

УДК 574.47:574.42+579.26+ 502.5+ 631.46+ 630*1

ТЕНДЕНЦИИ ИЗМЕНЕНИЯ ОРГАНИЗАЦИИ АЛЬГОГРУППИРОВОК В РЯДУ УМЕНЬШЕНИЯ ТРОФНОСТИ БОЛОТНЫХ ЭКОСИСТЕМ (ПЛЕСЕЦКИЙ РАЙОН АРХАНГЕЛЬСКОЙ ОБЛАСТИ)

Благодатнова А.Г.

ФГБОУ ВПО Новосибирский государственный педагогический университет

ablagodatnova@yandex.ru

Исследования проведены в Плесецком районе Архангельской области на протяжении 2006 - 2011 гг. В пределах данной территории выделено 4 наиболее характерных болотных экосистемы, которые представлены разными типами: два олиготрофных болота, одно из которых осушенное, два других мезотрофное и эвтрофное. Обнаружено 169 видов и внутривидовых таксона, из них 160 номенклатурных видов водорослей, относящихся к 5 отделам, 17 порядкам, 36 семействам, 67 родам. Во флоре представлены типичные отделы почвенных водорослей с доминированием Chlorophyta, что характерно для почвенно-климатических условий таежной природной зоны и болотных экосистем в частности. Соотношение основных таксономических единиц почвенных водорослей подчиняется закономерностям почвенно-климатических условий таежной природной зоны, а внутренняя организация выстраивается в соответствии с типом болотной экосистемы. Альгофлора характеризуется чертами: зональными (превалирование Chlorophyta), высокоширотными (высоким положением отдела Cyanophyta, значительной долей одновидовых семейств и родов), интразональными (превалируют виды с плурирегиональным типом ареала).

Ключевые слова: болотные экосистемы, Архангельская область, почвенные водоросли, таксономическая структура альгофлоры, аллохтонная альгофлора.

Цитирование: Благодатнова А.Г. 2016. Тенденции изменения организации альгогруппировок в ряду уменьшения трофности болотных экосистем (Плесецкий район Архангельской области) // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. Т. 7. № 1 (13). С. 5-17.

ВВЕДЕНИЕ

Болота, уникальные образования биосферы, занимают более 20% территории России [Водно-болотные угодья, 2000]. Экосистемы болот вносят вклад в поддержание биологического разнообразия, участвуют в круговороте воды и глобальном цикле углерода, связанном с изменениями климата, аккумулируют вещество, энергию и информацию о природных процессах в геологическом масштабе времени. В целом болотные экосистемы – явление интразональное, но таежная зона наиболее благоприятна с точки зрения болотообразования. Познание жизни болот поможет человеку в решении современных экологических проблем. Болота таежной зоны Северо-Запада России представляют собой, даже с учетом воздействия человека, огромную ценность для регулирования водного режима рек Балтийского и Беломорского бассейнов и поддержания биологического разнообразия. Господствующее положение занимают выпуклые олиготрофные болота, для развития которых сложились наиболее благоприятные условия: значительное преобладание осадков над испарением, довольно высокая относительная влажность воздуха, близость к поверхности грунтовых вод и бедность их элементами минерального питания, равнинность территории. На территории Архангельской области болотообразование выступает в качестве основного системоформирующего процесса, определяющего структуру и динамику экосистем. Изучение компонентов, которые участвуют во многих биологических процессах в почвах, приобретает особое значение с точки зрения рационального использования и охраны почвенного покрова. Почвенные водоросли – чрезвычайно важная составляющая почвы. Эта группа организмов несет на себе огромную функциональную, экологическую и фитоценотическую нагрузку в сообществах. В настоящее время существует острая необходимость комплексного исследования болотных экосистем. Изучение и мониторинг болот является одним из приоритетных направлений, часть которых – исследования почвенных водорослей – неотъемлемой составляющей почвы и биогеоценоза в целом.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в Плесецком районе Архангельской области на протяжении 2006-2011 гг. Территория расположена в умеренной климатической зоне. Зима холодная (средняя температура января – 14°C), лето – умеренно теплое (средняя температура июля +16°C). Средняя температура в области составляет +5°C. Вегетационный период длится примерно 110 дней. В среднем за год около 30% всех осадков выпадает в виде снега, 56% – в виде дождя и 14% приходится на смешанные осадки. Годовой показатель увлажнения равен 0,60. По отношению количества осадков и интенсивности испарения территория исследования относится к зоне избыточного увлажнения (коэффициент увлажнения больше единицы). В связи с этим здесь сформировалась густая речная и озерная сеть, в низинах образовались многочисленные болота [Исаченко, 1980].

В соответствии с ботанико-географическим районированием исследованная территория лежит в Валдайско-Онежской и Кольско-Печерской подпровинциях, в подзоне среднетаежных еловых лесов Евроазиатской таежной области (рис. 1). Разнообразие растительного покрова, его паттерность, слагаются как за счет высших, так и низших растений. Флора высших растений Архангельской области, по мнению В.М. Шмидта (2005), носит высокоширотные черты. Она богата видами самого различного географического и генетического происхождения. Характер формирования – аллохтонный. На долю ведущих семейств приходится около 60% видового состава, такая же картина наблюдается и на родовом уровне. Отмечается большой процент одновидовых семейств (до 30%). Около половины видов являются эвритопными, приблизительно 25% (от общего числа видов) – болотные растения. Бореальные виды составляют большую часть флоры (около 66%), ощутим вклад арктических видов (до 20%). Уникальность флоры обеспечена деятельностью ледника: после его отступления началась миграция видов с юга. С запада и севера миграция несколько ограничена Белым морем.

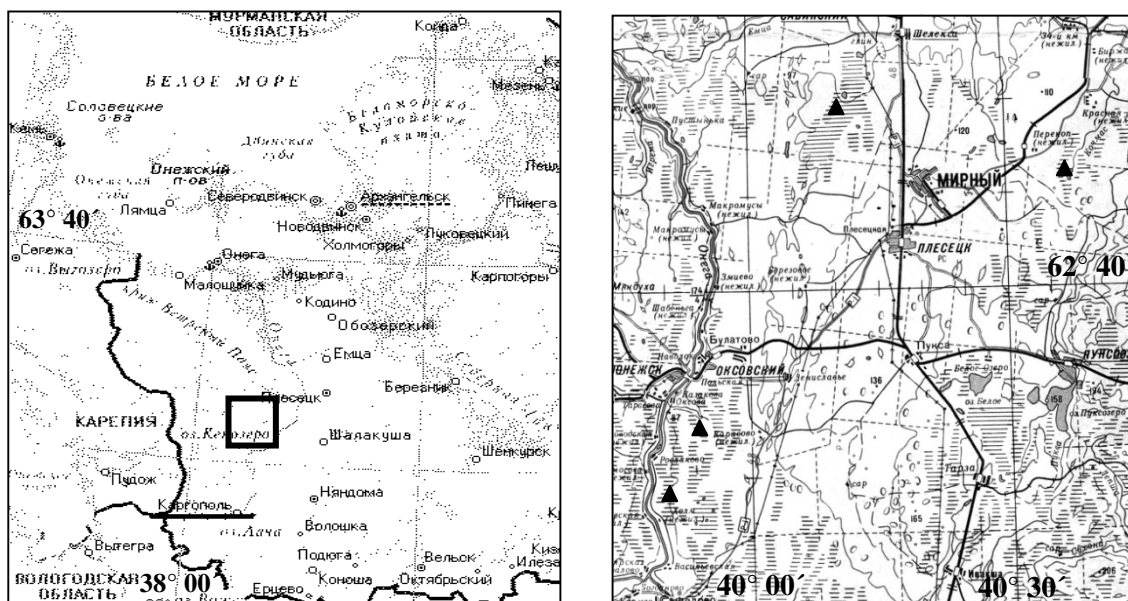


Рис. 1. Карта-схема района исследования. Условные обозначения: ▲ - исследованные болота

