геологической истории образовались четвертичные отложения, которые подразделяются в зависимости от происхождения и состава на ледниковые (моренные), валунные пески и суглинки, флювиогляциальные грубые пески, озерные глины, суглинки, супеси и болотные торфяники, древнеаллювиальные отложения, элювиально-делювиальные наносы и покровные водно-ледниковые отложения, современные аллювиальные и отложения ключей и грунтовых вод (известковые туфы и железные руды).

Характеристика природных условий Кировской области и Республики Коми

Характеристика	Район исследования	
	Кировская область	Республика Коми
Географическое положение	Северо-восток европейской части России	Северо-восток европейской части России
Геолого-геоморфологическое районирование	Северо-восток Русской равнины	Северная часть к складчатому сооружению Уральских гор
Рельеф	Равнинный, с пластовым холмистым рельефом	Окраина восточной части – горный, остальная – равнинный
Отметки высот (над ур. м.)	56-337 м	Равнинная часть до 250 м, горная – 500-1894 м (самая высокая часть горы Народная)
Тип климата	Умеренно-континентальный	Умеренно-континентальный, в горах субарктический
Средняя температура: январь июль	-13.5...-15.0 °С +17...+19 °С	-19...-20 °С на северо-востоке; -15...-17 °С – на юге +8...+10 °С на севере, +18 °С – на юге
Годовое количество осадков, мм	500-680	600-700
Ветровой режим	Юго-западные и южные ветры	Зимой – юго-западные и южные ветры, летом – северные
Почвы	Подзолистые, серые лесные почвы, болотные, болотно-подзолистые, дерновые олеиновые, дерновые литогенные, дерновые карбонатные, дерновые намытые, аллювиальные почвы	Ту ndровые глеевые мерзлотные, торфяно-ту ndровые глеевые мерзлотные, подзолистые, болотно-подзолистые, болотные мерзлотные, болотные верховые, болотные низинные, аллювиальные пойменные, горно-ту ndровые, горные глееподзолистые редколесий, горно-лесные подзолистые, горно-лесные болотно-подзолистые
Ботанико-географическое районирование	Подзона средней тайги, подзона южной тайги, подзона широколиственно-хвойных лесов	Таежная зона (подзоны: крайнесеверная, северная, средняя и южная), лесотундра и тундра
Зональная растительность	Пихтово-еловые и широколиственно-пихтово-еловые леса	Темнохвойные леса

Примечание: таблица составлена по: Атлас..., 1964, 1997; Окружающая..., 1996; Френкель, 1996; Зубарева, 1996, 1997; Леса..., 1999; Прокшав, 2000; Зона..., 2005.

Все эти четвертичные образования являются основными почвообразующими породами на территории области (Кузницын, Колчанов, 1996).

Появление ледниковых форм рельефа на территории Кировской области связано с воздействием двух оледенений: днепровского и московского. Формы рельефа, созданные деятельностью ледника, представлены моренными грядами и холмами в верховьях рек Камы, Вятки, Волосницы, севернее р. Чепцы, г. Кирова и на Моломо-Ветлужском междуречье (Окружающая..., 1996).

Территория Республики Коми в геоморфологическом отношении делится на две части – западную равнинную и восточную горную. Первая относится к Русской платформе с залеганием палеозойских и мезозойских горных пород, вторая – к складчатому сооружению Уральских гор, формирование которого закончилось к началу мезозоя. Отложения четвертичной системы представлены осадками нескольких оледенений: лихвинского (отложения в эрозионных впадинах рельефа на притоках верхней Печоры), днепровского, московского (их отложения распространены повсеместно) и валдайского (отложения представлены в северной, северо-западной частях Республики). Отложения ледниковых эпох – моренные валунные суглинки, флювиогляциальные пески, а межледниковых эпох – аллювиальные и озерно-болотные осадки. Последледниковые отложения представлены озерными и аллювиальными песчано-глинистыми и торфяными накоплениями по долинам рек (Атлас..., 2010).

Рельеф Кировской области характеризуется общим наклоном с северо-востока на юго-запад. Средние высоты над уровнем моря колеблются от 120 до 200 м. Рельеф области представлен Вятскими и Северными увалами, Верхне-Камской возвышенностью и Верхне-Вятской низменностью. Главная роль в оформлении ведущих черт рельефа принадлежит тектонике. Наиболее обширные возвышенности и низменности были заложены в позднем палеозое и мезозое (Исупова, Кузницын, 1996; Окружающая..., 1996).

Рельеф Республики Коми представлен пятью крупными орографическими областями: Вычегодско-Мезенская равнина, Северные Увалы, Тиманский кряж, Печорская равнина и западные склоны Урала. Большая роль в формировании современного рельефа принадлежит ледниковой и водно-ледниковой эрозиям, аккумуляции и речной эрозии. Средние высоты над уровнем моря в равнинной части составляют – 250 м, в горной – 500-700 м (самая высокая часть хребта – гора Народная – 1894 м) (Атлас..., 1964; Леса..., 1999).

Климат. Оба региона характеризуются умеренно-континентальным климатом, с продолжительной (до 4-5 месяцев) холодной многоснежной зимой и умеренно-теплым коротким (1.5-2.0 месяца) летом, с неустойчивой по температуре и осадкам в течение года погодой (см. табл. 1). Как Кировская область, так и Республика Коми подвержены циклонической деятельности, что способствует выпадению большого количества осадков и облачной погоде в течение года (Атлас..., 1964; Френкель, 1996; Леса..., 1999).

Почвы. Вследствие значительной протяженности и разнообразия природных условий в пределах Кировской области и Республики Коми сложились предпосылки для формирования большого количества типов почв (см. табл. 1), число которых достигает полутора десятков (Прокашев, Охорзин, 1996; Леса..., 1999; Прокашев, 2003; Атлас..., 2010).

Более подробно остановимся на характеристике подзолистых почв, в связи с тем, что еловые леса приурочены преимущественно к этому типу.

Тип подзолистые почвы. Формируются при ведущей роли подзолистого процесса почвообразования, нередко в сочетании с глеевым. Характерно отсутствие или слабое развитие гумусового горизонта (0-5 см). Под горизонтом A_0 (или A_1) обычно находится осветленный подзолистый горизонт A_2 (A_1A_2 , A_2B) мощностью от нескольких до 40-50 см и более. Ниже залегает горизонт вымывания (B) характерных бурых тонов окраски. Общая мощность профиля около 1.0-1.5 м. Часто встречаются почвы, не имеющие отчетливо выраженного горизонта оподзоливания («скрытоподзолистые»). В типе подзолистых почв выделяют три основных подтипа (Забоева, 1975; Почвы..., 1979; Прокашев, 2003).

В целом для почв Кировской области характерно низкое плодородие: среднее содержание гумуса не превышает 1.65%. До 65% пашни имеет сильную и среднюю кислотность. Преимущественный механический состав – суглинки, глины, реже супеси. Почвам южных и восточных районов свойственны процессы водной эрозии. Зональными типами, закономерно сменяющимися друг друга от северных к южным границам области, являются подзолистые и серые лесные почвы (О состоянии..., 2000).

В Республике Коми наиболее распространены (44% от общей площади) полугидроморфные болотно-подзолистые почвы плоских водоразделов. Дренажные подзолистые почвы составляют 12.8%, почвы с относительно высоким природным плодородием (пойменные аллювиальные) лишь 4%. Большая часть почвообразующих пород характеризуется кислой реакцией среды и невысокой емкостью обмена (Забоева, 1975; Атлас..., 2010).

Растительность. Кировская область и Республика Коми относятся к многолесным районам Российской Федерации. Лесные угодья составляют 62.8% от общей площади земельных ресурсов Кировской области (8085.7 тыс. га) (О состоянии..., 2000). В Республике Коми лесопокрытая площадь составляет 28.7 млн. га. Здесь сосредоточено более 50% всех промышленных запасов леса европейского севера России.

В соответствии с геоботаническим районированием европейской части России Кировская область отнесена к Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской провинции Евразийской области бореальных лесов (Исаченко, Лавренко, 1980) (см. табл. 1). Северная часть ее занята подзоной средней тайги, средняя – подзоной южной тайги. На юге области начинаются смешанные или широколиственно-хвойные (подтаежные) леса (Зубарева, 1997). Северную полосу смешанных лесов, где на водоразделах встречается липа, выделяют в качестве подзоны липовых раменей (липово-пихтово-еловые леса), а более южные пихтово-еловые леса с орешником и дубом – в подзону орешниковых раменей (Фокин, 1929). Основные лесообразующие виды таежных лесов области – *Abies sibirica* Ledeb., *Picea abies* (L.) Karst., *P. obovata* Ledeb. и *P. × fennica* (Regel) Kom.

Еловые леса составляют около 30% от общей площади Кировской области (табл. 2) (О состоянии..., 2000). Они произрастают на подзолистых почвах; при недостатке тепла и избыточном увлажнении начинается процесс заболачивания с разной степенью оглеения и с последующим замещением торфяными почвами.

Таблица 2

**Доля основных лесообразующих пород
в составе лесов гослесфонда Кировской области**

Породы	Площадь		Запасы древесины	
	тыс. га	%	млн. м ³	%
Сосна	1378.9	23.7	206.98	25.4
Ель	1765.5	30.4	254.80	31.2
Всего хвойных	3151.6	54.2	463.20	56.6
Береза	2001.1	34.4	258.77	31.7
Осина	589.8	10.1	83.40	10.2
Всего мелколиственных	2657.6	45.7	352.35	43.17
Кустарники	0.3	0	0	0
Итого	5812.8	100	1619.5	100

Примечание: таблица составлена по: О состоянии..., 2000.

В формации еловых лесов выделены шесть ассоциаций: ельник черничный, е. сфагновый, е. кисличный, е. костянично-вейниковый, е. неморальнотравный и е. липняковый (Василевич, 1983, 2003). Зональным типом леса для средней тайги являются пихтово-еловые черничные леса, которые расположены на ровных водоразделах или пологих склонах с влажными суглинистыми оподзоленными почвами. Для южной тайги зональными являются пихтово-еловые кисличные леса, занимающие повышенные дренированные водоразделы с более богатыми дерново-подзолистыми суглинистыми и супесчаными почвами. Для еловых лесов характерно трехъярусное строение: древесный, разреженный травяной и хорошо развитый ярус мхов. В целом они имеют невысокое видовое разнообразие сосудистых растений (Зубарева, 1996).

Большую часть Республики Коми занимают таежные леса, в основном еловые и сосновые. По западным склонам Северного и Приполярного Урала произрастают горные леса из ели, пихты, кедра, лиственницы. К возвышенностям Тиманского кряжа и Северных Увалов приурочены темнохвойные (еловые) и светлохвойные (сосняки, лиственничники) леса. В лесах республики произрастает восемь видов хвойных растений (*Picea obovata*, *P. abies*, *Abies sibirica*, *Larix sibirica* Ledeb., *Pinus sylvestris* L., *P. sibirica* Du Tour, *Juniperus communis* L., *J. sibirica* Burgsd) и около 20 – лиственных пород. С продвижением с севера на юг отмечено изменение породного состава лесов (табл. 3). В таежной зоне насчитывается 937 видов сосудистых растений (Атлас..., 1964; Леса..., 1999).

Еловые леса являются основной формацией темнохвойных лесов европейского Северо-Востока. Они произрастают на водораздельных пространствах, в долинах таежных рек, в увалистой полосе Приуралья, на западных склонах Уральских гор и возвышен-

Таблица 3

Распределение лесопокрытой площади Республики Коми по преобладающим породам, %

Подзоны тайги	Сосна	Ель	Береза	Осина	Прочие породы
Крайнесеверная	10.0	70.2	17.6	0	2.2
Северная	25.7	60.2	11.0	0.2	2.9
Средняя	31.1	49.9	16.1	1.8	1.1
Южная	26.8	37.5	23.8	11.9	0

Примечание: таблица составлена по: Леса..., 1999.

ностях Тимана. Основные типы леса для еловой формации – ельники лишайниковые, зеленомошные, долгомошные, сфагновые, травяно-сфагновые и травяные. Центральной ассоциацией южной тайги является ельник кислично-зеленомошный, средней – е. чернично-зеленомошный, северной – е. голубично-долгомошный и е. голубично-зеленомошный, крайнесеверной – е. осоково-сфагновый и е. лишайниково-зеленомошно-долгомошно-сфагновый (Леса..., 1999). Видовое разнообразие сосудистых растений в ельниках составляет 266 видов, наиболее богатые семейства – *Rosaceae*, *Ranunculaceae*, *Asteraceae*, *Poaceae*, *Cyperaceae*, а также *Dryopteridaceae* (Атлас..., 1964; Леса..., 1999; Рысин, Савельева, 2002; Коренные..., 2006; Флора..., 2007).

Глава 2 МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

2.1. Объекты исследования

Объектами исследований были почвенные водоросли еловых фитоценозов подзон средней и южной тайги Республики Коми и Кировской области (рис. 1, табл. 4) как в фоновых условиях, так и на участках, подверженных воздействию аэротехногенных выбросов и рекреационным нагрузкам разной степени интенсивности (табл. 5, 6). Почвенно-альгологические сборы проведены в тече-

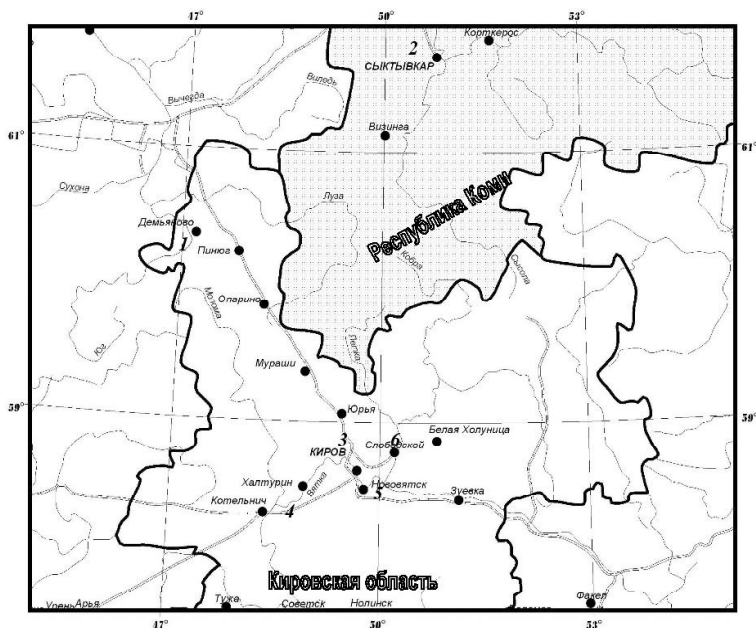


Рис. 1. Карта-схема района исследований. Подзона средней тайги: 1 – заказник «Былина», Подосиновский и Опаринский районы Кировской обл.; 2 – окрестности г. Сыктывкар, Республика Коми. Подзона южной тайги: 3 – Юрьянский; 4 – Оричевский; 5 – Кирово-Чепецкий; 6 – Слободской районы Кировской обл.

Таблица 4
Сравнительная характеристика физико-географических условий районов исследования

Характеристика	Заказник «Былина»	Киров–Кирово-Чепецкая промышленная агломерация	Объездная автомобильная дорога (г. Сыктывкар)
Географическое положение	Северо-запад Кировской области, среднее течение р. Юг (приток р. Северная Двина) и частично р. Молома (приток р. Волга)	Северо-восток европейской части России, бассейн р. Вятка (приток р. Волга)	Северо-восток европейской части России, бассейн р. Вычегда (приток р. Северная Двина)
Геолого-геоморфологическое районирование	Северо-восток Русской равнины	Северо-восток Русской равнины	Северо-восток Русской равнины
Рельеф	Равнинный, слабо всхолмленный с заболоченными низинами	Равнинный, с пластовым холмистым рельефом	Равнинный, представлен Вычегодско-Мезенской равниной
Тип климата	Умеренно-континентальный	Умеренно-континентальный	Умеренно-континентальный
Средняя температура: январь	-18...-20 °С	-13,5...-15,0 °С	-15...-17 °С
июль	+16...+18 °С	+17...+19 °С	+16 °С
Ботанико-географическое	Подзона средней тайги	Подзона южной тайги	Подзона средней тайги

Примечание: таблица составлена по: Зубарева, 1996, 1997; Окружающая..., 1996; Френкель, 1996; Атлас..., 1997; Леса..., 1999; Прокашев, 2000; Города..., 2003; Тарасова, 2005.

Таблица 5

Характеристика объектов исследования

№ участка	Ассоциация	Тип почвы	Освещенность, Лк	Почва		
				Влажность, %	Температура, С°	
					поверхности	5-15 см
Подзона южной тайги						
1	Ельник хвощово-снытевый	Аллювиальная дерновая сильно оподзоленная среднесуглинистая	2300	26.3	23.5	16.0
2	Ельник кисличный	Слабоподзолистая супесчаная	2000	12.6	18.0	13.5
3	Ельник кислично-зеленомошный	Среднеподзолистая иллювиально-железисто-гумусовая песчаная	2000	21.4	22.0	12.5
4	Ельник кисличный	Среднеподзолистая супесчаная	2900	11.7	22.0	16.0
5	Ельник бруснично-зеленомошный	Среднеподзолистая иллювиально-железисто-гумусовая песчаная	1100	14.0	21.0	17.5
6	Ельник чернично-кислично-зеленомошный	Дерново-среднеподзолистая супесчаная	1000	15.0	20.0	15.0
7	Ельник кислично-черничный	Аллювиальная слабодерновая оподзоленная легкосуглинистая опесчаненная	800	15.2	20.0	15.0
Подзона средней тайги						
8	Ельник чернично-зеленомошный	Подзолистая супесчаная	1600	16.8	14.6	9.6
9	»	»	1600	16.0	15.2	8.86
10	»	»	2500	25.3	14.0	9.3
11	»	»	1400	23.8	16.0	10.4
12	»	»	2000	20.8	17.8	9.0
13	»	Среднеподзолистая глееватая песчаная	2000	37.9	17.0	12.0
14	Ельник хвощово-черничный	Глубокоподзолистая глееватая супесчаная	1600	24.0	18.6	11.0
15	Ельник чернично-зеленомошный	Среднеподзолистая глееватая супесчаная	800	9.82	16.0	13.0
16	Ельник кислично-зеленомошный	Среднеподзолистая супесчаная	2500	19.8	16.4	12.0
17	Ельник чернично-зеленомошный	»	2500	18.1	17.0	13.0

Примечание: освещенность, влажность и температура измерены при отборе проб.

Таблица 6

Источники и типы загрязнения исследованных еловых лесов

№ участка	Район исследования	Источник загрязнения	Виды загрязняющих веществ
1	Кирово-Чепецкий р-н Кировской обл.	Кирово-Чепецкий химический комбинат	Оксиды S, N, C, NH ₄ ⁺ , радионуклиды (Cs, Pu, U), Cl, Na, Ca, Sr
2	»	Отсутствует	Нет
3	Оричевский р-н Кировской обл.	Объект хранения и уничтожения химического оружия «Мардыковский»	Соединения As, F, Cl, S, P, Pb, изопропиловый и пинаколиновый эфиры метилфосфоновой кислоты, фосфорорганические вещества, 2-хлорвиниларсоновая кислота, этиленхлоргидрин, зарин, зоман, V – газы, иприт, люизит, N – метилпирролидон, моноэтаноламин и т.д.
4	»	»	»
5	Слободской р-н Кировской обл.	Отсутствует	Нет
6	»	Зона влияния эмиссий городов Киров и Слободской	CO, оксиды S (преимущественно SO ₂), оксиды N (NO, NO ₂), тетраметил и тетраэтил Pb, углеводороды, альдегиды, сажа, бенз(а)пирен, Pb, Zn, Ni, Cd, As, Co, Se, фенол, формальдегид, NH ₄ ⁺ , фурфурол, H ₂ S, метанол, пары бензина, H ₂ SO ₄ , ацетон, бутанол, ксилол и т.д.
7	Юрьянский р-н Кировской обл.	Бумажная фабрика ОАО «Эликон»	Твердые взвешенные частицы (сажа, оксиды металлов), оксиды серы, азота, углерода, летучие органические соединения, углеводороды
8	Окрестности г. Сыктывкар Республика Коми	Объездная автомобильная дорога, выбросы целлюлозно-бумажного комбината	CO, оксиды S (SO ₂), оксиды N (NO, NO ₂), тетраметил и тетраэтил Pb, углеводороды, альдегиды, сажа, бенз(а)пирен
9	»	»	»
10	»	»	»
11	»	»	»
12	»	»	»
13	Заказник «Былина» Подосиновский и Опаринский районы Кировской обл.	Отсутствует	Нет
14	»	»	»
15	»	»	»
16	»	»	»
17	»	»	»

Примечание: таблица составлена по: Окружающая..., 1996; Ашихмина, 2003; Зайцев и др., 2003; Пересторонин, 2003; Голдовская, 2005; Домнина, 2005; Усатова, Робакидзе, 2005.

ние трех полевых сезонов на стационарных пробных площадках в разные периоды вегетации с июня по октябрь 2003-2005 гг.

На пробных площадках отобраны почвенно-альгологические пробы, выполнен химический анализ почвенных образцов. Геоботанические описания еловых лесов и обследование почв ключевых участков Кировской области проведены сотрудниками лаборатории биомониторинга Института биологии и Вятского государственного гуманитарного университета Н.В. Бородиной, Е.М. Тарасовой и Е.В. Дабах (Исследование..., 1997; Тарасова, 2002, 2005; Оценка..., 2004; Выполнение..., 2004).

Сведения об источниках загрязнения (см. табл. 6), качественном составе, интенсивности выбросов и их влиянии на экосистемы Кировской области приведены в многочисленных публикациях (Окружающая..., 1996; Ашихмина, 2002 и др.). Сборы водорослей из почв ельников, произрастающих в районе объездной автомобильной дороги (Республика Коми), были выполнены на стационарных пробных площадках, где специалисты Института биологии Коми НЦ УрО РАН изучали влияния эмиссий автотранспорта и целлюлозно-бумажного комбината на лесные экосистемы (Усатова, 2004; Усатова, Робакидзе, 2005; Коренные..., 2006). Авторами отмечено уменьшение количества здоровых деревьев, усиление дефолиации крон, возрастание числа деревьев ели с усыхающими и сухими вершинами.

2.2. Методика изучения почвенных водорослей

В течение трех лет было изучено 104 смешанные пробы (каждая из 10 индивидуальных образцов) из 17 ключевых участков еловых фитоценозов различных ассоциаций (табл. 7). Отбор проб проводили общепринятыми в почвенной альгологии методами (Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976; Хазиев, Кабиров, 1986). На выбранных участках подробно описывали рельеф местности, растительность, давали характеристику почвы, проводили измерение ряда экологических параметров. Номенклатура сосудистых растений приведена по С.К. Черепанову (1995), мхов – по М.С. Ignatov, О.М. Afonina (1992), Т.П. Шубиной, Г.В. Железновой (2002), М.С. Игнатову и Е.А. Игнатовой (2003, 2004), лишайников – по R. Santesson (1993).

Согласно методике М.М. Голлербаха и Э.А. Штиной (1969), почвенно-альгологические пробы отбирали на глубине 0-15 см (включая лесную подстилку), так как именно в этом диапазоне глубин отмечается наибольшее видовое разнообразие и обилие поч-

Таблица 7

Материалы исследований

Год отбора	Ассоциация	Ключевой участок (№)	Количество собранных смешанных проб
2004-2005	Ельник хвощово-сныгевый	1	4
»	Ельник кисличный	2	4
»	Ельник кислично-зеленомошный	3	4
»	Ельник кисличный	4	4
»	Ельник бруснично-зеленомошный	5	4
»	Ельник чернично-кислично-зеленомошный	6	6
»	Ельник кислично-черничный	7	4
»	Ельник черничный	8	8
»	»	9	6
»	»	10	8
»	»	11	6
»	»	12	6
2003-2005	Ельник черничный	13	8
»	Ельник хвощово-черничный	14	8
»	Ельник черничный	15	8
»	Ельник кисличный	16	8
»	Ельник черничный	17	8

венных водорослей в лесных экосистемах (Алексахина, Штина, 1984).

Для выявления видового состава использовали культуральные методы, включающие водные и агаровые культуры (Голлербах, Штина, 1969; Кузяхметов, Дубовик, 2001). В водных культурах были использованы питательные среды Болда, Бристоль и Дрю (Водоросли..., 1989). Водоросли выращивали в 100-150-миллиметровых колбах с 50-80 мл стерильного питательного раствора (см. вклейку – рис. 2.1, А). Для посева брали навеску почвы в 1-2 г (Голлербах, Штина, 1969; Кузяхметов, Дубовик, 2001) и высевали в боксе с вертикальным ламинарным потоком воздуха ВЛ-12-1000. Колбы первоначально помещали в специализированный вегетационный шкаф ШКС-0.6 В. В течение трех недель освещенность задавали лампой ДРИЗ-400: день – 16 ч при температуре 20 °С и ночь – 8 ч с температурой 16 °С. Через две-три недели после появления заметных разрастаний водорослей колбы переносили на дневной свет и дорастивали при естественном освещении. Изучение альгогруппировок под микроскопом осуществляли в те-

чение трех месяцев. Для приготовления твердых питательных сред (см. вклейку – рис. 2.1, Б, В) были использованы те же среды, что и для жидких культур, но с добавлением 2%-ного агара (Голлербах, Штина, 1969; Кузьяхметов, Дубовик, 2001). На агаризованные среды проводили посев водорослей из жидких питательных культур для уточнения видового состава и таксономической принадлежности. Как и предыдущие пробы, чашки Петри с высеянными на них водорослями сначала помещали в специализированный вегетационный шкаф на две недели, а затем доращивали при естественном освещении. Для определения ряда видов выделяли альгологически чистые культуры.

Для идентификации видов использовали отечественные и зарубежные определители: серия «Определитель пресноводных водорослей СССР» (Забелина и др., 1951; Голлербах и др., 1953; Попова, 1955; Дедусенко-Щеголева и др., 1959, 1962; Паламарь-Мордвинцева, 1982; Мошкова, Голлербах, 1986), «Визначник прісноводних водоростей УРСР» (Коршиков, 1953; Кондратьева, 1968; Матвієнко, Догадіна, 1978), «Флора спорових растений СССР» (Косинская, 1960); определитель «Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (*Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales*)» (Андреева, 1998); монография «Род *Chlorella*» (Андреева, 1975); *Observations on soil algae* (Lund, 1945, 1946, 1947a, 1947b); *Xanthophyceae, Süßwasserflora von Mitteleuropa* (Ettl, 1978); *Chlorophyceae* (Grünalgen). Ordnung: *Chlorococcales* (Komarek, Fott, 1983); *Bacillariophyceae, Süßwasserflora von Mitteleuropa* (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1991); *Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen* (Ettl, Gartner, 1995); *Three filamentous green algae isolated from soil* (Lukesova, 1991); *Comparative taxonomic studies on the genus Klebsormidium (Charophyceae) in Europe* (Lokhorst, 1996); *Compilation and evaluation of species in the genera Stephanodiscus, Cyclostephanos and Cyclotella with a new genus in the family Stephanodiscaceae* (Håkansson, 2002). Виды приведены в соответствии с последней сводкой по почвенным водорослям «Водорості ґрунтів України» (Водорості..., 2001). Для эколого-географического анализа привлечены публикации по экологии и распространению водорослей в водных (Баринаова и др., 2000) и наземных (Штина, Голлербах, 1976; Алексахина, Штина, 1984; Штина и др., 1998) условиях. Для характеристики водорослевых сообществ использована фитоценотическая классификация, предложенная Л.Н. Новичковой-Ивановой (1980). Выявление видового состава почвенных водорослей проводили с помощью микроскопов Zeiss Axiolab и Nikon Eclipse 80i при увеличении в $\times 400$, $\times 1000$ раз.

Количественный учет почвенных водорослей проведен культуральным и прямым методами (Голлербах, Штина, 1969). Культуральный метод счета основан на последовательном разбавлении (1/10, 1/100, 1/1000, 1/10 000, 1/100 000) почвенной суспензии (см. вклейку – рис. 2.1, Г). Суспензией каждого разведения засеивали три пробирки с питательной средой Бристоль. Как и предыдущие пробы, пробирки с высевными на них водорослями сначала помещали в специализированный вегетационный шкаф на две недели, а затем доращивали при естественном освещении. После появления заметных разрастаний водорослей на жидких питательных средах их количество определяли по таблице Мак-Креди, составленной на основании методов вариационной статистики (Хазиев, Кабиров, 1986).

Прямой подсчет проводили путем разделения почвенной суспензии на фракции (см. вклейку – рис. 2.1, Д) с помощью центрифугирования согласно общепринятой методики (Голлербах, Штина, 1969; Алексахина, Штина, 1984). Полученные фракции помещали на предметное стекло, где подсчитывали число встреченных в препарате водорослей по систематическим группам. Для лучшего распознавания клеток осуществляли окрашивание с помощью 0.1% -ного раствора эозина. Найденное число клеток умножали на коэффициент, получающийся при перемножении знаменателя дробной части капли (1/5 часть капли), установленного числа капель в 1 мм взвеси (24 капли) и числа миллилитров взвеси (10 мл) (Штина, 1956б, 1960; Голлербах, Штина, 1969; Штина, Голлербах, 1976; Кузяхметов, Дубовик, 2001).

Поскольку культуральный и прямой методы исследования водорослей взаимно дополняют друг друга, их сочетание позволяет получить наиболее достоверную информацию.

2.3. Методы исследования экологических параметров

В местах альгологических сборов проведены измерения освещенности, температуры верхних горизонтов и влажности почвы (см. табл. 5), а также отобраны почвенные образцы для проведения химического анализа.

Освещенность участков определяли люксметром Ю-116. Температуру воздуха и почвы измеряли почвенным термометром. Влажность почвы устанавливали с помощью методики «Определение исходной влажности почвы» (Хазиев, Кабиров, 1986). Расчет исходной влажности почвы проводили по формуле

$$W = \frac{A - B}{B - C} \times 100\%,$$

где W – исходная влажность почвы, %; A – вес бюкса с почвой до высушивания, г; B – вес бюкса с почвой после высушивания, г; C – вес бюкса без почвы, г (Хазиев, Кабиров, 1986; Кузяхметов, Дубовик, 2001).

Химический анализ почвенных образцов был проведен в аккредитованной экоаналитической лаборатории «Экоаналит» Института биологии Коми НЦ УрО РАН сотрудниками: А.М. Естафьевой, Л.И. Адамовой, Н.В. Бадулиной, Ж.А. Лыткиной, Н.В. Злобиной, Г.А. Забоевой. Для анализа отбирали образцы из верхних горизонтов почвы на глубину до 15 см в местах сбора альгологических проб по стандартным методам (ГОСТ 17.4.3.01-83). Установлено содержание С и N (%) методом газовой хроматографии на элементном анализаторе EA 1110 (CHNS – O); Ca^{2+} , Mg^{2+} (ммоль/100 г) – методом атомной абсорбции на ААС Hitachi 180-60, P_2O_5 (мг/кг) – методом фотометрии на фотометре КФК-2, K_2O (мг/кг) – методом пламенной фотометрии на спектрометре Unicam SP-90 А; нефтепродуктов (мг/г) – методом флуориметрии на анализаторе жидкости ФЛЮОРАТ – 02-3М. Содержание микроэлементов Pb, Cd, Ni, Zn, Cu, Cr, Mn, Co, Hg (мг/кг) выявлено методом атомно-эмиссионной спектрометрии с индуктивно-связанной плазмой на спектрометре Spectro Ciros^{CD} (предварительно готовили кислотную экстракцию металлов из почвенных проб, для этого к 2 г почвы добавляли 10 мл пятимолярной азотной кислоты).

2.4. Флористический и статистический анализы

Для проведения флористического и статистического анализов полученных результатов использованы общепринятые коэффициенты.

Встречаемость (постоянство) видов вычисляли по формуле (Кондратьева, Коваленко, 1975):

$$B = \frac{a}{A} \times 100\%,$$

где B – встречаемость; a – число альгологических проб, в которых обнаружен данный таксон; A – общее число изученных проб.

С помощью программного комплекса PC-ORD (MjM Software, USA) выявлены индикаторные виды для участков с различной степенью техногенного воздействия (McCune et al., 2002). Для этого все ключевые участки были разделены по районам сбора мате-

риала: заказник «Былина», Киров–Кирово-Чепецкая агломерация, окрестности г. Сыктывкар. На основании этого разбиения рассчитывали коэффициент индикаторных свойств вида. Его значение максимально, когда вид встречается только в описаниях одной группы. Минимальные значения показателя характерны для одиночных и встреченных во всех описаниях водорослей. Наибольший интерес представляют таксоны, обладающие высокими индикаторными значениями с большим уровнем значимости ($P \leq 0.05$). С использованием выше указанного программного комплекса и компьютерной программы Statistica 6 были рассчитаны величины коэффициента корреляции между числом видов водорослей и средним содержанием ряда биогенных и микроэлементов в почвах ключевых участков. Полученные результаты отображали методом наложения векторов исследуемых элементов на ординационное поле, построенное методом Брея-Куртиса (полярная ординация). Уровень корреляции микроэлементов отображается длиной вектора и его положением по отношению к ординационным осям.

При помощи программного модуля «GRAPHS», разработанного в качестве специального программного обеспечения для Microsoft Excel (Новаковский, 2004), рассчитывали коэффициент сходства флористического состава Сьеренсена-Чекановского:

$$K_s = \frac{2c}{a+b},$$

где c – число общих видов; a , b – число видов в первом и втором геоботанических описаниях (Андреев, 1980; Песенко, 1982; Миркин, 1983; Шмидт, 1984).

Данная программа позволяет отображать полученные результаты в виде графов, где оценивается связь между видовым составом сообществ и различными экологическими факторами.

Глава 3

ОСОБЕННОСТИ ФЛОРЫ ПОЧВЕННЫХ ВОДОРΟΣЛЕЙ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ПОДЗОН СРЕДНЕЙ И ЮЖНОЙ ТАЙГИ

3.1. Таксономический анализ альгофлоры хвойных лесов (обзор литературы)

На сегодняшний день в почвах мира обнаружено около 3500 видов почвенных водорослей (Водорості..., 2001). В России к настоящему времени выявлено около 1200 видов вместе с внутривидовыми таксонами (Перминова, 1990; Список..., 1998; Андреева, 2001, 2004). В лесных почвах найдено 420 видов (40% от общего числа видов, зарегистрированных в почвах России) из пяти отделов: Cyanoprokaryota – 100, Euglenophyta – один, Xanthophyta – 101, Bacillariophyta – 39, Chlorophyta – 180 (Алексахина, Штина, 1984). На основе проведенного анализа опубликованных работ в почвах еловых лесов обнаружено 267 видов из шести отделов: Cyanoprokaryota – 25, Euglenophyta – пять, Eustigmatophyta – шесть, Xanthophyta – 68, Bacillariophyta – 31, Chlorophyta – 132 (Приложение 1). По данным литературы, почвы лесных фитоценозов характеризуются бедным видовым составом альгофлоры. В среднем разные авторы указывают 40-100 видов почвенных водорослей в составе альгогруппировок разных типов хвойных фитоценозов (табл. 8).

