



DOI 10.23859/estr-230415

EDN RWYUJK

УДК 581.52

*Научная статья*

## **Типология местообитаний цианопрокариот арктических экосистем на примере анализа флоры архипелага Шпицберген**

Д.А. Давыдов<sup>1, 2</sup> 

<sup>1</sup> Полярно-альпийский ботанический сад-институт – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра «Кольский научный центр», 184209, Россия, г. Апатиты, ул. Ферсмана, д. 18А

<sup>2</sup> Институт проблем промышленной экологии Севера – обособленное подразделение Федерального исследовательского центра «Кольский научный центр», 184209, Россия, г. Апатиты, ул. Ферсмана, д. 14А

[d.davydov@ksc.ru](mailto:d.davydov@ksc.ru)

**Аннотация.** В работе предложена основа классификации местообитаний цианопрокариот арктических территорий, построенная на Европейской информационной системе природы (EUNIS). Выделены две больших группы местообитаний: пресноводные и наземные. Последняя, в свою очередь, разделена на амфибиальную и типично наземную подгруппы. Вариабельность полярных местообитаний можно представить в виде градиента увлажнения, который проходит от пресноводных через субаэрофитные до сухих типично наземных. Различия периодичности, амплитуды и регулярности увлажнения местообитаний приводят к дифференцировке видового состава цианопрокариот. Наиболее благоприятными для них в условиях архипелага Шпицберген являются: 1) скальные сообщества с достаточным увлажнением, 2) оголенные грунты, на которых формируются биологические почвенные корочки, 3) медленные хорошо прогреваемые ручьи, 4) специфические переувлажненные местообитания – просачивания.

**Ключевые слова:** цианобактерии, экология, функциональные группы, экотопы, Арктика

**Финансирование.** Исследование выполнено за счет гранта Российского научного фонда № 21-14-00029, <https://rscf.ru/project/21-14-00029/>

**ORCID:**

Д.А. Давыдов, <https://orcid.org/0000-0002-0866-4747>

**Для цитирования:** Давыдов, Д.А., 2024. Типология местообитаний цианопрокариот арктических экосистем на примере анализа флоры архипелага Шпицберген. *Трансформация экосистем* 7 (4), 135–161. <https://doi.org/10.23859/estr-230415>

Поступила в редакцию: 15.04.2023

Принята к печати: 23.05.2023

Опубликована онлайн: 06.12.2024

DOI 10.23859/estr-230415

EDN RWYUJK

UDC 581.52

*Article*

# Typology of cyanoprokaryotes habitats in Arctic ecosystems based on the analysis of the Svalbard archipelago flora

D.A. Davydov<sup>1, 2</sup> 

<sup>1</sup> Polar-Alpine Botanical Garden-Institute – Separate subdivision of the Federal Research Center “Kola Science Center”, Fersman’s st. 18A., Apatity, 184209 Russia

<sup>2</sup> Institute of North Industrial Ecology Problems – Separate subdivision of the Federal Research Center “Kola Science Center”, Fersman’s st. 14A., Apatity, 184209 Russia

d.davydov@ksc.ru

---

**Abstract.** This study proposes a framework for classifying the habitats of cyanoprokaryotes in Arctic regions, based on the European Nature Information System (EUNIS). Two major habitat groups are identified: freshwater and terrestrial. The latter is further subdivided into subaerophytic (those at the boundary between aquatic and aerophytic environments) and aerophytic (found on rocky substrates and soil surfaces). The variability of polar habitats can be represented along a moisture gradient, ranging from freshwater, through subaerophytic zones, to dry terrestrial environments. Differences in the frequency, amplitude, and regularity of habitat moisture levels lead to the differentiation of cyanoprokaryotes species composition. In the Svalbard Archipelago, four particular habitats support greater diversity and abundance of cyanoprokaryotes: 1) wet walls and rocks, 2) bare soils and biocrust communities, 3) warm, slow-flowing streams, and 4) specific over-moistened habitats – seepages.