В пределах данной территории было выделено 4 наиболее характерных болотных экосистемы, которые представлены разными типами: два олиготрофных болота, одно из которых осушенное, два других мезотрофное и эвтрофное. Общая площадь болотных массивов составляет около 74,5 км². Кроме того, для выявления особенностей организации альгофлоры болот, были исследованы леса, окружающие болота. Каждое из исследованных болот относится к определенному типу по степени трофности: эвтрофное, мезотрофное, олиготрофное. Оценка степени трофности (активного богатства почвы) проведена на основе шкал Л.Г. Раменского [Раменский, 1971]. Почвы олиготрофного и олиготрофного осушенного болот относятся ко 2-й ступени шкалы активного богатства и засоленности почв, что указывает на особую бедность элементами питания в подвижной и усвояемой для растений форме. Почвы мезотрофного болота отнесены к 7-й ступени шкалы, что характеризует их как небогатые. Почвы эвтрофного болота (10 ступень шкалы) достаточно богаты элементами питания для растений, но вместе с тем свободны от избытка солей. Среди олиготрофных болот исследованы неосушенная и осушенная системы. Данные болотные системы отличаются по ряду

характеристик. Представлено два типа почв: торфяные эвтрофные (ТЕ-ТТ) и торфяные олиготрофные (ТО-ТТ). Типы почв указаны в соответствии с «Классификацией и диагностикой почв России» [Шишов и др., 2004]. Показатели температуры почвы варьируют незначительно, при этом минимальные показатели зафиксированы в пределах олиготрофного неосушенного болота. Влажность почвы колеблется от 60,0 до 88,7% от полной влагоемкости, в то время как оптимальной для развития почвенных водорослей является влажность около 60% [Штина, Голлербах, 1976]. Кислотность среды находится в диапазоне от 3,5 в олиготрофном неосушенном до 4,9 в эвтрофном. Нанорельеф выражен в пределах мезотрофного и эвтрофного болот, олиготрофные же системы отличаются более сглаженным нанорельефом.

Флора изученных четырех болот района насчитывает около 39 видов сосудистых растений, 8 видов мхов. В пределах исследованных болот встречаются болотные кустарнички: *Andromeda polifolia*, *Calluna vulgaris*, *Empetrum nigrum*, травы: *Eriophorum vaginatum*, *Carex gracilis*, *C. pilosa*, *C. pauciflora*, *Menyanthes trifoliata*. Из мхов разнообразием отличаются сфагновые. Среди них наиболее широко распространены виды-эдикаторы, такие как *Sphagnum fuscum*, *Sph. magellanicum*, *Sph. parvifolium*, *Sph. warnstorffii*, *Sph. teres*, *Sph. balticum*, которые произрастают как на олиготрофных, так и эвтрофных болотах.

Таким образом, исследованные болота имеют различные почвенно-экологические условия, следовательно, альгофлора различных типов болотных экосистем будет в достаточной мере разнообразной, отражая в организации альгогруппировок (как таксономической, так и фитоценотической) адаптации к конкретным условиям среды.

Почвенные пробы для определения видового состава водорослей отбирались в течение 6 лет, учитывая сезоны (весна, лето, осень). Отбор проб проводили в пределах выбранных ассоциаций высших растений, с учетом всех правил альгологических сборов [Голлербах, Штина, 1969]. В целом было собрано 441 смешанных почвенных образцов, каждый из которых состоял из 33 индивидуальных проб, объемом 3 см³ [Штина и др., 1981]. При сборе проб учитывался почвенный слой 0-2 см, в пределах деятельного горизонта. Именно в этом горизонте наиболее активно протекают процессы влаго- и теплообмена с окружающей средой, и в первую очередь с атмосферой, что является причиной сосредоточения биоты именно в данном слое [Штина и др., 1981]. Почвенные пробы в пределах лесов собраны в один средний почвенный образец для каждого леса отдельно. Для выявления видового состава водорослей использовали метод чашечных и водных культур. Культуры выращивали стационарно в установке «Флора-1» при 8 часовом освещении в сутки лампами дневного света и температуре 20-22°C. Для увлажнения применяли питательный раствор Кнопа и питательную среду Данилова. Просмотр чашечных культур проводили после 3-х недель выращивания и заканчивали после 3-4 месяцев, учитывая все возможные сукцессионные перестройки водорослевых группировок. Просмотр культур проводили по методике К.А. Некрасовой и Е.А. Бусыгиной [1979].

Определение водорослей велось с использованием серии определителей. Полученные в результате материалы о видовом составе водорослей были размещены в сводные матрицы. Отделы расположены по системе, принятой в «Определителе пресноводных водорослей СССР» [Голлербах, Косинская, Полянский, 1953; Дедусенко-Щеголева, Голлербах, 1962; Дедусенко-Щеголева, Матвиенко, Шкорбато, 1959; Забелина, Киселев, Прошкина-Лавренко и др., 1951; Мошкова, Голлербах, 1986; Попова, 1955]. Виды расположены в алфавитном порядке.

Флористический анализ проводили на видовом уровне. Таксономическая структура альгофлоры проанализирована с использованием классических работ А.И. Толмачева [1974]. Видовое разнообразие растительных сообществ и их комплексов оценивается, прежде всего, через показатели, предложенные в работах Уиттекера и ставшие классическими в современной экологии: индексы сходства и различия флор. Для выявления степени сходства (различия) флористического состава водорослей разных местообитаний применяли коэффициент Стургена-Радулеску, для выявления корреляционной связи – коэффициент Пирсона. При сравнении флористических списков использовали меры включения. Коэффициенты рассчитывались с помощью программного модуля «GRAPHS» [Новаковский, 2004]. Географический анализ проведен на основе сводок по распространению водорослей [Барнинова и др., 2006].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Полученные данные о почвенной альгофлоре болотных экосистем Плесецкого района Архангельской области позволяют выявить тенденции изменения таксономического состава и пространственно-временной организации водорослевых группировок в ряду уменьшения трофности болотных экосистем.

Всего в почвах исследованных болотных экосистем обнаружено 160 видов (169 видов и внутривидовых таксонов) водорослей. Сравнивая полученные результаты, обнаруживаем, что число видов, зафиксированных в болотных почвах, находится в интервале от 82 [Егорова, Судакова, 2009] до 224 [Штина и др., 1981]. Работа Э.А. Штиной с соавторами является фундаментальным трудом, в котором проведено полное комплексное изучение водорослей болотных экосистем на территории Карелии, при этом выполнен обширный анализ литературных данных, охватывающий болота и болотные почвы различных природных зон. Общее число видов водорослей в болотных почвах, по данным Эмили Адриановны с соавторами, составляет 486, при исключении видов, встреченных один раз.

Выявленные виды почвенных водорослей в пределах болотных экосистем исследованного района относятся к 5 отделам, 17 порядкам, 37 семействам, 67 родам (табл. 1).