Преобладающими в почвах всех типов леса являются зеленые водоросли, иногда массового развития достигают желтозеленые (см. табл. 8). Цианопрокариоты, как и диатомеи, представлены небольшим числом видов и значительной роли в альгогруппировках не играют (Юнг, 1963; Носкова, 1968а; Чаплыгина, 1976; Штина, Голлербах, 1976; Starksetal., 1981; Алексахина, Штина, 1984; Effects..., 2001; Lukesova, 2001). Разнообразие почвенных водорослей зависит от типа леса, характера почвы, сезона года, горизонта почвенного профиля (Носкова, 1968а; Штина, Голлербах, 1976; Алексахина, Штина, 1984). Альгосинузии хвойных и лиственных лесов сильно различаются. В смешанных и лиственных лесах численность и разнообразие водорослей выше, чем в хвой-

Таблица 8

Таксономическое разнообразие почвенных водорослей в хвойных фитоценозах

Тип почв	Фитоценоз	Место-нахождение	Число видов (с учетом разновидностей)						Автор	
			Супер-группы	Eustigmatophyta	Euglenophyta	Xanthophyta	Vacillariophyta	Chlorophyta		
Еловые леса										
Слабоподзолистая лугово-иллювиальная	Ельник черничный	Мурманская обл.	5	5	–	6	3	18	37	Шлина, Ройзин, 1966
Песчаный иллювиально-лугово-железистый подзол	Ельник чернично-брусничный	»	2	3	–	4	1	18	29	»
Дерново-карбонатная	Ельник брусничный	Литовская ССР	4	–	–	–	2	9	15	Поцене, 1970
Дерново-подзолистая	Ельник кисличный	»	3	–	–	15	–	20	38	Бусыгина, 1972
»	Ельник	Московская обл.	7	–	–	44	1	40	91	Чаплыгина, 1976
»	»	»	2	–	–	47	5	37	91	»
Сильноподзолистая	Ельник черничный	Ярославская обл.	5	–	–	20	4	52	81	Алексахина, 1978
Дерново-подзолистая	Ельник кисличный	Московская обл.	2	–	–	19	1	31	53	»
»	Ельник вальдштейн-анемоновый	Республика Бурятия	2	–	–	9	–	18	29	Дутина и др., 1991
Подбур светлый, среднесуглинистый	Ельник анемовый	»	2	–	–	5	1	16	24	»
Выщелочные черноземы тяжелосуглинистые	Ельник	Республика Башкортостан	–	–	–	2	1	29	32	Кузнецов, 1997
Торфяно-подзолисто-глеватые	Ельник голу бично-сфагновый	Республика Коми	–	–	–	–	–	7	7	Зимонина, 1998
Глеподзолистые питанно-луговые, торфянисто-подзолисто-глеватые	Еловое редколесье	»	–	–	–	2	1	18	21	Зимонина, 1998
Горно-лесные серые разнотравный	Ельник разнотравный	Еловые леса Башкортостан	3	–	–	9	12	44	68	Шмелев, 2001

Продолжение табл. 8

Тип почв	Фитоценоз	Место-нахождение	Число видов (с учетом разновидностей)						Автор
			Супра-прокату-офа	Eustigma-тоphyta	Eugle-ноphyta	Xantho-phyta	Vacilla-riophyta	Chloro-phyta	
Песок или суглинистый песок	Ельник	Бельгия	-	-	-	-	-	-	17 Effects ..., 2001
»	Ельник зеленомошный	»	5	-	-	8	6	40	60 »
Дерново-подзолистая	Ельник мелкотрав-но-старичков-зеленомошный	Южное Подмосковье	9	-	-	16	-	23	48 Дорохова, Исаченкова, 2006
»	Ельник кисличный	Кировская обл.	-	-	-	3	2	11	16 Кондаков, Домрачева, 2007
Известковые и неізвестковые лесные почвы (псевдоглеевые)	Ельник	Бельгия	-	-	1	8	1	30	40 Hoffman et al., 2007
Сосновые леса									
Пойменная	Сосняк	Кировская обл.	7	-	-	8	11	18	44 Штина, 1955
Торфянисто-подзоли-стая	Сосняк заболочен-ный	Ленинградская обл.	1	-	-	1	22	17	41 Заур, 1956
Подзол на песке	Сосняк	Харьковская обл.	8	-	-	6	3	9	26 Матвиенко, 1958
Дерново-подзолистая	»	Новосибирская обл.	11	-	-	1	-	9	21 Андросова, 1964
Бурая лесная	Сосняк	Амурская обл.	12	-	-	6	5	19	42 Новичкова-Иванова, 1969
Подзолистая	Сосняк лишайнико-вый	Литовская ССР	9	-	-	2	1	20	32 Поцене, 1970
Дерново-подзолистая	Сосняк	Московская обл.	1	-	-	50	-	45	96 Чаплыгина, 1976
»	»	»	7	-	-	52	1	40	100 »
»	Сосняк лишайнико-вый	»	4	-	-	17	2	29	52 Алексахина, 1978
»	Сосняк сложенный	»	4	-	-	23	1	33	61 »

Продолжение табл. 8

Тип почв	Фитоценоз	Место-нахождение	Число видов (с учетом разнородности)						Автор	
			Суло-проры-вота	Eustigma- tophyta	Eugle- porphyta	Xantho- phyta	Bacilla- riophyta	Chloro- phyta		
Песчаные подзолы и торфянисто-подзолисто-глееватая	Сосняк	Тюменская обл.	3	-	-	4	-	9	16	Неганова и др., 1978
Дернов о-подзолистая	Сосняк с елью	Московская обл.	7	-	-	18	2	49	76	Алексакина, 1978
Серая лесная	Сосняк брусничный	Красноярский край	6	-	-	2	3	15	26	Гель и др., 1980
»	Сосняк разнотравно-зеленомошный	»	1	-	-	2	1	13	17	»
Дернов о-Боровая	Сосняк остепненный	»	16	-	-	6	5	14	41	»
Песчаная подзолистая илльов мальнo-лyмo-вaя	Сосняк лишайниковый	Ханты-Мансийский округ	-	-	-	-	-	-	27	Ельшина, 1986
Al-Fe-лyмoвaя подзолистая	Сосняки зеленомошно- и лишайниково-чy старничковые	Кольский полуостров	1	-	-	3	4	16	24	Евдокимова и др., 1997
-	Сосняк черничный	Украина	1	-	-	14	1	44	60	Демченко, 1998
-	Сосняк орляковый	»	0	-	-	13	2	81	96	»
-	Сосняк лишайниковый	»	0	-	1	12	1	52	65	»
-	Сосняк зеленомошный	»	0	-	2	9	5	57	73	»
-	Сосняк	»	0	-	1	18	3	49	71	Леванець, 1998
Подзолистая	Сосняк черничный	Карелия	-	-	-	2	2	12	16	Начальные ..., 1999
Серые горно-лесные	Сосняк	Республика Башкортостан	4	-	-	3	2	24	33	Сугачева, 2000
Серые лесные	Кy лy ры сосны	»	5	-	-	7	2	37	51	»
Горно-лесные серые	Сосняк вейниковый	»	3	-	-	16	10	45	74	Шмелев, 2001

Продолжение табл. 8

Тип почв	Фитоценоз	Место-нахождение	Число видов (с учетом разновидностей)						Автор
			Суало-прокату-офа	Eustigma-торхта	Eugle-порхта	Xantho-порхта	Vacilla-порхта	Chloro-порхта	
Песок или суглини-стый песок	Сосняк	Германия	2	2	1	5	4	66	80 Lukešová, 2001
Подзолистая	Сосняк бруслично-зеленомошный	Новосибирская обл.	22	-	-	22	1	88	Илюшенко, 2003
»	»	»	20	-	-	23	2	70	115 »
»	Сосняк зеленомош-но-брусличный	»	13	-	-	14	1	47	75 »
»	Сосняк бруслично-разнотравный	»	29	-	-	10	8	33	80 »
»	Сосняк крапивный с примесью мали-ны	»	29	-	-	2	4	25	60 »
Дерново-слабо-подзо-листые и темно-серые оподзоленные	Сосняк	Украина, Житомирское полестье	-	-	-	10	1	31	42 Мальцева, 2003
Слаболозолистые песчаные и сулеса-ные	»	Республика Башкортостан	-	-	-	9	5	28	42 Кузнецов, 2005
Дерново-подзолистая	»	Украина (песча-ные террасы)	9	4	-	20	9	72	114 Мальцева, 2005
»	Сосняк чернично-плауновый	Кировская обл.	-	-	-	4	2	12	18 Кочдакова, Домрачева, 2007
Слаболозолистая	Хвойный	Хвойные и смешанные леса Ленинградская обл.	2	-	-	2	15	20	39 Зауер, 1956
Дерново-подзолистая	Елово-пахтовый	Кировская обл.	10	-	-	6	6	21	43 Штина, 1959а
»	Хвойный	»	6	-	-	7	1	14	28 Юнг, 1963
Торфяно-болотная	»	Ленинградская обл.	4	-	-	22	5	31	62 Куликова, 1965

Продолжение табл. 8

Тип почв	Фитоценоз	Место-нахождение	Число видов (с учетом разновидностей)					Chlorophyta	Р. р. eto	Автор
			Суало-прокату-ота	Eustigma-tophyta	Eugle-porphyta	Xantho-phyta	Vacilla-riophyta			
Дерново-подзолистая Бурая лесная	Елово-липовый Дубово-листвен- нично-сосновый	Кировская обл. Амурская обл.	1	-	-	5	-	16	22	Носкова, 1968а
			23	-	-	5	4	20	52	Новичкова-Иванова, 1969
Глеево-подзолистая Дерново-подзолистая	Хвощинный Дубово-еловый	Тюменская обл. Московская обл.	-	-	-	7	-	22	29	Бусыгина, 1972
			13	-	-	32	5	73	123	Алексахина, 1978
»	Хвощинный и смешанный	Иркутская обл.	12	-	-	13	2	38	65	Судакова, 1981
Дерново-глубокопод- золенная	Черневая тайга	Новосибирская обл.	17	-	-	15	5	40	77	Артамонова, 1982
			7	-	-	4	3	24	38	Алексахина, Штина, 1984
Подзолистая	Хвощинный	Мурманская обл.	5	-	-	19	4	42	70	Особенности ... 1985; Ельшина, 1986
Дерново-подзолистая	Пихтово-еловый	Пермская обл.	-	-	-	-	-	-	25	Перминова и др., 1989
-	Елово-пихтово-кедровый	Республика Бурятия	-	-	-	-	-	-	14	»
-	Елово-кедрово-пихтовый	»	-	-	-	-	-	-	16	»
-	Листеннично-сосновый	»	-	-	-	-	-	-	5	»
-	Елово-сосново-брусничный	»	-	-	-	-	-	-	5	»
Подзолистая	Еловые и листвен- ничные кульчуры	Чехия	9	1	-	4	10	41	66	Лукашовá, Hoffmann, 1996
Темно-серая лесная тяжелосуглинистая	Елово-липово-сны- тевый	Республика Башкортостан	9	-	-	10	3	40	62	Кузнецов, 1997
Серые лесные	Кульчуры листвен- ничны	»	5	-	-	10	7	26	48	Суганков а, 2000

Окончание табл. 8

Тип почв	Фитоценоз	Место-нахождение	Число видов (с учетом разновидностей)						Автор	
			Суло-прокату-ота	Eustigma- tophyta	Eugle- porphyta	Xantho- phyta	Vacilla- tophyta	Chloro- phyta		
Горно-лесные серые	Елово-липовый-разнотравный	»	2	-	-	7	12	28	49	Шмелев, 2001
-	Хвойный	Украинские Карпаты	2	-	4	18	3	64	91	Романенко, 2002
Мерзлотнтаежные дерново-подзолистые и маломощные подзолистые, дерново-подзолистые и подзоли-стые, лугово-дерновые	Сосновый, листвен-ничный, еловый и кедровый	Иркутская обл.	19	4	-	22	5	36	86	Судаква, Егорова, 2003
-	Хвойный	Украина (лесо-степная зона)	13	5	2	38	9	139	207	Мальцева, 2009

ных, что обусловлено лучшими условиями освещенности, влажности и меньшей кислотности почвы. В лиственных лесах увеличивается количество видов цианопрокариот и диатомовых водорослей (Носкова, 1968а; Алексахина, Штина, 1984; Мальцева, 2003).

В разных типах хвойных фитоценозов видовое разнообразие почвенных водорослей также имеет некоторые отличия. В сосновых лесах, благодаря большей освещенности и лучшим гидротермическим условиям почвы, видовое разнообразие почвенных водорослей выше, чем в еловых и лиственничных лесах (Чаплыгина, 1976, 1977; Алексахина, Штина, 1984; Сугачкова, 2000; Микроскопические..., 2001; Кузяхметов, 2005). В ельниках в качестве доминантов почвенных альгогруппировок чаще всего выступают «теневые» желтозеленые, а в почвах сосняков – зеленые водоросли (Матвиенко, 1958; Чаплыгина, 1976; Myers, Davis, 2003). В подстилке и верхних горизонтах почв сосняков встречаются *Cyanopharyota*, а в почвах ельников – представители из отдела *Bacillariophyta* (Матвиенко, 1958; Чаплыгина, 1976).

Большое воздействие на развитие почвенных водорослей оказывают свойства почв, на которых произрастают данные леса. В первую очередь это физические характеристики – почвенная текстура (гранулярная, порошкообразная и т.д.) и тип почвы (Комарову, 1976). Согласно данным литературы (см. табл. 8), дерново-подзолистые почвы характеризуются наибольшим разнообразием почвенных водорослей (Алексахина, 1978; Судакова, 1981; Илюшенко, 2003). Торфянисто-подзолисто-глеевая почва под хвойным лесом отличается высоким разнообразием видов зеленых и диатомовых водорослей, что связано с благоприятным водным режимом, наличием кремнезема в поверхностных горизонтах (Штина, 1959а). Для почв хвойных пойменных фитоценозов, отличающихся высокой влажностью, достаточно устойчивым температурным режимом и наличием питательных веществ (Алексахина, Штина, 1984), характерно значительное количество диатомей и постоянное присутствие желтозеленых водорослей (Штина, 1959а; Судакова, Егорова, 2003). Многие виды цианопрокариот, диатомовых, желтозеленых и эустигматофитовых водорослей предпочитают нейтральные щелочные и соленые почвы с большим количеством кальция (Lund, 1945, 1946; Lukesova, 1996; Lukesova, 2001; Soil ..., 2001; Myers, Davis, 2003). Тогда как представители рода *Chlamydomonas* являются постоянными обитателями мохового покрова и кислых почв (Судакова, Егорова, 2003).

На видовое разнообразие почвенных водорослей существенное влияние оказывают свойства почвы в пределах проекций крон

деревьев, поскольку растение-эдификатор формирует вокруг себя определенную внутреннюю структуру – микророзону. Каждая микророзона отличается составом напочвенного покрова, запасом подстилки, мощностью гумусового и элювиального горизонтов (Карпачевский, 1981). На свойства почвы вокруг эдификатора существенное влияние оказывают растения травянистого яруса. Они могут нарушать «закономерную анизотропность» (изменчивость почвы по вертикальной и горизонтальной осям) (Карпачевский, 1981). Свойства почвы меняются в пределах проекции кроны от ствола дерева к его периферии за счет изменения величины опада и запаса подстилки, количества проникающего света и осадков. Отмечается повышение числа видов и численности почвенных водорослей в периферической зоне, возрастание роли зеленых водорослей и уменьшение желтозеленых (Алексахина, Штина, 1984). В зависимости от кроны дерева меняется распределение водорослей вокруг него в почве. Так, в сосновых фитоценозах интенсивное развитие водорослей наблюдается в середине проекций крон, а в еловых – только между кронами (Чаплыгина, 1977).

В направлении с севера на юг возрастает численность водорослей в почвах и интенсивность их развития, в почвенном профиле наблюдается более глубокое проникновение *Cyanoprokaryota*, повышается значение колониальных *Xanthophyta* и *Chlorophyta*, уменьшается разнообразие хламидомонад, увеличивается обилие *Bacillariophyta* (наибольшее количество которых отмечено в щелочных почвах) (Алексахина, Штина, 1984). В настоящее время альгогруппировки почв северотаежной и среднетаежной подзон таежной зоны изучены недостаточно. В северотаежной подзоне максимума разнообразия достигают зеленые водоросли из семейства *Gloeocystidaceae*, диатомеи развиты слабо (Штина, Ройзин, 1966; Начальные..., 1999). Зональным типом почв средней тайги являются подзолистые почвы, которые характеризуются сравнительно простым составом альгогруппировок с преобладанием одноклеточных зеленых и желтозеленых, устойчивых к низкому рН, с очень малым количеством цианопрокариот и небольшой общей биомассой (Ельщина, 1986). Основная масса водорослей наблюдается у поверхности почвы (0-15 см), максимума разнообразия здесь достигают *Chlorellaceae* и *Pleurochloridaceae* (Зауер, 1956). В нижележащих горизонтах они практически не встречаются (Штина и др., 1998). В почвах под зональными типами растительности этих (а также южнотаежной) подзон исчезают представители *Schizotrichaceae* и *Stigonemataceae*, наблюдается депрессия *Oscillatoriaceae* и *Scytonemataceae* (Штина, Ройзин, 1966). Для южной тайги характерны дерново-подзолистые почвы с многообразием водорос-

лей всех систематических групп и разных жизненных форм, интенсивным развитием азотфиксирующих цианопрокариот и мелких диатомовых. Они распространены по всему гумусовому горизонту (Алексахина, 1971; Штина и др., 1998). Подзона южной тайги характеризуется разнообразием видов рода *Characiopsis* (Чаплыгина, 1978) и минимумом разнообразия всех *Cyanoprokaryota* (Костиков, 1991a). Во всех подзонах таежной зоны структура ведущих семейств сходна: преобладают *Chlamydomonadaceae*, *Pleurochloridaceae*, *Chlorococcaceae*, *Ulotrichaceae*, *Chlorellaceae*, *Oscillatoriaceae*, *Characiopsidaceae* (Костиков, 1991a).

Сезонная динамика температурного режима, влажности и освещенности вызывает резкие изменения в водорослевых группировках (Штина, 1959; Штина, Голлербах, 1976; Grondin, Johansen, 1995). Численность почвенных водорослей возрастает от весны к осени (Штина, Ройзин, 1966; Алексахина, Штина, 1984; Мальцева, 2005). Установлено, что развитие цианопрокариот из порядка *Chroococcales* приурочено к теплому и влажному периоду, *Nostocales* разнообразны летом и осенью, *Oscillatoriales* – весной и осенью (Носкова, 19686). К осени во всех типах леса увеличивается разнообразие *Chlamydomonas*. Развитие зеленых нитчаток приурочено к весне и лету (Чаплыгина, 1976).

Большое влияние на развитие почвенных водорослей оказывает размещение по горизонтам, определяющим фактором является проникающий в почву свет. Максимум видового богатства и количественного развития альгогруппировок наблюдается в поверхностном слое почвы 0-2 см (Алексахина, Штина, 1984; Кузяхметов, 1997; Кузяхметов, Гарипова, 1997; Myers, Davis, 2003). Отмечается уменьшение числа водорослей с глубиной, по данным Е.А. Судаковой и И.Н. Егоровой (2003) в три-четыре раза снижается число видов на глубине 20-25 см. Наиболее глубоко проникающими в почву видами из желтозеленых являются *Heterococcus chodatii* Vischer, а из зеленых – *Chlorella vulgaris* (Чаплыгина, 1976). В сосновых насаждениях на глубине 80 см была встречена *Chlamydomonas gloeogata* (Кузяхметов, 2007), а на 160-170 см обнаружена мелкоклеточная диатомовая водоросль *Navicula pelliculosa* (Breb.) Nilse (Алексахина, Штина, 1984; Микроскопические..., 2001). В хвойных лесах также высокое разнообразие альгогруппировок может наблюдаться на глубине 5-10 см, иногда 10-15 см, что, вероятно, связано с вымыванием водорослей осадками из вышележащих горизонтов. В слое почвы 2-5 см, включающем полуразложившуюся подстилку, в результате большей уплотненности, более высокой кислотности и концентрации органических кислот, плохой смачиваемости, а также вследствие колебаний влажности и темпера-

туры отмечается невысокое видовое разнообразие почвенных водорослей (Алексахина, Штина, 1984). В подстилке ельников и сосняков распространены диатомеи и цианопрокариоты, которые в нижележащих горизонтах почвы встречаются только спорадически (Lund, 1945; Алексахина, Штина, 1984). В лесной подстилке наблюдается обилие зеленых нитчаток *Klebsormidium nitens*, *Stichococcus minor* и видов *Coccomyxa*, а также отмечается меньшее разнообразие хламидомонад и желтозеленых, чем в минеральных горизонтах (Алексахина, 1971; Чаплыгина, 1976; Алексахина, Штина, 1984). Кроме того, опад ельника-кисличника отличается большим видовым разнообразием почвенных водорослей, чем опад бора-черничника. Е.А. Бусыгина (1972) связывает это с разной влажностью лесной подстилki и неодинаковым развитием травянистых растений.

Почвы хвойных лесов в силу высокой кислотности, низкого содержания питательных веществ, бесструктурности и переувлажненности отличаются небольшой численностью водорослей, обычно в них отмечается до 70 тыс. клеток на 1 г воздушно-сухой почвы (Алексахина, Штина, 1984). Наибольшее количество почвенных водорослей выявлено в опаде ельника-черничника на дерново-подзолистой почве – 2855 тыс. на 1 г сухой почвы (Штина, Ройзин, 1966), наименьшее – 13 тыс. клеток на 1 г в ельнике-черничнике на сильноподзолистой почве (Алексахина, 1977). В дубово-лиственнично-сосновых лесах и борах остепненных наблюдается увеличение численности водорослей из отдела *Suaporogkaryota* (Новичкова-Иванова, 1969; Гаель и др., 1980), в березово-еловых черничных лесах – *Vacillariophyta* (Домрачева, Дабах, 2004).

Важным моментом при взаимодействии высших растений с почвенными водорослями является ризосферный эффект. Влияние растений возможно благодаря выделению разнообразных веществ корнями, а также в связи с особыми режимами, складывающимися в ризосфере (Новичкова-Иванова, 1968; Голлербах, Штина, 1969; Алексахина, 1972; Штина, Голлербах, 1976; Lukesova, 1996; Кузяхметов, Гарипова, 1997). Как показывают работы ряда авторов, ризосфере каждого высшего растения соответствует своя альгогруппировка, при этом тип почвы не оказывает существенного влияния на ризосферный эффект (Взаимодействие..., 1964; Алексахина, Штина, 1984). Видовое разнообразие в корнеобитаемом слое сосняков выше, чем в лиственничных насаждениях, где корневые выделения обладают высокой фитонцидностью (Микроскопические..., 2001).

Почвы, сформировавшиеся под разными типами хвойных лесов, отличаются по видовому составу, количеству и комплексу

доминирующих видов водорослей. Видовое разнообразие и развитие альгогруппировок изменяются в зависимости от зонально-географических особенностей, вертикально-ярусного размещения, типа почвы, сезона года. Почвы хвойных фитоценозов характеризуются низким видовым разнообразием почвенных водорослей. Преобладают одноклеточные зеленые и желтозеленые (Комарову, 1976; Алексахина, Штина, 1984). Ведущими семействами в хвойных фитоценозах являются *Chlamydomonadaceae* и *Chlorococcaceae* (Чаплыгина, 1976; Алексахина, Штина, 1984; Костииков, 1991а; Effects ..., 2001; Мальцева, 2003; Hoffman et al., 2007). Преобладают виды из родов *Chlamydomonas*, *Chlorococcum*, *Tetracystis*, *Bracteacoccus*, *Neochloris*, *Stichococcus*, *Pseudococcomyxa*, *Klebsormidium* (Starks et al., 1981; Алексахина, Штина, 1984; Lukesova, Hoffmann 1996; Effects..., 2001). Количественный диапазон составляет от 15 тыс. до 5 млн. клеток на 1 см² (Бусыгина, 1976; Чаплыгина, 1976; Гаель и др., 1980; Алексахина, Штина, 1984). В доминирующем комплексе чаще других отмечены *Chlamydomonas debaryana* var. *atactogama*, *C. gloeogama*, *Chlorella vulgaris*, *Chlorococcum infusionum*, *Bracteacoccus minor*, *Klebsormidium flaccidum*, *Stichococcus minor*, *Botrydiopsis arhiza*, *Characiopsis minuta* (Чаплыгина, 1976; Алексахина, Штина, 1984; Кузяхметов, 1997; Шмелев, 2001; Effects..., 2001; Мальцева, 2003, 2005; Hoffman et al., 2007). Как показал проведенный анализ, сведения о разнообразии и структуре сообществ почвенных водорослей еловых лесов немногочисленны, наименее изучены в альгологическом отношении подзоны средней и южной тайги.

3.2. Таксономический анализ альгофлоры еловых лесов

Всего в почвах еловых лесов подзон средней и южной тайги по результатам наших исследований обнаружено 112 видов водорослей (121 разновидность, включая номенклатурный тип вида) из шести отделов (рис. 2): Цианопрокaryota – семь, Euglenophyta – четыре, Eustigmatophyta – три, Xanthophyta – восемь (11), Bacillariophyta – 25 (27), Chlorophyta – 65 (69), 11 классов, 29 порядков, 42 семейства, 56 родов. Это составляет 20% от выявленного разнообразия водорослей всей лесной зоны России (Алексахина, Штина, 1984) и 42% от видового разнообразия водорослей еловых лесов (Приложение). Ведущим отделом, как отмечали ранее и другие авторы, для всех лесных фитоценозов является Chlorophyta (см. табл. 8) (Штина, Ройзин, 1966; Носкова, 1968а; Поцене, 1970; Алексахина, 1978; Lukesova, Hoffmann, 1996; Кузяхметов, Гари-

пова, 1997; Дорохова, Исаченкова, 2006). По сравнению с другими типами лесных сообществ в почвах изученных ельников возрастает роль Bacillariophyta, что также было отмечено рядом авторов (Зауер, 1956; Lukesova, Hoffmann, 1996). Наблюдается заметное уменьшение доли Xanthophyta, обычно входящих в число массовых и доминирующих видов водорослей в почвах разных типов леса. Специфической особенностью альгофлоры еловых лесов является очень низкое разнообразие и слабое развитие Cyanoprokaryota в отличие от других типов лесных фитоценозов (Зауер, 1956; Алексахина, Штина, 1984; Lukesova, Hoffmann, 1996). Увеличение видового разнообразия Euglenophyta по сравнению с данными предыдущих сводок по лесам (Алексахина, Штина, 1984; Effects..., 2001) объяснимо слабой изученностью этой группы.

Наибольшее количество видов выявлено в семействах *Chlamydomonadaceae*, *Chlorococcaceae*, *Characiopsidaceae* и *Fragilariaceae* (табл. 9, Приложение). Они составляют 33% от общего видового разнообразия почвенных водорослей исследованных ельников (рис. 3). Первые три семейства всегда входят в комплекс преобладающих для других типов хвойных фитоценозов таежной зоны (Алексахина, Штина, 1984; Lukesova, 1996; Effects..., 2001). В спектре ведущих (10) семейств изученных ельников повышается доля диатомовых водорослей, среди которых встречаются влаголюбивые ацидофильные виды. Особенностью состава ведущих семейств является отсутствие цианопрокариот. Для хвойных лесов более южных районов характерно преобладание несколько иных семейств: в ельниках разнотравных – *Chlamydomonadaceae*, *Chlorococcaceae*, *Myrmeceiaceae*, *Chlorellaceae* (Шмелев, 2001); в сосняках зеленомошных – *Oscillatoriaceae*, *Pleurochloridaceae*, *Chlamydomonadaceae*, *Neochloridaceae*, *Chlorellaceae* (Илющенко, Белич, 2005); сосняках

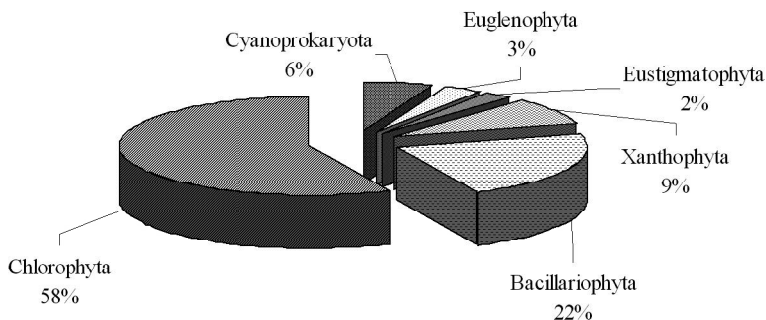


Рис. 2. Соотношение видового разнообразия почвенных водорослей еловых лесов по отделам.

Таблица 9

Таксономическая структура альгофлоры еловых лесов

Семейство	Место семейства	Число		
		родов	видов	видовых и внутривидовых таксонов
<i>Chlamydomonadaceae</i>	1	2	19	20
<i>Chlorococcaceae</i>	2	2	7	7
<i>Characiopsidaceae</i>	3-4	1	3	6
<i>Fragilariaceae</i>	3-4	4	6	6
<i>Bracteacoccaceae</i>	5-6	2	5	5
<i>Klebsormidiaceae</i>	5-6	1	5	5
<i>Pinnulariaceae</i>	7-10	1	2	4
<i>Euglenaceae</i>	7-10	4	4	4
<i>Naviculaceae</i>	7-10	1	4	4
<i>Actinochloridaceae</i>	7-10	2	4	4
<i>Phormidiaceae</i>	11-18	1	3	3
<i>Eunotiaceae</i>	11-18	1	3	3
<i>Cymbellaceae</i>	11-18	1	3	3
<i>Eustigmataceae</i>	11-18	2	3	3
<i>Choricystidaceae</i>	11-18	1	3	3
<i>Leptosiraceae</i>	11-18	1	3	3
<i>Myrmeciaceae</i>	11-18	2	3	3
<i>Stichococcaceae</i>	11-18	1	3	3
<i>Chlorosarcinaceae</i>	19-26	1	2	2
<i>Botrydiopsidaceae</i>	19-26	1	2	2
<i>Centrtractaceae</i>	19-26	1	2	2
<i>Bacillariaceae</i>	19-26	1	2	2
<i>Chlorellaceae</i>	19-26	1	—	2
<i>Ankistrodesmaceae</i>	19-26	2	2	2
<i>Radiococcaceae</i>	19-26	2	2	2
<i>Desmidiaceae</i>	19-26	1	2	2
<i>Merismopediaceae</i>	27-42	1	1	1
<i>Microcystaceae</i>	27-42	1	1	1
<i>Oscillatoriaceae</i>	27-42	1	1	1
<i>Nostocaceae</i>	27-42	1	1	1
<i>Heterococcaceae</i>	27-42	1	1	1
<i>Stephanodiscaceae</i>	27-42	1	1	1
<i>Achnanthaceae</i>	27-42	1	1	1
<i>Diadesmidaceae</i>	27-42	1	1	1
<i>Catenulaceae</i>	27-42	1	1	1
<i>Rhopalodiaceae</i>	27-42	1	1	1
<i>Protosiphonaceae</i>	27-42	1	1	1
<i>Pleurastraceae</i>	27-42	1	1	1
<i>Oocystaceae</i>	27-42	1	1	1
<i>Closteriaceae</i>	27-42	1	—	1
<i>Parietochloridaceae</i>	27-42	1	1	1
<i>Ulotrichaceae</i>	27-42	1	1	1

Примечание: прочерк – виды не обнаружены.

и ельниках разнотравных – *Chlamydomonadaceae*, *Chlorococcaceae*, *Chlorellaceae* (Демченко, 1998; Леванец, 1998; Романенко, 2002).

Ведущими родами по числу видов в альгофлоре еловых лесов являются одноклеточные и нитчатые зеленые и желтозеленые водоросли: *Chlamydomonas*, *Characiopsis*, *Chlorococcum*, *Klebsormidium* (табл. 10, Приложение 1). Они составляют 28% от общего разнообразия альгофлоры исследованных ельников (рис. 4). Представленные роды, согласно данным литературы, доминируют в альгогруппировках практически всех типов лесных фитоценозов (Starks et al., 1981; Алексахина, Штина, 1984; Lukesova, Hoffmann, 1996). Особенности почв еловых лесов являются высокое разнообразие видов рода *Chlamydomonas*, присутствие в ведущем спектре диатомовых водорослей из родов *Pinnularia* и *Navicula*, незначительное число родов желтозеленых и цианопрокариот. Для лесных подзолистых почв в целом характерно преобладание родов *Chlorococcum*, *Characium*, *Chlorella*, *Pleurococcus*, *Klebsormidium*, *Stichococcus* (Штина, 1959а; Алексахина, Штина, 1984), что согласуется с нашими данными для ельников.

Таксономический анализ показал, что в альгогруппировках исследованных ельников высока доля маловидовых (содержащих от одного до четырех видов) семейств и родов (табл. 11), число многовидовых таксонов незначительно. Такое неравномерное распределение видового и внутривидового разнообразия свидетельствует об упрощенной организации лесных альгогруппировок, что связано в первую очередь с неблагоприятными экологическими условиями для развития почвенных водорослей. Основными из них являются высокая кислотность, низкое содержание элементов минерального питания в почвах и степень увлажнения почвы, а также недостаточное количество света (см. табл. 5) из-за высокой сомкнутости крон и мощного развития мохового покрова в темнохвойных лесах (Коренные..., 2006).

При сравнении таксономической структуры альгогруппировок разных лесных формаций для ельников отмечено самое

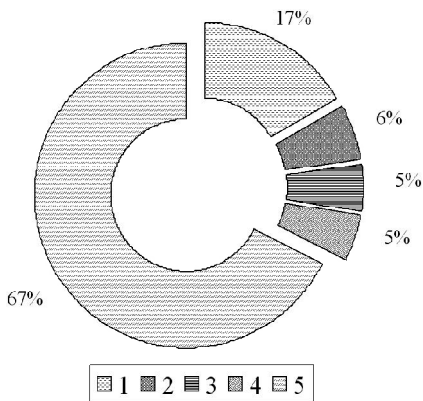


Рис. 3. Соотношение ведущих семейств почвенных водорослей ельников по числу видовых и внутривидовых таксонов. 1 – *Chlamydomonadaceae*; 2 – *Chlorococcaceae*; 3 – *Characiopsidae*; 4 – *Fragilariaceae*; 5 – прочие.