**Keywords:** Cyanobacteria, ecology, functional groups, ecotopes, Arctic

**Funding.** The research was carried out with the support of a grant from the Russian Science Foundation No. 21-14-00029, <https://rscf.ru/project/21-14-00029/>

**ORCID:**

D.A. Davydov, <https://orcid.org/0000-0002-0866-4747>

**To cite this article:** D.A. Davydov, 2024. Typology of cyanoprokaryotes habitats in Arctic ecosystems based on the analysis of the Svalbard archipelago flora. *Ecosystem Transformation* 7 (4), 135–161. <https://doi.org/10.23859/estr-230415>

Received: 15.04.2023

Accepted: 23.05.2023

Published online: 06.12.2024

## Введение

На территорию наземной Арктики приходится около 11 млн. км<sup>2</sup>, из них порядка 7.2 млн. относится к российскому сектору. Экстремальные климатические условия арктических экосистем и низкое содержание важнейших химических элементов, особенно доступных живым организмам форм азота, обуславливает важнейшую роль такой группы организмов, как цианопрокариоты (цианобактерии). Большинство местообитаний полярных районов заселены цианобактериями, которые являются первичными продуцентами органики (Elster, 2002; Gaysina et al., 2019; Zakhia et al., 2008).

В арктических водоемах цианопрокариоты образуют доминирующие сообщества в фитопланктоне и бентосе. В южных частях Арктики некоторые виды вызывают «цветение» водоемов. В наземных местообитаниях высоких широт цианопрокариоты могут образовывать видимые наросты на поверхности и в почве, они типичны для биологических почвенных корочек.

Снижение конкуренции со стороны высших растений позволяет цианобактериальным матам занимать значительные площади на оголенных субстратах. Цианопрокариоты встречаются и внутри трещин, проникают в каменистый грунт. Рост внутри трещин в скалах обеспечивает защиту против перепадов температур, обезвоживания и внешних физических воздействий. Цианопрокариоты часто являются первыми организмами, обитающими на ледниках и моренах (Давыдов, 2011; Kaštovská et al., 2005, 2007; Turicchia et al., 2005). Высокая численность цианопрокариот наблюдается в моховых сообществах влажных местообитаний по берегам озер, ручьев и в зонах заплеска водопадов.

Несмотря на длительную историю изучения цианопрокариот в евразийской Арктике и Субарктике (Davydov and Patova, 2018), их существующее разнообразие в этом регионе до сих пор сильно недооценено. Необходимы усилия по расширению знаний об арктических цианобактериях.

Анализ типов местообитаний при многолетнем изучении цианопрокариот различных арктических территорий Шпицбергена (Davydov, 2013, 2014, 2016, 2017, 2021a), Полярного Урала (Davydov, 2021b), Гыдана, Мурманской области (Давыдов, 2009a, b, 2010a, b, 2014, 2018; Давыдов и Редькина, 2021) и обобщение известных данных для всего сектора евроазиатской Арктики (Давыдов, 2022; Davydov and Patova, 2018) позволил нам выделить типы местообитаний, характерные для цианопрокариот, и соотнести их с широко используемой системой классификации местообитаний в Европейской информационной системе природы (European Nature Information System, EUNIS<sup>1</sup>).

## Материалы и методы

Сбор цианопрокариот на архипелаге Шпицберген проводился в летние периоды с 2004 по 2016 г. (за исключением 2015 г.) традиционным маршрутно-рекогносцировочным методом (однодневные радиальные пешие маршруты) по оригинальной методике исследования микроместообитаний (Мелехин и Давыдов, 2007, 2009).

Собственными сборами на архипелаге Шпицберген было охвачено несколько районов на островах Западный Шпицберген, Северо-Восточная Земля, Принца Карла и Баренца (Рис. 1).