Табл. 1. Распределение основных таксонов водорослей в почвах исследованных болот

Таксон	Порядок	Семейство	Род	Вид	% видов от всей флоры
<i>Cyanophyta</i>	3	8	11	28	17,5
<i>Bacillariophyta</i>	1	3	7	20	12,5
<i>Xanthophyta</i>	3	6	10	20	12,5
<i>Euglenophyta</i>	1	1	1	1	0,6
<i>Chlorophyta</i>	9	19	38	91	56,9
Всего	17	37	67	160	-

Ведущим отделом, как отмечали ранее и другие авторы, для болот является *Chlorophyta* [Штина и др., 1981; Благоданова, 2010б; Liu et al., 2016]. Именно в пределах этого отдела наблюдается наибольшее число таксономических единиц всех рангов. Представители отдела *Cyanophyta* находятся на втором месте. Увеличение доли видов этого отдела во флоре объясняется высокими широтами исследуемого района [Благодатнова, 2010а; Благодатнова, Пивоварова, 2010]. Аналогичное распределение водорослей по отделам приведено в работах Э.А. Штиной с соавторами [1981], К.А. Некрасовой и Е.А. Бусыгиной [1979]. Далее места между собой делят виды отделов *Xanthophyta* и *Bacillariophyta*. Рядом авторов отмечается доминирование в спектре отдела *Xanthophyta* [Сугачкова, Фазлутдинова, 2009] или *Cyanophyta* [Кабиров и др., 2008]. Если исследования Т.И. Алексахиной и Э.А. Штиной проведены в таежной зоне (не высокоширотной), то работа Г.Ф. Закиевой – в степной зоне. Вероятно, причина в изменении соотношения отделов в спектре – различные природные зоны, хотя болото – интразональный тип растительности. Часть видов *Euglenophyta* характерны для заболоченных водоемов [Попова, 1955], в почве определен лишь один вид, возможно, его можно считать случайным, или заносным. Литературные данные свидетельствуют о достаточном развитии представителей *Bacillariophyta* в болотах [Забелина и др., 1951]. В то же время, рядом авторов отмечается, снижение доли диатомовых в кислых почвах, обильное развитие в нейтральных и щелочных [Шмелев, 2009; Пивоварова и др., 2012; 2014; 2015]. Альгофлора исследованных болот содержит небольшое число видов *Bacillariophyta*, включающего в основном виды с широкой экологической валентностью.

Анализ пропорции альгофлоры для болотных экосистем исследованного района указывает на достаточную бедность состава (табл. 2). По мнению В.М. Шмидта (2005), «родовой коэффициент» (р/с) наиболее достоверен, так как менее зависим от площади сравниваемых флор. Для водорослевой флоры этот показатель оказывается стабильным [Благодатнова, 2010а; 2010в; 2014; Благодатнова, Пивоварова, 2010; Благодатнова, Кулятина, 2014], даже для разных природных зон, для флоры высших растений [Шмидт, 2005] он больше в 2,5-2,7 раза. Среднее число видов в роде для флор как высших растений, так и водорослей находится в пределах 2,6-2,1. Наибольшая степень вариации обнаруживается в соотношении числа видов в семействе.

Табл. 2. Сравнительная характеристика флор различных областей

Место исследования	Пропорции флор			Автор
	в/с*	р/с	в/р	
Архангельская область (высшие растения)	11,3	4,4	2,6	Шмидт, 2005
Республика Башкортостан (водоросли)	3,3	1,6	2,1	Закиева, 2007
Архангельская область (водоросли)	4,3	1,8	2,4	Благодатнова, 2010

* в/с - среднее число видов в семействе, р/с- среднее число родов в семействе, в/р –среднее число видов в роде

Табл. 3. Спектр ведущих семейств и родов водорослей исследованных болот

Семейство	Число видов	% от общего числа видов	Род	Число видов	% от общего числа видов
<i>Desmidiaceae</i>	11	6,9	<i>Closterium</i>	9	5,6
<i>Chlamydomonadaceae</i>	10	6,3	<i>Cosmarium</i>	9	5,6
<i>Chlorococcaceae</i>	9	5,6	<i>Chlamydomonas</i>	7	4,4
<i>Closteriaceae</i>	9	5,6	<i>Eunotia</i>	7	4,4
<i>Chlorellaceae</i>	8	5,0	<i>Chlorococcum</i>	6	3,8
<i>Oscillatoriaceae</i>	8	5,0	<i>Chlorella</i>	6	3,8
<i>Ulotrichaceae</i>	8	5,0	<i>Gloeocapsa</i>	6	3,8
<i>Eunotiaceae</i>	7	4,4	<i>Tribonema</i>	5	3,1
<i>Nitzschiaceae</i>	7	4,4	<i>Microcystis</i>	5	3,1
<i>Mesotaeniaceae</i>	7	4,4	<i>Nitzschia</i>	5	3,1

Семейственный спектр водорослей исследованных болотных экосистем представлен 36 семействами, из которых 10 ведущих включают 92 вида (табл. 3), что составляет около 58% от всей альгофлоры. Это характерно для альгофлоры бореального типа [Толмачев, 1974].

В спектре лидирующих семейств достаточно четко выделяется группа *Desmidiaceae* – *Chlamydomonadaceae*, которая занимает главенствующие позиции. Семейство *Chlamydomonadaceae* является характерным для болотных экосистем [Штина и др., 1981; Благодатнова, 2010; Пивоварова и др., 2014; Пивоварова, Благодатнова, 2016]. *Desmidiaceae* – типичный представитель, основной гидрофильный компонент флоры болот, большинство видов которого указывают на ненарушенность болотных территорий [Голлербах, Штина, 1969; Штина и др., 1981; Благодатнова, 2015a]. Характерной чертой альгофлоры является преобладание семейств в связанных рангах. Присутствие в спектре ведущих семейств *Oscillatoriaceae* – одна из черт высокоширотной альгофлоры [Новаковская, Патова, 2011]. Долевое участие одновидовых семейств – 21,6%, что указывает на аллохтонный характер формирования альгофлоры [Толмачев, 1974]. Для флоры высших растений Архангельской области этот показатель составляет 25,8% [Шмидт, 2005]. С другой стороны, по мнению А. И. Толмачева (1974), в качественном составе одновидовых семейств заключается специфичность флоры. Среди таковых можно отметить семейства *Zygnemataceae*, *Peniaceae*, *Scenedesmaceae*, характерные для болотных экосистем [Штина и др., 1981; Пивоварова, Благодатнова, 2009; Kurokawa et al., 2016].

Родовой спектр содержит 67 родов, из которых 10 ведущих родов объединяют 65 видов (около 41% всего видового списка), что соответствует бореальному типу флоры [Толмачев, 1974]. Так же как в семейственном спектре, в родовом все рода находятся в связанных рангах. На первые позиции выходят рода *Cosmarium* и *Closterium*, типичные для болот Севера Европейской части России [Гецен, 1985]. Виды рода *Chlamydomonas* способны быстро переходить в палмеллоидное состояние, что позволяет им существовать в достаточно агрессивных условиях болотных экосистем. *Tribonema* – род мезоморфной природы, предпочитает гумидные болотные почвы, считается «верным» для болотных систем [Штина и др., 1981; Благодатнова, 2010; Algal..., 2008]. Рода *Gloeocapsa*, *Microcystis*, *Nitzschia*, тяготеющие к лесным почвам, находясь в числе ведущих родов, свидетельствуют о влиянии почвенной альгофлоры лесов, окружающих исследованные болота. Кроме того, естественный источник пополнения видового разнообразия почвенных водорослей – твердые, жидкие и биостоки, аккумулирующиеся в болотных экосистемах. Долевое участие одновидовых родов составляет порядка 46%, что является характерной чертой высокоширотных альгофлор [Пивоварова и др., 2014; 2015; Пивоварова, Благодатнова, 2016].

Наряду с общими чертами, альгофлора каждого из исследованных болот имеет свои особенности, которые обусловлены разнообразием почвенно-экологических условий и растительных ассоциаций. Тип болотной системы определяет качественный состав альгофлоры [Штина и др., 1981].