Таблица 10

**Распределение видового разнообразия
почвенных водорослей еловых лесов по родам**

Род	Место рода	Число	
		ВИДОВ	ВИДОВЫХ И ВНУТРИВИДОВЫХ ТАКСОНОВ
<i>Chlamydomonas</i>	1	18	19
<i>Characiopsis</i>	2	3	6
<i>Chlorococcum</i>	3-4	5	5
<i>Klebsormidium</i>	3-4	5	5
<i>Pinnularia</i>	5-7	2	4
<i>Navicula</i>	5-7	4	4
<i>Bracteacoccus</i>	5-7	4	4
<i>Phormidium</i>	8-14	3	3
<i>Eunotia</i>	8-14	3	3
<i>Cymbella</i>	8-14	3	3
<i>Macrochloris</i>	8-14	3	3
<i>Leptosira</i>	8-14	3	3
<i>Stichococcus</i>	8-14	3	3
<i>Pseudococcomyxa</i>	8-14	3	3
<i>Vischeria</i>	15-25	2	2
<i>Botrydiopsis</i>	15-25	2	2
<i>Bumilleriopsis</i>	15-25	2	2
<i>Fragilaria</i>	15-25	2	2
<i>Synedra</i>	15-25	2	2
<i>Hantzschia</i>	15-25	2	2
<i>Tetracystis</i>	15-25	2	2
<i>Chlorosarcinopsis</i>	15-25	2	2
<i>Myrmecia</i>	15-25	2	2
<i>Chlorella</i>	15-25	—	2
<i>Cosmarium</i>	15-25	2	2
<i>Aphanocapsa</i>	26-56	1	1
<i>Microcystis</i>	26-56	1	1
<i>Lyngbya</i>	26-56	1	1
<i>Anabaena</i>	26-56	1	1
<i>Trachelomonas</i>	26-56	1	1
<i>Euglena</i>	26-56	1	1
<i>Astasia</i>	26-56	1	1
<i>Scytomonas</i>	26-56	1	1
<i>Eustigmatos</i>	26-56	1	1
<i>Heterococcus</i>	26-56	1	1
<i>Stephanodiscus</i>	26-56	1	1
<i>Tabellaria</i>	26-56	1	1
<i>Diatoma</i>	26-56	1	1
<i>Achnanthes</i>	26-56	1	1
<i>Luticola</i>	26-56	1	1

Род	Место рода	Число	
		видов	видовых и внутривидовых таксонов
<i>Amphora</i>	26-56	1	1
<i>Epithemia</i>	26-56	1	1
<i>Carteria</i>	26-56	1	1
<i>Actinochloris</i>	26-56	1	1
<i>Spongiochloris</i>	26-56	1	1
<i>Pseudopleurococcus</i>	26-56	1	1
<i>Dictyochloris</i>	26-56	1	1
<i>Scotiellopsis</i>	26-56	1	1
<i>Keratococcus</i>	26-56	1	1
<i>Chlorolobion</i>	26-56	1	1
<i>Parietochloris</i>	26-56	1	1
<i>Elliptochloris</i>	26-56	1	1
<i>Gloeocystis</i>	26-56	1	1
<i>Coccomyxa</i>	26-56	1	1
<i>Ulothrix</i>	26-56	1	1
<i>Closterium</i>	26-56	–	1

Примечание: прочерк – виды не обнаружены.

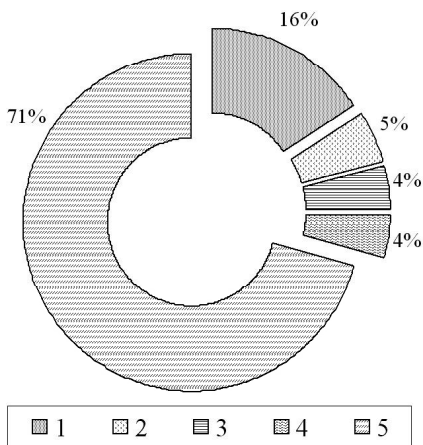


Рис. 4. Соотношение ведущих родов почвенных водорослей по числу видовых и внутривидовых таксонов в альгофлоре ельников. 1 – *Chlamydomonas*, 2 – *Characiopsis*, 3 – *Chlorococcum*, 4 – *Klebsormidium*, 5 – прочие.

низкое видовое и структурное разнообразие почвенных водорослей (см. табл. 8), число видов в группировках сосняков выше в 1.2-1.5, а в лиственных – в 1.5-2 раза (Алексахина, Штина, 1984).

Доминирующий комплекс водорослей еловых лесов специфичен и отличается от других типов хвойных лесов незначительным числом видов-доминантов, представленных в основном одноклеточными зелеными водорослями-убиквидами. Для выявления активно вегетирующих видов использовали чашечные культуры со стеклами оброста. Массовое развитие было отмечено для *Chlamydomonas gloeogama*, *Chlorella vulga-*

Таблица 11

**Распределение семейств и родов
по числу содержащихся в них видов и внутривидовых таксонов**

Число таксонов в семействе	Число семейств/%	Число таксонов в роде	Число родов/%
1	16/38	1	31/55
2-4	19/45	2-4	21/37
5-14	5/12	5-14	3/5
>14	1/2	>14	1/3
Всего	42/100	Всего	56/100

ris, *Stichococcus* cf. *minor*, *Pseudococcomyxa simplex* (см. вклейку – рис. 3.1).

Все эти виды отнесены к доминирующему комплексу, только для них отмечены заметные невооруженным глазом разрастания на поверхности покровных стекол и почвы в пробах всех исследованных ключевых участков. Они же, а также виды рода *Klebsormidium*, составляли основу водорослевых разрастаний при проведении количественного учета водорослей методом предельных разведений, а также в агаровых и жидких накопительных культурах.

Первые четыре являются облигатными доминантами лесных альгосинузий (Штина, Ройзин, 1966; Алексахина, Штина, 1984; Lukesova, 1996). Все вышеперечисленные таксоны являются широко распространенными в разных типах почв от полярных пустынь до аридных регионов (Новичкова-Иванова, 1980; Starks et al., 1981; Штина, 1982; Гецен, 1985; Костиков, 1991а; Гецен и др., 1994; Кузяхметов, 1997; Кузяхметов, Гарипова, 1997).

В разных типах еловых фитоценозов с высокой частотой встречаемости отмечаются (см. вклейку – рис. 3.2-3.3; Приложение): *Eustigmatos magnus*, *Bracteacoccus minor*, *Chlamydomonas debaryana* var. *atactogama*, *C. gloeogama*, *C. elliptica*, *Chlorella vulgaris* var. *vulgaris*, *Chlorococcum infusionum*, *Klebsormidium flaccidum*, *K. nitens*, *Myrmecia incisa*, *Stichococcus bacillaris* (Штина, Ройзин, 1966; Чаплыгина, 1976; Дугина и др., 1991; Новаковская, 2007; Hoffman et al., 2007).

При сопоставлении видового состава почвенных водорослей исследованных участков с результатами их изучения в разных типах лесов России и прилегающих территорий (Алексахина, Штина, 1984) отмечено более низкое видовое разнообразие этой группы организмов в ельниках. На уровне отделов наблюдается относительно высокое сходство систематического состава (табл. 12). Как уже было отмечено ранее, ведущим отделом во всех лесных почвах является *Chlorophyta*.

Таблица 12

Таксономическое разнообразие почвенных водорослей лесных почв

Отдел	Подзоны средней и южной тайги (данные авторов)	%	Лесные почвы России (Алексахина, Штина, 1984)	%
Цианобактерии	7	6	100	23.5
Euglenophyta	4	3	1	0.5
Eustigmatophyta	3	2	101	24
Xanthophyta	11	9		
Bacillariophyta	27	22	39	9
Chlorophyta	69	58	180	43
Всего	121	100	420	100

Выявлено 10 видов, не отмеченных ранее в почвах России (Приложение) и 39 таксонов, не зарегистрированных в лесных почвах России (Алексахина, Штина, 1984). Также обнаружено 35 видов, ранее не встреченных в почвах Кировской области (Штина, 1997), и 42 вида, новые для альгофлоры Республики Коми (Гецен и др., 1994; Зимонина, 1998; Андреева, 2004; Природная ..., 2005). Нахождение этих видов можно объяснить недостаточной изученностью альгогруппировок почв среднетаежной подзоны. К интересным флористическим находкам относятся новые виды для почв России. *Trachelomonas* cf. *granulata* – обнаружен единично в почвах ельника чернично-зеленомошного в заказнике «Былина». Обычно встречается в толще воды и на дне стоячих и заболоченных водоемов, в небольших речках южных районов Европейской России (Попова, 1955). *Astasia* cf. *dangeardii* – выявлен в почвах ельника хвощово-снытевого и ельников чернично-зеленомошных, ранее был обнаружен в почве грабово-кленового леса (Украина), в водоемах со стоячей и слабо проточной водой (Водорости..., 2001; Ветрова, 2004). *Scytomonas* cf. *pusilla* – единично в почве ельника кислично-зеленомошного на территории заказника, ранее был выявлен в почвах Чехословакии (Ettl, Gartner, 1995). *Stephanodiscus* cf. *medius*, *Fragilaria arcus*, *F. capucina*, *Diatoma tenuis* – единичные находки в почве ельника чернично-зеленомошного, расположенного на территории заказника (Рудакова, Стенина, 2004). Все вышеперечисленные виды из отдела Bacillariophyta ранее были отмечены в водных местообитаниях (Krammer, Lange-Bertalot, 1986, 1991). *Chlamydomonas* cf. *actinochloris* – довольно часто в почвах ельников кислично-зеленомошного, кислично-черничного и чернично-зеленомошных, ранее отмечался в лесных, степных и горных почвах Украины (Водорости..., 2001). *Macrochloris chlorococ-*

coides – единичные находки в почве ельника чернично-зеленомошного в заказнике. *Pseudococcomyxa* cf. *pringsheimii* – в почвах ельников чернично-зеленомошных.

Значительное число выявленных нами видов ранее не было обнаружено в наземных местообитаниях, что связано с повышенным грунтовым увлажнением некоторых исследованных участков и заносом данных организмов из водной среды. Расширение списка водорослей почв произошло также за счет современных изменений в классификации многих таксономических групп водорослей, начиная от внутривидовых таксонов до уровня отделов (Водорості..., 2001).

Изученные ельники по сравнению с другими типами лесных фитоценозов отличаются относительно невысоким видовым разнообразием почвенных водорослей. В таксономической структуре альгофлоры ельников увеличивается доля Chlorophyta и Bacillariophyta, уменьшается – Cyanoprokaryota и Xanthophyta.

Преобладающими семействами являются *Chlamydomonadaceae*, *Chlorococcaceae*, *Characiopsidaceae* и *Fragilariaceae*, широко распространенные в хвойных фитоценозах таежной зоны. Особенностью таксономической структуры альгофлоры изученных ельников на уровне семейств является повышение доли Bacillariophyta и отсутствие в лидирующем комплексе Cyanoprokaryota. В родовом спектре наблюдается высокое разнообразие видов рода *Chlamydomonas*, незначительное число желтозеленых, цианопрокарот и появление в ведущем комплексе диатомей.

Преобладание одноклеточных зеленых и желтозеленых водорослей (виды из родов *Chlamydomonas*, *Chlorococcum*, *Bracteacoccus*, *Characiopsis* и др.), зеленых нитчаток (*Klebsormidium* и *Stichococcus*) сближает изученные еловые ассоциации с разными типами лесных формаций (Алексахина, Штина, 1984). В то же время низкое видовое разнообразие и численность водорослей, доминирование одноклеточных Chlorophyta, в частности видов-убиквистов, отличающихся исключительной выносливостью к высокой кислотности, низкому содержанию биогенных элементов и бесструктурности почвы, подчеркивают характерные особенности альгофлоры еловых лесов.

3.3. Разнообразие почвенных водорослей изученных еловых ассоциаций

Согласно данным литературы, альгогруппировки хвойных фитоценозов отличаются невысоким видовым разнообразием еловых лесов – отмечается от 15 до 91 вида, в сосновых – от 16 до 133,

смешанных и хвойных – от 22 до 123 (см. табл. 8). Наибольшее число видов выявлено в группировках водорослей сосняка бруснично-зеленомошного (Илющенко, 2003), наименьшее в ельнике брусничном (см. табл. 8) (Почене, 1970). Видовое разнообразие водорослей в хвойных фитоценозах неоднородно и изменяется в широких пределах: Суанорокарыота отсутствуют в сосняках и ельниках (Бусыгина, 1972; Кузяхметов, Гарипова, 1997; Мальцева, 2003), до 24 видов в сосняках крапивных с примесью малины (Илющенко, 2003); Bacillariophyta – от полного отсутствия в ельниках липовых, ельниках кисличных и сосняках (Носкова, 19686; Бусыгина, 1972; Чаплыгина, 1976) до 12 видов в ельниках разнотравных (Шмелев, 2001); Xanthophyta – полное отсутствие в ельниках брусничных (Почене, 1970) до 52 видов в сосняках (Чаплыгина, 1976); Chlorophyta – от трех видов в смешанных лесах (Андросова, 1964) до 82 в сосняках бруснично-зеленомошных (Илющенко, 2003). В сосняках заболоченных большая часть выявленных видов относится к отделу Bacillariophyta (Зауер, 1956), в коренных сосняках и ельниках – Xanthophyta (Чаплыгина, 1976), в смешанных и дубово-лиственнично-сосновых лесах, а также остепненных борах – Суанорокарыота (Андросова, 1964; Новичкова-Иванова, 1969; Гаель и др., 1980).

В еловых лесах наибольшее таксономическое разнообразие водорослей (см. табл. 8) отмечается в почвах ельников черничных (Чаплыгина, 1976; Алексахина, 1978), наименьшее – в ельниках брусничных (Почене, 1970). Видовое разнообразие почвенных водорослей разных отделов в ельниках варьирует: Суанорокарыота – от 0-2 таксонов в ельниках кисличных (Алексахина, 1978; Кузяхметов, Гарипова, 1997) до девяти видов в ельнике мелкотравно-кустарничково-зеленомошном (Дорохова, Исаченкова, 2006); Bacillariophyta – от 0-1 в ельнике мелкотравно-кустарничково-зеленомошном и ельниках кисличных (Бусыгина, 1972; Чаплыгина, 1976; Алексахина, 1978; Кузяхметов, Гарипова, 1997; Дорохова, Исаченкова, 2006) до 12 видов в ельниках разнотравных (Шмелев, 2001); Xanthophyta – от 0-2 в ельниках брусничных (Почене, 1970; Кузяхметов, Гарипова, 1997) до 47 видов (Чаплыгина, 1976); Chlorophyta – от девяти видов в ельниках брусничных (Почене, 1970) до 52 в ельниках черничных (Алексахина, 1978). Согласно анализу данных литературы в разных еловых ассоциациях ведущая роль принадлежит водорослям из отдела Chlorophyta (Штина, Ройзин, 1966; Алексахина, 1978; Кузяхметов, Гарипова, 1997; Дорохова, Исаченкова, 2006), только в ельниках 30- и 93-летних было отмечено преобладание в альгогруппировках видов из отдела Xanthophyta (Чаплыгина, 1976). Большинство авторов указыва-

ют, что в еловых лесах наблюдается невысокое видовое разнообразие почвенных водорослей из отдела Euglenophyta, а также Cyanoprokaryota и Bacillariophyta.

Анализ таксономического разнообразия почвенных водорослей исследованных нами хвойных фитоценозов показал, что наибольшим разнообразием альгогруппировок отличаются почвы ельников чернично-зеленомошных (табл. 13). Это вызвано благоприятным для водорослей сочетанием в этих сообществах таких экологических факторов, как высокая влажность и относительно высокое содержание биогенных элементов (табл. 20).

В группировках почвенных водорослей всех изученных еловых лесов преобладают таксоны из отдела Chlorophyta. Соотношение представителей других отделов водорослей в исследованных ассоциациях имеет некоторые отличия: виды из отдела Cyanoprokaryota выявлены только в почве ельников кислично-зеленомошных и чернично-зеленомошных; Euglenophyta – ельников хвощово-снытевого, хвощово-черничного, кисличных, чернично-зеленомошных. Водоросли из отдела Bacillariophyta чаще встречались в почве ельников чернично-зеленомошных.

Исследованные ельники отличаются невысоким видовым разнообразием почвенных водорослей (16-56 видов), что характерно в целом для всех хвойных фитоценозов (Зауер, 1956; Штина, Ройзин, 1966; Алексахина, Штина, 1984; Lukesova, Hoffmann, 1996; Effects..., 2001). Коэффициент сходства Сьеренсена-Чекановского между участками составил 29-75% (табл. 14). Наибольшее сходство наблюдается между ключевыми участками со сходными фитоценозами: 3 и 4 (ельник кислично-зеленомошный и е. кисличный), а также 8 и 9 (ельники чернично-зеленомошные).

Несмотря на различные объемы выборок и степень антропогенной нагрузки, в разных типах ельников можно проследить незначительное уменьшение видового разнообразия водорослей при сравнении среднего числа видов (табл. 13, рис. 5) от основных зональных ассоциаций в средней и южной тайге – ельников чернично-зеленомошных и е. кислично-зеленомошных через разные варианты переходных ассоциаций ельников черничных и кисличных – к ограниченно распространенным – ельникам хвощово-снытевому и бруснично-зеленомошному. Несомненно, на разнообразие водорослей оказывает влияние не только тип фитоценоза, но и степень увлажнения почвы (см. табл. 5) и антропогенного воздействия (см. табл. 6). Максимальное число видов выявлено в фоновых фитоценозах с наибольшей почвенной влажностью (участки 13-17), где наряду с эдафотильными видами отмечены амфибильные и гидрофильные водоросли. Это согласуется с данными

Распределение видового (с внутривидовыми таксонами) разнообразия почвенных водорослей в исследованных ельниках

Ассоциация	Участок	Отдел							Всего
		Суанорогария	Euglenophyta	Eustigmato-phyta	Xanthophyta	Vacillariophyta	Chlorophyta		
Ельник хвощово-сныгевый	1	-	1	1	2	-	15	19	
	3	1	-	-	1	3	21	26	
Ельник кислично-зеленомошный	16	-	1	1	3	2	35	42	
	Всего	1	1	1	4	5	41	53	
Ельник кисличный	2	-	-	-	-	2	22	24	
	4	-	-	1	1	1	19	22	
Всего		-	-	1	1	2	30	34	
Ельник бруснично-зеленомошный	5	-	-	-	1	-	15	16	
Ельник чернично-кислично-зеленомошный	6	-	-	1	1	1	20	23	
Ельник кислично-черничный	7	-	-	2	4	1	20	27	
Ельник чернично-зеленомошный	8	1	-	-	-	2	21	24	
	9	1	-	-	-	3	22	26	
	10	1	1	1	1	3	23	30	
	11	1	-	2	1	1	25	30	
	12	-	-	1	2	3	24	30	
	13	-	2	-	2	3	33	40	
	15	-	-	1	-	22	32	56	
	17	4	1	-	2	5	36	48	
Всего		6	2	2	4	26	59	99	
Ельник хвощово-черничный	14	-	1	2	1	-	38	42	

Примечание: прочерк – виды не обнаружены.

Таблица 14

Значения коэффициента сходства Сьеренсена-Чекановского между исследованными ключевыми участками

		№ ключевого участка																
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
№ ключевого участка	1		41	35	48	40	42	47	46	48	44	44	32	33	36	29	39	35
	2			48	52	55	59	50	62	52	55	51	55	62	54	42	63	50
	3				75	42	57	52	56	53	50	53	57	48	50	51	44	43
	4					47	62	53	60	62	53	61	61	48	50	46	50	45
	5						51	51	50	52	47	39	39	46	48	33	48	40
	6							56	55	53	52	60	56	57	55	45	58	47
	7								50	49	52	59	45	47	49	45	49	42
	8									72	62	55	51	56	54	45	60	55
	9										57	53	42	48	55	43	52	48
	10											60	53	54	55	39	55	48
	11												60	60	58	46	55	43
	12													57	47	48	63	48
	13														65	52	63	65
	14															55	66	64
	15																55	51
	16																	66
	17																	

других авторов (Штина и др., 1981; Алексашина, Штина, 1984). Важным фактом, определяющим разнообразие водорослей, является также богатство почвы биогенными элементами.

Высокую частоту встречаемости во всех исследованных ельниках имеют семейства *Chlamydomonadaceae*, *Chlorococcaceae*, *Chlorellaceae*, *Choricystidaceae*. Представители из *Merismopediaceae*, *Phormidiaceae*, *Oscillatoriaceae*, *Nostocaceae*, *Stephanodisaceae*, *Eunotiaceae*, *Achnanthaceae*, *Diadesmidaceae*, *Naviculaceae*, *Catenulaceae*, *Rhopalodiaceae*, *Oocystaceae* выявлены только в почвах ельников чернично-зеленомошных; *Microcystaceae*, *Heterococcaceae* – в почвах ельников кислично-зеленомошных (табл. 15). Наибольшее число семейств выявлено в почвах ельников чернично-зеленомошных, наименьшее – в ельнике бруснично-зеленомошном.

По числу видов и внутривидовых таксонов ведущие роды еловых ассоциаций распределяются следующим образом: *Chlamydomonas* (от 3 до 18 видов), *Chlorococcum* (от 1 до 5), *Klebsormidium* (до 4), *Bracteacoccus* (до 4), *Stichococcus* (до 3), *Pseudococcomyxa* (от 1 до 3), *Chlorella* (до 2), *Tetracystis* (до 2), *Myrmecia* (до 2), *Eustigmatos*

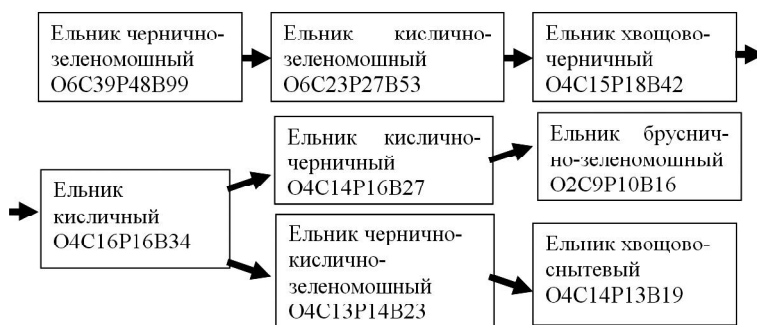


Рис. 5. Ряд уменьшения видового разнообразия почвенных водорослей в различных еловых ассоциациях. В таксономической формуле: О – отдел; С – семейство; Р – род; В – вид.

(1) (рис. 6). Наибольшее видовое разнообразие во всех ельниках выявлено в роде *Chlamydomonas*, что связано с большой конкурентной способностью представителей этого рода при освоении подзолистых и дерново-подзолистых почв (Алексахина, 1971; Алексахина, Штина, 1984).

Таблица 15

Распределение видового разнообразия почвенных водорослей еловых ассоциаций по семействам

Семейства	Ассоциация							
	1	2	3	4	5	6	7	8
<i>Chlamydomonadaceae</i>	3	14	10	6	7	4	13	19
<i>Chlorococcaceae</i>	2	6	5	3	2	4	5	7
<i>Fragilariaceae</i>	–	–	–	1	–	–	–	5
<i>Pinnulariaceae</i>	–	2	1	–	1	–	–	4
<i>Naviculaceae</i>	–	–	–	–	–	–	–	4
<i>Klebsormidiaceae</i>	–	3	4	3	3	1	2	4
<i>Phormidiaceae</i>	–	–	–	–	–	–	–	3
<i>Characiopsidaceae</i>	2	1	1	–	3	–	–	1
<i>Eunotiaceae</i>	–	–	–	–	–	–	–	3
<i>Cymbellaceae</i>	–	1	–	–	–	–	–	3
Всего семейств	14	23	16	13	14	9	15	39

Примечание: 1 – ельничек хвощово-снытевый; 2 – кислично-зеленомошный; 3 – кисличный; 4 – чернично-кислично-зеленомошный; 5 – кислично-черничный; 6 – бруснично-зеленомошный; 7 – хвощово-черничный; 8 – чернично-зеленомошный; прочерк – сведения отсутствуют.

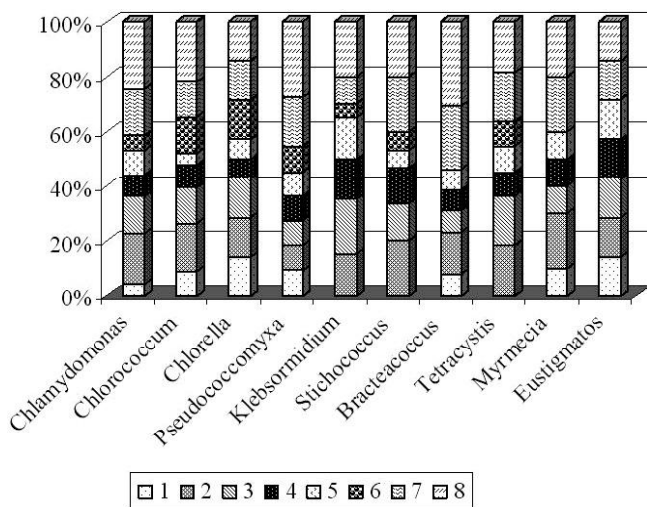


Рис. 6. Распределение почвенных водорослей разных еловых ассоциаций по родам. 1 – ельник хвощово-снытевый; 2 – кислично-зеленомошный; 3 – кисличный; 4 – чернично-кислично-зеленомошный; 5 – кислично-черничный; 6 – бруснично-зеленомошный; 7 – хвощово-черничный; 8 – чернично-зеленомошный.

С высокой частотой встречаемости (выше 90%) выявлены следующие виды: в ельниках кисличных – *Chlamydomonas debaryana* var. *atactogama*, *C. elliptica*, *C. gloeogama*, *C. reinhardtii*, *Myrmecia incisa*, *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus bacillaris*, *Klebsormidium flaccidum*, *K. nitens*; кислично-зеленомошных, помимо вышеперечисленных – *Chlamydomonas isogama*, *Chlorococcum lobatum*, *Lepetosira terrestris*, *Pseudococcomyxa simplex*; чернично-зеленомошных – *Chlamydomonas elliptica*, *C. gloeogama*, *C. isogama*, *Chlorococcum lobatum*, *Myrmecia incisa*, *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus bacillaris*, *Klebsormidium nitens*. Общими для всех исследованных ассоциаций являются *Chlamydomonas elliptica*, *C. gloeogama*, *Myrmecia incisa*, *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus bacillaris*, *Klebsormidium nitens* (Приложение 1). Виды *Chlamydomonas elliptica*, *C. gloeogama*, *Chlorella vulgaris*, *Klebsormidium nitens* ранее также отмечались в массовых разрастаниях в почвах ельников кисличных и ельников черничных (Штина, Ройзин, 1966; Алексахина, 1971; Алексахина, Штина, 1984).

3.4. Анализ эколого-географической структуры флоры почвенных водорослей еловых лесов

В составе сообществ ельников среди небольшого количества почвенных водорослей, для которых имеются сведения по эколого-географической характеристике, отмечено преобладание космополитных, индифферентных по отношению к солености и pH видов (рис. 7).

Экологический анализ показал преобладание в исследованных почвах, как и во всех типах хвойных фитоценозов, эдафотрофных видов, обитающих только в почве. Доля гидрофильных видов, встречающихся в переувлажненных почвах, а также амфибиальных, предпочитающих временно переувлажненные почвы, незначительна, что объясняется относительно невысокой влажностью почвы большинства исследованных участков (см. табл. 5, рис. 8), исходная влажность почвы не превышала 38%.

Среди выявленных видов индикаторами слабого (40%) увлажнения почв являются *Actinochloris sphaerica*, *Chlorosarcinopsis minor*; среднего увлажнения (60%) – *Phormidium boryanum*, *P. corium*, *Luticola mutica*, *Klebsormidium nitens* (Штина, Голлербах, 1976).

Переувлажненность почв индицируют диатомовые водоросли (*Diatoma tenuis*, *Fragilaria arcus*, *F. capucina*, *Rossethidium linearis*, *Stephanodiscus cf. medius*, *Tabellaria flocculosa* и др.), для которых типичным местообитанием является водная среда.

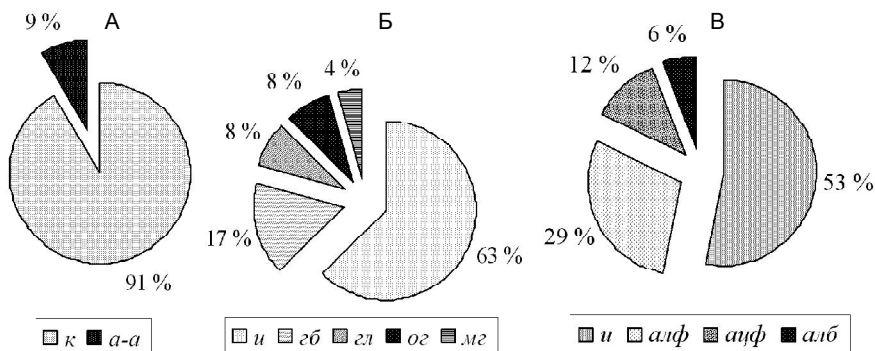


Рис. 7. Соотношение эколого-географических групп почвенных водорослей еловых лесов. А – по распространению: а-а – аркто-альпийские, к – космополиты; Б – по галобности: эб – галофобы, гл – галофилы, и – индифференты, мг – мезогалобы, ог – олигогалобы; В – по отношению к pH: алб – алкалибионты, алф – алкаифилы, ацф – ацидофилы, и – индифференты.

В спектре жизненных форм водорослей всех исследованных ельников преобладали виды Х-, Ch-, С- и Н-жизненных форм (рис. 9). В изученных ассоциациях они представлены: Х-форма – *Tetracystis aggregata*, *Myrmecia bisecta*, *Stichococcus bacillaris*; Ch – *Chlorella vulgaris* и *Bracteacoccus minor*; С – *Chlamydomonas gloeogama*, *C. elliptica* и *C. reinhardtii* и Н – включает виды из родов *Ulothrix*, *Klebsorbidium*.

Превалирование этих жизненных форм характерно для различных типов леса (Алексахина, Штина, 1984; Илюшенко, 2003; Мальцева, 2005). Освещенность всех исследованных участков была невысокой (см. табл. 5), что связано с сомкнутостью крон, поэтому самыми распространенными в лесных почвах были виды с Х-жизненной формой, включающей теневыносливых представителей разных отделов, обитающих в почвах на небольших глубинах.

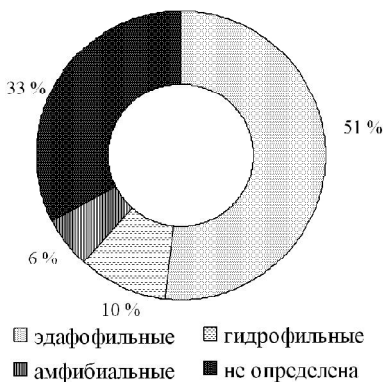


Рис. 8. Соотношение экологических групп водорослей хвойных фитоценозов.

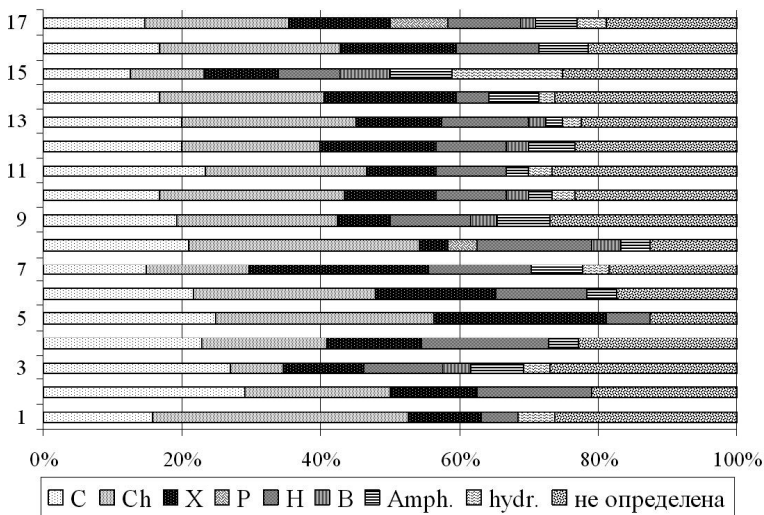


Рис. 9. Экологическая структура альгогруппировок исследованных ельников. По горизонтали – доля от общего числа видов; по вертикали – номер исследованного участка.

3.5. Количественные показатели развития почвенных водорослей в исследованных ельниках

Количественный учет, проведенный методом прямого подсчета, выявил, что в 1 г воздушно-сухой почвы хвойных лесов содержится от 12 до 80 тыс. клеток водорослей, методом культурального учета на жидких питательных средах – от 20 до 250 тыс. клеток (табл. 16). Наибольшее количество клеток выявлено первой методикой в почвах ельников кислично-зеленомошного и чернично-зеленомошного (80.4 тыс.), наименьшее – в ельниках хвощово-снытевом и чернично-зеленомошном (12 тыс.) (табл. 16).

Количественные показатели для всех исследованных участков средней и южной тайги не имели заметных отличий и изменялись

Таблица 16

Численность водорослей в почвах еловых лесов

№ участка	Ассоциация	Число клеток, тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы	
		Метод культурального учета	Метод прямого подсчета
1	Ельник хвощово-снытевый	20	12
2	кисличный	250*	48
3	кислично-зеленомошный	250*	80.4
4	кисличный	95	67.2
5	бруснично-зеленомошный	250*	42
6	чернично-кислично-зеленомошный	–	34.8
7	кислично-черничный	20	46.8
8	чернично-зеленомошный	95	57.6
9	»	–	28.8
10	»	250*	51.2
11	»	–	12
12	»	–	21.6
13	»	250*	80.4
14	хвощово-черничный	250*	26.4
15	чернично-зеленомошный	250*	51.6
16	кислично-зеленомошный	250*	31.2
17	чернично-зеленомошный	250*	57.6

Примечание: * – развитие водорослей наблюдается во всех разведениях; прочерк – сведения отсутствуют.

в пределах одного порядка, что позволяет говорить об относительно невысокой численности водорослей в почвах еловых лесов.