Идентификация видов проведена на основе анатомо-морфологических признаков с использованием светового микроскопа AxioScope A1 (Zeiss, Германия), который оборудован системой дифференциального интерференционного контраста (ДИК). Для фотодокументации использовалась система видеофиксации изображений ProgRes Speed XT core 3 (Jenoptik, Германия). В ряде случаев предварительное определение велось непосредственно в полевых условиях с использованием микроскопа Eclipse 80i (Nikon). Впоследствии эти образцы подвергали повторному определению в лабораторных условиях. Для идентификации использовали современные определители (Komárek, 2013; Komárek and Anagnostidis, 2008a, b).

Всего было собрано и идентифицировано 753 образца из 290 местонахождений. Подробная характеристика локальных условий приводилась нами ранее (Davydov, 2021a). Кроме того, в исследование включен весь массив данных, содержащихся в литературных источниках. Всего из опубликованных ранее данных известно 235 указаний из 157 местонахождений. Информация обо всех местонахождениях собственных сборов и литературные указания вносилась в специально разработанный раздел по цианопрокариотам информационной системы «L.<sup>2</sup>» (Мелехин и др., 2013; Melekhin et al., 2019).

<sup>1</sup> European Nature Information System. Copenhagen, Denmark. Интернет-ресурс. URL: <http://eunis.eea.europa.eu> (дата обращения: 10.02.2023).

<sup>2</sup> Cyanoprokaryota part of Information System L. Russia. Интернет-ресурс. URL: <https://isling.org/cyano> (дата обращения: 10.02.2023)