Сравнительная характеристика таксономической структуры альгофлоры исследованных болот. Число крупных таксономических единиц, таких как, порядки в альгофлоре всех четырех болот (эвтрофного, мезотрофного, олиготрофного неосушенного и олиготрофного осушенного) практически одинаково (табл. 4).

Табл. 4. Таксономический состав альгофлоры исследованных типов болот

Тип болота	Порядок	Семейство	Род	Вид
Эвтрофное	17	31	55	116
Мезотрофное	15	29	51	96
Олиготрофное	12	19	25	41
Олиготрофное осушенное	15	31	53	111
Всего	17	37	67	160

Общность таксонов высокого ранга свидетельствует о давней исторической близости путей формирования флор на исследованной территории. Флора эвтрофного болота характеризуется максимальным насыщением таксонов различного ранга. Число таксономических единиц меньшего порядка (семейств, родов, видов) различается достаточно. Число семейств водорослей в пределах неосушенного олиготрофного болота практически в 1,5 раза меньше, чем во флорах других исследованных болот, а родов – меньше почти вдвое.

На видовом уровне различия усиливаются. По уменьшению числа видов выстраивается ряд в соответствии с понижением уровня трофности болота: эвтрофное – мезотрофное – олиготрофное неосушенное. Стоит обратить внимание на положение осушенной олиготрофной экосистемы, число видов в альгофлоре которой значительно выше, чем в олиготрофной неосушенной системе. Это объясняется последствиями осушения, вследствие чего создаются оптимальные условия для развития типично эдафотрофной флоры водорослей (снижение кислотности и влажности почвы по сравнению с ненарушенными болотами).

Представители отдела *Chlorophyta* в альгофлоре исследованных болот составляют более половины спектра (от 65 до 70%), кроме олиготрофного осушенного, где доля зеленых водорослей уменьшается примерно в 1,5 раза (табл. 5). Как отмечалось выше, доминирование *Chlorophyta* типично для болот как неосушенных [Штина и др., 1981], так и осушенных [Некрасова, Бусыгина, 1979]. Многочисленные работы содержат данные о том, что желтозеленые водоросли чрезвычайно чувствительны к различного рода загрязнениям и нарушениям почвы [Кабилов и др., 2008].

Табл. 5. Соотношение отделов водорослей в почвах исследованных болот

Отдел	Тип болота			
	эвтрофное	мезотрофное	олиготрофное неосушенное	олиготрофное осушенное
<i>Cyanophyta</i>	10(8,6)*	4(4,2)	3(7,3)	25(22,5)
<i>Bacillariophyta</i>	8(6,9)	6(6,3)	5(12,2)	20(18,0)
<i>Xanthophyta</i>	15(12,9)	20(20,8)	6(14,6)	11(9,9)
<i>Euglenophyta</i>	1(0,9)	1(1,0)	-	1(0,9)
<i>Chlorophyta</i>	82(70,7)	65(67,7)	27(65,9)	54(48,6)

* За скобками число видов, в скобках - % от общего числа видов

По мнению М. М. Голлербаха и Э.А. Штиной (1969), желтозеленые водоросли можно считать показателями «чистоты и здоровья почвы». Подтверждением данного факта является заметное снижение доли видов *Xanthophyta* в осушенном болоте (около 10%), в то время как в ненарушенных болотах этот показатель достигает 20,8%. Возможно, сохранение ряда специфических представителей желтозеленых во флоре осушенного олиготрофного болота свидетельствует о потенциале восстановления экосистемы [Благодатнова, 2015].

Увеличение доли видов *Cyanophyta* во флоре объясняется высокими широтами исследуемого района [Гецен, 1985; Пивоварова и др., 2012; 2015]. В альгофлоре осушенного болота возрастание числа видов, роли этого отдела в формировании флоры обусловлено процессами восстановления данной экосистемы после мелиорации, при которых виды *Cyanophyta* играют первостепенную роль [Благодатнова, 2010]. При осушении болота интенсифицируются процессы аммонификации и, как следствие, увеличивается концентрация аммонийного азота, что так же является одной из причин увеличения доли *Cyanophyta* во флоре осушенного олиготрофного болота [Благодатнова, Пивоварова,

2010]. Кроме того, доказано наличие у *Cyanophyta* сигнальных систем (QS-систем), в которых синтез химических факторов приводит к изменению физиологического статуса популяции, что позволяет синезеленым водорослям в более короткие сроки адаптироваться к изменяющимся условиям среды [Усанов и др., 2010].

Для альгофлор исследованных болот характерна достаточна большая доля одновидовых семейств и родов (табл. 6).

Табл. 6. Сравнительная характеристика альгофлор болот различных типов

Тип болота	% семейств, представленных		% родов, представленных	
	5 и более видами	1 видом	5 и более видами	1 видом
Эвтрофное	19,4	29,0	10,9	47,3
Мезотрофное	27,6	27,6	11,8	51,0
Олиготрофное неосушенное	5,3	42,1	4,0	64,0
Олиготрофное осушенное	29,0	29,0	11,3	60,4

Наибольший процент одновидовых семейств приходится на альгофлору олиготрофного неосушенного болота. Водорослевая флора олиготрофных болот (как осушенного, так и неосушенного) характеризуется значительным долевым участием одновидовых родов, по сравнению с флорами эвтрофного и мезотрофного болот. В альгофлоре осушенного олиготрофного болота, этот факт указывает на протекание процессов сингенеза, в ходе формирования флоры, когда занимают свободные экологические ниши, обостряются конкурентные взаимоотношения. Водоросли активно преодолевают экотопические барьеры [Пивоварова и др., 2014]. В пределах эвтрофного болота весомая часть таких таксонов объясняется начальными этапами формирования экосистемы. Н.И. Пьявченко в своих работах (1985) отмечает, что тип болотной экосистемы есть не что иное, как современная стадия ее развития (от эвтрофного к олиготрофному болоту). Вышеперечисленные характеристики свидетельствуют об аллохтонном характере образования флоры болот и о достаточно молодом ее возрасте.

Семейственный спектр. В зависимости от типа болотной экосистемы несколько меняются позиции лидирующих семейств (табл. 7).

Табл. 7. Спектр ведущих семейств альгофлоры исследованных болот

Семейство	Тип болота			
	эвтрофное	мезотрофное	олиготрофное неосушенное	олиготрофное осушенное
<i>Chlamydomonadaceae</i>	9(7,8)*	10(10,4)	5(12,2)	8(7,2)
<i>Chlorococcaceae</i>	9(7,8)	8(8,3)	2(4,9)	9(8,1)
<i>Desmidiaceae</i>	10(8,6)	7(7,3)	5(12,2)	4(3,6)
<i>Mesotaeniaceae</i>	7(6,0)	5(5,2)	5(12,2)	3(2,7)
<i>Closteriaceae</i>	6(5,2)	4(4,2)	4(9,6)	4(3,6)
<i>Eunotiaceae</i>	3(2,6)	4(4,2)	2(4,9)	7(6,3)
<i>Nitzschiaceae</i>	2(1,7)	2(2,1)	2(4,9)	7(6,3)
<i>Ulotrichaceae</i>	8(6,9)	6(6,3)	1(2,4)	3(2,7)
<i>Chlorellaceae</i>	6(5,2)	6(6,3)	3(7,3)	6(5,4)
<i>Radiococcaceae</i>	5(4,3)	4(4,2)	-**	4(3,6)
<i>Tribonemataceae</i>	5(4,3)	5(5,2)	2(4,9)	4(3,6)
<i>Oscillatoriaceae</i>	4(3,4)	1(1,0)	2(4,9)	6(5,4)
<i>Pleurochloridaceae</i>	4(3,4)	4(4,2)	-	2(1,8)
<i>Heterotrichaceae</i>	3(2,6)	4(4,2)	3(7,3)	4(3,6)
<i>Naviculaceae</i>	3(2,6)	2(2,1)	2(4,9)	6(5,4)
<i>Gloeocapsaceae</i>	2(1,7)	2(2,1)	-	6(5,4)
<i>Microcystidaceae</i>	2(1,7)	-	-	5(4,5)
% видов 10 ведущих семейств	59,5	63,5	75,6	57,7