Полученные результаты соответствуют данным Э.А. Штиной и М.Б. Ройзина (1966), О.Я. Чаплыгиной (1976), Т.И. Алексахиной (1977), Л.И. Домрачевой и Е.В. Дабах (2004) и др. (табл. 16, 17). Так, в почвах под сообществами хвойных и смешанных фитоценозов обнаружено 20-80 тыс. клеток в 1 г зеленых водорослей и 44-1020 тыс. клеток диатомовых (табл. 17) (Домрачева, Дабах, 2004). По данным Т.И. Алексахиной и Э.А. Штиной (1984), численность водорослей в лесной подстилке достигает 615 тыс. клеток в 1 г, а в минеральных горизонтах почвы не превышает 70 тыс. клеток (табл. 17). В борах на серых лесных почвах с развитым травяным покровом и кустарничковым ярусом численность водорослей не превышает 60 тыс., в большинстве случаев ниже 15 тыс. клеток в 1 г почвы (Гаель и др., 1980). Почвы молодых ельников отличаются меньшим количеством клеток водорослей на 1 г почвы (18.2 тыс.), чем почвы старых сосняков (48.2 тыс.) и ельников (69.5 тыс.) (Чаплыгина, 1976). Большое влияние на численность водорослей в почве оказывает ее влажность. Так, в дубово-лиственнично-сосновом лесу в относительно сухой год среднее количество водорослей в 1 г почвы было 40 тыс. клеток (табл. 17), а в более влажный – 179 тыс. (Новичкова-Иванова, 1969).

В целом, по имеющимся литературным сведениям, в почвах под сообществами разных ассоциаций хвойных лесов численность водорослей обычно не превышает 70 тыс. клеток на 1 г воздушно-сухой почвы (Алексахина, Штина, 1984). Эти величины значительно уступают численности водорослей в почвах пашен, лугов, лиственных лесов, где число водорослей достигает до 35 млн. клеток на 1 г воздушно-сухой почвы (Штина, Голлербах, 1976; Алексахина, Штина, 1984 и др.), что в несколько раз выше, чем в еловых лесах.

В современных почвенно-альгологических исследованиях количественный учет проводят методом прямого подсчета клеток водорослей в почвах (Штина, 1956б; Хазиев, Кабиров, 1986), так как данный способ дает более объективные данные по сравнению с другими количественными методами. Нами также показано, что результаты, обнаруженные методом культурального учета, завышены в 1.5-2 раза по сравнению с методом прямого счета (см. табл. 16). Несмотря на это, использование метода культурального учета на жидких питательных средах позволяет идентифицировать активно вегетирующие в почве виды, а также виды, формирующие доминирующий комплекс альгогруппировок.

Количественные показатели развития водорослей в почвах хвойных фитоценозов

Тип почвы (глубина, см)	Фитоценоз	Местонахождение	Число клеток, тыс. на 1 г почвы			Всего	Автор
			Cyano- phyta	Chloro- phyta	Xantho- phyta		
Слабоподзолистая (опад)	Ельник черничный	Мурманская обл.	<2	До 2850	До 108	До 2855	Шлина, Ройзин, 1966
» (0-3)	»	»	До 3	До 71	До 12.5	До 84	»
Дерново-подзолистая	Ельник	Московская обл.	-	-	-	18.2	Чаплыгина, 1976
»	»	»	-	-	-	69.5	»
Сильноподзолистая (0-1.5)	Ельник черничный	Ярославская обл.	<1.5-7	37-77	0-3	37-79	Алексахина, 1977
» (1.5-6)	»	»	<1.5	13-21	<1.5	13-21	»
Болотно-подзолистая торфяно-глеевая	Ельник зеленомошный	Кировская обл.	-	42	-	490	Домирчева, Дабах, 2004
			Сосновые леса				
Дерново-подзолистая	Сосняк	Московская обл.	-	-	-	48.2	Чаплыгина, 1976
Темно-серая суглинистая	Сосняк разнотравно-орляковый	Красноярский край	<2.6	3.6	2.6	-	Гаель и др., 1980
Серая легкосуглинистая	Сосняк разнотравно-зеленомошный	»	»	14	»	-	»
Двухъярусная легкосуглинистая	Сосняк ю старичковский	»	<2.7	9.1	2.7	-	»
»	Сосняк травяной	»	<2.6	15.6	2.6	-	»
Дерново-боровая легкосуглинистая	Сосняк брусничный	»	<2.4	60	2.4	-	»
Дерново-боровая связно-песчаная	Сосняк ю старичковский	»	<2.6	7.8	2.6	-	»
Дерново-боровая связно-песчаная	Сосняк остепленный	Красноярский край	519	54.2	150.5	-	Гаель и др., 1980
»	»	»	150.1	75.6	9.5	-	»

Продолжение табл. 17

Тип почвы (глубина, см)	Фитоценоз	Местонахождение	Число клеток, тыс. на 1 г почвы				Всего	Автор
			Суло- phyta	Chloro- phyta	Xantho- phyta	Vacilla- phyta		
Дернов о-боровая песчаная	»	»	40.2	18	7.8	-	»	
Среднеподзолистая пес- чаная на водноледнико- вык песках	Сосняк бруснично- зеленомошный	Кировская обл.	-	40±17	-	330±14	Домрачева, Дабах, 2004	
Дернов о-подзолистая	Сосняк	Украина (песчаные террасы)	-	-	-	9.2-28.4	Мальцева, 2005	
Дернов о-подзолистая (0-10)	Хвойный	Хвойные и смешанные леса Кировская обл.	<1	До 30	До 7.5	До 30	Штина, 1959а	
Торфянисто-подзолисто- глевая (0-5)	»	»	-	До 21	До 9	До 30	Штина, 1959б	
Пойменная (0-10)	»	»	До 6	До 50	До 16	До 60	»	
Дернов о-сильноподно- листая	»	»	4.4	44	4.4	52.8	Юнг, 1963	
Подзол	»	»	1.0	18	6.8	24.8	»	
Торфяно-болотная (0-10)	»	»	-	-	-	До 195	Куликова, 1965	
Дернов о-подзолистая (0-3)	Ельник липовый	»	<2.3	43.7	<2.3	43.7	Носкова, 1968б	
» (3-10)	»	»	<2.3	18.4	<2.3	18.4	»	
Бурая лесная (0-2)	Дубово-лиственнично- сосновый	Амурская обл.	9.5- 328.2	0-19.2	1-5	17.3-351	Новичкова- Иванова, 1969	
Дернов о-подзолистая 0-1	Дубово-еловый	Московская обл.	<1.6-21	56-93	<1.7-5	56-120	Алексахина, 1977	
»	»	»	<1.8	25-54	0	26-54	»	
1-5	»	»	<1.7	32-69	0-1.8	34-69	»	
»	Сосняк с елью	»						

Продолжение табл. 17

Тип почвы (глубина, см)	Фитоценоз	Местонахождение	Число клеток, тыс. на 1 г почвы				Всего	Автор
			Cyano- phyta	Chloro- phyta	Xantho- phyta	Bacilla- riophyta		
» 2-5	»	»	0	16-26	0	16-26	»	
Дернов-среднеподзо- листые, суслинистые	Пихтов о-еловый	Пермская обл.	-	-	-	55-63	Ельшина, 1986	
Дернов о-подзолистая, высоко гумусованная, легкоуглинистая, слабо- кислая	Ельник вальдштейниев о- анемоновый	Республика Бурятия	-	-	-	30.3-61.5	Дутина и др., 1991	
Подбур светлый, средне- суслинистый, высокогу- мусованный, кислый	Ельник анемоновый	»	-	-	-	13.4-48	»	
Мерзлоттаежные дер- нов о-подзолистые и ма- лощупые подзолистые почвы, дернов о-подзоли- стые, лугово-дерновые	Коренные (сосновые, е- лиственничные, еловые и кедровые); проказодные (березовый, осиновый и тополевый)	Иркутская обл.	-	-	-	14.5-236	Судакова, Егорова, 2003	
Слабоподзолистая пес- чаная на водноледни- ковом песках	Елов о-сероольхов о-бере- зового-кисличный	Кировская обл.	-	44±8	-	44	Домрачева, Дабах, 2004	
Среднеподзолистая пес- чаная на водноледнико- вом песке	Елов о-сосновый черничный	»	-	40±14	-	155.5	»	
»	Березов о-соснов о-еловый черничный	»	-	42±3	-	400±20	»	
»	Елов о-березовый чернич- ный	»	-	38±1.5	-	640±21	»	
»	Березов о-елов о-сосновый	»	-	29±1.4	-	440±21	»	
»	Березов о-соснов о-еловый черничный	»	-	40±10	-	511±31	»	
Слабоподзолистая пес- чаная на водноледнико- вом песках	Березов о-сосновый брус- ничный	»	-	31	-	280±14	»	

Окончание табл. 17

Тип почвы (глубина, см)	Фитоценоз	Местонахождение	Число клеток, тыс. на 1 г почвы			Всего	Автор
			Cyano- phyta	Chloro- phyta	Xantho- phyta		
Слабодзолистая су- песчаная на водноледни- ковых песках	Сосново-березовый чер- ничный	»	–	24	–	240±80	»
Среднеподзолистая глеватая супесчаная на водноледниковых песках	Березово-сосновый бруснично-плауновый	»	–	27	–	350±16	»
Слабодзолистая пес- чаная на древнеаллюви- альных песках	Березово-елово-сосновый чернично-кисличный	»	–	20	–	240	»

Примечание: прочерк – сведения отсутствуют.

Развитие водорослей во всех разведениях от 1/10 до 1/100000 (см. вклейку – рис. 3.4) отмечено для большинства исследованных участков (см. табл. 16). Во всех количественных пробах выявлен *Bracteacoccus minor*, довольно часто встречались *Myrmecia incisa*, *Pseudococcomyxa simplex*, *Chlorella vulgaris*. Причем в пробирках наблюдалось разделение водорослевых разрастаний на фракции (см. вклейку – рис. 3.4). В верхней части пробирок чаще развивались нитчатые водоросли из родов *Klebsormidium*, *Stichococcus*, в толще питательной среды и на дне пробирок – одноклеточные зеленые водоросли *Chlamydomonas elliptica*, *C. gloeogama*, *C. reinhardtii*, *Chlorococum lobatum*, *Chlorella vulgaris*. С увеличением степени разбавления наблюдалось снижение в пробах обилия нитчатых и крупноклеточных видов и увеличение доли мелких одноклеточных зеленых водорослей. При разбавлении 1/100000 отмечены только *Pseudococcomyxa simplex* и *Chlorella vulgaris*, которые и формируют основу доминирующего комплекса альгогруппировок еловых лесов. Остальные вышеперечисленные виды также должны быть включены в комплекс доминантов и субдоминантов альгогруппировок почв ельников.

Почвы исследованных еловых лесов отличаются низкой численностью водорослей в отличие от других растительных сообществ таежной зоны. Количественные показатели под сообществами разных ассоциаций ельников варьируют незначительно, в них отмечено от 12 до 80 тыс. клеток водорослей в 1 г воздушно-сухой почвы. Использование разных методов количественного учета позволило выявить не только общее число клеток в почве разных исследованных еловых ассоциаций, но и идентифицировать активно вегетирующие виды, которые возможно включить в доминирующий комплекс.

Глава 4 ИЗМЕНЕНИЯ АЛЬГОГРУППИРОВОК ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ ПОД ВЛИЯНИЕМ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ

4.1. Использование почвенных водорослей в качестве биоиндикаторов техногенно нарушенных фитоценозов

Почва как среда обитания составляет единое целое с населяющими ее популяциями разнообразных организмов. Ее изменения сопровождаются обязательной трансформацией состава биоты, при этом сильный стресс испытывают все компоненты напочвенного и почвенного ярусов, включая мхи, лишайники и водоросли. В группировках этих организмов в зависимости от степени техногенной нагрузки происходят нарушения, начинающиеся с изменения биомассы и состава доминирующих видов до обеднения видового состава и уменьшения количественных показателей (Гузев, Левин, 1991). При невысокой степени загрязнения могут наблюдаться и положительные эффекты развития альгогруппировок и отдельных таксонов за счет повышения трофического статуса почвы (Балезина, 1972; Круглов, 1972; Прошкина, 1997). К основным загрязнителям атмосферы, образовавшимся вследствие промышленного производства, относятся кислотообразующие соединения серы и азота, тяжелые металлы: кадмий, свинец, ртуть, цинк, медь, никель, кобальт (Копчик, 2004). В связи с этим возникла большая необходимость в получении детальной информации о состоянии биосферы и ее мониторинге (Израэль, 1984).

В экологическом мониторинге используют различные методы исследования. Одним из самых распространенных является биоиндикация (Израэль, 1984; Ашихмина, Сюткин, 1997). По современным представлениям биоиндикаторы – это организмы, «присутствие, количество или особенности развития которых служат показателями естественных процессов, условий или антропогенных изменений среды обитания» (Биология, 2003).

Почвенные водоросли как биоиндикаторы имеют ряд преимуществ: сходная реакция с высшими растениями на состояние поч-

вы, высокая скорость размножения, быстрая реакция на изменение почвенных условий, большое разнообразие по сравнению с другими организмами (Штина, 1983).

Альгологический метод оценки применяют при изучении водного режима, кислотности почвы, влияния тяжелых металлов, удобрений, эмиссий автотранспорта и других видов антропогенного загрязнения (Штина, Голлербах, 1976; Terrestrial..., 2000).

Степень влияния антропогенного воздействия на водоросли определяется расстоянием от источника загрязнения и типом растительности. Так, в степной зоне влияние газовой эмиссии проявляется нагляднее, чем в лесной, что объясняется особенностями естественной альгофлоры и защитной ролью крон деревьев, удерживающих часть осадков, содержащих поллютанты (Алексашина, Штина, 1984; Особенности..., 1985).

Состав водорослей специфичен для разных типов почв. Для засоленных характерны галофильные цианопрокариоты из родов *Oscillatoria*, *Microcoleus*, *Schizothrix* и некоторые спорообразующие *Anabaena variabilis* f. *rotundospora* Hollerb., а также галофитные диатомеи (Штина и др., 1998). Для щелочных почв свойственны цианопрокариоты из родов *Nostoc*, *Anabaena*, *Tolypothrix* (Штина и др., 1998). Кислые почвы характеризуются присутствием одноклеточных зеленых водорослей из родов *Bracteacoccus*, *Myrmecia*, *Stichococcus*, *Mesotaenium*, *Pseudococcomyxa* (Штина и др., 1998). Цианопрокариоты восприимчивы к загрязнению почв выбросами с высокой кислотностью (Штина, Евдокимова, 1986). Обнаружены виды, которые могут развиваться при экстремальной pH. Так, *Cyanidium caldarium* (Tilden) Geitler растет при pH 1, а *Spirulina platensis* (Gom.) Geitler при pH 13.5. Для большинства таксонов оптимальная pH – от 4 до 7 (Lukesova, Hoffmann, 1996).

Различные виды антропогенного воздействия вызывают существенные изменения на всех уровнях организации почвенных водорослей (Штина и др., 1998; Кузяхметов, 2001). Организменный уровень индикации предполагает использование в качестве диагностических признаков нарушения, которые происходят в клетках водорослей под влиянием физических и химических факторов. Например, наблюдается появление слизи или увеличение толщины слизистого чехла вокруг клеток в условиях повышенной концентрации меди (1.5% от общей массы воздушно-сухой почвы), изменение размеров клеток (гигантизм) в ответ на загрязнение нефтью, минимизация клеток при высоком содержании поверхностно активных веществ. Рядом авторов отмечено также «убегание» водорослей из неблагоприятных местообитаний (Гецен, 1985; Алексашина, 1987; Штина и др., 1998; Илющенко, 2001; Кузяхме-

тов, 2001; Кабиров, 2002). Главная трудность использования альгоиндикации на организменном уровне – сложность обнаружения и регистрации таких изменений непосредственно в почве (Штина и др., 1998). Популяционный уровень индикации предусматривает использование различных характеристик водорослевых популяций: изменение численности, биомассы, обилия, возрастного состава (доли мелких молодых и крупных старых клеток), соотношения живых и мертвых клеток (Штина и др., 1998; Кузяхметов, 2001). Ценотический уровень индикации основывается на регистрации параметров своеобразия состава, структуры и функционирования водорослевых ценозов в разных по генезису и состоянию почвах, а также их изменение под влиянием антропогенных воздействий, начиная с сельскохозяйственного использования и заканчивая разными видами загрязнения почвы (Штина и др., 1998; Кузяхметов, 2001).

Почвенные водоросли в различных техногенно нарушенных местообитаниях реализуют определенную «жизненную стратегию» (Миркин, 1985), которая характеризуется способностью популяции или вида захватывать тот или иной объем гиперпространства ниш, переживать стрессы, вызываемые биотическими или абиотическими факторами, восстанавливаться после нарушения (Миркин, 1985; Кабиров, 1990). По способу перенесения неблагоприятных условий среди почвенных водорослей выделяют (Штина, 1986; Кузяхметов, 1987; Кабиров, 1990): S_1 стратеги – пациенты экотопические, переживающие абиотический стресс в условиях физического экстремума (*Chlamydomonas atactogama*, *C. elliptica*, *C. gloeogama*, *Myrmecia bisecta*, виды из родов *Cylindrospermum*, *Anabaena*, *Nostoc*, *Microcoleus*), S_k стратеги – пациенты фитоценотические, испытывающие стресс под влиянием виолентов, и R_1 стратеги – ложные эксплеренты, находящиеся в покоящемся состоянии, но способные быстро увеличивать численность в благоприятных для их развития условиях (*Nostoc commune* Vauch., *Polyedriella aculeata*, *Chlamydomonas brevicauda* Anach.).

Р.Р. Кабиров (1990) по отношению к комплексному аэротехногенному загрязнению, связанному с работой медеплавильного комбината, выделяет следующие экологические группы: индифференты – *Chlamydomonas gloeogama*, *C. isogama*, *Myrmecia bisecta* и др.; толеранты – виды, максимум развития популяций которых наблюдается в местообитаниях с сильным загрязнением – *Nostoc punctiforme*, *Pleurochloris magna*, *Chlorococcum hypnosporum* и др.; чувствительные – виды, избегающие загрязненных почв – *Hantzschia amphioxys*, *Chlamydomonas atactogama*, *C. elliptica* и др.

На почвенные водоросли большое влияние оказывают тяжелые металлы, которые помимо уменьшения количества и подавления роста клеток водорослей вызывают изменение окраски цианопрокариот и образование у них газовых вакуолей, полное обесцвечивание зеленых, изменение морфологии клеток, интенсивное развитие слизи у зеленых и цианопрокариот (Кабилов, 1987; Евдокимова и др., 1988; Евдокимова, Мозгова, 1998; Zancan and et al., 2006). Высокие концентрации Zn, Pb, Cd у некоторых видов *Cyanoprokaryota* вызывают изменения толщины и целостности пептидогликанового слоя клетки, расхождение тилакоидных мембран с образованием внутритилакоидных пространств, накопление полифосфатных и липидных гранул (Савельев, Селях, 2003). Резкое угнетающее действие на альгофлору оказывает медь – сильный альгицид; самым стойким видом к повышенным концентрациям Cu, Ni и Pb является *Bracteacoccus minor* (Штина, Евдокимова, 1986; Евдокимова и др., 1988; Прошкина, 1997; Использование..., 2011). Отрицательное влияние на накопление общего азота в талломах *Nostoc commune* оказывают микроэлементы, располагаясь в такой последовательности: Zn>Pb>Cu>Cd>Co и железо (Патова и др., 2000). Выявлены летальные концентрации для альгогруппировок зеленых водорослей: Cu – 2 г/кг, Zn – 10, Mn – 2, цианопрокариот: Cu – 0.05 г/кг, Zn – 2, Mn – 2-20 и желтозеленых Cu – 0.01-0.1 г/кг, Zn – 3, Mn – 0.1 (Прошкина, 1997; Кабилов, Воронкова, 2001). Для клеток *Chlamydomonas reinhardtii* токсичными являются концентрации $CuSO_4$ – 100 и 150 мкМ (Boswell et al., 2002). Ацетат свинца при дозе 750 и 1500 мг Pb на 1 кг серой лесной почвы вызывает уменьшение видового разнообразия и обилия цианопрокариот и водорослей, наблюдаются морфологические изменения особей, а также снижается содержание общего хлорофилла в клетках (Использование..., 2011). Ионы Ag^+ в аллювиальных почвах при концентрации 2.1-200 мг/кг проявляют большую альготоксичность, чем ионы Hg^{2+} (Филонова, 2005).

В настоящее время все актуальнее становится проблема радиоактивного загрязнения окружающей среды. Показано что, популяции почвенных водорослей хвойных фитоценозов способны переносить длительное воздействие γ -излучения без существенных изменений (Кабилов и др., 1991; Кабилов, 2002). Эти организмы способны аккумулировать радиоактивные элементы. Многие виды цианопрокариот и зеленых водорослей (*Scenedesmus quadricauda* (Turpin) Vreb. sensu Chod.) имеют коэффициент накопления (отношение концентрации элемента в клетках к концентрации элемента в окружающей среде) для радиоактивных цезия и иттрия свыше 20 тыс. (Большев, 1964; Гилева, 1964).

В лесных экосистемах наиболее устойчивыми к продуктам уничтожения химического оружия относятся водоросли из отдела зеленые, особенно одноклеточные (виды родов *Chlamydomonas*, *Coccomyxa*, *Chlorococcum*) и нитчатки (*Stichococcus*, *Klebsormidium*) (Кондакова, 2004). Цианобактерии являются конечным звеном при трансформации метилфосфоновой кислоты (продукт гидролиза фосфорсодержащих отравляющих веществ) в почве. Виды рода *Nostoc* повышают выживаемость сельскохозяйственных растений в химически загрязненных почвах (Система..., 2008).

Еще одним следствием антропогенного воздействия является рекреационная деградация лесных экосистем. Установлено, что долевое участие цианопрокариот и диатомовых водорослей в альгофлорах возрастает пропорционально степени нарушенности основных фитоценозов, например, вытаптывание вызывает массовое развитие цианопрокариот из порядка *Oscillatoriales*. При этом с увеличением степени рекреационной нагрузки постепенно уменьшается, вплоть до исчезновения, число видов из семейств *Chlorococcaceae*, *Chlamydomonadaceae*, *Ulotrichaceae*, а также *Pleurochloridaceae* и *Botryochloridaceae* (Илюшенко, 2001). Наиболее чувствительными видами к уплотнению почвы являются *Pleurochloris commutata*, *Navicula minima*, *Chlamydomonas dactylococcoides* Scherff. et Pasch., *C. conferta* Korsch., *C. elliptica*, *C. snowiae*, *Monallantus brevicylindrus* Pasch., *Polyedriella irregularis*, *Bumilleria sicula* Borzi, *Myrmecia biatorellae* (Tsch. – Woesset Plessl) B.-Peters. (Сугачкова, 1997, 2000). К рекреационному воздействию устойчивы виды *Phormidium boryanum*, *Microcoleus vaginatus* (Vauch.) Gom., *Oscillatoria* sp., *Leptolyngbya foveolarum*, *L. molle* (Kutz.) Gom., *Luticola mutica*, *Navicula pelliculosa* (Breb.) Hilse (Бачура, Храменкова, 2010).

Очень бедными по видовому составу и обилию видов почвенных водорослей являются площади с начальными стадиями послепожарных сукцессий. Наблюдается перегруппировка доминантного комплекса, изменяется соотношение водорослей антропогенно- и природонарушенных местообитаний (Чумачева, 2003). В лесных почвах пионерные сообщества послепожарных сукцессий обычно представлены зелеными и диатомовыми водорослями (Сугачкова, 1997, 2000; Johansen, 2001). В лесных фитоценозах вначале появляются виды *Bracteacoccus minor*, *Navicula pelliculosa*, *Hantzschia amphioxys* (Сугачкова, 1997, 2000). Кроме того, виды рода *Bracteacoccus*, а также *Chlorella vulgaris*, отличаются спорадическим присутствием на всех стадиях сукцессии (Lukesova, Komarek, 1987). Существенные изменения в альгогруппировках, по данным Т.И. Алексахиной и Э.А. Штиной (1984), происходят в первые

годы после удаления древесного полога в результате рубок: увеличивается видовое разнообразие водорослей, численность, усиливается развитие цианопрокариот, диатомовых и нитчатых желтозеленых водорослей.

В настоящее время актуально изучение влияния кислотных дождей на группировки почвенных водорослей. Установлено, что кислотные дожди сильно ограничивают рост и развитие Cyanoprokaryota, Eustigmatophyta, Xanthophyta, Bacillariophyta и некоторых видов Chlorophyta в лесных и восстановленных лесных массивах (Johansen, Shubert, 2001). В хвойных фитоценозах, где почвы отличаются высокой кислотностью и невысоким видовым разнообразием почвенных водорослей, под влиянием кислотных дождей не происходит существенных изменений в структуре альгогруппировок (Lukesova, Hoffmann, 1996).

Большое влияние на почвенные водоросли оказывает нефтяное загрязнение, которое может приводить к гибели многих видов водорослей, упрощению альгоценозов и изменению видового состава альгогруппировок (Ельшина, Шилова, 1981; Ельшина, 1986; Influence..., 2000). Особенно сильное снижение числа видов отмечено для желтозеленых и диатомовых (Неганова и др., 1978; Алексанина, Штина, 1984; Зимонина, 1996). Резкое ингибирующее воздействие на все азотфиксирующие виды оказывает загрязнение нефтью (Неганова и др., 1978). На свежих разливах проявляется наибольшая токсичность нефти, при этом сохранившиеся виды перемещаются в глубь почвы. В пихтово-еловом лесу даже через 20 лет на загрязненных участках наблюдается невысокое видовое разнообразие цианопрокариот и зеленых водорослей (Особенности..., 1985; Ельшина, 1986; Кабиров, 2002). Высокое содержание нефтяных углеводов (5.2-21.43 г/кг) в почве вызывает снижение биомассы микроорганизмов, ферментной активности почвы, а также содержание водорослей (Influence..., 2000). Критической дозой нефти, которая вызывает необратимые качественные изменения в составе альгогруппировок почв южнотаежной подзоны, является 12.5 л/м² (Дорохова, 2005). К числу наиболее устойчивых к нефтяному загрязнению видов относятся *Hantzschia amphioxys*, виды из родов *Nostoc*, *Anabaena*, *Chlorella* и *Chlorococcum* (Ельшина, 1986; Фитотоксичность..., 2003). Протококковая водоросль *Chlorella vulgaris* выдерживает концентрацию нефтепродуктов до 40 г/л. Полное подавление роста и фотосинтетической активности у некоторых представителей Cyanoprokaryota происходит при концентрации нефтепродуктов 0.1-1.0 г/л (Кравченко, Гапочка, 1977).

Сильное влияние на альгоценозы оказывают различные концентрации керосина, дизельного топлива и особенно бензина, их

минимальная доза вызывает уменьшение видового разнообразия водорослей более чем в два раза (Дубовик, 2001). В зависимости от солевого состава почв или субстратов техногенно нарушенных территорий изменяется доминирующий комплекс почвенных водорослей. В хлоридно-натриевых солончаках в зоне действия сточных вод нефтепромысла доминируют *Cyanoprokaryota*, а на кислых сульфатно-железистых солончаках в зоне действия шахтных вод – диатомовые (Особенности..., 1985; Ельшина, 1986).

Значительное воздействие на структуру альгогруппировок оказывает автотранспорт. В сосновых фитоценозах, расположенных вблизи автодороги, уменьшается количество видов зеленых и желтозеленых водорослей, увеличивается число видов из отделов *Cyanoprokaryota* и *Bacillariophyta* (Aleksakhina, 2005).

Желтозеленые водоросли являются показателями чистоты почв. При любом типе загрязнения почвы данная группа раньше других исчезает из альгогруппировки (Штина, Голлербах, 1976; Штина, 1991). Зеленые водоросли наиболее устойчивы к различным видам антропогенного воздействия.

Техногенное воздействие на почвы вызывает четкие изменения в таксономическом разнообразии и структуре альгогруппировок. При этом может происходить ее обеднение либо полная замена исходных группировок водорослей новыми (Особенности..., 1985; Патова, 2004). Накоплен огромный материал для использования почвенных водорослей в качестве индикаторов экологических условий как естественных, так и антропогенно трансформированных почв. Выявлены экологические группы и отдельные виды, индицирующие различные типы изменения экологических факторов и влияния загрязняющих веществ. Изучен характер изменений, происходящих на разных уровнях организации водорослевых сообществ – от ценотического до организменного.

4.2. Таксономическое и экологическое разнообразие почвенных водорослей еловых лесов фоновых и аэротехногенно загрязненных участков

Одними из актуальных экологических проблем современности являются расширение производства, урбанизация, увеличение численности автотранспорта, которые приводят к усилению поступления загрязняющих веществ в окружающую среду. Накопление экотоксикантов в природных ландшафтах вызывает структурные изменения всех компонентов биоценозов и оказывает значительное влияние на здоровье человека (Биогеохимические..., 2004; Копчик, 2004).

При трансформации лесных фитоценозов одними из первых среди растительных организмов на изменение экологических условий реагируют почвенные водоросли. Аэротехногенное загрязнение наземных экосистем вызывает четкие изменения в видовом разнообразии почвенных водорослей, структуре альгогруппировок, изменении доминирующих комплексов и количественных показателей (Алексахина, Штина, 1984; Особенности..., 1985; Штина и др., 1998; Природная..., 2005). Вышеперечисленные закономерности отмечали многие авторы для альгогруппировок хвойных лесов с различной степенью антропогенной нагрузки (Особенности..., 1985; Илюшенко, 2003; Aleksakhina, 2005).

В ельниках, не испытывающих антропогенное воздействие, обнаружено 93 вида (98 разновидностей, включая номенклатурный тип вида) из шести отделов: Цианопрокaryota – четыре, Euglenophyta – четыре, Eustigmatophyta – два, Xanthophyta – пять, Bacillariophyta – 22 (24), Chlorophyta – 56 (59), из 11 классов, 26 порядков, 34 семейств, 46 родов. Ведущими являются Chlorophyta и Bacillariophyta (рис. 10), зеленые водоросли, как уже неоднократно отмечалось ранее, составляют основу альгогруппировок всех лесных почв. Лидирующее положение диатомей, обычно малочисленных в лесных почвах, мы связываем с повышенным увлажнением почв фоновых участков (см. табл. 5). Наши исследования показали, что при таксономическом и экологическом анализе водорослевых группировок еловых лесов наряду с влиянием загрязнения необходимо учитывать

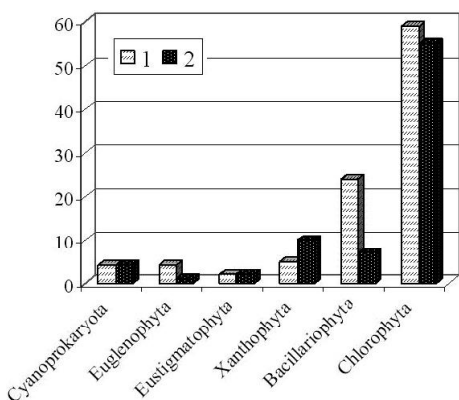


Рис. 10. Соотношение разнообразия водорослей по отделам в почвах фоновых (1) и загрязненных (2) еловых лесов. По горизонтали – отделы, по вертикали – число видов в отделе.

и различие в степени увлажнения почв ключевых участков, которое проявляется на всех уровнях таксономической структуры.

Наибольшее число видов выявлено в семействах *Chlamydomonadaceae*, *Chlorococcaceae*, *Fragilariaceae*, *Klebsormidiaceae*, *Euglenaceae*, *Pinnulariaceae*, *Actinochloridaceae*, *Bracteacoccaceae* (рис. 11). Их превалирование характерно для лесных подзолистых почв, за исключением *Fragilariaceae* и *Euglenaceae*, присутствие которых указывает на повышенное ув-

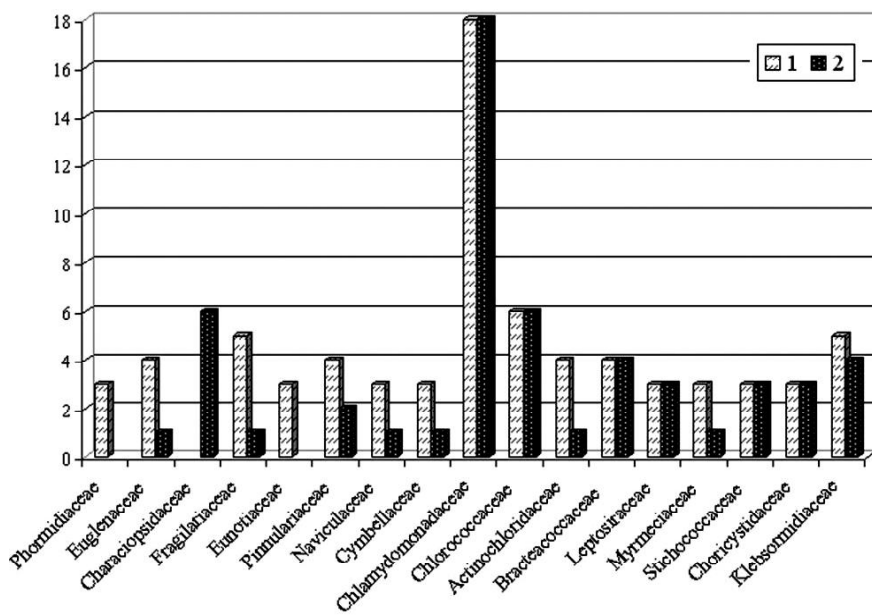


Рис. 11. Соотношение ведущих семейств почвенных водорослей по числу видовых и внутривидовых таксонов в альгофлоре фоновых (1) и загрязненных (2) еловых лесов. По горизонтали – семейства, по вертикали – число видов в семействе.

лажнение почв в ряде исследованных ельников. Представители двух последних семейств ранее также отмечены в различных хвойных фитоценозах (Штина, Ройзин, 1966; Lukesova, 2001).

Ведущими родами в почвах фоновых ельников являются *Chlamydomonas*, *Klebsormidium*, *Chlorococcum*, *Bracteacoccus*, *Pinnularia* (рис. 12), что в целом характерно для почв ненарушенных хвойных лесов (Штина, Ройзин, 1966; Алексахина, Штина, 1984).