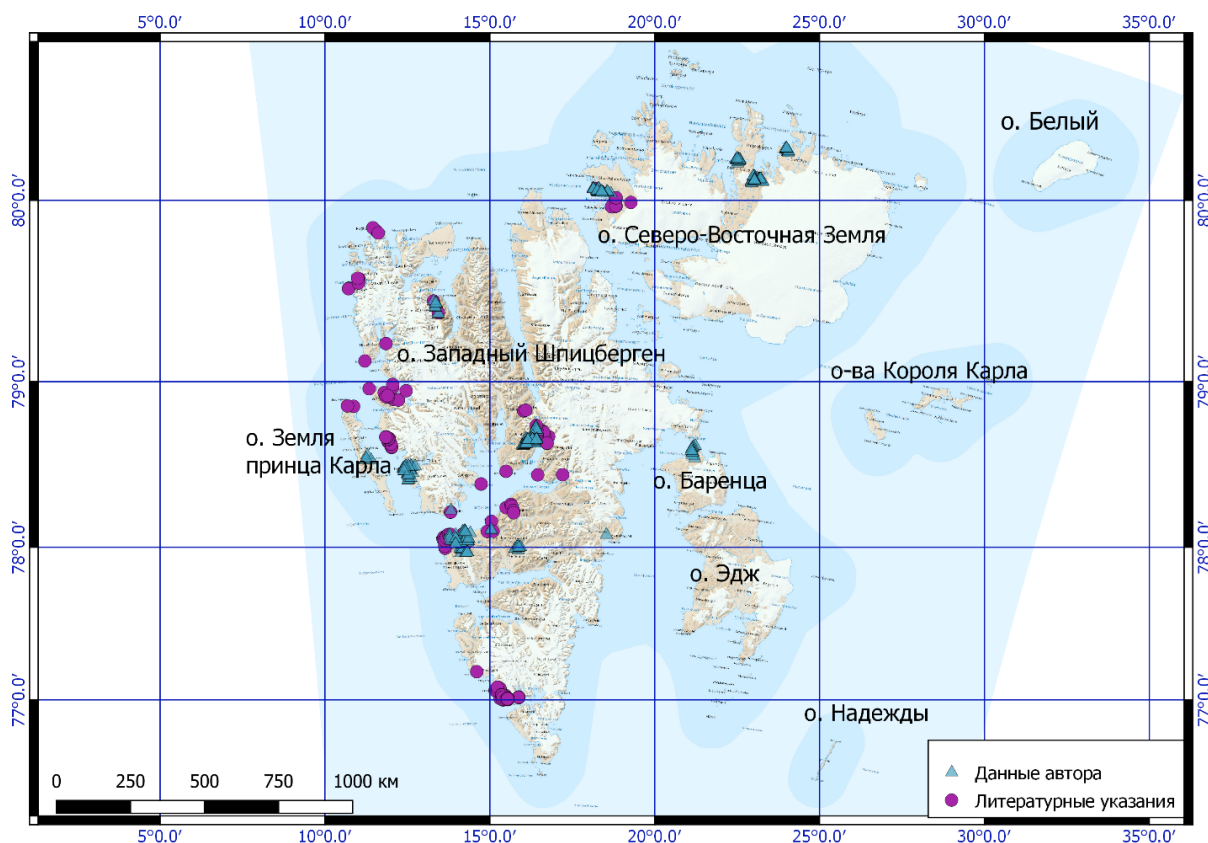


Рис. 1. Местонахождения цианопрокариот на архипелаге Шпицберген.

Центральным понятием типологии экологического анализа отдельных видов или сравнительного анализа локальных флор различных территорий является «местообитание». Его можно определить как место, где обитает живой организм и которое характеризуется различными физическими свойствами: топографией, особенностями почвы, климата, качества воды и пр., а также набором видов живых организмов, которые там существуют (Davies et al., 2004). Микроместообитание понимается нами как пространственно-временной континуум, ограниченный непрерывностью параметров среды в конкретном местообитании, в пределах амплитуды которых возможно существование организма данного биологического вида (Мелехин и Давыдов, 2007).

## Результаты

При анализе видового состава флор цианопрокариот или характера их распространения в ландшафтах арктических экосистем очевидна приуроченность отдельных групп видов к типам местообитаний (биотопам), а отдельных видов – к микроместообитаниям.

Генеральным фактором, определяющим развитие цианопрокариот, следует считать обводненность. В наземных полярных экосистемах для многих растений требования к режиму увлажнения являются более значимыми, чем минеральное питание или сумма эффективных температур (Bliss et al., 1994; Kennedy, 1993; Svoboda and Henry, 1987). Это утверждение также может быть применено к альгофлоре (Elster, 2002). Распределение водорослей, их численность и видовое богатство варьируют в зависимости от характеристик среды обитания (микросреды). В местах с устойчивым запасом влаги и питательных веществ обилие и видовое богатство цианопрокариот относительно высоко. Однако по мере ухудшения природных условий, в основном изменений, связанных с дегидратацией, численность и видовое богатство снижается.

## Классификация типов местообитаний

Мы разделяем точку зрения некоторых исследователей (Elster, 2002; Metting, 1981), что для континентальных (не морских) условий можно выделить две большие группы местообитаний:

пресноводные и наземные (Табл. 1). Последнюю группу, в свою очередь, можно разделить на две подгруппы: амфибиальные и типично наземные. Амфибиальные местообитания занимают промежуточное положение между водными и типично наземными биотопами. Вариабельность полярных местообитаний также можно представить в виде градиента увлажнения от типично водных через амфибиальные до сухих наземных. Эти группы местообитаний различаются по периодичности, амплитуде и регулярности увлажнения (Kvídiová et al., 2019) (Табл. 2). Естественным откликом на дифференцировку местообитаний являются различные адаптивные стратегии обитающих в них видов и сам видовой состав.

Как и любая классификация естественных объектов, имеющих континуальный характер, она условна. J. Elster (2002) рассматривает в переходной группе водно-наземных все типы местообитаний, в которых имеется жидкая вода почти на весь летний период. По принципу перманентного увлажнения здесь оказываются временные неглубокие проточные и застойные водоемы, ручьи и реки, включая их берега, мокрые скалы, переувлажненные почвы и т.д., что на наш взгляд неверно.

В настоящей работе на основе собственного опыта и с учетом опубликованных в литературе данных мы предлагаем следующую основу классификации местообитаний цианопрокариот арктических территорий. Ряд приведенных типов местообитаний соответствует классификации EUNIS 2012 г. Фактически типология местообитаний EUNIS является аналогом типов Л.Г. Раменского (Golub, 2021), по мнению которого совокупность режимов среды определяет местообитание, представляющее собой лишь определенную «потенцию условий», которая создает разные среды в зависимости от сформированного фитоценоза (Раменский, 1971).