Цветом выделены ведущие 3-4 семейства; *- за скобками - число видов, в скобках - % от общего числа видов, ** - видов не обнаружено

Во всех исследованных болотах десять ведущих семейств объединяет от 57 до 75% флоры. Для флоры высших растений Архангельской области этот показатель так же стремится к 60% [Шмидт, 2005]. Представители семейства *Chlamydomonadaceae* занимают первые места во флорах всех болот. В альгофлорах ненарушенных болот (эвтрофном, мезотрофном, олиготрофном неосушенном) далее

следует семейство *Desmidiaceae*, которое лишь в олиготрофном осушенном болоте не входит в тройку лидеров, что связано со снижением влажности до 60% (оптимально для развития эдафотрофной флоры). Долевое участие семейства *Chlorococcaceae* составляет от 7,8 в эвтрофном до 8,3% в мезотрофном болоте, лишь в олиготрофном неосушенном на это семейство приходится около 5% всего видового состава. Большинство видов семейства чувствительны к реакции среды, предпочитая почвы с нейтральными показателями pH [Кабилов и др., 2008]. В олиготрофном неосушенном болоте первые места по числу видов занимают семейства типичных сфагнофилов кислых болотных почв – *Mesotaeniaceae*, *Closteriaceae* [Барина и др., 2006]. На осушенном олиготрофном болоте лидируют семейства, виды которых предпочитают открытые пространства, не занятые высшими растениями – *Eunotiaceae*, *Nitzschiaceae* [Кузьяметов, 2002]. Долевое участие представителей *Chlorellaceae* высоко во флорах всех болот, что объясняется широкой экологической валентностью большинства представителей этого семейства [Благодатнова, 2010в]. Необходимо выделить семейства *Tribonemataceae*, *Ulotrichaceae*, *Heterotrichaceae*, практически всегда встречаемые в болотных почвах [Штина и др., 1981]. Спектр ведущих семейств альгофлоры осушенного болота образуют такие семейства, как *Radiococcaceae*, *Gloeocapsaceae*, *Microcystidaceae*, долевое участие которых в альгофлорах других болот незначительно или они отсутствуют вовсе. Эти семейства отмечены рядом авторов как тяготеющие к лесным экосистемам [Егорова, Судакова, 2009; Новаковская, Патова, 2011], что связано с процессами сингенеза на территории болотной экосистемы, окруженной лесом. «Лесная» альгофлора в данном случае является «поставщиком» видового разнообразия.

На родовом уровне картина еще более специфична для альгофлоры каждого из исследованных болот (табл. 8). Бореальный характер альгофлоры подтверждается на родовом уровне, о чем свидетельствует процент десяти ведущих родов [Толмачев, 1974]. Лидирующую группу в ненарушенных болотах составляют рода *Cosmarium-Chlamydomonas*. Если в мезотрофном болоте в сумме на виды этих родов приходится около 13%, то в олиготрофном неосушенном – 22%, что указывает на весомый вклад *Cosmarium* и *Chlamydomonas* в формирование альгофлоры болотных экосистем, в частности неосушенных.

Табл. 8. Спектр ведущих родов альгофлоры исследованных болот

Род	Тип болота			
	эвтрофное	мезотрофное	олиготрофное неосушенное	олиготрофное осушенное
<i>Cosmarium</i>	9(7,6)*	6(6,3)	5(12,2)	4(3,6)
<i>Chlamydomonas</i>	6(5,2)	7(7,3)	4(9,8)	7(6,3)
<i>Chlorococcum</i>	6(5,2)	5(5,2)	2(4,9)	6(5,4)
<i>Closterium</i>	6(5,2)	4(4,2)	4(9,8)	4(3,6)
<i>Tribonema</i>	5(4,3)	5(5,2)	2(4,9)	4(3,6)
<i>Eunotia</i>	2(1,7)	3(3,2)	1(2,4)	7(6,3)
<i>Gloeocapsa</i>	2(1,7)	2(2,1)	-**	6(5,4)
<i>Chlorella</i>	5(4,3)	4(4,2)	3(7,3)	5(5,4)
<i>Bumilleria</i>	3(2,6)	3(3,1)	3(7,3)	3(2,7)
<i>Carteria</i>	3(2,6)	3(3,1)	1(2,4)	1(0,9)
<i>Chlorhormidium</i>	3(2,6)	3(3,1)	1(2,4)	1(0,9)
<i>Oocystis</i>	3(2,6)	3(3,1)	-	-
<i>Cylindrocystis</i>	2(1,7)	2(2,1)	2(4,9)	2(1,8)
<i>Mesotaenium</i>	2(1,7)	2(2,1)	2(4,9)	1(0,9)
<i>Pinnularia</i>	2(1,7)	1(1,0)	1(2,4)	4(3,6)
<i>Microcystis</i>	2(1,7)	-	-	5(4,5)
<i>Oscillatoria</i>	1(0,9)	1(1,0)	1(2,4)	4(3,6)
<i>Nitzschia</i>	1(0,9)	-	1(2,4)	5(4,5)
% видов 10 ведущих родов	43,0	46,9	59,0	49,5

Цветом выделены ведущие 3-4 рода; * - за скобками - число видов, в скобках - % от общего числа видов, ** - видов не обнаружено

Род *Chlamydomonas* преобладает во флоре олиготрофного осушенного болота, что типично для болотных экосистем. Представители рода *Chlorella* – в большинстве случаев типичные убиквисты, долевое участие которых составляет от 4,2 % в мезотрофном болоте до 7,3% в олиготрофном неосушенном. Виды рода *Closterium* являются типичными для болотных экосистем [Благодатнова,

2015]. Род *Gloeocapsa* типичен для флоры осушенного болота, принимает активное участие в процессах восстановления экосистемы [Благодатнова, 2015a]. Виды родов *Pinnularia*, *Eunotia* характерны для заболоченных территорий [Гецен, 1985]. Наряду с типичными для болотной флоры родами водорослей, в головном спектре представлены рода, тяготеющие к лесной зоне *Chlorococcum*, *Nitzschia*, *Microcystis* [Новаковская, Патова, 2011], при этом наибольшее доленое участие эти рода имеют в альгофлоре осушенного олиготрофного болота. Род *Oocystis* специфичен для флор эвтрофного и мезотрофного болот, предпочитает достаточно минерализованные воды [Пивоварова и др., 2014].

На видовом уровне уникальность и общность альгофлор каждого из исследованных болот прослеживается наиболее четко. Во флорах исследованных болот обнаружено 29 общих видов, среди которых встречены как характерные представители болотной флоры: *Frustulia rhomboides* var. *saxonica*, *Bumilleria sicula*, *Chlamydomonas atactogama*, *Carteria sphagnicola*, *Mesotaenium endlicherianum*, *Cylindrocystis brebissonii*, *Cosmarium quadratum*, так и эвритопные виды *Hantzschia amphioxys*, *Chlorella vulgaris*, *Chlorococcum hypnosporum*, *Oscillatoria tenuis*. Наличие общих видов объясняется с одной стороны общностью происхождения флор, а с другой стороны – стоковыми процессами в аккумулятивную зону [Стебаев и др., 1993].