На исследованных участках отмечено до 56 видов и внутривидовых таксонов водорослей (см. табл. 13). Высокую частоту встречаемости (100%) в почвах фоновых участков имели *Chlamydomonas gelatinosa*, *C. reinhardtii*, *Chlorococcum infusionum*, *Tetracystis aggregata*, *Stichococcus bacillaris*. Наряду с вышеперечисленными таксонами, довольно часто в наших образцах встречались водоросли, которые были отмечены ранее другими исследователями как массовые виды альгогруппировок хвойных лесов: *Chlamydomonas gloeogama*, *Chlorella vulgaris* var. *vulgaris*, *Klebsormidium nitens* (Штина, Ройзин, 1966; Алексахина, Штина, 1984).

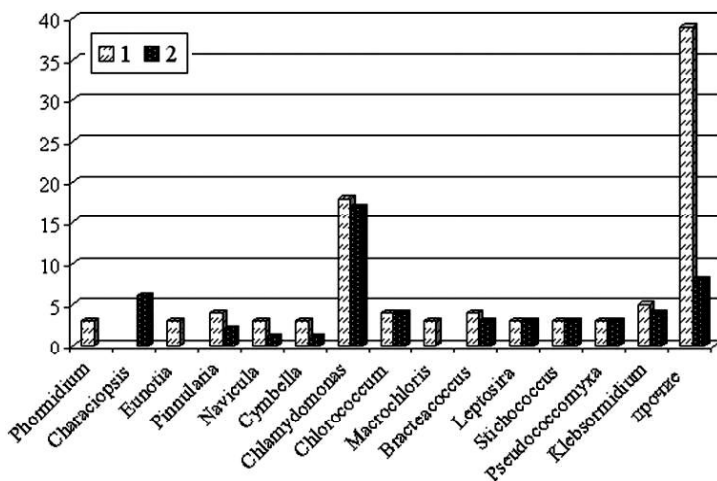


Рис. 12. Соотношение ведущих родов почвенных водорослей по числу видовых и внутривидовых таксонов в альгофлоре фоновых (1) и загрязненных (2) еловых лесов. По горизонтали – роды, по вертикали – число видов в роде.

В почвах исследованных ельников в зонах с разными типами и степенью азротехногенного загрязнения (см. табл. 6) обнаружен 71 вид (79 разновидностей, включая номенклатурный тип вида) водорослей из шести отделов: Цианопрокариота – четыре, Euglenophyta – один, Eustigmatophyta – два, Xanthophyta – семь (10), Bacillariophyta – шесть (7), Chlorophyta – 51 (55), из девяти классов, 23 порядков, 32 семейств, 37 родов. Ведущим отделом является Chlorophyta (см. рис. 10), представленный в основном широко распространенными и способными переносить экстремальные условия среды видами.

Наибольшее количество таксонов выявлено из семейств *Chlamydomonadaceae*, *Chlorococcaceae*, *Characiopsidaceae*, *Klebsormidiaceae*, *Bracteacoccaceae* (см. рис. 11). Преобладающими родами являются *Chlamydomonas*, *Characiopsis*, *Chlorococcum*, *Klebsormidium* (см. рис. 12). Большинство вышеперечисленных семейств и родов характерны для еловых лесов таежной зоны, а первые два семейства, а также роды *Chlamydomonas* и *Characiopsis* имеют высокое разнообразие во всех хвойных и лиственных лесах центральной европейской части России (Алексахина, Штина, 1984; Костиков, 1991а).

В составе альгогруппировок разных еловых ассоциаций отмечено до 30 видов и внутривидовых таксонов (см. табл. 13). Наименее разнообразны группировки почвенных водорослей ельников,

расположенных в зоне Кирово-Чепецкого химического комбината (19 видов). Высокую частоту встречаемости (100%) в загрязненных почвах имели в основном индифферентные и устойчивые к среднему уровню загрязнения виды *Chlamydomonas elliptica*, *C. gloeogama*, *Myrmecia incisa*, *Chlorella vulgaris* var. *vulgaris* (Кабилов, 1990; Слободина, 2001).

Сравнение видового разнообразия почвенных водорослей фоновых и загрязненных еловых лесов по отделам показало (см. рис. 10), что ведущее положение во всех обследованных группировках занимают представители Chlorophyta. В почвах фоновых участков на втором месте по разнообразию находится отдел Bacillariophyta, что, как указывалось ранее, определяется избыточным увлажнением фоновых почв и отсутствием рекреационной нагрузки. Следует отметить, что увеличение видового разнообразия желтозеленых водорослей, которые традиционно считаются показателями чистоты почвы, происходит за счет широко распространенных устойчивых видов, не относящихся к индикаторам.

Распределение ведущих семейств водорослей по числу видовых и внутривидовых таксонов в почвах фоновых и загрязненных еловых лесов также неоднородно. Семейства *Chlamydomonadaceae*, *Chlorococcaceae*, *Bracteacoccaceae*, *Leptosiraceae*, *Stichococcaceae* и *Choricystidaceae* характеризуются высоким разнообразием как на фоновых, так и на загрязненных территориях. Для представителей семейств *Phormidiaceae*, *Euglenaceae*, *Fragilariaceae*, *Eunotiaceae*, *Pinnulariaceae*, *Naviculaceae*, *Cymbellaceae*, *Actinochloridaceae*, *Myrmeciaceae* и *Klebsormidiaceae* отмечено заметное снижение числа видов или их отсутствие на загрязненных участках. По-видимому, это связано с влиянием загрязнения и уменьшением степени увлажнения почвы по сравнению с фоновыми участками. На площадках с аэротехногенным влиянием появляются представители семейства *Characiopsidaceae*, не отмеченные на фоновых участках (см. рис. 11). Присутствие таксонов этого семейства на территориях, подверженных различным видам антропогенного воздействия, было зарегистрировано ранее и другими исследователями во многих природно-климатических зонах (Зимонина, 1998; Слободина, 2001; Кузнецова, 2006). В загрязненных ельниках с нарушенным почвенным покровом появляются представители семейства *Chlorosarcinaceae*. Они отличаются высокой устойчивостью к низкой влажности почвы (Дорохова, Исаченкова, 2006), являющейся следствием рекреационных нагрузок (Бачура, Храменкова, 2010).

В почвах фоновых и загрязненных еловых лесов также наблюдается неодинаковое распределение ведущих родов водорослей по

числу видовых и внутривидовых таксонов. Наибольшее число видов на всех участках выявлено для рода *Chlamydomonas*, что связано с их способностью быстро переходить в пальмеллевидное состояние, подвижностью и высокой скоростью размножения (Алексахина, Штина, 1984). Роды *Chlorococcum*, *Leptosira*, *Stichococcus* и *Pseudococcomyxa*, характерные для всех хвойных лесов таежной зоны (Голлербах, Штина, 1969; Неганова и др., 1978), также преобладают как в фоновых, так и в аэротехногенно загрязненных почвах (см. рис. 12). В загрязненных почвах наблюдается уменьшение числа видов из родов *Phormidium*, *Macrochloris*, *Bracteacoccus*, *Chlamydomonas* и *Klebsormidium*, а также разнообразие влаголюбивых диатомей. Особенностью загрязненных участков является появление представителей рода *Characiopsis*.

Кроме того, на фоновых и аэротехногенно загрязненных участках несколько меняется спектр соотношения одно- и многовидовых семейств и родов. В почвах хвойных лесов загрязненных участков по сравнению с фоновыми территориями несколько увеличивается число одновидовых семейств при снижении многовидовых (табл. 18). Повышение роли одновидовых семейств в условиях аэротехногенного загрязнения свидетельствует об упрощении таксономического разнообразия вследствие выпадения значительного числа видов из состава альгогруппировок и появлении таксонов из семейств, не отмеченных в фоновых почвах. Такие изменения связаны с усугублением неблагоприятных экологических условий в еловых лесах под воздействием антропогенной нагрузки. Упрощение таксономической структуры водорослевых сообществ и флор других споровых и сосудистых растений является индикатором повышения экстремальности экологических условий среды под влиянием как антропогенных, так и природных факторов (Гецен и др., 1994; Матвеева, 1998; Комулайнен, 2004 и др.).

Таблица 18

Распределение семейств и родов по числу содержащихся в них видов и внутривидовых таксонов

Число таксонов в семействе	Число семейств/%		Число таксонов в роде	Число родов/%	
	Фоновые участки	Аэротехногенно загрязненные участки		Фоновые участки	Аэротехногенно загрязненные участки
1	12/35	16/50	1	27/59	22/59
2-4	18/53	13/41	2-4	17/37	13/35
5-14	3/9	2/6	5-14	1/2	1/3
>14	1/3	1/3	>14	1/2	1/3
Всего	34/100	32/100	Всего	46/100	37/100

В составе альгогруппировок загрязненных участков еловых лесов отмечается уменьшение числа видов в 1.5-3.0 раза по сравнению с фоновыми территориями. При этом доминирующий комплекс видов (*Chlamydomonas gloeogama*, *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus* cf. *minor*, *Pseudococcomyxa simplex*) на антропогенно нарушенных и ненарушенных исследованных участках сходен. Это виды, являющиеся составной частью сообществ всех хвойных лесов, способные переносить высокую кислотность, низкое содержание питательных веществ и переувлажненность почв (Алексахина, Штина, 1984; Зимонина, 1998).

При сопоставлении альгофлоры исследованных участков с результатами, полученными при изучении водорослей хвойных лесов, находящихся под влиянием различных видов техногенного воздействия (табл. 6, 19), в большинстве случаев наблюдается тенденция к уменьшению видового разнообразия.

Согласно данным литературы, в зависимости от степени загрязнения происходит либо обеднение альгогруппировок до полного исчезновения водорослей, либо замена типичных группировок новыми видовыми комплексами (Алексахина, Штина, 1984; Особенности..., 1985; Евдокимова и др., 1997; Зимонина, 1998; Штина и др., 1998; Начальные..., 1999; Lukesova, 2001; Илюшенко, 2003; Патова, 2004; Aleksakhina, 2005). Наиболее сильные изменения в альгофлоре отмечаются при полной деградации сообщества вследствие разливов нефти и нефтепродуктов, пожаров, формирования отвалов токсичных пород и т.д.

Экологический анализ показал преобладание как в фоновых, так и загрязненных почвах еловых лесов эдафотрофных видов, обитающих только в почве. Доля гидрофильных и амфибиальных видов закономерно уменьшается в загрязненных почвах (рис. 13). Это обусловлено как уменьшением степени увлажнения почв аэротехногенно загрязненных участков, так и собственно антропогенным влиянием.

При антропогенном воздействии происходят изменения физико-химических свойств верхних горизонтов почв, вызванные рекреационными нагрузками и загрязнением. В первую очередь меняются воздушный, водный и температурный режимы, плотность почвы и ее водопроницаемость, что вызывает перестройку видового состава альгогруппировок (Бачура, Храмченкова, 2010). К таким изменениям наиболее чувствительны гидрофильные и амфибиальные водоросли, которые первыми исчезают из состава сообществ загрязненных почв (Дорохова, 1989; Прошкина, 1997).

В фоновых и аэротехногенно загрязненных почвах несколько меняется и соотношение жизненных форм, отражающих экологи-

Изменение видового разнообразия почвенных водорослей хвойных лесов при различных источниках воздействия

Формация	Район исследования	Источники воздействия	Число видов		Автор
			Фон	Загрязнение	
Сосняк	Тюменская обл. (средне-Приобье)	Нефтедобывающее производство	16	13	Неганова и др., 1978
Пихтово-еловый лес	Пермская обл.	»	70	4-49	Особенности..., 1985
Сосняк	Кольский п-ов	Выбросы металлургического комбината	–	24	Евдокимова и др., 1997
»	Карелия	Отвалы вскрышных пород железорудного месторождения	16	10-17	Начальные..., 1999
»	г. Коттбус, Германия	Буроугольная шахта	–	80	Lukeyová, 2001
»	Новосибирская обл.	Рекреация	133	60	Илюшенко, 2003
»	Московская обл.	Автотранспорт	77	16	Alekvaikhina, 2005
Ельник	Кировская обл. и Республика Коми	Автотранспорт, промышленные выбросы, объект хранения и уничтожения химического оружия	93 (98)	71 (79)	Данные авторов

Примечание: прочерк – виды не обнаружены.

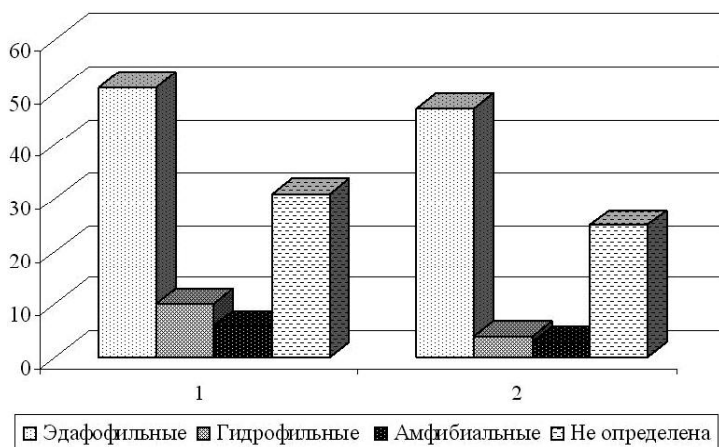


Рис. 13. Распределение водорослей фоновых (1) и загрязненных (2) еловых лесов по экологическим группировкам. По вертикали – число видов.

ческие характеристики видов. Представители С-жизненной формы, требовательные к влажности и чувствительные к вытаптыванию, многочисленны как на фоновых, так и на аэротехногенно загрязненных участках.

В ненарушенных еловых лесах также преобладают виды Сн-формы, способные переносить экстремальные условия среды за счет особенностей протопласта. Несколько выше, чем в загрязненных почвах, доля видов Н-формы, неустойчивых против засухи и сильного нагревания, В-формы – холодостойких, светлюбивых, солевыносливых, влаголюбивых и число широко распространенных видов-ксерофитов, относящихся к Р-форме.

В загрязненных участках на первое место выходят виды Х-жизненной формы, теневыносливые, обитающие в поверхностных слоях почвы (на небольшой глубине) и требовательные к минеральным формам азота и кальция (рис. 14) (Алексашина, Штина, 1984). Развитие видов этой жизненной формы мы связываем с повышением содержания вышеперечисленных биогенных элементов в антропогенно нарушенных почвах за счет аэротехногенных выбросов. В альгогруппировках почв загрязненных ельников наблюдается уменьшение доли видов Н-, В- и Р-жизненных форм, наименее устойчивых к антропогенному воздействию. Снижение числа видов, относящихся к В- и Н-формам, требовательных к условиям повышенной влажности, вызвано ее снижением в загрязненных почвах (см. табл. 5).

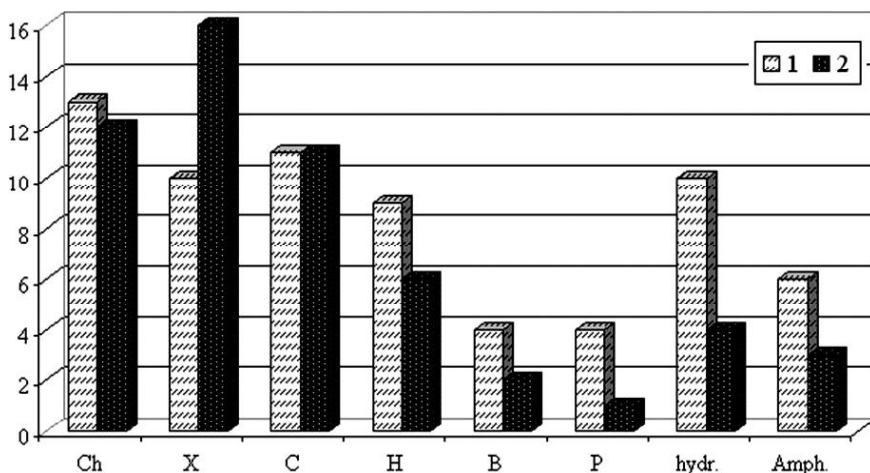


Рис. 14. Соотношение экологической структуры альгогруппировок фоновых (1) и загрязненных (2) еловых лесов. По горизонтали – жизненная форма, по вертикали – число видов.

Многими авторами показано, что влияние антропогенных факторов сказывается не только на качественных, но и количественных характеристиках сообществ почвенных водорослей. Слабое влияние различных видов загрязнителей может стимулировать массовое развитие и увеличение численности водорослей (Особенности..., 1985; Штина, 1991), при усилении антропогенной нагрузки происходят обратные направленные процессы, приводящие к деградации водорослевых сообществ, в том числе и заметному уменьшению количественных показателей (Кабиров, 1990; Кабиров, Шилова, 1990).

Количественный анализ методом прямого подсчета не выявил существенной разницы в численности водорослей в почвах фоновых и аэротехногенно загрязненных участков. Диапазон величин составил от 26 до 80 тыс. и от 12 до 80 тыс. клеток на 1 г воздушно-сухой почвы соответственно (табл. 20), что свидетельствует о том, что аэротехногенное загрязнение исследованных участков не достигает критических величин.

В альгогруппировках антропогенно загрязненных фитоценозов, по сравнению с фоновыми почвами, происходит уменьшение видового разнообразия водорослей, изменение таксономической структуры на уровне ведущих семейств и родов, снижение доли гидрофильных и амфибиальных видов, чувствительных к загрязнению и изменению водного режима почвы. В группировках по-

Таблица 20

**Численность водорослей в почвах еловых лесов
фоновых и аэротехногенно загрязненных участков**

№ участка	Ассоциация	Число клеток, тыс. на 1 г воздушно-сухой почвы
	Участки, подверженные аэротехногенному загрязнению	
1	Ельник хвощово-снытевый	12.0
3	Ельник кислично-зеленомошный	80.4
4	Ельник кисличный	67.2
6	Ельник чернично-кислично-зеленомошный	34.8
7	Ельник кислично-черничный	46.8
8-12	Ельник чернично-зеленомошный	12.0-57.6
	Фоновые участки	
2	Ельник кисличный	48.0
5	Ельник бруснично-зеленомошный	42.0
13, 15, 17	Ельник чернично-зеленомошный	51.6-80.4
14	Ельник хвощово-черничный	26.4
16	Ельник кислично-зеленомошный	31.2

ченных водорослей изменяется соотношение жизненных форм за счет уменьшения видов наиболее чувствительных к аэротехногенному загрязнению и влажности почвы.

4.3. Влияние аэротехногенного загрязнения на альгогруппировки еловых лесов

Основными экологическими факторами, оказывающими влияние на почвенные водоросли, являются физико-химические свойства почв и состав растительности (Штина, Голлербах, 1976; Алексахина, Штина, 1984; Новичкова-Иванова, 1980). Аэротехногенное загрязнение неизбежно вызывает изменения всех компонентов биогеоценоза, включая почвы и растительный покров, что в свою очередь оказывает непосредственное влияние и на альгогруппировки.

Для выявления изменений в структуре альгогруппировок еловых лесов, находящихся в условиях разных типов аэротехногенного загрязнения (см. табл. 6), было изучено содержание основных биогенных элементов, а также ряда микроэлементов, оказывающих заметное влияние на свойства почвы и ее живое население.

Определенные альгосинузии соответствуют конкретным почвообразовательным процессам. Для подзолообразовательного процесса в почвах еловых лесов характерными являются простые группировки водорослей с преобладанием одноклеточных зеленых и желтозеленых, устойчивых к низкому значению pH, с незначительным разнообразием видов и небольшой биомассой. Дерновый тип почвообразования отличается большим разнообразием видов со значительной биомассой, болотный – характеризуется разнообразием видов и небольшой биомассой с доминированием зеленых и наличием гидрофильных форм (Штина и др., 1998).

Относительно невысокое разнообразие водорослей еловых лесов фоновой территории в первую очередь связано с высокой кислотностью и бедностью подзолистых почв биогенными элементами (табл. 21). В почвах, испытывающих аэротехногенное загрязнение

Таблица 21

Содержание макроэлементов и кислотность в почвах исследованных ельников

Участок	pH _{вод}	Отношение C/N	Обменные основания, ммоль/100 г		Подвижные формы, мг/кг	
			Ca ²⁺	Mg ²⁺	P ₂ O ₅	K ₂ O
Участки, подверженные аэротехногенному загрязнению						
1	5.14	15.7	9.89	1.1	98.81	125.5
3	4.56	20.20	10.12	1.27	60.54	110.00
4	4.87	18.50	8.17	0.87	33.69	191.15
6	4.47	18.95	2.29	0.23	23.12	82.83
7	4.95	16.35	2.88	0.53	17.49	79.24
8	4.67	20.30	1.00	0.21	24.03	45.50
9	4.41	25.75	1.29	0.23	24.84	56.95
10	4.42	18.05	2.03	0.44	53.30	111.34
11	4.63	19.55	2.88	0.63	69.15	134.15
12	4.65	23.20	2.34	0.36	21.28	89.93
Фоновые участки						
2	4.34	15.70	0.72	0.20	51.32	84.15
5	4.28	24.30	0.59	0.09	10.08	58.52
13	4.05	21.33	0.67	0.22	38.15	74.98
14	4.07	20.23	1.35	0.36	35.58	89.69
15	4.34	19.17	1.02	0.21	27.51	67.42
16	4.40	17.60	1.95	0.58	28.58	119.96
17	4.69	22.20	4.34	0.87	27.01	120.60

Примечание: жирным шрифтом отмечены наибольшие концентрации.

нение, наблюдается изменение некоторых физико-химических свойств. В верхних горизонтах загрязненных почв несколько уменьшается кислотность ($\text{pH}_{\text{водн}}$ возрастает до 4.95-5.14), проявляется тенденция к увеличению содержания Ca^{2+} и Mg^{2+} в составе почвенного поглощающего комплекса, подвижных P и K. На формирование видового богатства водорослевых группировок значительное влияние оказывает также содержание в почвах углерода и азота, отношение которых отражает показатель C/N. Для подзолистых почв он находится в пределах 20 (Дюшофур, 1970; Забоева, 1975). В почвах фоновых участков зарегистрированы небольшие отклонения от данного значения, в почвах с аэротехногенным загрязнением наблюдался большой разброс этого показателя (см. табл. 20). Наибольшее изменение физико-химических свойств выявлено в почвах еловых лесов вблизи Кирово-Чепецкого химического комбината и объекта хранения и уничтожения химического оружия «Марадыковский» (см. табл. 20), испытывающих наиболее интенсивное аэротехногенное загрязнение (см. табл. 6). Эти участки отличаются невысоким видовым разнообразием почвенных водорослей (19 и 26 видов соответственно).

Снижение видового разнообразия водорослей и изменение структуры их группировок в загрязненных почвах может быть также вызвано накоплением в верхних горизонтах различных поллютантов, основными из которых являются тяжелые металлы и нефтепродукты. В зависимости от типа загрязнения наблюдается подавление или развитие определенной группы почвенных водорослей. Так, при техногенном засолении, внесении в почву полимеров происходит разрастание цианопрокариот, а при подкислении почвы, загрязнении ее тяжелыми металлами, нефтью, некоторыми нефтепродуктами и ПАВ наблюдается развитие зеленых и диатомовых водорослей и угнетение цианопрокариот (Штина и др., 1984, 1986; Кабиров, 1990, 2002). При этом наибольшей устойчивостью к загрязнению почвы металлами обладают одноклеточные зеленые, особенно виды родов *Chlamydomonas*, *Chlorococcum*, *Bracteacoccus*, а также нитчатые зеленые из рода *Klebsormidium*.

Концентрации всех изученных микроэлементов и нефтепродуктов в почвах лесных фитоценозов, расположенных в зоне аэротехногенного загрязнения, превышают фоновые значения (табл. 22, 24, рис. 16), но при этом в отношении изученных элементов они ниже, чем ПДК валовых содержаний для почв.

Максимальная отрицательная корреляция, рассчитанная с помощью программы PC-ORD, наблюдалась между видовым разнообразием почвенных водорослей и содержанием тяжелых металлов Cd, Co, Ni в верхних горизонтах почв (рис. 15).

Таблица 22

Содержание микроэлементов в почвах (0-15 см) еловых лесов (мг/кг)

№ участка	Pb	Cd	Ni	Zn	Cu	Cr	Mn	Co	Hg
Участки, подверженные аэротехногенному загрязнению									
1	6.90	0.17	13.00	18.00	7.30	12.60	240.00	3.10	0.16
3	9.05	0.19	5.80	11.25	3.15	8.60	156.00	1.30	0.64
4	8.75	0.17	9.50	21.90	4.60	10.05	685.00	3.50	0.46
6	6.10	0.09	3.85	12.70	2.20	6.65	445.00	1.30	0.51
7	5.20	0.09	7.45	10.15	3.55	10.05	158.00	2.05	0.32
8	2.00	0.03	1.30	6.30	0.83	2.50	21.50	0.24	0.16
9	3.45	0.05	2.05	4.80	1.20	3.20	82.00	0.35	0.25
10	5.90	0.07	2.55	6.70	1.35	6.15	128.50	0.89	0.25
11	7.35	0.11	4.50	11.40	2.20	8.35	288.50	1.70	0.45
12	2.10	0.04	0.93	3.55	0.81	1.95	69.00	0.22	0.14
Фоновые участки									
2	6.80	0.09	6.40	12.60	3.40	8.20	145.00	2.00	0.40
5	4.20	0.06	2.50	4.80	2.00	5.20	21.00	0.42	0.21
13	3.50	0.04	2.03	4.90	2.07	4.97	37.10	0.53	0.30
14	3.50	0.05	2.07	6.75	3.05	5.03	29.07	0.60	0.33
15	3.47	0.03	1.64	9.47	1.74	4.33	59.90	0.46	0.26
16	6.97	0.07	4.08	11.53	2.73	8.93	48.85	1.06	0.18
17	3.10	0.06	2.62	4.73	1.88	4.73	51.40	0.81	0.45

Примечание: жирным шрифтом отмечены наибольшие концентрации.

Результаты корреляционного анализа, проведенного с помощью программы Statistica 6, также показывают на статистически значимую отрицательную связь между числом видов и содержанием в почве Cd и Ni (табл. 23).

Наибольшее содержание почти всех исследованных тяжелых металлов наблюдалось в верхних горизонтах почв еловых лесов, расположенных в зонах влияния Кирово-Чепецкого химического комбината и объекта хранения и уничтожения химического оружия (табл. 22), где выявлено существенное обеднение видового состава альгофлоры. Изменения структуры альгогруппировок в зоне влияния этого объекта были выявлены другими исследователями и ранее (Кондакова, 2004; Инварианты ..., 2005).

Содержание нефтепродуктов на всех исследованных участках было невысоким (табл. 24). Незначительное повышение содержания нефтепродуктов отмечено для участка, расположенного в сфе-

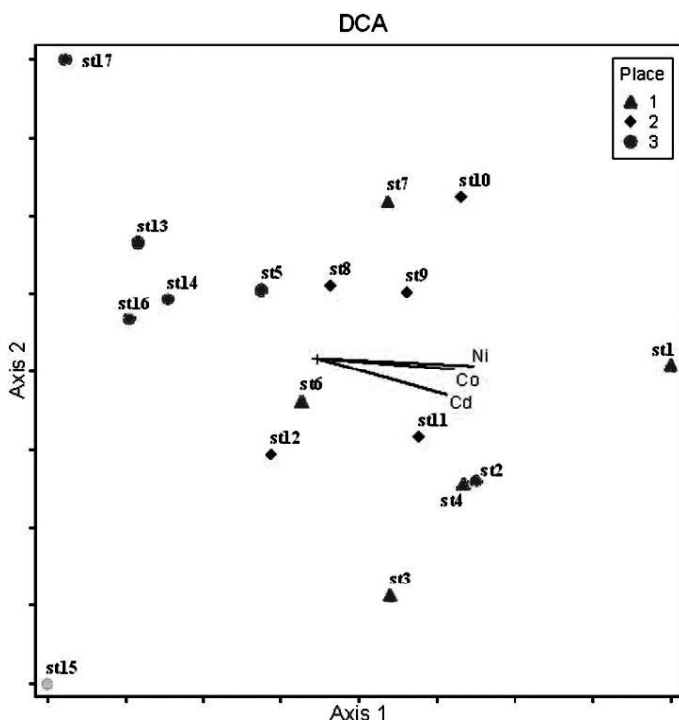


Рис. 15. Ординация исследованных участков по видовому составу водорослей с векторами, отражающими корреляцию между осями ординации и содержанием тяжелых металлов.

Районы исследования: 1 – Киров – Кирово-Чепецкая промышленная агломерация; 2 – объездная автомобильная дорога (окрестности г. Сыктывкар); 3 – заказник «Былина». Номера 1-17 – ключевые участки. Длина векторов Cd, Co, Ni отражает значение коэффициента корреляции (Cd – 0.643; Co – 0.664; Ni – 0.708). Ось 1 – видовое разнообразие. Ось 2 – не интерпретирована.

ре влияния городов Киров и Слободской, где сказывается комплексное загрязнение исследованных площадок, в первую очередь, выбросами автотранспорта. Альгогруппировки этого участка отличаются низким видовым разнообразием и упрощением таксономической и экологической структур (см. табл. 13). Водорослевые группировки в основном представлены видами из отдела Chlorophyta. В спектре жизненных форм водорослей преобладающее значение имели виды-убииквисты и требовательные к влажности субстрата, способные образовывать обильную слизь (представители Ch- и C-жизненных форм соответственно).

**Результаты корреляционного анализа
между некоторыми химическими параметрами почв
и числом видов на площадках**

Параметры	Среднее значение	Стандартная ошибка средней	Корреляция R	Уровень значимости
pH	4.53	0.07	-0.392	0.120
C/N	19.83	0.70	0.051	0.847
Ca ²⁺ , ммоль/100 г	3.15	0.77	-0.288	0.262
Mg ²⁺ , ммоль/100 г	0.49	0.08	-0.078	0.765
P ₂ O ₅ , мг/кг	37.91	5.42	-0.184	0.479
K ₂ O, мг/кг	96.58	8.66	-0.040	0.878
Pb, мг/кг	5.26	0.55	-0.315	0.218
Cd, мг/кг	0.08	0.01	-0.477	0.053
Ni, мг/кг	4.25	0.79	-0.455	0.067
Zn, мг/кг	9.50	1.22	-0.317	0.214
Cu, мг/кг	2.59	0.39	-0.301	0.240
Cr, мг/кг	6.68	0.74	-0.329	0.197
Mn, мг/кг	156.81	42.88	-0.404	0.108
Co, мг/кг	1.21	0.24	-0.406	0.105
Hg, мг/кг	0.42	0.08	-0.317	0.215

Примечание: жирным шрифтом отмечены статистически значимые связи при уровне значимости $P \leq 0.1$.

Использованные статистические методы подтверждают, что на видовое разнообразие исследованных участков оказывают влияние не отдельно взятые элементы, а их комплексное воздействие.

Уменьшение видового разнообразия водорослей в аэротехногенно загрязненных условиях идет от менее загрязненных ельников (объездная дорога, окрестности г. Сыктывкар) с наименьшим содержанием в почве тяжелых металлов и нефтепродуктов к более загрязненным с повышенным содержанием вышеперечисленных веществ в верхних горизонтах почв, расположенных в зонах влияния Кирово-Чепецкого химического комбината, объекта хранения и уничтожения химического оружия, а также в районе влияния городов Киров и Слободской (рис. 16). Во всех случаях антропогенного воздействия наблюдалось уменьшение видового разнообразия почвенных водорослей на загрязненных участках по сравнению с фоновыми, что соответствует данным других авторов (Кондакова, 2004; Система ..., 2008; Кондакова, Висич, 2010).

В целом для альгогруппировок всех обследованных сообществ фоновых и аэротехногенно загрязненных участков отмечено отно-

нительно невысокое сходство систематического состава, коэффициент Сьеренсена-Чекановского составил около 40%. Результаты сравнения флористического состава водорослей конкретных сообществ представлены на дендрограмме (рис. 17). По рассчитанному коэффициенту обособляются группы кластеров. Первый кластер включает группировки почвенных водорослей фоновых участков (№ 2, 13, 14, 16, 17) с высоким сходством видового состава, коэффициент Сьеренсена-Чекановского достигает 57-66%. Фоновые участки № 5, 15 несколько обособились от основного кластера, тем не менее имеют коэффициент сходства выше 45%. На два кластера разбились группировки водорослей участков, испытывающих аэротехногенное загрязнение, коэффициент Сьеренсена-Чекановского – 51-75%. Отдельно выделилась группировка водорослей на площадке № 1.

Результаты кластерного анализа показали, что в условиях изменения физико-химических параметров почв и накопления тяжелых металлов и нефтепродуктов, в структуре альгогруппировок еловых лесов отмечаются изменения, свидетельствующие о трансформации экосистем исследованных нами ельников в зонах антропогенного влияния. В первую очередь это связано с уменьшением видового разнообразия водорослей и изменением таксономической структуры альгогруппировок (Приложение).

Использование программного комплекса PC-ORD позволило выделить индикаторные виды для участков с различной степенью аэротехногенного воздействия. Среди всех видов водорослей, обнаруженных в исследуемых пробах, 11 показали высокое индикаторное значение для фоновой территории: *Eunotia exigua*, *Pinnularia subcapitata*, *Chlorococcum infusionum*, *C. cf. hypnosporum*, *Brac-*

Таблица 24
Содержание нефтепродуктов
в почвах еловых лесов, мг/г

№ участка	Содержание нефтепродуктов мг/г	Δ
Участки, подверженные аэротехногенному загрязнению		
1	0.029	0.013
3	0.035	0.016
4	0.029	0.013
6	0.049	0.022
7	0.025	0.011
8	0.021	0.009
9	0.030	0.014
10	0.027	0.013
11	0.037	0.017
12	0.027	0.012
Фоновые участки		
2	0.031	0.014
5	0.031	0.014
13	0.019	0.009
14	0.019	0.009
15	0.020	0.009
16	0.020	0.015
17	0.027	0.015

Примечание: жирным шрифтом отмечены наибольшие концентрации.