Как и многие всеобъемлющие системы, классификация EUNIS включает много мелких элементов, встречающихся узко локально. Они не применимы к анализу арктических районов. В то же время ряд элементов в цитированной классификации отсутствуют.

### **Характеристика видовой состава цианопрокариот в условиях Шпицбергена**

Остановимся подробнее на видовом составе цианопрокариот различных местообитаний Шпицбергена как территории, наиболее изученной во всем секторе евроазиатской Арктики, в соответствии с принятой классификацией.

#### **А. ПРЕСНОВОДНЫЕ**

##### **A1. Континентальные водные объекты**

В эту группу отнесены все водные бассейны, расположенные на континенте, за исключением снежников и ледников.

##### **A1-1. Водоемы**

Группа включает стоячие водные бассейны. Основываясь на классификации EUNIS, из представленных в ней типов водоемов на Шпицбергене выделены только две группы: это постоянные олиготрофные водоемы и постоянные озера, большую часть лета покрытые льдом.

Постоянные олиготрофные озера широко распространены на архипелаге. Крупные озера Шпицбергена исследованы недостаточно. Сборы по всей акватории проводились только на озерах Линне, Стемме и Конгресс (Давыдов и др., 2013). Из-за значительной глубины оз. Линне, достигающей 35 м., оно имеет низкие температуры (2.4 °C на глубине 6 м и 2.6 – 2.9 °C на поверхности в момент отбора проб 13.07.2011) и невысокое богатство цианопрокариот (только единичные клетки *Leptolyngbya angustissima* (W. West et G.S. West) Anagn. et Komárek). Отдельные крупные озера, расположенные в других районах, изучались без использования лодки, сбор планктона и бентоса проводился в прибрежной зоне.

Велико обилие небольших водоемов. Обычно глубина их около 1.5 м., что позволяет относительно хорошо прогреваться и обильно зарастать водорослевой растительностью.

Постоянные озера, покрытые льдом большую часть вегетационного периода, являются характерной чертой гидрологической сети архипелага из-за его климатических особенностей и широкого распространения ледников.

В настоящей работе мы не разделяем видовой состав озер по подгруппам. Одной из причин этого является необходимость учитывать литературные данные, по которым не всегда представляется возможность установить конкретный тип обследованного водоема. Таким образом, следующая ниже характеристика бентосных, планктонных и тихопланктонных сообществ приводится для всех типов водоемов.

Табл. 1. Типы местообитаний цианопрокариот архипелага Шпицберген.

А. ПРЭСНОВОДНЫЕ	В. НАЗЕМНЫЕ	
	<u>Ва. Амфибиальные</u>	<u>Вв. Типично наземные</u>
<b><i>A1. Континентальные водные объекты</i></b>	<b><i>Va1. Приморские</i></b>	<b><i>Vb1. Тундра</i></b>
A1-1. Водоемы	Va1-1. Приморские дюны и песчаные побережья	<b><i>Vb2. Луговины</i></b>
A1-1.1. Планктон	Va1-2. Приморские галечниковые пляжи	<b><i>Vb3. Эвтрофные местообитания под птичьими базарами</i></b>
A1-1.2. Бентос	Va1-3. Скалы, скальные карнизы и берега	<b><i>Vb4. Наземные лишённые растительности местообитания</i></b>
A1-1.3. Тихопланктон	<b><i>Va2. Лужи, эфемерные водоемы</i></b>	Vb4-1. Биологические почвенные корки
A1-2. Водотоки	<b><i>Va3. Литоральная зона континентальных водных бассейнов</i></b>	Vb4-2. Небольшие пещерки
A1-2.1. Термальные источники	Va3-1. Галечниковые и песчаные берега пресноводных озёр	Vb4-3. Осыпи
A1-2.2. Постоянные быстрые турбулентные ручьи и водопады	Va3-2. Галечниковые и песчаные берега ручьёв	Vb4-4. Скалы, каменные блоки и обнажения
A1-2.3. Постоянные медленные ручьи	Va3-3. Галечниковые и песчаные берега рек	Vb4-5. Валуньи и останцы на плакоре
A1-2.4. Реки	<b><i>Va4. Минеротрофные болота</i></b>	<b><i>Vb5. Гляциальные местообитания</i></b>
	<b><i>Va5. Насыщенные водой грунты в условиях вечной мерзлоты – просачивания (seepages)</i></b>	Vb5-1. Каменистый моренный материал, криоконит
		Vb5-2. Мерзлотные формы рельефа