Сравнение флористических списков методом мер включения показало достаточно высокую степень общности альгофлор эвтрофного и мезотрофного болот (рис. 2). Меры включения приведены в процентах, согласно расчетам программного модуля «GRAPHS» [Новаковский, 2004]. Для анализа полученных результатов произведено разбиение значений мер включения на группы: высокие (80-82%), средние (63-78%) и низкие (30-38%) меры включения. Стоит отметить, что флора неосушенного олиготрофного болота включена в остальные флоры на уровне 82%, в то время как сама она включает не более 38% других флор. Альгофлора же мезотрофного болота включена в другие флоры как на уровне 71-82%, так и 38% (во флору олиготрофного неосушенного), сама при этом включает около 2/3 видового состава других альгофлор. Для альгофлор мезотрофного и эвтрофного болот других типов выявлены достаточно высокие меры включения, что объясняется возможностью формирования данной флоры за счет видов, характерных для других типов болот. Флора олиготрофного осушенного болота также имеет средние меры включения в альгофлоры исследованных типов болот, за исключением альгофлоры неосушенного болота, где специфичны условия, создаваемые сфагновыми мхами, меры включения достигают только порядка 1/3 флоры.

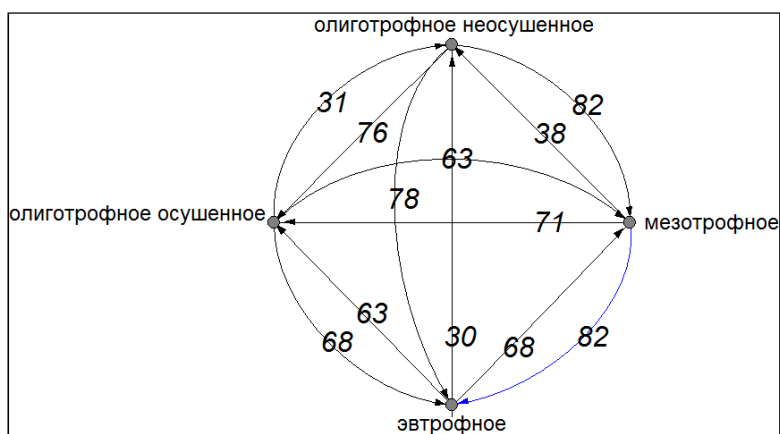


Рис. 2. Меры включения (%) альгофлор исследованных типов болот

Коэффициент Стюгнена-Радулеску выявил специфичность альгофлоры олиготрофного неосушенного болота (рис. 3). Общими для типа олиготрофных болот (осушенного и неосушенного) являются 33 вида, среди которых *Cylindrocystis crassa*, *Cosmarium crenatum*, *Characiopsis acuta*, *Nitzschia palea*, *Anabaena variabilis*. Общими для флор олиготрофного осушенного и мезотрофного болота являются 72 вида, из которых 32 общие для всех четырех исследованных болот. В то же время прослеживается явная специфика в альгофлоре осушенного болота. Специфичными являются 27 видов, например, *Dactylococcopsis acicularis*, *Pseudanabaena bipes*, *Eunotia monodon*, *Pandorina morum* и другие.

При разбиении значений коэффициента Стюгнена-Радулеску на сильно связанные компоненты, обнаруживается связь между флорами эвтрофного и мезотрофного болота, но она составляет лишь 22% (рис. 4). За исключением большего массива данных можно наметить лишь тенденции к связи, а не констатировать таковые. Тем не менее, подтверждается тот факт, что флора олиготрофных болот

более специфична, уникальна. Степень схождения или различия служат маркером перестроек в болотных экосистемах, где развитие происходит, как правило, от эвтрофных через мезотрофные к олиготрофным болотным системам.

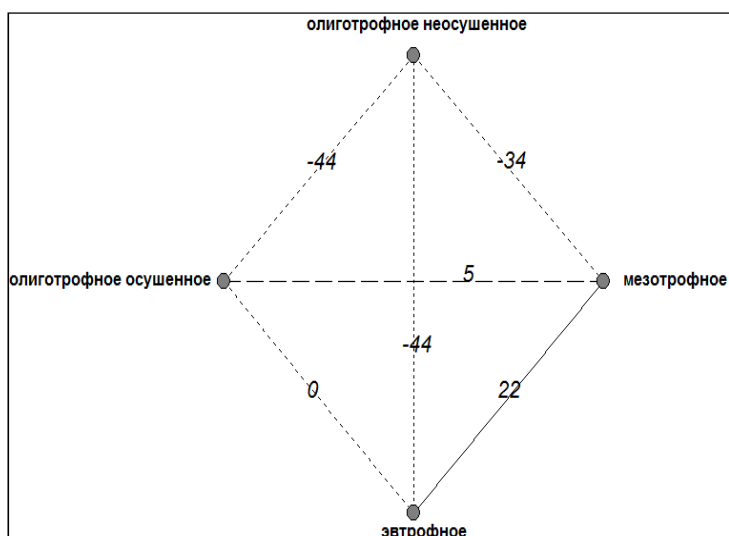


Рис. 3. Показатели коэффициента Стугрена – Радулеску (%) для альгофлор исследованных типов болот
Условные обозначения: значение коэффициента от -100 до 0 - - - - -; от 1 до 10 — — —; от 11-25 —————

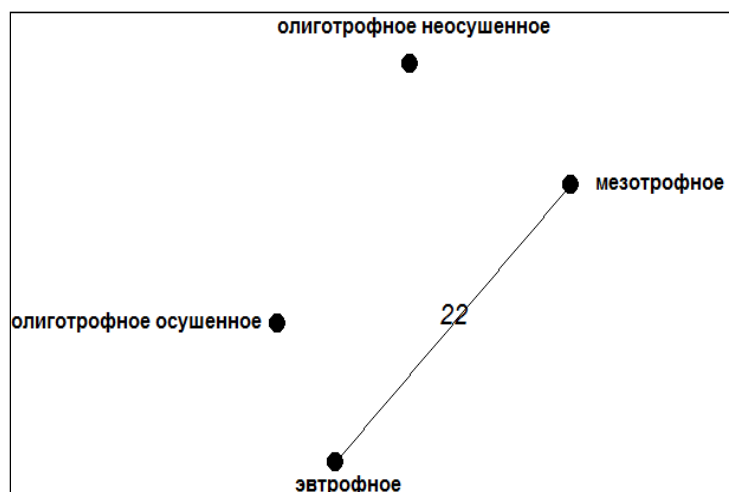


Рис. 4. Показатели коэффициента Стугрена – Радулеску (%) для альгофлор исследованных типов болот
(разбиение на сильно связанные компоненты, пороговое значение 10)

Географический анализ флоры предусматривает изучение ареалов всех видов, в результате которого они объединяются в группы, именуемые географическими элементами флоры [Юрцев, 1968]. Вопрос географического распределения водорослей достаточно сложен и, по мнению Э.Г. Кукка [1969, С. 9], «.. возникает много специальных вопросов, причем далеко не все результаты исследований можно... уложить в классификационные единицы географии растений». Характеристика флоры водорослей проводилась с использованием данных по распространению водорослей, приведенных в работах ряда авторов [Кукк, 1969; Барина и др., 2006; Благодатнова, 2010; Rothlisberger-Lewis, Foster, Hons, 2016]. Географическое распространение известно для 92 из 169 выявленных видов и внутривидовых таксонов водорослей, что составляет более половины всего видового списка (табл. 9). Спектр альгофлоры характеризуется преобладанием бореального элемента (73,9%). Большая часть видов имеет пюлиорегиональный тип ареала.