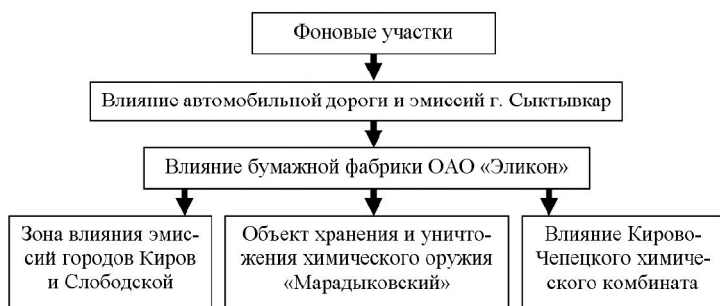


Рис. 16. Ряд уменьшения видового разнообразия почвенных водорослей в зависимости от источника загрязнения. Стрелками указано направление уменьшения видового разнообразия почвенных водорослей.

teacoccus minor, *Klebsormidium cf. rivulare* (см. вклейку – рис. 4.1-4.3), из них лишь пять имеют уровень значимости выше 0.05: *Chlamydomonas gelatinosa*, *Tetracystis aggregata*, *T. dissociata*, *Pseudopleurococcus botryoides*, *Myrmecia bisecta*. Все эти представители ранее уже отмечались в лесных незагрязненных почвах (Зауер, 1956; Штина, Ройзин, 1966; Алексахина, Штина, 1984). Для зоны

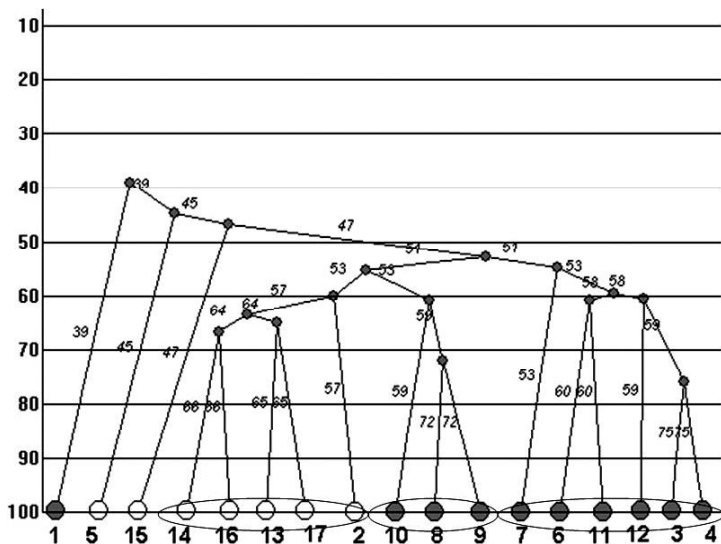


Рис. 17. Дендрограмма сходства видового состава водорослей исследованных еловых лесов. По горизонтали – 1-17 номера обследованных участков; по вертикали – коэффициент Сьеренсена-Чекановского, %. Участки 2, 5, 13-17, выделенные белым цветом, не испытывают антропогенного влияния.

влияния автомагистрали – два: *Hantzschia amphioxys* и *Actinochlo-
ris sphaerica* ($P \leq 0.05$), эти виды были выявлены прежде на нефте-
загрязненных и механически нарушенных участках в нефтедобы-
вающим районе (Зимонина, 1998). И только *Characiopsis borziana*
имеет индикаторное значение (с уровнем значимости выше 0.05)
для еловых лесов в зоне Киров–Кирово-Чепецкой промышленной
агломерации. Преобладание видов из рода *Characiopsis* характер-
но для лесных подзолистых почв южнотаежной подзоны.

Полученные результаты показывают, что изменение видового
разнообразия и структуры альгогруппировок почв ельников, ис-
пытывающих влияние аэротехногенного загрязнения, обусловле-
но комплексным воздействием загрязнителей, с одной стороны, и
изменением некоторых физико-химических свойств верхних го-
ризонтов почвы – с другой. Наименьшее видовое разнообразие
почвенных водорослей наблюдалось на участках с повышенным
содержанием тяжелых металлов и нефтепродуктов в верхних го-
ризонтах почв еловых лесов, расположенных в зонах влияния
Кирово-Чепецкого химического комбината, объекта хранения и
уничтожения химического оружия, а также в районе влияния го-
родов Киров и Слободской, т.е. на участках с наиболее высокой
степенью аэротехногенного загрязнения. Зарегистрированное нами
изменение альгогруппировок на самых ранних этапах загрязне-
ния почв, не превышающих ПДК, свидетельствует о высокой ин-
дикаторной возможности этой группы фотосинтезирующих мик-
роорганизмов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В книге обобщены результаты исследований видового и структурного разнообразия почвенных водорослей, обсуждены результаты анализа таксономической и эколого-географической структур альгогруппировок еловых лесов подзон средней и южной тайги (Кировская область и Республика Коми), оценены их количественные показатели. Представлены видовые списки изученной альгофлоры. Впервые выявлен состав почвенных водорослей разных еловых ассоциаций Кировской области и Республики Коми, рассмотрены особенности изменения альгогруппировок еловых лесов в условиях влияния аэротехногенного загрязнения (автотранспорт, объект хранения и уничтожения химического оружия, бумажная фабрика, производство полимеров и т.д.).

В почвах исследованных еловых лесов подзон средней и южной тайги обнаружено 112 видов водорослей (121 разновидность, включая номенклатурный тип вида) из шести отделов, 11 классов, 29 порядков, 42 семейств, 56 родов. Основу альгофлоры еловых лесов формируют водоросли из отдела Chlorophyta – 58%, а также представители Bacillariophyta – 22%, Xanthophyta – 9, Cyanoprokaryota – 6, Euglenophyta – 3 и Eustigmatophyta – 2%. Выявлено 10 видов, не отмеченных ранее в почвах России, 39 – в лесных почвах России, 35 видов водорослей, ранее не встреченных в почвах Кировской области, и 42 вида, новых для альгофлоры Республики Коми. В таксономической структуре преобладают семейства *Chlamydomonadaceae*, *Chlorococcaceae*, *Characiopsidaceae* и *Fragilariaceae*. В исследованных ельниках основу группировок формируют космополитные, эдафотфильные виды с X-, Ch-, C- и Н-жизненными формами.

Флора почвенных водорослей еловых лесов подзон средней и южной тайги сочетает черты, свойственные альгофлоре почв лесных экосистем в целом и специфические для ельников. Характерными особенностями альгофлоры еловых лесов являются невысокое видовое разнообразие, доминирование одноклеточных Chlorophyta, в частности видов-убиквистов и видов рода *Chlamydomonas*, незначительное участие представителей Cyanophyta. В доминиру-

ющий комплекс почв ельников входят *Chlamydomonas gloeogama*, *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus minor*, *Pseudococcomyxa simplex*, *P. chodatii*. Почвы исследованных еловых лесов отличаются низкой численностью водорослей, количественные показатели варьируют от 12 до 80 тыс. клеток в 1 г воздушно-сухой почвы.

Группировки водорослей в почвах еловых лесов различных ассоциаций имеют ряд отличий, обусловленных типом фитоценоза, влажностью почв, степенью антропогенной нагрузки и другими факторами. Увеличение видового разнообразия и усложнение структуры альгогруппировок происходит в ряду: ельник хвощово-снытевый и ельник бруснично-зеленомошный → ельник кислично-черничный и ельник чернично-кислично-зеленомошный → ельник кисличный → ельник хвощово-черничный → ельник кислично-зеленомошный → ельник чернично-зеленомошный. Константными видами всех изученных альгогруппировок являются *Chlamydomonas elliptica*, *C. gloeogama*, *Myrmecia incisa*, *Chlorella vulgaris*, *Stichococcus bacillaris*, *Klebsormidium nitens*.

Аэротехногенное загрязнение вызывает уменьшение видового разнообразия почвенных водорослей, изменение структуры ведущих семейств и родов. На загрязненных участках увеличивается число маловидовых семейств при снижении многовидовых вследствие выпадения значительного числа видов из состава альгогруппировок и появления таксонов, не отмеченных в фоновых почвах. Изменяется соотношение жизненных форм за счет увеличения толерантных видов, относящихся к X-жизненной форме, уменьшения видов Н-, Р- и В-форм, наиболее чувствительных к аэротехногенному загрязнению и влажности почв. Наименьшее видовое разнообразие почвенных водорослей отмечается на участках с повышенным содержанием тяжелых металлов и нефтепродуктов в верхних горизонтах почв еловых лесов, расположенных в зонах влияния Кирово-Чепецкого химического комбината, объекта хранения и уничтожения химического оружия и в зоне влияния эмиссий загрязняющих веществ городов Киров и Слободской.

Почвенные водоросли чутко реагируют на аэротехногенное загрязнение, что может быть использовано для оценки состояния почвенного покрова ельников на самых ранних стадиях его трансформации. Выявлены виды-индикаторы (с уровнем значимости выше 0.05) для еловых лесов фоновой территории (*Chlamydomonas gelatinosa*, *Tetracystis aggregata*, *T. dissociata*, *Pseudopleurococcus botryoides*, *Myrmecia bisecta*) и для ельников, расположенных в условиях аэротехногенного загрязнения (*Actinochloris sphaerica* и *Characiopsis borziana*).

Сведения о разнообразии и структуре альгогруппировок темнохвойных лесов могут быть использованы для диагностики состояния почвенной биоты охраняемых территорий, а также лесов Кировской области и Республики Коми, находящихся в условиях интенсивного аэротехногенного загрязнения.

Изложенный материал расширяет представления о структурном и пространственном распределении почвенных водорослей в еловых фитоценозах. Считаем важным продолжение исследований альгогруппировок ельников в следующих направлениях: выявление видового разнообразия в разновозрастных лесах и сообществах разных типов леса и ассоциаций, исследование влияния ризосферного эффекта, изучение эпифитных комплексов, а также распределения водорослей в вертикальном профиле почвы в разных горизонтах. Необходимо дальнейшее развитие работ по оценке влияния антропогенных факторов на группировки почвенных водорослей еловых лесов.

ЛИТЕРАТУРА

- Алексахина Т.И. Особенности флоры почвенных водорослей в разных типах леса // Бот. журн., 1971. Т. 56. № 11. С. 1658-1669.
- Алексахина Т.И. Почвенные водоросли в ризосфере преобладающих растений лесных биогеоценозов // Экология, 1972. № 1. С. 45.
- Алексахина Т.И. Почвенные водоросли в коренных и производных типах леса // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны: Матер. межвуз. конф. Пермь, 1977. С. 3-4.
- Алексахина Т.И. Распространение почвенных водорослей в некоторых лесных биогеоценозах европейской части СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1978. 24 с.
- Алексахина Т.И. Изменение почвенной альгофлоры сложных сосняков под влиянием рекреационных нагрузок // Природные аспекты рекреационного использования леса. М.: Наука, 1987. С. 126-137.
- Алексахина Т.И., Штина Э.А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 149 с.
- Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 142 с.
- Андреева В.М. Род *Chlorella*: морфология, систематика, принципы классификации. Л.: Наука, 1975. 110 с.
- Андреева В.М. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (*Chlorophyta*: *Tetrasporales*, *Chlorococcales*, *Chlorosarcinales*). СПб.: Наука, 1998. 352 с.
- Андреева В.М. Почвенные неподвижные зеленые водоросли (*Chlorophyta*) из района реки Кукунь и Кукуньских терм (Чукотский полуостров) // Новости систематики низших растений, 2001. Т. 34. С. 3-9.
- Андреева В.М. Почвенные неподвижные зеленые водоросли (*Chlorophyta*) Воркутинской тундры (Республика Коми) // Новости систематики низших растений, 2004. Т. 37. С. 3-8.
- Андросова Е.Я. О составе водорослей почв г. Новосибирска и его окрестностей // Водоросли и грибы Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1964. С. 148-157.
- Артамонова В.С. Почвенные водоросли осиново-пихтового леса стационара «Которово» // Микробиологические процессы в почвах Западной Сибири. Новосибирск: Наука, 1982. С. 161-175.
- Атлас Кировской области. М., 1997. 32 с.
- Атлас Коми АССР. М., 1964. 112 с.
- Атлас почв Республики Коми / Под ред. Г.В. Добровольского, А.И. Таскаева, И.В. Забоевой. Сыктывкар, 2010. 356 с.

Ашихмина Т.Я. Комплексный экологический мониторинг объектов хранения и уничтожения химического оружия. Киров, 2002. 544 с.

Ашихмина Т.Я. Формирование приоритетных показателей экологического мониторинга объектов хранения и уничтожения химического оружия // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: теория, методика, практика: Матер. Всерос. науч. школы. Киров, 2003. Вып. 1. С. 96-102.

Ашихмина Т.Я., Сюткин В.М. Комплексный экологический мониторинг региона. Киров, 1997. 228 с.

Балезина Л.С. Об использовании водорослей для определения токсичности почвы при применении различных пестицидов // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Киров, 1972. С. 251-257.

Барина С.С., Анисимова О.В., Медведева Л.А. Водоросли-индикаторы в оценке качества окружающей среды. М., 2000. 150 с.

Бачура Ю.М., Храмченкова О.М. Влияние рекреационной нагрузки на почвенные водоросли и цианобактерии // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах: Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 100-летию со дня рождения профессора Э.А. Штиной. Киров, 2010. С. 49-54.

Биогеохимические и гидроэкологические исследования техногенных экосистем / Отв. ред. П.В. Ивашов. Владивосток, 2004. Вып. 14. 223 с.

Биология // Большая Российская энциклопедия. М., 2003. С. 62-63.

Большев Н.Н. Роль водорослей в образовании почв // Почвоведение, 1964. № 6. С. 79-85.

Большев Н.Н. Водоросли и их роль в образовании почв. М.: Изд-во МГУ, 1968. 84 с.

Бусыгина Е.А. Водоросли подзолистых почв разных районов СССР // Материалы исследований по флоре и растительности. Киров, 1972. С. 40-53.

Бусыгина Е.А. Развитие почвенных водорослей на мелиорированных выработанных торфяниках в зависимости от их водного режима: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1976. 19 с.

Василевич В.И. О растительных ассоциациях ельников Северо-Запада // Бот. журн., 1983. Т. 68. № 12. С. 1604-1613.

Василевич В.И. Еловые леса Кировской области // Бот. журн., 2003. Т. 88. № 6. С. 1-11.

Ветрова З.И. Флора водорослей континентальных водоемов Украины: Эвгленофитовые водоросли. Киев-Тернополь, 2004. Вып. 2. 272 с.

Взаимодействие между почвенными водорослями и высшими растениями / Э.А. Штина, Л.А. Байрамова, Г.Н. Перминова и др. // Физика, химия, биология и минералогия почв СССР. М.: Наука, 1964. С. 284-292.

Водорості ґрунтів України (історія та методи дослідження, система, конспект флори) / І.Ю. Костіков, П.О. Романенко, Е.М. Демченко и др. Київ, 2001. 300 с.

Водоросли: справочник / Под ред. С.П. Вассера. Киев: Наукова думка, 1989. 608 с.

Выполнение работ по доработке (привязке) системы пробоотбора и проведению фонового обследования природных систем в зоне влияния объекта УХО (включая ЗЗМ) в пос. Марадьковское Кировской области: Отчет по договору №116/04 / Руководитель темы Т.Я. Ашихмина. Киров, 2004. Кн. 2; Гл. 4. С. 400-918.

Гаяль А.Г., Штина Э.А., Петрова Н.И. О Минусинских борах и распределении в них почвенных водорослей // Биол. науки, 1980. № 3. С. 86-95.

Гецен М.В. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л.: Наука, 1985. 166 с.

Гецен М.В., Стенина А.С., Патова Е.Н. Альгофлора Большеземельской тундры в условиях антропогенного воздействия. Екатеринбург: Наука, 1994. 148 с.

Гилева Э.А. О накоплении химических элементов пресноводными водорослями // Радиоактивные изотопы в гидробиологии и методы санитарной гидробиологии. М.-Л.: Наука, 1964. С. 34-42.

Голдовская Л.Ф. Химия окружающей среды. М.: Мир, 2005. С. 86-91.

Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Сов. наука, 1953. Вып. 2. 652 с.

Голлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с.

Города и районы Вятского края (Подосиновский район). Киров, 2003. С. 4-5.

ГОСТ 17.4.3.01-83. Охрана природы. Почвы. Общие требования к отбору проб. М., 1983. С. 27-28.

Гузев В.С., Левин С.В. Перспективы эколого-микробиологической экспертизы состояния почв при антропогенных воздействиях // Почвоведение, 1991. № 9. С. 50-62.

Дедусенко-Щеголева Н.Т., Голлербах М.М. Желтозеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1962. Вып. 5. 271 с.

Дедусенко-Щеголева Н.Т., Матвиенко А.М., Шкорбатов Л.А. Зеленые водоросли. Класс Вольвоксовые // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1959. Вып. 8. 230 с.

Демченко Э.М. Грунтові водорості лісів Українського Полісся: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 1998. 20 с.

Диагомые водоросли / М.М. Забелина, И.А. Киселева, А.И. Прошкина-Лавренко и др. // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Сов. наука, 1951. Вып. 4. 620 с.

Домнина Е.А. Влияние загрязнения Кирово-Чепецкого химического комбината на внешний вид и проективное покрытие лишайников // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: научный и образовательный аспект: Матер. Всерос. науч. школы. Киров, 2005. Вып. III. С. 85-86.

Домрачева Л.И., Дабах Е.В. Количественные показатели альго-микологических комплексов как начальная ступень фонового обследования почв // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: теория, методика, практика: Матер. Всерос. науч. школы. Киров, 2004. Вып. II. С. 132-135.

Дорохова М.Ф. Формирование и значение группировок почвенных водорослей в условиях промышленного загрязнения (на примере угледобычи): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1989. 24 с.

Дорохова М.Ф. Реакция водорослей на загрязнение почв нефтью в полевом эксперименте // Актуальные проблемы современной альгологии: Матер. III Междунар. конф. Харьков, 2005. С. 49-50.

Дорохова М.Ф., Исаченкова Л.Б. Биологическая активность почв на вырубках разного возраста // Экосистемы широколиственно-хвойных лесов южного Подмосковья / Ред. Н.С. Касимов. М., 2006. С. 66-76.

Дубовик И.Е. Водоросли эродированных почв и альгологическая оценка почвозащитных мероприятий. Уфа, 1995. 156 с.

Дубовик И.Е. Альгоиндикация почв, загрязненных нефтью и продуктами ее переработки // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симпоз. по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 54.

Дутина О.П., Судакова Е.А., Захурнаева Н.Н. Почвенные альгосинусии лесных сообществ Прибайкалья // Рациональное использование и охрана растительных ресурсов Центральной Сибири: Сб. науч. тр. Иркутск, 1991. С. 38-46.

Дюшофур Ф. Основы почвоведения эволюция почв (опыт изучения динамики почвообразования). М., 1970. С. 155-156.

Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П. Биоразнообразие почвенной биоты как фактор устойчивости почв к загрязнению // Антропогенное воздействие на природу Севера и его экологические последствия: Тез. докл. Всерос. совещания. Апатиты, 1998. С. 50-51.

Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П., Штина Э.А. Исследование влияния тяжелых металлов на почвенные водоросли в связи с проблемой биомониторинга // Антропогенное воздействие на экосистемы Кольского севера. Апатиты, 1988. С. 42-50.

Евдокимова Г.А., Мозгова Н.П., Штина Э.А. Загрязнение почв фтором и оценка состояния микробного компонента в зоне воздействия алюминиевого завода // Почвоведение, 1997. № 7. С. 898-905.

Ельшина Т.А. Почвенные водоросли как индикаторы некоторых видов техногенного загрязнения почвы (на примере загрязнений, связанных с нефтедобычей): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1986. 16 с.

Ельшина Т.А., Шилова И.И. Реакция почвенных водорослей на нефть (в полевом эксперименте) // Биологические проблемы севера: Тез. докл. IX симпоз. Сыктывкар, 1981. Ч. 1. С. 60.

Забоева И.В. Почвы и земельные ресурсы Коми АССР. Сыктывкар, 1975. 344 с.

Зайцев М.А., Ситяков А.С., Селиванов А.В. О содержании соединений азота в снеговом покрове города Кирово-Чепецка // Актуальные про-

блемы регионального экологического мониторинга: теория, методика, практика: Матер. Всерос. науч. школы. Киров, 2003. Вып. I. С. 259-261.

Заур Л.М. К познанию водорослей растительных ассоциаций Ленинградской области // Тр. Бот. ин-та АН СССР. Сер. II (споровые растения). Л., 1956. Вып. 10. С. 33-174.

Зимонина Н.М. Почвенные водоросли в условиях нефтяного загрязнения (на примере Возейского месторождения Усинского района Республики Коми): Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 1996. 27 с.

Зимонина Н.М. Почвенные водоросли нефтезагрязненных земель. Киров, 1998. 170 с.

Зона защитных мероприятий и состояние окружающей среды на ее территории (по материалам экспедиционных исследований) / Т.Я. Ашихмина, И.А. Жуйкова, Е.А. Домнина и др. Киров, 2005. Вып. 4. Ч. 2. 48 с.

Зубарева Л.А. Растительный покров // Природа, хозяйство, экология Кировской области. Киров, 1996. С. 222-264.

Зубарева Л.А. Растительный покров // Энциклопедия земли Вятской. Киров, 1997. Т. 7. С. 343-362.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Sphagnaceae–Hedwigiaceae. М., 2003. Т. 1. 608 с.

Игнатов М.С., Игнатова Е.А. Флора мхов средней части европейской России. Fontinalaceae–Amblystegiaceae. М., 2004. Т. 2. С. 609-944.

Израэль Ю.А. Экология и контроль состояния природной среды. М.: Гидрометеоздат, 1984. С. 7-29.

Илюшенко А.Е. Приспособления почвенных водорослей лесных фитоценозов к рекреационным нагрузкам // Сиб. экол. журн., 2001. № 4. С. 443-448.

Илюшенко А.Е. Группировки почвенных водорослей сосновых фитоценозов в режиме рекреационной нагрузки: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2003. 17 с.

Илюшенко А.Е., Белич Н.Ю. К изучению альгофлоры сосновых фитоценозов Западной Сибири // Актуальные проблемы современной альгологии: Матер. III Междунар. конф. Харьков, 2005. С. 63-64.

Инварианты организации фототрофных микробных сообществ дерново-подзолистой почвы при действии метилфосфоновой кислоты / Л.В. Кондакова, Л.И. Домрачева, С.Ю. Огородникова и др. // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: научный и образовательный аспект: Матер. Всерос. науч. школы. Киров, 2005. Вып. III. С. 62-65.

Исаченко Т.И., Лавренко Е.М. Ботанико-географическое районирование // Растительность европейской части СССР / Под ред. С.А. Грибовой, Т.И. Исаченко, Е.М. Лавренко. Л.: Наука, 1980. С. 10-20.

Использование альго-цианобактериальных сообществ для оценки уровней загрязнения свинцом серой лесной почвы / А.Д. Темралева, Д.Л. Пинский, Е.Н. Патова, Е.В. Спирина // Почвоведение, 2011. №3. С. 358-364.

Исследование влияния хозяйственной деятельности на состояние экосистем природного комплекса и здоровье человека в зонах промыш-

ленных агломераций и на фоновых территориях Кировской области. Полигон регионального фона Былина (зона темнохвойных лесов): Отчет (проектный за 1997 г.) / Руководитель темы Т.Я. Ашихмина. Гр № 01970008916; инв. № 02980004099. Киров, 1997. С. 174-183.

Исупова Е.М., Кузницын М.А. Рельеф // Природа, хозяйство, экология Кировской области. Киров, 1996. С. 83-114.

Кабиров Р.Р. Влияние сульфатов меди и цинка на почвенные синезеленые водоросли // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. I Всесоюз. конф. Киев, 1987. С. 164.

Кабиров Р.Р. Альгосинузии южной тайги и их изменения в процессе промышленного освоения территории // Бот. журн., 1990. Т. 75. № 12. С. 1717-1727.

Кабиров Р.Р. Сообщества почвенных водорослей антропогенных экосистем // Вестн. Башкирского гос. ун-та, 2002. № 1. С. 82-93.

Кабиров Р.Р., Воронкова Е.А. Показатели устойчивости почвенных водорослей к тяжелым металлам // Межвузовский сборник научных трудов. Уфа, 2001. Ч. 1. С. 152-160.

Кабиров Р.Р., Шилова И.И. Почвенные водоросли свалок и полигонов твердых бытовых и промышленных отходов в условиях крупного промышленного города // Экология, 1990. № 5. С. 10-18.

Кабиров Р.Р., Степанов А.М., Черненко Т.В. Устойчивость популяций почвенных водорослей к радиоактивному загрязнению // Альгология, 1991. Т. 1. № 4. С. 51-57.

Карпачевский Л.О. Лес и лесные почвы. М., 1981. 264 с.

Кассин Н.Г. Геологический очерк // Геологическое строение Кировской области. Киров, 1946. С. 27-85.

Комулайнен С.Ф. Экология фитоперифитона малых рек Восточной Финноскандии. Петрозаводск: Карельский науч. центр РАН, 2004. 182 с.

Кондакова Л.В. Использование почвенных водорослей в мониторинге техногенных и фоновых территорий Кировской области // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: теория, методика, практика: Матер. Всерос. науч. школы. Киров, 2004. Вып. II. С. 139-142.

Кондакова Л.В., Висич В.А. Флора почвенных водорослей г. Кирова // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах: Матер. Междунар. науч.-практ. конф., посвященной 100-летию со дня рождения профессора Э.А. Штиной. Киров, 2010. С. 177-182.

Кондакова Л.В., Домрачева Л.И. Водоросли (Видовой состав, специфика водных и почвенных биоценозов) // Флора Вятского края. Киров, 2007. Ч.2. 192 с.

Кондратьева Н.В. Синьозелені водорості – Cyanophyta // Визначник прісноводних водоростей УРСР. Киев: Наукова думка, 1968. Вип. 1. Ч. 2. 523 с.

Кондратьева Н.В., Коваленко О.В. Краткий определитель видов токсичных синезеленых водорослей. Киев, 1975. 80 с.

- Копчик Г.Н. Устойчивость лесных почв к атмосферному загрязнению // Лесоведение, 2004. № 4. С. 61-71.
- Коренные еловые леса Севера: биоразнообразие, структура, функции / Отв. ред. К.С. Бобкова, Э.П. Галенко. СПб.: Наука, 2006. 337 с.
- Коршиков О.А. Підклас Протококові (*Protococcineae*) // Визначник прісноводних водоростей УРСР. Київ: Вид-во АН УРСР, 1953. Вип. 5. 437 с.
- Косинская Е.К. Десмидиевые водоросли // Флора споровых растений СССР. М.: Изд-во АН СССР, 1960. Т. 5. Вып. 1. 706 с.
- Костиков И.Ю. К вопросу о зональных особенностях состава почвенных водорослей // Альгология, 1991а. Т. 1. № 4. С.15-22.
- Костиков И.Ю. Место почвенных водорослей в фитоценозах // Альгология, 1991б. Т. 1. № 2. С.38-45.
- Кравченко М.Е., Гапочка Л.Д. Влияние нефти и нефтепродуктов на некоторые синезеленые водоросли // Изв. АН Туркменской ССР, 1977. Сер. биол. наук. № 2. С. 52-56.
- Круглов Ю.В. Микроскопические водоросли как индикаторы на загрязнение почвы гербицидами // Методы изучения и практического использования почвенных водорослей. Киров, 1972. С. 241-251.
- Кузнецова Е.В. Альгофлора урбанизированных территорий города Мелеуз и его окрестностей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2006. 17 с.
- Кузницын М.А., Колчанов В.И. Геологическое строение // Природа, хозяйство, экология Кировской области. Киров, 1996. С. 48-82.
- Кузяхметов Г.Г. О стратегиях жизни почвенных водорослей // Актуальные проблемы современной альгологии: Тез. докл. I Всесоюз. конф. Киев, 1987. С. 167.
- Кузяхметов Г.Г. Вертикальное распределение водорослей елово-липового леса // Леса Башкортостана: современное состояние и перспективы: Матер. науч.-практ. конф. Уфа, 1997. С. 55-56.
- Кузяхметов Г.Г. Альгомониторинг на разных уровнях организации почвенных водорослей // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симп. по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 100.
- Кузяхметов Г.Г. Альгофлора сосновых лесов Башкирского Предуралья // Актуальные проблемы современной альгологии: Матер. III Междунар. конф. Харьков, 2005. С. 80-81.
- Кузяхметов Г.Г. Ярусное распределение водорослей в лесных сообществах лесостепи Предуралья // Бот. журн., 2007. Т. 92. № 4. С. 469-477.
- Кузяхметов Г.Г., Гарипова А.Ф. Анализ вертикального распределения альгоценозов еловых насаждений Прибельской лесостепи // Научная конференция по научно-техническим программам Минобразования России. Уфа, 1997. С. 83-85.
- Кузяхметов Г.Г., Дубовик И.Е. Методы изучения почвенных водорослей. Уфа, 2001. 60 с.

Куликова Р.М. Сообщества водорослей мелиорированных торфяных низинных почв и их изменения при окультуривании: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1965. 19 с.

Леванець А.А. Грунтові водорості лівобережного лісостепу України: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 1998. 20 с.

Леса Республики Коми / Под ред. Г.М. Козубова, А.И. Таскаева. М., 1999. 332 с.

Мальцева И.А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов Житомирского поесья (Украина) // Альгология, 2003. Т. 13. № 3. С. 283-290.

Мальцева И.А. Біорізноманіття та екологія ґрунтових водоростей лісових біогеоценозів справжніх степів України: Автореф. дис. ... докт. біол. наук. Дніпропетровськ, 2005. 36 с.

Мальцева І.А. Грунтові водорості лісів степової зони України. Мелітополь, 2009. 312 с.

Матвеева Н.В. Зональность в растительном покрове Арктики. СПб., 1998. 220 с.

Матвиенко А.М. Почвенные водоросли окрестностей Харькова // Бот. журн., 1958. Т. 43. № 8. С. 1108-1120.

Матвієнко О.М., Догадіна Т.В. Жовтозелені водорості – Xanthophyta // Визначник прісноводних водоростей УРСР. Київ: Наукова думка, 1978. Вип. 10. 512 с.

Микроскопические водоросли кореннасыщенных слоев почвы хвойных насаждений (промышленная зона, г. Уфа) / Н.В. Суханова, Г.А. Зайцев, А.Ю. Кулагин и др. // Экологические проблемы современности. Уфа, 2001. Ч. 2. С. 201-210.

Миркин Б.М. Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 137 с.

Мошкова Н.А., Голлербах М. М. Зеленые водоросли. Класс Улотриксые. Порядок Улотриксые // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л.: Наука, 1986. Вып. 10 (1). 360 с.

Начальные стадии формирования биогеоценозов на техногенных землях европейского Севера / Н.Г. Федорец, А.И. Соколов, Г.В. Шильцова и др. Петрозаводск, 1999. С. 32-35.

Неганова Л.Б., Шилова И.И., Штина Э.А. Альгофлора техногенных песков нефтегазодобывающих районов Среднего Приобья и влияние на нее нефтяного загрязнения // Экология, 1978. № 3. С. 29-35.

Некрасова К.А., Бусыгина Е.А. Некоторые уточнения к моменту количественного учета почвенных водорослей // Бот. журн., 1977. Т. 62. № 2. С. 214-222.

Новаковская И.В. Группировки почвенных водорослей еловых лесов подзон средней и южной тайги и их изменение под влиянием аэротехногенного загрязнения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Сыктывкар, 2007. 20 с.

Новаковский А.Б. Возможности и принципы работы программного модуля «Graphs». Сыктывкар, 2004. 31 с. (Сер. Автоматизация науч. исследований / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 27).

Новичкова-Иванова Л.Н. Водоросли в ризосфере // Методы изучения продуктивности корневых систем и организмов ризосферы. Л.: Наука, 1968. С. 131-135.

Новичкова-Иванова Л.Н. Почвенные водоросли подзоны широколиственно-хвойных лесов Амура-Зейского междуречья // Амурская тайга. Л.: Наука, 1969. С. 127-153.

Новичкова-Иванова Л.Н. Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980. 256 с.

Носкова Т.С. Особенности группировок водорослей некоторых растительных ассоциаций // Вопросы биологии и экологии доминантов и эдификаторов растительных сообществ. Пермь, 1968а. С. 376-381.

Носкова Т.С. Сообщества водорослей некоторых почв Кировской области: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Горький, 1968б. 19 с.

О состоянии окружающей природной среды Кировской области в 1999 году: Региональный доклад. Киров, 2000. 168 с.

Окружающая природная среда Кировской области: Матер. науч. исследований / Под ред. Т.Я. Ашихминой. Киров, 1996. 480 с.

Особенности почвенной альгофлоры в условиях техногенного загрязнения / Э.А. Штина, Л.Б. Неганова, Т.А. Ельшина и др. // Почвоведение, 1985. № 10. С. 97-106.

Оценка и мониторинг антропогенного влияния на природный комплекс и здоровье населения в районе промышленной агломерации городов Киров-Кирово-Чепецк: Отчет о научно-исследовательской работе по региональной научно-технической программе (заключительный) / Руководитель темы: Т.Я. Ашихмина. – Гр № 01200212075; инв. № 02200500604. Киров, 2004. С. 333-494.

Паламарь-Мордвинцева Г.М. Зеленые водоросли. Класс Конъюгаты. Порядок Десмидиевые // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л.: Наука, 1982. Вып. 11 (2). 483 с.

Патова Е.Н. Суанорфута в водоемах и почвах восточноевропейских тундр // Бот. журн., 2004. Т. 89. № 9. С. 1403-1419.

Патова Е.Н., Сивков М.Д., Гецен М.В. Аккумуляция металлов почвенной азотфиксирующей водорослью *Nostoc commune* Vauch. (в условиях восточно-европейских тундр) // Альгология, 2000. Т. 10. № 3. С. 250-256.

Пересторонин В.П. Экологические проблемы Кировской области и пути их решения // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: теория, методика, практика: Матер. Всерос. науч. школы. Киров, 2003. Вып. I. С. 13-21.

Перминова Г.Н. Почвенные водоросли некоторых районов севера Евразии и Дальнего Востока. Киров, 1990. 41 с. (Деп. в ВИНТИ; № 4471-В90).

Перминова Г.Н., Гутишвили И.С., Китаев Е.В. Почвенные водоросли фитоценозов Байкальского заповедника // Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР: Сб. науч. тр. М., 1989. С. 17-26.

Песенко Ю.А. Принципы и методы количественного анализа в фаунистических исследованиях. М.: Наука, 1982. 287 с.

Попова Т. Г. Эвгленовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. М.: Сов. наука, 1955. Вып. 7. 283 с.

Почвы СССР / Т.В. Афанасьева, В.И. Василенко, Т.В. Терешина и др. М.: Мысль, 1979. 380 с.

Поцене Ч. Почвенные водоросли преобладающих типов почв Литовской ССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Вильнюс, 1970. 24 с.

Природная среда тундры в условиях открытой разработки угля (на примере Юньягинского месторождения) / Под ред. М.В. Гецен. Сыктывкар, 2005. С. 127-143.

Прокашев А.М. Руководство по полевой диагностике и экологической оценке почв Кировской области. Киров, 2000. 68 с.

Прокашев А.М. Палеоэкология почвообразования и современное состояние почвенного покрова Вятско-Камского Предуралья (ВКП) // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: теория, методика, практика: Матер. Всерос. науч. школы. Киров, 2003. Вып. I. С. 27-33.