**A1-1.1. Планктон**

При относительно хорошей изученности (82 указания) планктонные группировки имеют бедный видовой состав (27 видов). Одинаковую встречаемость здесь демонстрируют виды: *Aphanocapsa incerta* (Lemm.) G. Cronberg et Komárek, *Chroococcus minutus* (Kütz.) Näg., *Nostoc kihlmanii* Lemm., *Pseudanabaena catenata* Laut., *Woronichinia compacta* (Lemm.) Komárek et Hindák (Рис. 2).

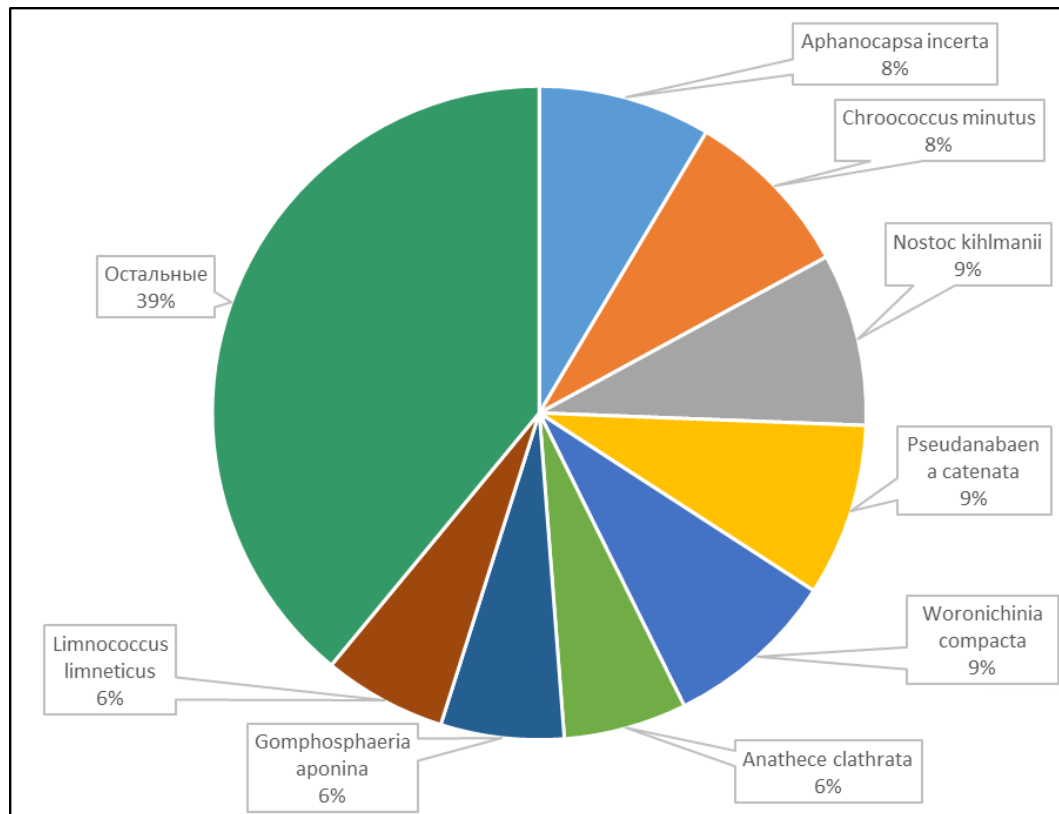
**A1-1.2. Бентос**

Для бентосных сообществ озер Шпицбергена характерны относительно немногочисленные находки цианопрокариот (57). Всего здесь зарегистрировано 32 вида. Чаще других в составе цианобактериальных матов обнаруживался *Nostoc commune* Vauch. ex Born. et Flah. (7 раз). Также нередки *Calothrix parietina* Thur. ex Born. et Flah. (5), *Leptolyngbya gracillima* (Hansg.) Anagn. et Komárek (4), *Phormidesmis nigrescens* (Komárek) Raabová et al. (Davydov and Vilnet, 2022) (4), *Aphanocapsa grevillei* (Berkeley) Rabenh. (3), *Oscillatoria tenuis* C. Ag. ex Gom. (3), *Phormidium uncinatum* Gom. ex Gom. (3). По набору видов очевидно, что дно водоемов – не слишком специфичное местообитание для цианопрокариот Шпицбергена, здесь доминируют наиболее пластичные виды. Ряд видов приурочен к берегам озер, но встречается и в бентосе (*Chamaesiphon polonicus* (Rost.) Hansg., *Chroococcus cohaerens* (Bréb.) Näg., *Gloeocapsa kuetzingiana* Näg., *Oscillatoria tenuis*, *Pseudanabaena frigida* (Fritsch) Anagn. и др.). При этом в бентосе озер обнаружены и специфические обитатели (найлены только в этом биотопе): *Geitleribactron periphyticum* Komárek, *Leibleinia epiphytica* (Hieron.) Compère, *Nostoc pruniforme* (L.) C. Ag. ex Born. et Flah., *Rivularia* cf. *dura* Roth ex Born. et Flah.