Преваляирование видов с пюлиорегиональным типом ареала – не что иное, как проявление интразонального характера болотных экосистем. При сравнении географических элементов альгофлоры с аналогичными среди флоры высших растений обнаруживается достаточное схождение в долевом участии бореального элемента флоры. По данным В.М. Шмидта [2005] для Архангельской области на его долю приходится порядка 66%.

Табл. 9. Географический спектр альгофлоры исследованных болот

Географический элемент	Тип ареала			Всего
	ПР*	ГА	АА	
Арктический	11	10	3	24
Бореальный	62	3	-	68
Всего	73	13	3	92

* ПР – плюрирегиональный, ГА – голарктический, АА- аркто-альпийский тип ареала

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, всего в различных болотных экосистемах выявлено 160 видов водорослей. Основной фон почвенной флоры представлен зелеными водорослями. Гораздо беднее флоры остальных отделов. Большое доленое участие одновидовых семейств и родов является отличительной чертой высокоширотной флоры. Характер альгофлоры – бореальный, формируется аллохтонным путем. Видовым разнообразием отличаются эвтрофное и олиготрофное болота. Наибольшая степень корреляции выявлена между альгофлорами эвтрофного и мезотрофного болот. Во флоре преобладают космополиты, что отражает интразональный характер болотных экосистем.

В почвах исследованных болотных экосистем Плесецкого района Архангельской области обнаружено 169 видов и внутривидовых таксона, из них 160 номенклатурных видов водорослей, относящихся к 5 отделам, 17 порядкам, 36 семействам, 67 родам. Во флоре представлены типичные отделы почвенных водорослей с доминированием *Chlorophyta*, что характерно для почвенно-климатических условий таежной природной зоны и болотных экосистем в частности. Соотношение основных таксономических единиц почвенных водорослей подчиняется закономерностям почвенно-климатических условий таежной природной зоны, а внутренняя организация выстраивается в соответствии с типом болотной экосистемы. Десять ведущих семейств включают 92 вида, которые составляют 57,5% от всей альгофлоры, что указывает на бореальный тип флоры. Альгофлора носит аллохтонный характер.

Альгофлора характеризуется чертами: зональными: преобладание *Chlorophyta* (56,9%), высокоширотными: высоким положением отдела *Cyanophyta*, значительной долей одновидовых семейств (более 25%) и родов (более 34%), интразональными: преобладают виды с плюрирегиональным типом ареала (около 46 %).

В ряду уменьшения трофности болот (от эвтрофного к олиготрофному) в организации альгогруппировок прослеживаются тенденция уменьшения числа видов и внутривидовых таксонов почти в 3 раза (от 120 – в эвтрофном до 45 – в олиготрофном)/

Олиготрофное осушенное болото выделяется из представленного ряда видовым разнообразием (111 видов против 45 в олиготрофном неосушенном), снижением долевого участия гидрофильных (от 33 до 16%) и амфибиальных (от 8,9 до 6,3%) видов, существенным увеличением доли эдафофильных видов (до 80%).

Тип болотной системы, экологические условия экосистем, их гетерогенность определяют формирование тех или иных группировок почвенных водорослей. Проекцией условий является уникальность таксономического состава альгогруппировок.

ЛИТЕРАТУРА

- Барина С.С., Медведева Л.А., Анисимова О.В. 2006. Биоразнообразие водорослей-индикаторов окружающей среды. Тель-Авив: PiliesStudio. 498 с.
- Благодатнова А.Г. 2010. Использование почвенных водорослей в оценке земель, перспективных для рекультивации // Сиб. вестн. сельскохоз. науки. № 10. С. 116-118. URL: <http://elibrary.ru/download/68747689.pdf> (дата обращения: 30.11.2015).
- Благодатнова А.Г. 2010а. Организация почвенных водорослей эвтрофного болота // Растительный мир Азиатской России. Т. 1. № 1. С. 95-100.
- Благодатнова А.Г. 2010б. Почвенные водоросли болотных экосистем : автореф. дис. на соискание ученой степени канд. биол. наук. Новосибирск. 16 с.
- Благодатнова А.Г. 2010в. Таксономическая организация почвенных водорослей мезотрофного болота // Биологическая наука и образование в педагогических вузах: матер. VI Всерос. науч.-практич. конф. С. 108-113.
- Благодатнова А.Г. 2014. Возможность использования почвенных водорослей в оценке состояния болотных экосистем // Актуал. проблемы гуманитарных и естественных наук. № 4-1. С. 41-44. URL: <http://elibrary.ru/download/18141915.pdf> (дата обращения: 30.11.2015).