Прокашев А.М., Охорзин Н.Д. Почвы и почвенный покров // Природа, хозяйство, экология Кировской области. Киров, 1996. С. 196-221.

Прошкина Е.А. Влияние тяжелых металлов на сообщества почвенных и эпифитных водорослей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 1997. 21 с.

Романенко П.О. Грунтові водорості лісів Українських Карпат: Автореф. дис. ... канд. біол. наук. Київ, 2002. 20 с.

Рудакова И.В., Стенина А.С. Первые сведения о диатомовых водорослях в почвах хвойных фитоценозов заказника «Былина» // Актуальные проблемы регионального экологического мониторинга: теория, методика, практика: Матер. Всерос. науч. школы. Киров, 2004. Вып. II. С. 183.

Рысин Л.П., Савельева Л.И. Еловые леса России. М.: Наука, 2002. 335 с.

Савельев И.Б., Селях И.О. Экспериментальное изучение действия ионов тяжелых металлов на цианобактерии // Физиология растений и экология на рубеже веков: Матер. Всерос. науч.-практ. конф. Ярославль, 2003. С. 126-127.

Система биологического мониторинга компонентов природной среды в районе объекта хранения и уничтожения химического оружия «Марядьковский» Кировской области / Т.Я. Ашихмина, Л.И. Домрачева, Е.А. Домнина и др. // Теоретическая и прикладная экология, 2008. № 4. С. 32-38.

Слободина Н.П. Биоиндикационные возможности почвенной альгофлоры на урбанизированных территориях // Современные проблемы биоиндикации и биомониторинга: Тез. докл. XI Междунар. симп. по биоиндикаторам. Сыктывкар, 2001. С. 174-175.

Список водорослей, обнаруженных в почвах на территории бывшего СССР / Э.А. Штина, Р.Р. Кабиров, Л.С. Хайбуллина и др. Уфа, 1998. С. 3-33.

Сугачкова Е.В. Роль почвенных водорослей в процессах восстановления лесных экосистем // Леса Башкортостана: современное состояние и перспективы: Матер. науч.-практ. конф. Уфа, 1997. С. 55.

Сугачкова Е.В. Влияние рекреационной нагрузки на сообщества почвенных водорослей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2000. 22 с.

Судакова Е.А. Альгофлора дерново-подзолистых почв Усть-Илима // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. IX симп. Сыктывкар, 1981. С. 73.

Судакова Е.А., Егорова И.Н. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов Иркутской области // Структура и функционирование экосистем Байкальской Сибири: Матер. региональной науч.-практ. конф. Улан-Удэ, 2003. С. 141-142.

Тарасова Е.М. Предварительная оценка территории Государственного природного заказника «Былина» в качестве ключевой для мониторинга редких и охраняемых сосудистых растений среднетаежных ландшафтов // Современные проблемы природопользования, охотоведения и звероводства. Киров, 2002. С. 512-513.

Тарасова Е.М. Флора Государственного природного заказника «Былина». Киров, 2005. 248 с.

Усатова Е.А. Состояние древостоев еловых фитоценозов в зоне техногенного влияния автомобильного транспорта // Актуальные проблемы биологии и экологии: Матер. докл. XI молодежн. науч. конф. Ин-та биол. Коми НЦ УрО РАН. Сыктывкар, 2004. С. 310-311.

Усатова Е.А., Робакидзе Е.А. Влияние выбросов автотранспортного происхождения на состояние древостоев еловых фитоценозов // Сиб. экол. журн., 2005. № 4. С. 731-736.

Филонова Е.Н. Почвенные водоросли долины малой реки, стрессированной тяжелыми металлами: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2005. 17 с.

Фитотоксичность антропогенно-загрязненных почв / Н.А. Киреева, Г.Г. Кузяхметов, А.М. Мифтахова и др. Уфа, 2003. С. 184-228.

Флора сосудистых растений и мхов, биота лишайников и афиллофороидных грибов еловых лесов Республики Коми / С.В. Дегтева, Г.В. Железнова, Д.А. Косолапов и др. Сыктывкар, 2007. 44 с. (Сер. Научные доклады / Коми НЦ УрО РАН; Вып. 495).

Фокин А.Д. Краткий очерк растительности Вятского края // Вятский край. Вятка, 1929. С. 96-105.

Френкель М.О. Климат // Природа, хозяйство, экология Кировской области. Киров, 1996. С. 115-135.

Хазиев Ф.Х., Кабилов Р.Р. Количественные методы почвенно-альгологических исследований. Уфа, 1986. 172 с.

Чаплыгина О.Я. Почвенные водоросли сосновых и еловых лесов Московской области // Бот. журн., 1976. Т. 61. № 8. С. 1077-1088.

Чаплыгина О.Я. Почвенные водоросли хвойных лесов Подмоскovie и их распределение в пределах кроны дерева-эдификатора // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны: Матер. межвуз. конф. Пермь, 1977. С. 39-41.

Чаплыгина О.Я. Сравнительная характеристика почвенных водорослей в лесных фитоценозах разных географических областей: Тез. докл. VII делегат. съезда. Л., 1978. С. 336.

Черепанов С.К. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб., 1995. 992 с.

Чумачева Н.М. Сукцессии почвенных водорослей постпирогенных биотопов лесных фитоценозов: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2003. 17 с.

Шмелев Н.А. Альгоценозы основных типов леса среднего пояса горно-лесной зоны Южно-Уральского заповедника: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Уфа, 2001. 19 с.

Шмидт В.М. Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 287 с.

Штина Э.А. Водоросли дерново-подзолистых почв и их роль в почвенных процессах: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1955. 18 с.

Штина Э.А. О взаимодействии почвенных водорослей с высшими растениями // Вестн. МГУ, 1956а. № 6. С. 93-98.

Штина Э.А. О методике количественного учета почвенных водорослей // Бот. журн., 1956б. Т. 41. № 9. С. 1314-1317.

Штина Э.А. Водоросли дерново-подзолистых почв Кировской области // Труды Ботанического института АН СССР. Сер. 2. 1959а. Вып. 12. С. 36-141.

Штина Э.А. Сообщества водорослей основных типов почв СССР и их диагностическое значение // Бот. журн., 1959б. Т. 44. № 8. С. 1062-1074.

Штина Э.А. Методы учета почвенных водорослей как составной части почвенной микрофлоры // Почвоведение, 1960. № 5. С. 106-111.

Штина Э.А. Почвенные водоросли Крайнего Севера и значение их для оценки антропогенных изменений тундровых биогеоценозов // Спорные растения тундровых биогеоценозов: Сыктывкар, 1982. С. 4-15.

Штина Э.А. Принципы и методы использования почвенных водорослей для биоиндикации загрязнения почвы // Труды Всесоюзного научно-исследовательского института сельскохозяйственной микробиологии. Л., 1983. Т. 52. С. 26-32.

Штина Э.А. Почвенные водоросли как компонент биогеоценоза // Почвенные организмы как компонент биогеоценоза. М.: Наука, 1984. С. 66-81.

Штина Э.А. Почвенные водоросли в сингенезе растительности // Общие проблемы биогеоценологии: Тез. докл. II Всесоюз. совещ. М., 1986. Т. 1. С. 35-36.

Штина Э.А. Регулирование развития водорослей в почве // Почвоведение, 1991. № 8. С. 57-65.

Штина Э.А. Флора водорослей бассейна реки Вятки. Киров, 1997. 92 с.

Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 144 с.

Штина Э.А., Евдокимова Г.А. Реакция водорослей на загрязнение почвы тяжелыми металлами // Биологические проблемы Севера: Тез. докл. XI Всесоюз. симп. Якутск, 1986. Вып. 2. С. 92-93.

- Штина Э.А., Ройзин М.Б. Водоросли подзолистых почв Хибин // Бот. журн., 1966. Т. 5. № 4. С.509-519.
- Штина Э.А., Антипина Г.С., Козловская Л.С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика. Л.: Наука, 1981. 269 с.
- Штина Э.А., Зенова Г.М., Манучарова Н.А. Альгологический мониторинг почв // Почвоведение, 1998. № 12. С. 1449-1461.
- Штина Э.А., Шилова И.И., Неганова Л.Б. Влияние дымо-газовой эмиссии на развитие водорослей в почве // Изв. АН СССР, 1984. Сер. биол. № 5. С. 580-584.
- Шубина Т.П., Железнова Г.В. Листостебельные мхи равнинной части средней тайги европейского Северо-Востока. Екатеринбург, 2002. С. 128-153.
- Юнг Л.А. Микробиологические анализы в почвенно-агрономических исследованиях // Наука – производству. Киров, 1963. С. 93-107.
- Aleksakhina T.I. Soil algae of the forest stands in zones affected by motor transport // Algae in terrestrial ecosystems: Programme & Abstracts International Conference. Kaniv, 2005. P. 74.
- Boswell C., Sharma N.C., Sahi S.V. Copper tolerance and accumulation potential of *Chlamydomonas reinhardtii* // Bull. Environm. Contam. Toxicol., 2002. Vol. 69, № 4. P. 546-553.
- Effects of liming on forest soil algal communities / I. Kostikov, M. Carnol, J-F. Duliere, L. Hoffmann // Algological studies, 2001. № 102. P. 161-178.
- Ettl H. Xanthophyceae. 1 Teil // Susswasserflora von Mitteleuropa. Bd 3. Stuttgart: G. Fisher, 1978. 530 p.
- Ettl H., Gartner G. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. Stuttgart: G. Fischer, 1995. 721 p.
- Grondin A.E., Johansen J.R. Seasonal succession in a soil algal community associated with a beech-maple forest in northeastern Ohio, USA // Nova Hedwigia, 1995. Vol. 66, № 1-2. P. 1-12.
- Hakansson H.A. Compilation and evaluation of species in the genera *Stephanodiscus*, *Cyclostephanos* and *Cyclotella* with a new genus in the family *Stephanodiscaceae* // Diatom Res., 2002. Vol. 17. № 1. P. 1-139.
- Hoffmann L. Algae of terrestrial habitats // Bot. Rev., 1989. Vol. 55. № 2. P. 77-105.
- Hoffmann L., Kostikov I. Algal flora from limed and unlimed forest soils in the Ardenne (Belgium) // Syst. Geogr, 2007. Vol. 77. P. 15-90.
- Hubert J., Lukesova A. Feeding of the panphytophagous oribatid mite *Scheloribates laevigatus* (Acari: Oribatida) on cyanobacterial and algae diets in laboratory experiments // Applied soil ecology, 2001. Vol. 16. P. 77-83.
- Johansen J.R. Impacts of fire on biological soil crusts // Ecol. Studies, 2001. Vol. 150. P. 385-397.
- Johansen J.R., Shubert L.E. Algae in soils // Nova Hedwigia, 2001. Vol. 123. P. 297-306.
- Ignatov M.S., Afonina O.M. Check-list of mosses of the former USSR // Arctoa, 1992. Vol. 1-2. P. 1-86.
- Influence of petroleum hydrocarbon contamination on microalgae and microbial activities in a long-term contaminated soil / M. Megharaj, I. Sing-

leton, N.C. McClure et al. // Arch. Environ. Contam. Toxicol., 2000. Vol. 38. P. 439-445.

Komarek J., Fott B. Chlorophyceae (Grünalgen). Ordnung: Chlorococcales. 7. 1 Teil. Hälfte // Das Phytoplankton des Süßwassers. Stuttgart: E. Schweizerbart'sche Verlag, 1983. 1043 p.

Komaromy Z.P. Soil algae growth types as edaphic adaptation in Hungaria forest and grass steppe ecosystems // Acta bot. Acad. sci. hung., 1976. Tomus 22 (3-4). P. 373-379.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 1 Teil: Naviculaceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: G. Fischer, 1986. Bd 2. 876 p.

Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3 Teil: Centrales, Fragilariaceae, Eunotiaceae // Süßwasserflora von Mitteleuropa. Stuttgart: G. Fischer, 1991. Bd 2. 576 p.

Lokhorst G.M. Comparative taxonomic studies on the genus Klebsormidium (Chlorophyceae) in Europe // Crypt. Studies, 1996. Vol. 5. P. 1-132.

Lukesova A. Three filamentous green algae isolated from soil // Arch. Protistenkd, 1991. № 139. P. 69-83.

Lukesova A. Soil algae in Brown Coal and Lignite Post-Mining areas in Central Europe (Czech Republic and Germany) // Restoration Ecology, 2001. Vol. 9, № 4. P. 341-350.

Lukesova A., Hoffmann L. Soil algae from acid rain impacted forest areas of the Krusne hory Mts. 1. Algal communities // Vegetatio, 1996. Vol. 125. P. 123-136.

Lukesova A., Komarek J. Succession of soil alga on dumps from strip coal-mining in the Most region (Czechoslovakia) // Folia Geobot. Phytotaxonomica, 1987. № 22. P. 355-362.

Lund J.W.G. Observation on soil algae. I. The ecology, size and taxonomy of British soil diatoms. Pt. 1 // New Phytologist, 1945. Vol. 44. № 2. P. 196-219.

Lund J.W.G. Observation on soil algae. I. The ecology, size and taxonomy of British soil diatoms. Pt. 2 // New Phytologist, 1946. Vol. 45. № 1. P. 56-110.

Lund J.W.G. Observation on soil algae. II. Notes on groups other than diatoms // New Phytologist, 1947a. Vol. 46. № 1. P. 35-60.

Lund J.W.G. Observation on soil algae. III. Species of Chlamydomonas Ehr. in relation to variability within the genus // New Phytologist, 1947b. Vol. 46. № 2. P. 185-194.

McCune B., Grace J.B., Dean L. Urban. Analysis of ecological communities. Oregon, 2002. 285 p.

Metting B. The systematics and ecology of soil algae // Bot. Rev., 1981. Vol. 47. № 2. P. 195-312.

Mollenhauer B.D. Soil Cyanophyta and their role within the biosphere // Archiv f. Hydrobiol., 1985. Vol. 71. № 1/2. P. 353-354. (Suppl. Algological Studies; Bd 38/39).

Myers P.E., Davis J.S. Recolonization of soils by algae in a northcentral Florida pine forest after controlled fire and soil sterilization // Nova Hedwigia, 2003. Vol. 76. P. 207-219.

Santesson R. The lichens and lichenicolous fungi of Sweden and Norway. Sweden, 1993. 240 p.

Soil biota and upper soil layer development in two contrasting post-mining chronosequences / J. Frouz, B. Keplin, V. Pizl et al. // Ecol. Engineering, 2001. № 17. P. 275-284.

Starks T.L., Shubert L.E., Trainor F.R. Ecology of soil algae: a review // Phycological, 1981. Vol. 20 (1). P. 65-80.

Terrestrial soil diatom assemblages from different vegetation types in Zackenberg (Northeast Greenland) / A. Kerckvoorde, K. Trappeniers, I. Nijs et al. // Polar Biol., 2000. № 23. P. 392-400.

Zancan S., Trevisan R., Paoletti M. G. Soil algae composition under different agro-ecosystems in North-Eastern Italy // Agriculture, ecosystems and environment, 2006. Vol. 112. P. 1-12.

Приложение
Систематический список почвенных водорослей еловых лесов различных природно-климатических зон

Таксон	Название ассоциации и регион																								Синонимы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24		
Сулопрокарпуота																										
<i>Anabaena cylindrica</i> Lemm. f. <i>holerbachiana</i> Elenk.									1											1	1					
<i>Anabaena</i> sp.										1																
<i>Aphanocapsa incerta</i> (Lemm.) Cronb. et Kom. ^{2,3,4}										1	1															<i>Microcystis pulverea</i> (Wood) Forti in De Toni f. <i>incerta</i> (Lemm.) Elenk. <i>Gloeocapsa helvetica</i> (Näg.) Starmach
<i>Chroococcus helveticus</i> Näg.																										
<i>Cylindrospermum licheniforme</i> (Boy) Kütz.																										
<i>Geitlerinema arphibium</i> (Ag. ex Gom.) Anagn.																										<i>Oscillatoria arphibia</i> Ag. ex Gom. <i>Phormidium arphibium</i> (Ag. ex Gom.) Anagn. et Kom. <i>Phormidium foveolarum</i> Rabh. ex Gom.
<i>Leptolyngbya foveolarum</i> (Rabh. ex Gom.) Anagn. et Kom.																										<i>Plectonema nostocorum</i> Bornet
<i>Leptolyngbya nostocorum</i> (Bornet ex Gom.) Anagn. et Kom.																										<i>Anabaena tenuis</i> Meneghini, <i>Phormidium tenue</i> (Meneghini) Gom.
<i>Leptolyngbya tenuis</i> (Gom.) Anagn. et Kom.																										

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																	Синонимы								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17		18	19	20	21	22	23	24	
<i>Leptolyngbya voronichiniana</i> Anagn. et Kom.																										<i>Phormidium tenuissimum</i> Woronich.
<i>Microcystis (Aphanocapsa) pulverea</i> (Wood) Forti in De Toni																										<i>M. pulverea</i> (Wood) Forti in De Toni
<i>Microcystis</i> sp.																										
<i>Nostoc commune</i> Vaucher ex Bornet et Flahault f. <i>commune</i> Ercegovic																										<i>Stratonostoc commune</i> (Vaucher) Elenk. f. <i>commune</i>
<i>Nostoc linckia</i> (Roth) Bornet et Flahault f. <i>calicicola</i> (Breb.) Elenk.																										<i>N. calicicola</i> Breb. in Meneghini; <i>Stratonostoc linckia</i> (Roth) Elenk. f. <i>calicicola</i> (Breb.) Elenk.
<i>Nostoc linckia</i> f. <i>linckia</i> (Roth) Bornet ex Bornet et Flahault																										<i>Stratonostoc linckia</i> (Roth) Elenk. f. <i>linckia</i>
<i>Nostoc paludosum</i> Kütz. ex Bornet et Flahault																										<i>Arraphonostoc paludosum</i> (Kütz.) Elenk.
<i>Nostoc punctiforme</i> (Kütz.) Hariot																										<i>Arraphonostoc punctiforme</i> (Kütz.) Elenk.
<i>Nostoc punctiforme</i> f. <i>populorum</i> (Geitler) Hollerb.																										<i>Arraphonostoc punctiforme</i> f. <i>populorum</i> (Geitler) Hollerb.

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																								Синонимы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24		
<i>Phormidium ambiguum</i> Gom. ex Gom.							1											1								
<i>Phormidium autumnale</i> (Ag.) Trevisan ex Gom.																		1								<i>Oscillatoria autumnalis</i> Ag.
<i>Phormidium boyanum</i> Kütz. ⁴																		1								
<i>Phormidium corium</i> Gom.																		1								<i>Lyngbya corium</i> (Ag.) ex Hansglog
<i>Phormidium retzii</i> (Ag.) Gom. ex Gom.																				1						<i>Oscillatoria retzii</i> Ag., <i>Lyngbya retzii</i> (Ag.) Bourrelly
<i>Phormidium vulgare</i> (Kütz.) ex Anagn. <i>Symplocastrum friesii</i> Ag. ex Kirchner																					1					<i>Lyngbya vulgare</i> (Kütz.) Kirchner <i>Schizothrix friesii</i> (Ag.) Gom.
Euglenophyta																										
<i>Astasia dangeardii</i> Lemm. ^{1,2,3,4}	1*									1*																
<i>Euglena mutabilis</i> Schmitz																									1	
<i>Euglena</i> sp.																										
<i>Scoyformonas pusilla</i> Stein ^{1,2,3,4}																										
<i>Trachelomonas</i> <i>granulata</i> Swit. ^{1,2,3,4}																										
Eustigmatophyta																										
<i>Eustigmatos magnus</i> (B.-Peters.) Hibberd	1			1		1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	<i>Pleurochloris magna</i> B.-Peters.

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																Синонимы										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		17	18	19	20	21	22	23	24		
<i>Monodopsis subterranea</i> (B.-Peters) Hibberd																	1	1	1	1	1				1	<i>Monodopsis subterranea</i> B.-Peters	
<i>Polyedriella (Vischeria) irregularis</i> Pasch.														1						1	1	1				1	<i>P. irregularis</i> Pasch.
<i>Polyedriella aculeata</i> Pasch.																			1	1	1						
<i>Vischeria helvetica</i> (Vischer et Pasch.) Hibberd										1																	<i>Polyedriella helvetica</i> Pasch.
<i>Vischeria stellata</i> (Chod. ex Poulton) Pasch.																				1	1	1					
Xanthophyta																											
<i>Aeroneium polytrichum</i> Snow em. Pasch.																											
<i>Arachnochloris maior</i> Pasch.																											
<i>Botrydiopsis arifiza</i> Borzi						1						1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Botrydiopsis eritensis</i> Snow																											
<i>Botrydiopsis minor</i> (Schmidle) Chod.																											
<i>Botrydiopsis</i> sp.																											
<i>Botryochloris cumulata</i> Pasch.																											

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																		Синонимы						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
<i>Botryochloris simplex</i> Pasch.																									1
<i>Bumilleriopsis biverruca</i> Pasch.											1									1	1				
<i>Bumilleriopsis petersoniana</i> Visch. et Pasch.																				1					
<i>Bumilleriopsis simplex</i> Pasch. ³					1		1													1					
<i>Bumilleriopsis terricola</i> Matv.											1				1	1									
<i>Characiopsis acuta</i> (A. Br.) Borzi																				1	1				Characiium acutum A. Br.
<i>Characiopsis anabaenae</i> Pasch.																				1	1				1
<i>Characiopsis borziana</i> Lemm. ³																				1	1				C. minuta Borzi
<i>Characiopsis cedercreutzii</i> Pasch.																									C. borziana Lemm. sensu Cedercreutz
<i>Characiopsis gracilis</i> Pasch.																				1	1				
<i>Characiopsis lunaris</i> Pasch.																									
<i>Characiopsis malleolus</i> Pasch. et Klug																									
<i>Characiopsis minima</i> Pasch.																					1				1

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																								Синонимы		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24			
<i>Characiopsis minor</i> Pasch.																									1		
<i>Characiopsis minutissima</i> Pasch.																										1	
<i>Characiopsis naegelii</i> (A. Br.) Lemm.																										1	<i>Characium naegelii</i> A. Br.
<i>Characiopsis ovalis</i> Chod.																										1	
<i>Characiopsis pemana</i> Borzi																										1	
<i>Characiopsis pinguis</i> Ettl																										1	
<i>Characiopsis pyriformis</i> (A. Br.) Borzi var. <i>calyptrata</i> Ettl																										1	
<i>Characiopsis pyriformis</i> (A. Br.) Borzi var. <i>decrescens</i> Printz																										1	
<i>Characiopsis pyriformis</i> (A. Br.) Borzi var. <i>incrassata</i> Pasch. ^{2,3}																										1	
<i>Characiopsis pyriformis</i> (A. Br.) Borzi var. <i>pyriformis</i>																										1	<i>Characium pyriforme</i> A. Br.; <i>Hydranium pyriforme</i> Rabenh.
<i>Characiopsis pyriformis</i> (A. Br.) Borzi var. <i>subsessilis</i> Lemmi. ³																										1	
<i>Characiopsis saccata</i> Carter																										1	

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																								Синонимы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24		
<i>Heterococcus</i> sp.																										
<i>Heterococcus viridis</i> Chod.																				1	1					<i>H. mairietanii</i> var. <i>viridis</i> (Chod.) Lohorst
<i>Heterogloea minor</i> Pasch.																			1							1
<i>Heterothrix</i> sp.																										
<i>Monodus acuminata</i> (Gern.) Chod.																				1	1					
<i>Monodus chodatii</i> Pasch.																				1	1					1
<i>Monodus cocconuxa</i> Pasch.																				1	1					
<i>Monodus cocconyxoides</i> Pasch.																										1
<i>Monodus dactylocoides</i> Pasch.																				1	1					
<i>Monodus unipapilla</i> Reisigl																										1
<i>Nephrodieella acuta</i> Pasch.																				1	1					
<i>Pleurochloris anomala</i> James																										1
<i>Pleurochloris commutata</i> Pasch.																										1
<i>Pleurochloris irritans</i> Pasch.																										1

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																Синонимы											
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		17	18	19	20	21	22	23	24			
<i>Pleurochloris lobata</i> Pasch.																												
<i>Pleurochloris polychloris</i> Pasch.																												
<i>Pleurochloris pyrenoidosa</i> Pasch.																					1	1	1	1	1	1		
<i>Pleurogaster lunaris</i> Pasch.																					1							
<i>Pseudocharaciopsis minuta</i> (A. Br.) Hibberd																					1	1						<i>Characiopsis minuta</i> (A. Br.) Lemm., <i>Characium minutum</i> A. Br. in Kütz., <i>P. texensis</i> Lee et Bold, C. <i>minuta</i> (Braun) Borzi, C. <i>minuta</i> (Braun) Lemm. in Matw. et Dogadina, C. <i>minuta</i> Lemm. in Ettlert Gartner <i>Heterothrix bistoliana</i> Pasch. <i>Heterothrix stichococcoides</i> Pasch.
<i>Xanthonema bristolianum</i> (Pasch.) Silva																												
<i>Xanthonema stichococcoides</i> (Pasch.) Silva																												
Bacillariophyta																												
<i>Alphora pediculus</i> (Kütz.) Grun. ^{2,3,4}																												
<i>Encyonema minutum</i> (Hilse ex Rabenh.) Mann. ^{3,4}																												<i>Cymbella minuta</i> Hilse ex Rabenh.

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																								Синонимы		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24			
<i>Eolima minima</i> (Grun.) Lange-Bert.																									1		<i>Navicula minima</i> Grun. in Van Heurck
<i>Cymbella</i> sp.																											
<i>Diatoma tenuis</i> Ag. ^{1,2,3,4}															1												
<i>Epithemia</i> sp.																											
<i>Eunotia bilunaris</i> (Ehr.) Mills ²																											
<i>Eunotia exigua</i> (Bréb. ex Kütz.) Rabenh.													1														
<i>Eunotia tenella</i> (Grun.) Hust.																											
<i>Eunotia trinacria</i> Krasske ^{2,4}																											
<i>Fragilaria arcus</i> (Ehr.) Cl. ^{1,2,3,4}																											
<i>Fragilaria capucina</i> Desm. ^{1,2,3,4}																											
<i>Fragilaria ulna</i> (Nitzsch) Lange-Bert. ^{2,3,4}																											
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehr.) Grun.			1							1	1	1															<i>Synedra ulna</i> (Nitzsch) Ehr.
<i>Hantzschia amphioxys</i> f. <i>capitata</i> O. Müll																											
<i>Hantzschia</i> sp.																											
<i>Luticola mutica</i> (Kütz.) Mann	1	1	1																								<i>Navicula mutica</i> Kütz.

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																								Синонимы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24		
<i>Navicula cryptocephala</i> Kütz. ³															1											
<i>Navicula gregaria</i> Donk. ^{2,3,4}															1											
<i>Navicula</i> sp.								1	1									1								
<i>Navicula veneta</i> Kütz. ^{3,4}															1											
<i>Pinnularia borealis</i> Ehr.									1						1				1	1						
<i>Pinnularia borealis</i> var. <i>rectangularis</i> Carlson ^{2,4}															1											
<i>Pinnularia intermedia</i> (Lagerst.) Cl.																										
<i>Pinnularia</i> sp.	1									1	1	1	1	1	1	1										
<i>Pinnularia subcapitata</i> Greg.															1	1	1									
<i>Rossthidium linearis</i> (W. Sm.) Round et Bukht. ^{3,4}																									<i>Achnanthes linearis</i> (W. Sm.) Grun.	
<i>Stephanodiscus</i> cf. <i>medius</i> Håk. ^{1,2,3,4}																										
<i>Synedra</i> sp.																										
<i>Tabellaria flocculosa</i> (Roth) Kütz. ^{2,4}															1											
Chlorophyta																										
<i>Actinochloris sphaerica</i> Korsch.																									<i>Radiosphaera sphaerica</i> (Korsch.) Fott; <i>R. dissecta</i> (Korsch.) Starr	

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																								Синонимы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24		
<i>Borodinella polytetras</i> Mill.																									1	
<i>Bracteococcus aggregatus</i> Terreg. ^{2,4}									1	1																
<i>Bracteococcus giganteus</i> Bisch. et Bold. ^{2,3,4}												1														1
<i>Bracteococcus grandis</i> Bisch. et Bold. ^{2,3}							1																			
<i>Bracteococcus minor</i> (Chod.) Petrová	1	1				1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	<i>Botrydiopsis minor</i> Chod.; <i>B. anglica</i> Fritsch et John <i>C. pyriforme</i> Lund, <i>C. lundii</i> Fott
<i>Characium pseudopyri- forme</i> Philipose																										1
<i>Characium simplicissimum</i> Korsch.																										1
<i>Characium strictum</i> A. Br.																										1
<i>Chlamydomonas actinochloris</i> Deason et Bold. ^{1,2,3,4}																1*										1*
<i>Chlamydomonas acuta</i> Korsch. in Paesch. ⁵																										1
<i>Chlamydomonas angulosa</i> Dill																										1
<i>Chlamydomonas asyretica</i> Korsch. in Paesch.																										1

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																				Синонимы				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
<i>Chlamydomonas clathrata</i> (Korsch.) Pasch.																									
<i>Chlamydomonas culleus</i> Ettl. ^{3,4}								1		1			1												1
<i>Chlamydomonas debaryana</i> Goresch., var. <i>atactogarra</i> (Korsch.) Geerlof	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Chlamydomonas elliptica</i> Korsch.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Chlamydomonas gelatinosa</i> Korsch.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Chlamydomonas globosa</i> Snow			1				1				1				1					1					
<i>Chlamydomonas gloeogarra</i> Korsch.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Chlamydomonas globosa</i> f. <i>humicola</i> Holterb.																									
<i>Chlamydomonas incerta</i> Pasch. ^{2,3,4}			1*	1*				1*	1*				1*												1*
<i>Chlamydomonas incisa</i> Korsch. in Pasch. ³			1*				1*					1*	1*												1*
<i>Sphaerellopsis gelatinosa</i> (Korsch.) Geerlof																									
<i>C. eriensis</i> Printz;																									
<i>C. reinhardtii</i> Dang.																									
var. <i>minor</i> Nygaard																									
<i>C. gloeogarra</i> Korsch. in Pasch.;																									
<i>C. subcylindrica</i> Ettl																									
H. et O.; <i>C. nanostigma</i> Huber-Pestalozzi																									

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																				Синонимы				
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20		21	22	23	24
<i>Chlamydomonas inflexa</i> var. <i>asymmetrica</i> Péterfi																									1
<i>Chlamydomonas intermedia</i> Chod.	1*									1*	1*	1*	1*				1*								
<i>Chlamydomonas isogama</i> Korsch. in Pasch. ³		1	1			1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1								
<i>Chlamydomonas kaktosus</i> Moewius																									1
<i>Chlamydomonas macroplastida</i> Lund																				1	1				
<i>Chlamydomonas rostellata</i> Lund																									1*
<i>Chlamydomonas manguensis</i> Péterfi																									1
<i>Chlamydomonas minima</i> Korsch.																									1
<i>Chlamydomonas minutissima</i> Korsch. in Pasch.												1*													1
<i>Chlamydomonas moewusii</i> var. <i>major</i> Lund																									1
<i>Chlamydomonas noctigama</i> Korsch. in Pasch. ^{2,3}										1*															1
																									1

C. eucallosa Etti;
C. geitleri Etti; *C. hindakii* Etti; *C. monoica* Strehlow; *C. pinicola* Etti; *C. upsaliensis* Skuja

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																Синонимы								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	
<i>Chlamydomonas oblonga</i> Anach.																									
<i>Chlamydomonas oblongella</i> Lund																		1							
<i>Chlamydomonas peterfi</i> Gerloff																				1	1				
<i>Chlamydomonas platystigma</i> (Korsch.) Pasch.																					1				
<i>Chlamydomonas proboscigera</i> Korsch. in Pasch. ^{3,4}							1*	1*					1*	1*		1*	1*								
<i>Chlamydomonas proteus</i> Pringsheim																									1
<i>Chlamydomonas radia</i> Deason et Bold																									1
<i>Chlamydomonas reinhardtii</i> Dang.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1								
<i>Chlamydomonas rubrifilum</i> Korsch.																									
<i>Chlamydomonas secifilis</i> Korsch.																									1
<i>Chlamydomonas sest-nensis</i> Gerloff																									1
<i>Chlamydomonas snowiae</i> Printz var. <i>snowiae</i>																									1
<i>Chlamydomonas snowiae</i>																									1
<i>Chlamydomonas snowiae</i>																									1

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																								Синонимы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24		
<i>Chlamydomonas sub-cylindracea</i> Korsch. ²															1*											
<i>Chlamydomonas</i> sp.				1													1	1	1							
<i>Chlamydomonas ter-restris</i> B.-Peters.																										
<i>Chlorella vulgaris</i> Beijer. f. <i>globosa</i> V. Andr.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	<i>C. vulgaris</i> Beijer. var. <i>autotrophica</i> Fott et Novák. <i>C. vulgaris</i> Beijer.; <i>C. pyrenoidosa</i> Chick; <i>C. terricola</i> Holleib. <i>C. saccharophila</i> var. <i>ellipsoidea</i> (Germ.) Fott et Novák.; <i>C. el-lipsoidea</i> var. <i>minor</i> Moevus; <i>C. ellipsoi-dea</i> f. <i>minor</i> Holleib. <i>C. compactum</i> Ettl et Gärtner; <i>C. polymor-phum</i> Bischoff et Bold in Starr <i>C. natans</i> Snow, <i>C. hypnosporum</i> Starr p. p. in Schlös-ser; <i>C. infusium</i> var. <i>macrostigmati-cum</i> Moevus;
<i>Chlorella vulgaris</i> Beijer. var. <i>vulgaris</i>	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Chlorella (Glaephyrella) ellipsoidea</i> Germ.																		1	1							
<i>Chlorococcum hypno-sporum</i> Starr																										
<i>Chlorococcum infusio-num</i> (Schrank) Me-negh.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																Синонимы								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		17	18	19	20	21	22	23	24
<i>Chlorococcum lobatum</i> (Korsch.) Fritsch et John	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	<i>Hyponomas lobata</i> Korsch., sensu Pringsheim; <i>C. humicola</i> (Näg.) Rabenh. <i>Hyponomas lobata</i> Korsch.; <i>C. lobatum</i> (Korsch.) Fritsch et John var. <i>tenue</i> Fritsch et John <i>C. minutum</i> Starr <i>Keratococcus lunulatus</i> (Hindák) Hindák
<i>Chlorococcum minutum</i> Ettl et Gärtner ²	1	1																							
<i>Chlorolobion lunulatum</i> Hindák ^{2,3,4}	1																								
<i>Chlorosarcinopsis aggregata</i> Arce et Bold																									
<i>Chlorosarcinopsis dissociata</i> Hernd.																									
<i>Chlorosarcinopsis gelatinosa</i> Chant. et Bold ^{2,4}	1																								
<i>Chlorosarcinopsis minor</i> (Germ.) Hernd.	1			1																					
<i>Closterium pusillum</i> var. <i>monolithum</i> Witttr. ³						1																			
<i>Cocconyxha dispar</i> Schmidle																									<i>C. confluens</i> Kütz.; <i>Palmogloea confluens</i> (Kütz.) Fott et Novák.