В условиях Шпицбергена в составе бентосных обрастаний, сформированных на основе матов *Leptolyngbya* spp., представлен ряд планктонных видов: *Snowella lacustris* (Chodat) Komárek et Hindák, *Woronichinia karelica* Komárek et Komárk.-Legn.

**A1-1.3. Тихопланктон**

Тихопланктон – это водорослевые обрастания, сформированные на дне водоемов, но переходящие в планктон. Ситуация характерна как для крупных озер, так и для небольших. На Шпицбергене в таких местообитаниях отмечено 17 видов: *Anathece clathrata* (W. West et G.S. West)



**Рис. 2.** Встречаемость цианопрокариот в планктоне озер архипелага Шпицберген.

**Табл. 2.** Экологические особенности местообитаний цианопрокариот архипелага Шпицберген. Т – уровень температуры, V – вариабельность фактора, PAR – уровень освещенности; <sup>1</sup> – кроме пересыхающих, <sup>2</sup> – физиологическая засуха при низких температурах.

Местообитания	Температура		Замора- живание	Освещенность		Доступность воды	Высыхание
	T	V		PAR	V		
Водные местообитания							
Водоемы	низкая	низкая	сезонное	низкая	низкая	постоянная	нет <sup>1</sup>
Водотоки							
Термальные источники	высокая	низкая	нет	высокая	высокая	постоянная	нет
Постоянные быстрые турбулентные ручьи	низкая	низкая	сезонное	высокая	высокая	постоянная	нет
Постоянные медленные ручьи	средняя / высокая	высокая	сезонное	высокая	высокая	постоянная / периодическая	периодическое
Реки	низкая / средняя	низкая	сезонное	низкая	низкая	постоянная	нет
Субаэрофитные							
Приморские							
Лужи, эфемерные водоемы	средняя / высокая	высокая	сезонное	высокая	высокая	периодическая	периодическое
Литоральная зона континентальных водных бассейнов	низкая / высокая	высокая	сезонное	высокая	высокая	периодическая	периодическое
Минеротрофные болота	средняя / высокая	высокая	сезонное	высокая	высокая	постоянная / периодическая	редко