- Благодатнова А.Г. 2015. Возможности использования почвенных фототрофов при оценке состояния мелиорированных земель // Сборник научных трудов Всероссийского научно-исследовательского института овцеводства и козоводства. Т. 1. № 8. С. 738-742.
- Благодатнова А.Г. 2015а. Экологическая оценка почвенного покрова вдоль автомагистралей (город Новосибирск) // Безопасность в техносфере. Т. 4. №. 6. С. 3-11. DOI: 10.12737/16979. URL: <http://naukaru.ru/journal/article/view/16979/> (дата обращения: 30.11.2015).
- Благодатнова А.Г., Кулятина А.Н. 2014. Структура цианобактериально-водорослевой флоры как показатель освоения первичных субстратов // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. № 9. С. 97-101. URL: <http://elibrary.ru/download/12298562.pdf> (дата обращения: 30.11.2015).
- Благодатнова А.Г., Пивоварова Ж.Ф. 2010. Особенности таксономической организации почвенных водорослей мелиорированного болота // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. № 1. С. 99-103.
- Благодатнова А.Г., Пивоварова Ж.Ф. 2010. Особенности таксономической организации почвенных водорослей мелиорированного болота // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. № 1. С. 99-103.
- Водно-болотные угодья России. 2000. Водно-болотные угодья, внесенные в Перспективный список Рамсарской конвенции. Т. М. 3. 490 с.
- Гецен М.В. 1985. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера (на примере Большеземельской тундры). Л. 165 с.
- Голлербах М. М., Штина Э. А. 1969. Почвенные водоросли. Л.: Наука. 142 с.
- Голлербах М.М., Косинская Е.К., Полянский В.И. 1953. Синезеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Л.: Наука. Вып. 1. 200 с.
- Дедусенко-Щеголева Н.Т., Голлербах М.М. 1962. Желтозеленые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 5. М., Л.: Изд-во АН СССР. 272 с.
- Дедусенко-Щеголева Н.Т., Матвиенко А.М., Шкорбатов Л.А. 1959. Зеленые водоросли. Класс Вольвоксовые // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 8. М., Л.: Изд-во АН СССР. 230 с.
- Егорова И.Н., Судакова Е.А. 2009. Водоросли в наземных экосистемах Байкальской Сибири // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: матер. II Всерос. конф. Сыктывкар, 5-9 октября 2009. Сыктывкар. С. 182-185.
- Забелина М.М., Киселев И.А., Прошкина-Лавренко А.И. и др. 1951. Диатомовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 4. М.: Сов. Наука. 620 с.
- Исаченко Т.И. 1980. Северотаяжные леса. Среднетаяжные леса / Растительность европейской части СССР. С. 86-93.
- Кабиров Р.Р., Пурина Е.С., Сафиуллина Л.М. 2008. Почвенные водоросли: качественный состав, количественные характеристики, использование при проведении экологического мониторинга // Успехи современного естествознания. № 5. С. 54-55.
- Кузьяметов Г.Г. 2000. Пространственная организация почвенных альгоценозов степи и лесостепи: автореф. дис. ... докт. биол. наук. Сыктывкар. 37 с.
- Кукк Э.Г. 1969. О распространении синезеленых водорослей, вызывающих «цветение» воды // Экология и физиология синезеленых водорослей / Кузин Б.С. (под ред.). М-Л.: Наука. С. 5-12.
- Мошкова Н.А., Голлербах М.М. 1986. Зеленые водоросли. Класс Улотриксковые // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 10 (1). Л.: Наука. 360 с.
- Некрасова К.А., Бусыгина Е.А. 1979. Неравномерность пространственного распределения водорослей в почвах // Почвоведение. № 10. С. 83-91.
- Новаковская И.В., Патова Е.Н. 2011. Почвенные водоросли еловых лесов и их изменения в условиях аэротехногенного загрязнения. Сыктывкар: Коми НЦ УрО РАН. 128 с.
- Новаковский А.Б. 2004. Возможности и принципы работы программного модуля «Graphs». Сыктывкар. 31 с.
- Пивоварова Ж. Ф., Благодатнова А. Г. 2016. Фитоценотическая организация альгогруппировок как возможный показатель трофности болотных экосистем // Экология. № 2. С. 1-7.
- Пивоварова Ж.Ф., Благодатнова А.Г. 2009. Таксономическая структура почвенных водорослей олиготрофного осушенного болота (Плесецкого района Архангельской области) // Бюллетень Моск. об-ва испыт. природы. Отдел биологич. Т. 114. № 3. С. 215.
- Пивоварова Ж.Ф., Благодатнова А.Г., Багаутдинова З.З. и др. 2014. Таксономическая структура цианобактериально-водорослевой флоры как возможный показатель моделей первичного освоения различных субстратов // Вест. Красн. гос. аграр. ун-та. № 11. С. 111-116. URL: <http://elibrary.ru/download/51746346.pdf> (дата обращения: 30.11.2015).
- Пивоварова Ж.Ф., Благодатнова А.Г., Илюшенко А.Е. и др. 2015. Фитоценотическая организация группировок почвенных водорослей антропогенно нарушенных экосистем. Новосибирск: Изд-во НГПУ. 217 с.
- Пивоварова Ж.Ф., Илюшенко А.Е., Благодатнова А.Г. и др. 2014. Почвенные водоросли антропогенно нарушенных экосистем. Новосибирск: Изд-во НГПУ. 146 с.
- Пивоварова Ж.Ф., Факторович Л.В., Благодатнова А.Г. 2012. Особенности таксономической структуры почвенных фотоавтотрофов при освоении первичных субстратов // Растительный мир Азиатской России. Т. 1. № 1. С. 16-21. URL: <http://elibrary.ru/download/94788033.pdf> (дата обращения: 30.11.2015).
- Попова Т.Г. 1955. Эвгленовые водоросли // Определитель пресноводных водорослей СССР. Вып. 7. М.: Сов. Наука. 282 с.
- Пьявченко Н.И. 1985. Торфяные болота, их природное и хозяйственное значение. М.: Наука. 152 с.
- Раменский Л.Г. 1971. Избранные работы. Проблемы и методы изучения растительного покрова. Л.: Наука. 335 с.
- Соколов И.А. 2004. Теоретические проблемы генетического почвоведения. Новосибирск: Гуманитарные технологии. 288 с.
- Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф., Смоляков Б.С. и др. 1993. Общая биогеосистемная экология. Новосибирск: Наука. 288 с.
- Сугачкова Е.В., Фазлутдинова А.И. 2009. Почвенные водоросли Эцтальских Альп (Австрия) // Вестник Оренбургского государственного университета. № 6. С. 613-615.
- Толмачев А.И. 1974. Введение в географию растений. Л.: Изд-во Ленингр. ун-та. 244 с.

- Усанов Д.А., Скрипаль А.В., Рзынина А.В. и др. 2010. Влияние длительности воздействия переменного магнитного поля на прирост одноклеточной водоросли *Scenedesmus* // Изв. Саратовского ун-та. Нов. серия: Химия. Биология. Экология. Т. 10. № 1. С. 76-79.
- Шишов Л.Л., Тонконогов В.Д., Лебедева И.И. и др. 2004. Классификация и диагностика почв России. Смоленск: Ойкумена. 342 с.
- Шмелёв Н.А. 2009. Почвенные водоросли лиственных лесов Южно-Уральского заповедника // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: Матер. II Всерос. конф. (Сыктывкар, 5-9 октября 2009 г.). Сыктывкар. С. 248-249.
- Шмидт В.М. 2005. Флора Архангельской области. СПб.: Изд-во С.-Петерб. ун-та. 346 с.
- Штина Э.А., Антипина Г.С., Козловская Л.С. 1981. Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л.: Наука. 269 с.
- Штина Э.А., Голлербах М.М. 1976. Экология почвенных водорослей. М.: Наука. 143 с.
- Юрцев Б.А. 1968. Флора Сунтар-Хаята. Л.: Наука. 235 с.
- Amsler C.D. (Ed.) 2008. Algal Chemical Ecology. Springer-Verlag Berlin Heidelberg. 322 p.
- Junzhuo L., Vanormelingen P., Vyverman W. 2016. Fatty acid profiles of four filamentous green algae under varying culture conditions // *Bioresource Technology*. V. 200. P. 1080-1084. DOI: 10.1016/j.biortech.2015.11.001 URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0960852415015266> (the date of access: 14.02.2016).
- Kurokawa M., King P.M., Xiaoge W., Joyce E. M., Mason T. J., Yamamoto K. 2016. Effect of sonication frequency on the disruption of algae // *Ultrasonics Sonochemistry*. V. 31. P. 157-162. DOI:10.1016/j.ultsonch.2015.12.011 URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S1350417715301048> (the date of access: 14.02.2016).
- Lee R. E. (Ed.) 2008. Phycology. New York: Cambridge University Press. 561 p.
- Rothlisberger-Lewis K.L., Foster J.L., Hons F.M. 2016. Soil carbon and nitrogen dynamics as affected by lipid-extracted algae application // *Geoderma*. V. 262. P. 140-146. DOI: 10.1016/j.geoderma.2015.08.018 URL: <http://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0016706115300471> (the date of access: 14.02.2016).

TRENDS OF CHANGING OF ALGAL GROUPS IN A SERIES OF TROPHIC REDUCTION OF BOG ECOSYSTEMS (PLESETSK DISTRICT ARKHANGELSK REGION)

Blagodatnova A.G.

Studies were conducted in the Plesetsk district of the Arkhangelsk Oblast in 2006 - 2011. Within the territory, four most characteristic wetland ecosystems were defined, represented by different types: four oligotrophic bogs, of which one is drained and the other two are mesotrophic and eutrophic. 169 species and intraspecific taxa were discovered, including 160 nomenclatural species of algae belonging to 5 divisions, 17 orders, 36 families, 67 genera. The flora is represented by typical divisions of soil algae with the dominance of Chlorophyta, which is typical for soil and climatic conditions of the taiga zone and wetland ecosystems in particular. The correlation between the major taxonomic units of soil algae conforms to the regular patterns of soil structure and climatic conditions of the taiga zone, and their internal organization is structured in accordance with the wetland ecosystem type. The algal flora is characterized by various features: zonal (the prevalence of Chlorophyta), high-latitude (high position of the division Cyanophyta, a large proportion of single-species families and genera), intrazonal (prevalent multiregional species).

Keywords: peatland ecosystems, Arkhangelsk region, soil algae, taxonomic structure of algal flora, allochthonous algaeflora.

Поступила в редакцию: 15.01.2016
Переработанный вариант: 13.04.2016