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																		Синонимы							
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		19	20	21	22	23	24	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18		19	20	21	22	23	24	
<i>Coccotuxa elongata</i> Chod. et Jaag																									1	<i>Pseudococcotuxa elongata</i> (Chod. et Jaag) Kostikov et al.
<i>Coccotuxa rayssiae</i> Chod. et Jaag																									1	<i>Pseudococcotuxa rayssiae</i> (Chod. et Jaag) Kostikov et al.
<i>Coccotuxa soloifinae</i> Chod.																		1	1	1	1					
<i>Coccotuxa soloifinae-saccatae</i> Chod.																									1*	<i>Pseudococcotuxa cf. saccatae</i> (Chod.) Kostikov et al.
<i>Coccotuxa</i> spp.																									1	
<i>Coccotuxa subellipsoidea</i> Acton emend. Jaag																									1	<i>Pseudococcotuxa subellipsoidea</i> (Acton emend. Jaag) Kostikov et al.
<i>Coenocystis reniformis</i> Korsch.																									1	
<i>Cosmarium decedens</i> (Reinsch) Raciborski																									1	
<i>Cosmarium impressulum</i> Eifv. ^{2,3,4}																									1	
<i>Cosmarium undulatum</i> Cordia ⁴																									1	
<i>Cylindrocystis crassa</i> De Bary																									1	
<i>Desmococcus olivaceus</i> (Pers. ex Ach.) Laundon																									1	<i>D. vulgaris</i> Brand emend. Geitler; <i>Pleurococcus vulgaris</i> Meneghini sensu

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																								Синонимы		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24			
<i>Gloeocystis</i> sp.																											
<i>Gloeotilia scorpiulina</i> (Hazen) Heer.																										<i>Stichococcus scorpiulinus</i> Hazen	
<i>Horvatilopsis gelatinosa</i> Trainor et Bold																										<i>Gloeophyllum fibratum</i> Korsch.	
<i>Kentrosphaera facciolae</i> Borzi																										1	<i>Chlorochytrium facciolae</i> (Borzi) Bristol
<i>Keratococcus bicaudatus</i> (A. Br.) B.-Peters.									1									1								<i>Ourococcus bicaudatus</i> (A. Br.) Grob.; <i>K. caudatus</i> Pasch.	
<i>Klebsormidium dissectum</i> (Gay) Ettl et Gärtner	1																		1							<i>Chlorormidium dissectum</i> (Gay) Færevogel; <i>Horrmidium dissectum</i> (Gay) Chod.	
<i>Klebsormidium flaccidum</i> (Kütz.) Silva et al.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	<i>Chlorormidium flaccidum</i> (Kütz.) Fott; <i>C. flaccidum</i> var. <i>flaccidum</i> f. <i>typica</i> Heering; <i>Horrmidium flaccidum</i> (Kütz.) Braun in Rabenh.	
<i>Klebsormidium nitens</i> (Menegh. in Kütz.) Lokhorst	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	<i>Chlorormidium flaccidum</i> (Kütz.) Fott var. <i>nitens</i> (Menegh. in Kütz.) Færevogel; <i>C. flaccidum</i> var. <i>nitens</i> (Kütz.) Færevogel f. <i>tenulis</i> B. Peters;	

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																Синонимы								
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16		17	18	19	20	21	22	23	24
	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	<i>Horridium nitens</i> (Menegh. in Kütz.) Rabenh.; <i>Ulothrix nitens</i> Menegh. in Kütz. <i>K. pseudostichococcus</i> (Heering) Ettl et Gärtner; <i>Chlorohormidium pseudostichococcus</i> (Heering) Fott; <i>Horridium pseudostichococcus</i> Heering
<i>Klebsormidium pseudostichococcus</i> (Heering) Péterfi L. et al.																				1					
<i>Klebsormidium rivulare</i> Kütz. ³	1*					1*						1*									1				<i>Horridium rivulare</i> Kütz.; <i>Chlorohormidium rivulare</i> (Kütz.) Starmach; <i>Stichococcus rivularis</i> (Kütz.) Hazen <i>Ulothrix subtilissima</i> Rabenh.; <i>Horridium subtilissimum</i> (Rabenh.) Mattox et Bold
<i>Klebsormidium subtilissimum</i> (Rabenh.) Printz-Heaps ⁵							1					1													
<i>Leptosira</i> sp.					1																				
<i>Leptosira terrestris</i> (Frisch et John) Printz	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1				<i>Pleurastrum terrestre</i> Frisch et John; <i>Rhizina terrestre</i> Frisch et John sensu Printz	

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																								Синонимы		
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24			
	П.Х.С	П.К	П.К-3	П.К-4	П.К-5	П.К-6	П.К-7	П.К-8	П.К-9	П.К-10	П.К-11	П.К-12	П.К-13	П.К-14	П.К-15	П.К-16	П.К-17	П.К-18	П.К-19	Стрп.	Мол.	П.К-19	П.К-20	П.К-21			
<i>Leptosira terricola</i> (Bristol) Printz	1						1		1											1	1					<i>Gongrosira terricola</i> Bristol; <i>G. australis</i> Phillipson	
<i>Macrochloris chlorocoides</i> Ettl et Gärtner ^{1,2,3,4}														1*												1	
<i>Macrochloris dissecta</i> Korsch.																				1	1					1	<i>Radiosphaera dissecta</i> (Korsch.) Starr
<i>Muriella magna</i> Fritsch et John																										1	
<i>Muriella</i> sp.																											
<i>Murmecia bisecta</i> Reisigl																				1						1	
<i>Murmecia incisa</i> Reisigl	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	<i>Lobococcus incisus</i> (Reisigl) Reisigl	
<i>Murmecia irregularis</i> (B.-Peters.) Ettl et Gärtner																				1	1					1	<i>Dictyococcus irregularis</i> B.-Peters.; <i>Braconococcus irregularis</i> (B.-Peters.) Starr; <i>Lobococcus irregularis</i> (B.-Peters.) Reisigl
<i>Murmecia macronucleata</i> (Deason) V. Andr.																										1	<i>Pulchrasphaera macronucleata</i> Deason; <i>Lobococcus macronucleatus</i> (Deason) Bourelly
<i>Neochloris aquatica</i> Starr																										1	

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																			Синонимы						
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19		20	21	22	23	24	
<i>Neocystis montana</i> Kostikov et al.	1																									
<i>Palmella</i> sp.																										
<i>Palmellopsis gelatinosa</i> Korsch.																										
<i>Palmrococcus</i> sp.																										
<i>Parietochloris pseudo- alveolaris</i> (Deason et Bold) Watanabe et Floyd in Deason et al. ^{2,4}																										
<i>Pseudocharacium ob- tusum</i> (A. Braun) Petry- Hesse																										
<i>Pseudococcomyxa chodatii</i> (Jaag) Kost- ikov, Darienko et Hof- mann																										
<i>Pseudococcomyxa pringsheimii</i> (Jaag) Kostikov et al. ^{1,2,3,4}																										
<i>Pseudococcomyxa simplex</i> (Mainx) Fott ⁴																										

Продолжение приложения

Таксон	Название ассоциации в регион																								Синонимы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24		
<i>Pseudopleurococcus botryoides</i> Snow ^{2,4}					1					1	1	1	1	1	1	1										
<i>Schizochlamydeella delicatula</i> West																										1
<i>Scotilleopsis levicostata</i> (Hollerb.) Punc̆. et Kalina																										1
<i>Scotilleopsis rubescens</i> Vinatzer ^{2,4}																										1
<i>Spongiochloris lamellata</i> Deason et Bold																										1 1
<i>Spongiochloris minor</i> Chantanachat et Bold ^{2,4}																										1
<i>Spongioeccium tetrasporum</i> Deason																										1 1
<i>Stichococcus bacillaris</i> Näg.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1 1	
<i>Stichococcus fragilis</i> Gay																										1*
<i>Stichococcus minor</i> Näg.	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	1*	
<i>Tetracystis aggregata</i> Brown et Bold ²	1				1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	
<i>Tetracystis dissociata</i> Brown et Bold ^{2,3,4}	1							1																	1	
<i>Trebouxia arboricola</i> Puyg.																										1 1

Окончание приложения

Таксон	Название ассоциации и регион																								Синонимы	
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24		
<i>Ulothrix tenerina</i> Kütz.																				1	1					<i>U. subtilis</i> Kütz. var. <i>tenerina</i> Kirchner; <i>U. tenuis</i> Kütz.
<i>Ulothrix variabilis</i> Kütz.											1											1	1			<i>U. subtilis</i> Kütz. var. <i>variabilis</i> Kirchner
Chrysophyta																										
<i>Chromulina</i> sp.																										
Всего	19	24	26	22	16	23	27	24	26	30	30	40	42	56	42	48	28	36	91	95	26	29	40	40		

Примечание: виды, отмеченные верхними символами, впервые приводятся: 1 – для почв России, 2 – для почв Кировской обл., 3 – для почв Республики Коми, 4 – для лесных почв России.

* – вид определен автором с расширением cf. Кировская обл. (1-7 и 13-17) и Республика Коми (8-12); Е-х-с – ельник хвощово-снытевый; Е-к – ельник кисличный; Е-к-3 – ельник кислично-зеленомошный; Е-б-3 – ельник бруснично-зеленомошный; Е-ч-к-3 – ельник чернично-кислично-зеленомошный; Е-к-ч – ельник кислично-черничный; Е-х-ч – ельник хвощово-черничный; Е-ч-3 – ельник чернично-зеленомошный (Новаковская, 2007); Мурманская обл. (18-19); Е-ч-б – ельник чернично-брусничный; Е-ч – ельник черничный (Штина, Роизин, 1966); Московская обл. (20-21); Е. стар. – ельник старый; Е. мол. – ельник молодой (Чаплыгина, 1976); Иркутская обл. и Республика Бурятия (22-23); Е-а – ельник анемоновый; Е-в-а – ельник альпштейниново-анемоновый (Дулина и др., 1991); Бельгия (24); Е.л. – еловый лес (Hoffman et al., 2007).

ДЛЯ ЗАМЕТОК

Научное издание

Ирина Владимировна Новаковская
Елена Николаевна Патова

**ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ ЕЛОВЫХ ЛЕСОВ И ИХ ИЗМЕНЕНИЯ
В УСЛОВИЯХ АЭРОТЕХНОГЕННОГО ЗАГРЯЗНЕНИЯ**

*Рекомендовано к изданию ученым советом
Института биологии Коми НЦ УрО РАН*

Редактор О.А. Гросу
Оригинал-макет Е.А. Волкова
Фото на обложке и форзацах: Ю.А. Дубровский, И.В. Новаковская
Макет обложки и форзацев: Е.Н. Патова

Лицензия № 0047 от 10.01.1999

Подписано в печать 22.12.2011. Формат 60×90^{1/16}. Бум. офсетная.
Печать офсетная. Усл. печ. л. 8.0 + цв. вклейка 0.5. Уч.-изд. л. 8.0.
Тираж 200. Заказ № 56.

Редакционно-издательский отдел Коми НЦ УрО РАН.
167982, ГСП, г. Сыктывкар, ул. Первомайская, 48.

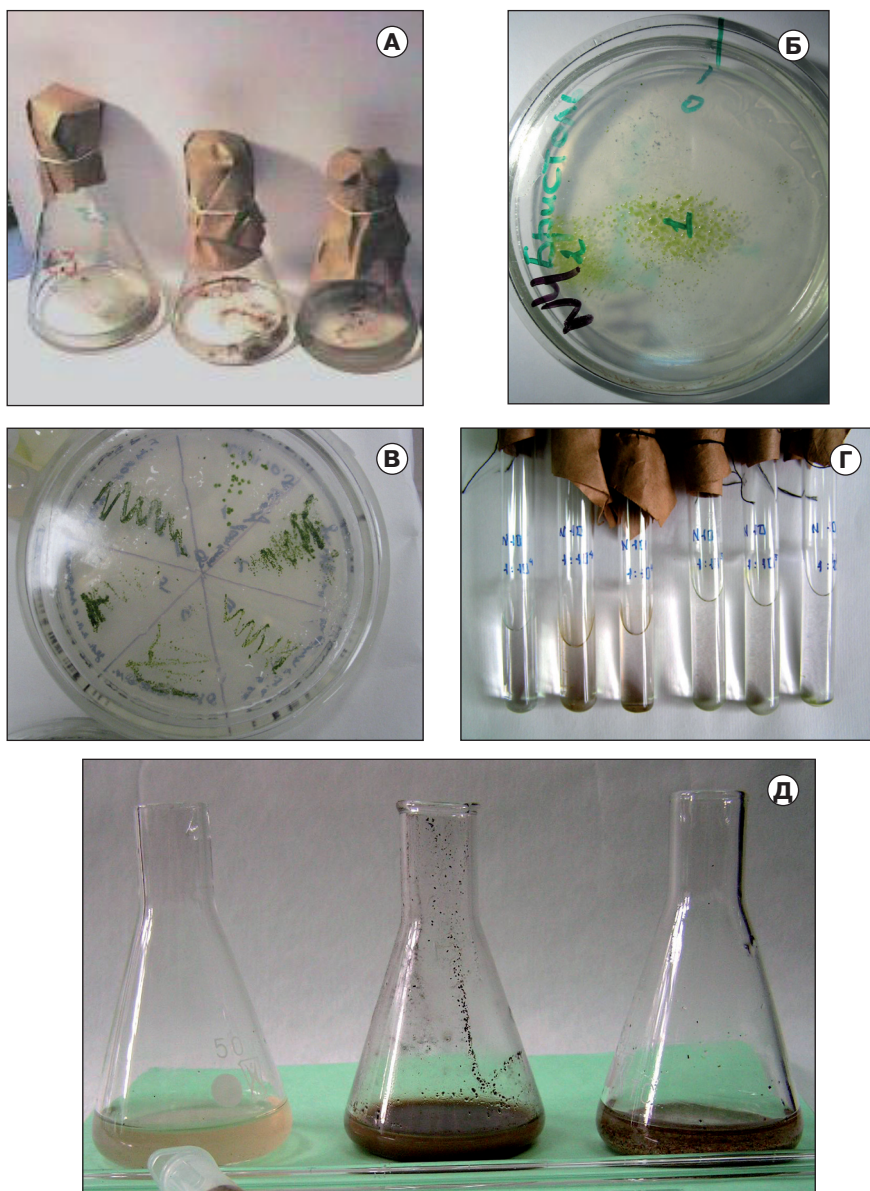


Рис. 2.1. Водные и агаровые культуры почвенных водорослей.
 А – водные культуры; Б-В – разрастания на твердых питательных средах;
 Г – примеры разных разведений для учета численности водорослей культуральным методом; Д – почвенная суспензия для прямого счета численности.

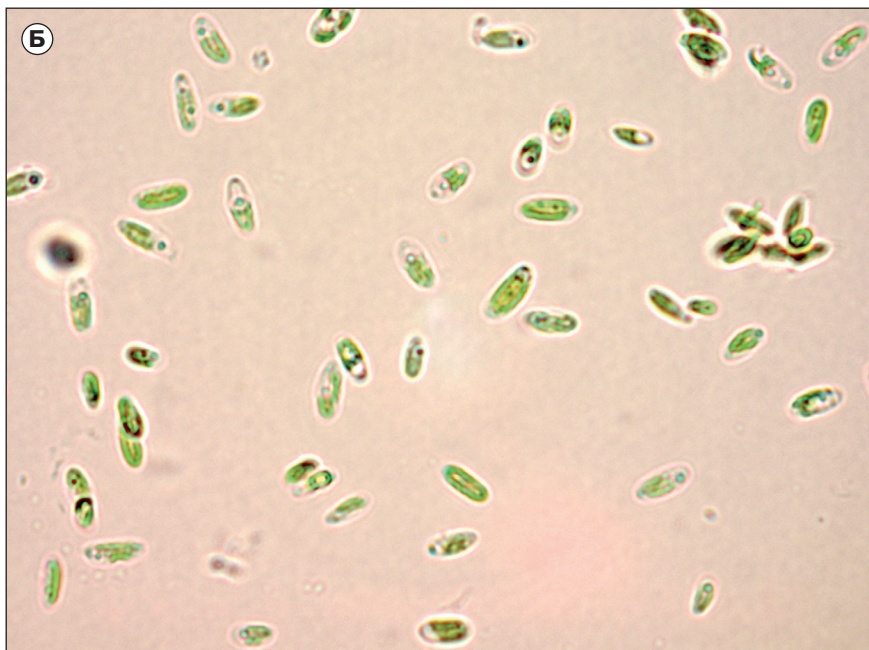
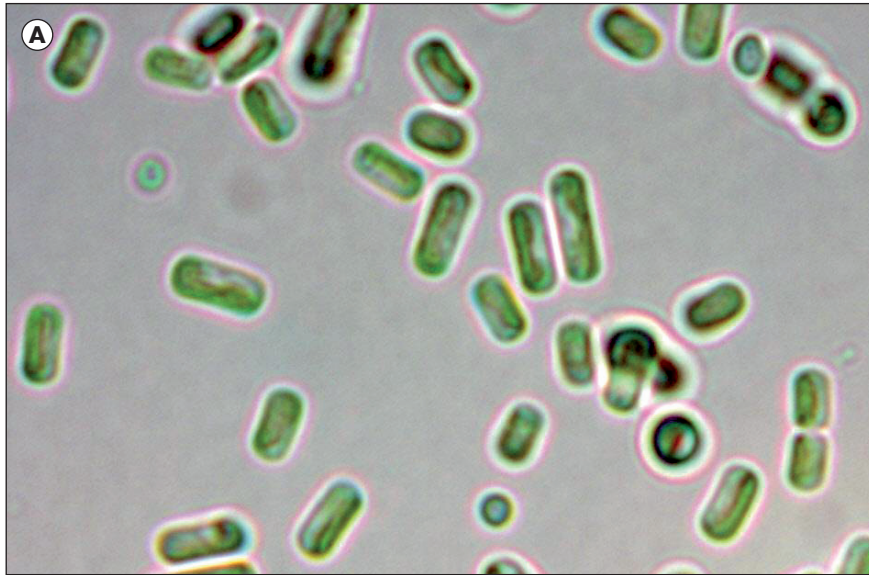


Рис. 3.1. Виды водорослей, активно вегетирующие в почвах ельников.
А – *Stichococcus cf. minor*; Б – *Pseudococcomyxa simplex*.

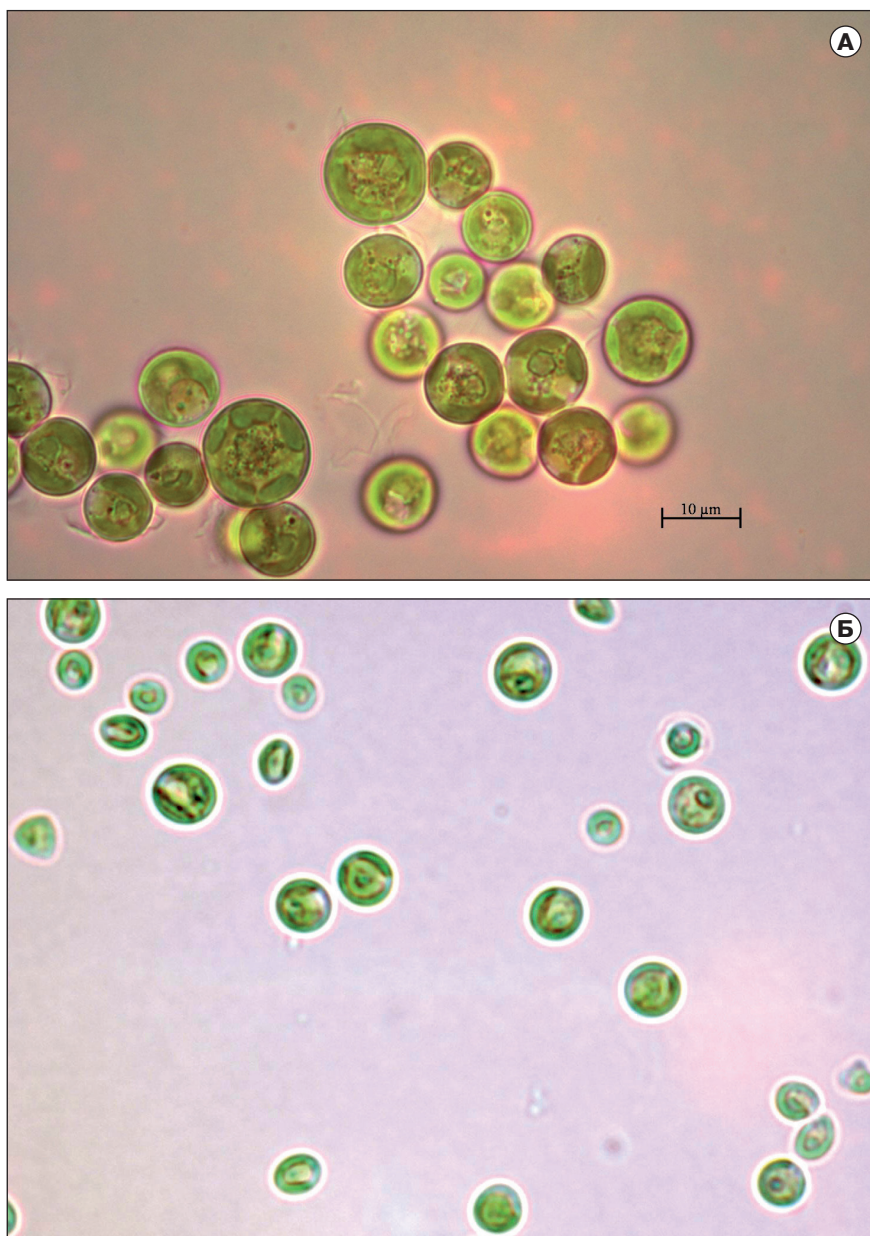


Рис. 3.2. Виды водорослей, отмеченные с высокой частотой встречаемости в разных типах еловых фитоценозов.

А – *Eustigmatos magnus*; Б – *Chlorella vulgaris* var. *vulgaris*.

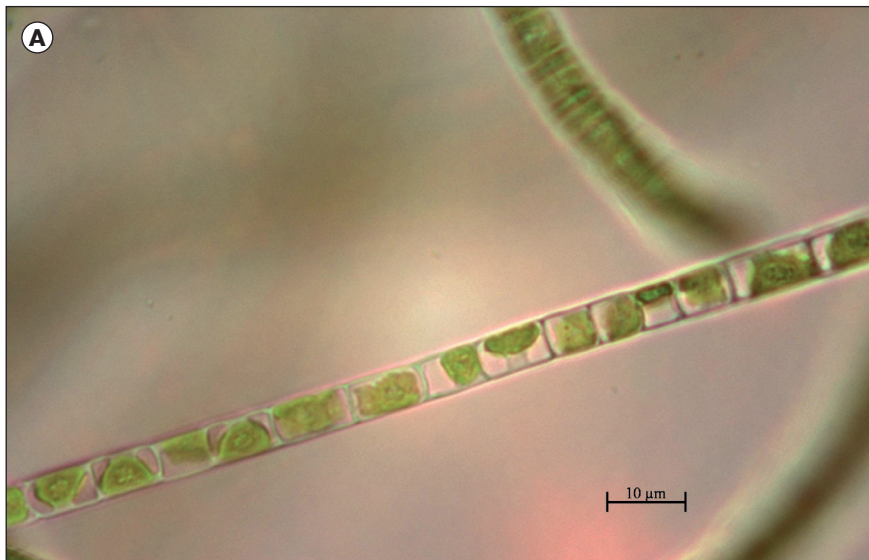


Рис. 3.3. Виды водорослей, отмеченные с высокой частотой встречаемости в разных типах еловых фитоценозов.
А – *Klebsormidium flaccidum*; Б – *Myrmecia incisa*.

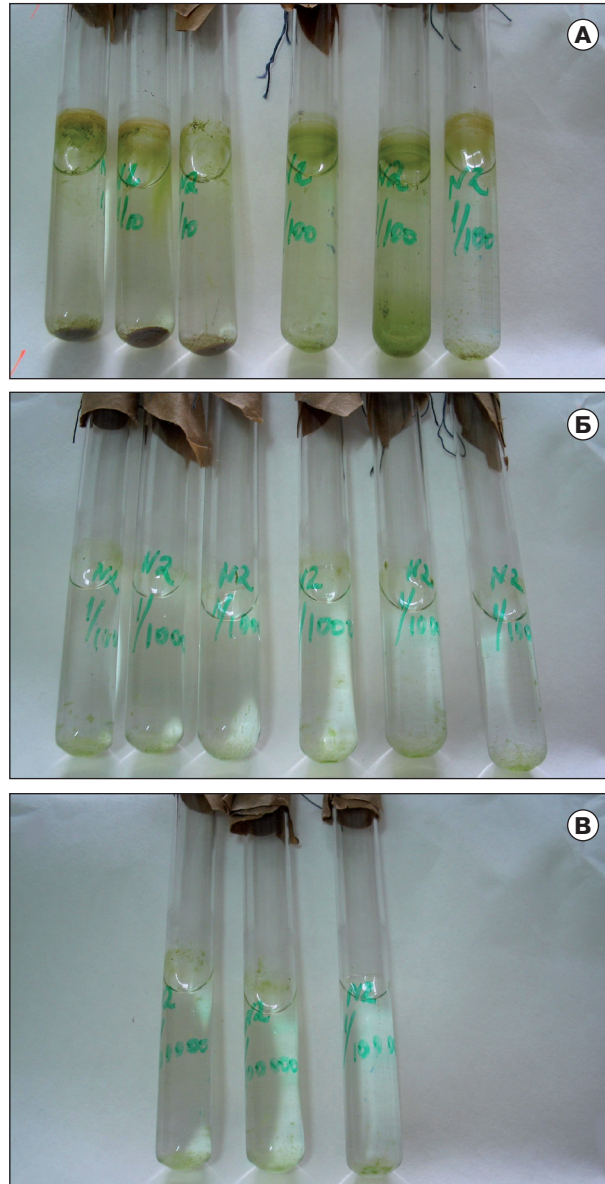


Рис. 3.4. Разрастания водорослей в пробирках при проведении количественного учета.
А – разведение 1/10 (три пробирки) и 1/100; Б – 1/1000 и 1/10000; В – 1/100000.

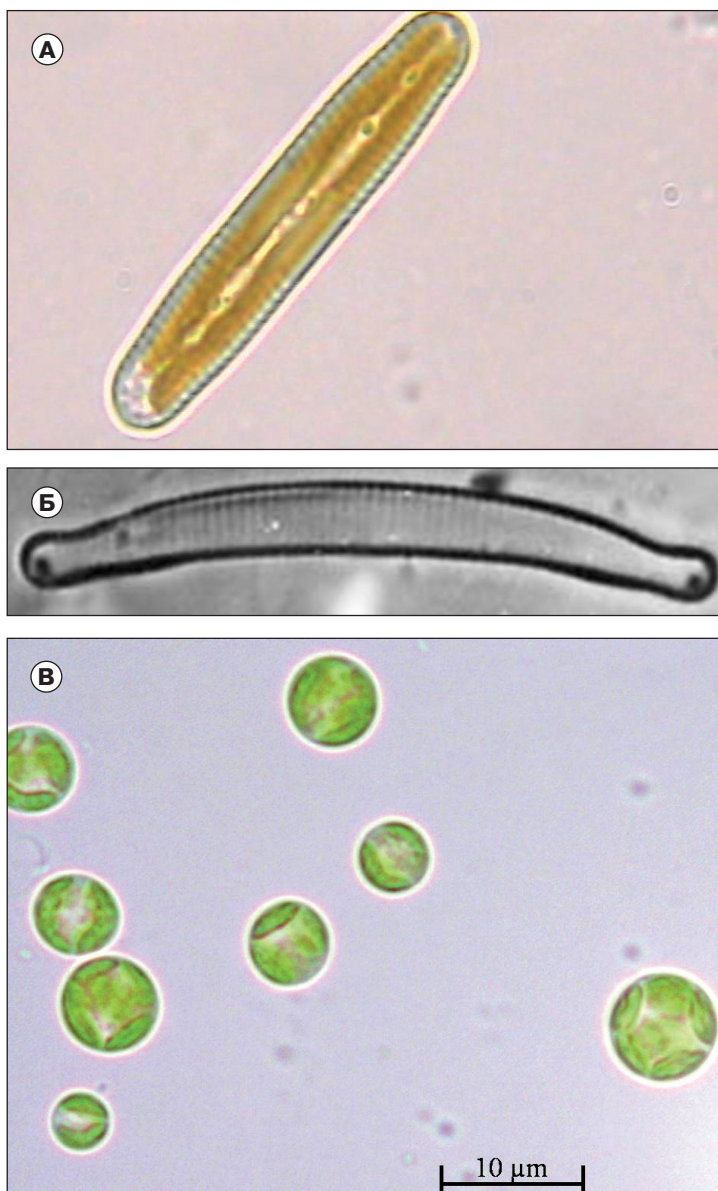


Рис. 4.1. Виды с высоким индикаторным значением для почв еловых лесов фоновых территорий.

А – *Pinnularia subcapitata*; Б – *Eunotia exigua* (фото Ю.Н. Шабалиной); В – *Bracteacoccus minor*.

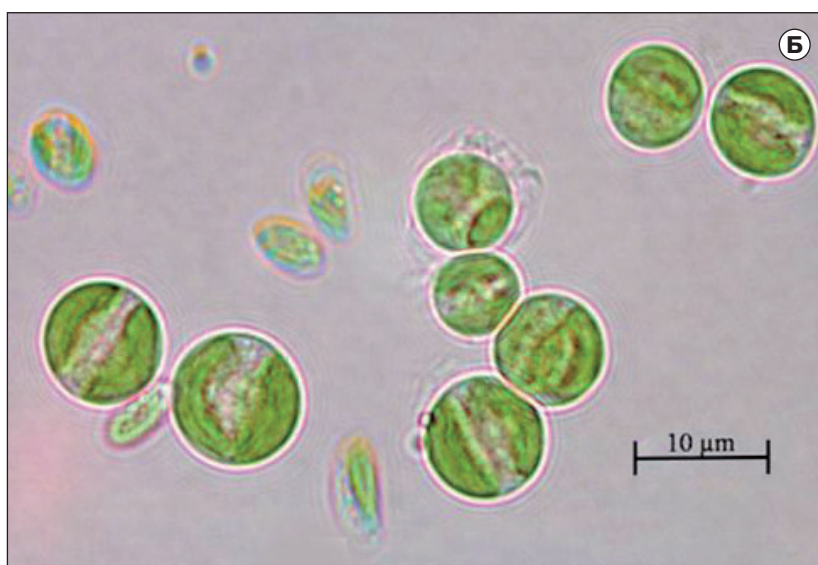
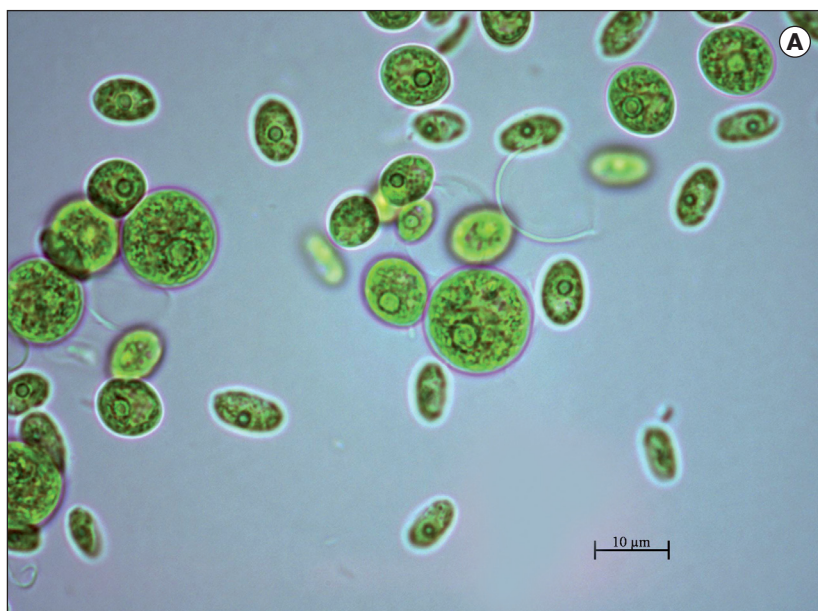


Рис. 4.2. Виды с высоким индикаторным значением для почв еловых лесов фоновых территорий.
А – *Chlorococcum infusionum*; Б – *Myrmecia bisecta*.

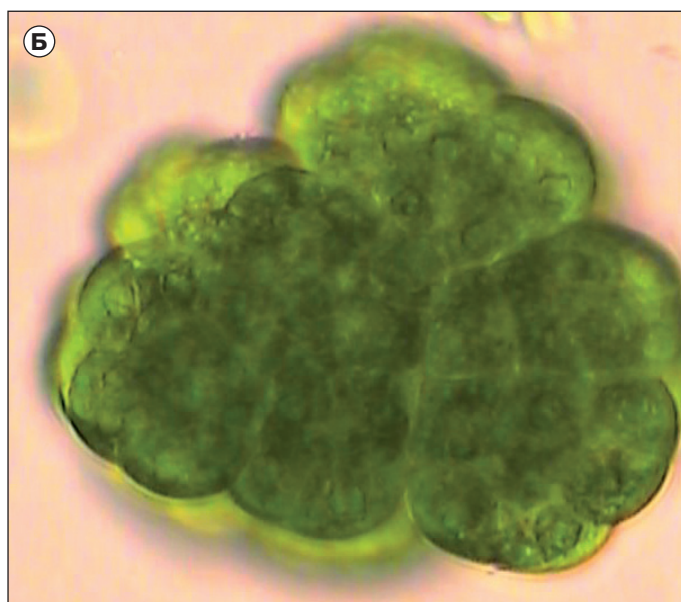


Рис. 4.3. Виды с высоким индикаторным значением для почв еловых лесов фоновых территорий.
А – *Pseudopleurococcus botryoideus*; Б – *Tetracystis aggregata*.