Местообитания	Температура		Замора- живание	Освещенность		Доступность воды	Высыхание
	T	V		PAR	V		
Насыщенные водой грунты в условиях вечной мерзлоты – просачивания	средняя / высокая	высокая	сезонное	высокая	высокая	периодическая	периодическое / сезонное
	<i>Аэрофитные</i>						
	средняя / высокая	высокая	сезонное	высокая	высокая	периодическая	периодическое
	средняя / высокая	высокая	сезонное	высокая	высокая	низкая	постоянное
Эвтрофные местообитания под птичьими базарами	средняя / высокая	высокая	сезонное	высокая	высокая	низкая	периодическое
	Наземные лишённые растительности местообитания						
Биологические почвенные корки	средняя / высокая	высокая	периодическое / сезонное	высокая	высокая	низкая	периодическое
	средняя / низкая	высокая / средняя	периодическое / сезонное	средняя / низкая	низкая	низкая	периодическое
Осыпи	средняя / высокая	высокая	периодическое / сезонное	высокая	высокая	низкая	постоянное
	средняя / высокая	высокая	периодическое / сезонное	высокая / средняя	высокая	периодическая	периодическое
Валуны и останцы на плакоре	средняя / высокая	высокая	периодическое / сезонное	высокая	высокая	низкая	постоянное
	низкая	низкая	постоянное	высокая	высокая	периодическая	нет <sup>2</sup>

Komárek et al., *Calothrix parietina*, *Chroococcus minutus*, *Jaaginema profundum* (Schröt. et Kirchn.) Anagn. et Komárek, *J. subtilissimum* (Kütz. ex Forti) Anagn. et Komárek, *Kamptonema chlorinum* (Kütz. ex Gom.) Strunecký et al., *Leptolyngbya angustissima*, *Leptolyngbya* sp., *Limnothrix mirabilis* (Böcher) Anagn., *Nostoc* sp., *Oscillatoria anguina* Bory ex Gom., *O. lutea* Ag. ex Gom., *O. tenuis*, *Phormidium uncinatum*, *Stigonema hormoides* (Kütz.) Born. et Flah., *Synechocystis aquatilis* Sauv., *Synechocystis* sp. Все виды отмечены единично.

#### **A1-2. Водотоки**

В группу проточных водных бассейнов включены быстрые турбулентные ручьи, медленные ручьи, термальные источники и реки.

##### **A1-2.1. Термальные источники**

На архипелаге изучена флора цианопрокариот только одного района с проявлениями остаточного вулканизма – гора Сверре на побережье залива Бокк-фиорд. Здесь расположены два термальных источника. Флора цианопрокариот обоих источников сходна, здесь обнаружено 7 видов: *Chamaesiphon confervicolus* A. Braun, *Chroococcus minor* (Kütz.) Näg., *Kamptonema formosum* (Bory ex Gom.) Strunecký et al., *Leptolyngbya laminosa* (Gom.) Anagn. et Komárek, *Microcoleus autumnalis* (Trev. ex Gom.) Strunecký et al., *Phormidium aerugineo-caeruleum* (Gom.) Anagn. et Komárek, *P. ambiguum* Gom. Специфическими являются только два вида: *Chamaesiphon confervicolus* и *Leptolyngbya laminosa*.

##### **A1-2.2. Постоянные быстрые турбулентные ручьи и водопады**

Постоянные быстрые турбулентные водотоки представляют собой ледниковые стоки. Они характеризуются высокой скоростью течения, температурой на несколько градусов выше нуля и мутной водой. Водорослевая растительность в них представлена эпилитами, которые формируют слизистые обрастания на поверхности крупных валунов. Обычно это маловидовые сообщества. Так, в быстрых ручьях Шпицбергена постоянно можно встретить *Microcoleus autumnalis*, *Chamaesiphon polonicus*, *Trichocoleus delicatulus* (W. West et G.S. West) Anagn., *Schizothrix facilis* (Skuja) Anagn. реже *Phormidium uncinatum*.

Сюда же включены и цианопрокариоты водопадов. При небольших перепадах и малом расходе воды водопады имеют богатую растительность, специфические виды в них отсутствуют. Так, помимо названных видов, характерных для быстрых ручьев, здесь можно обнаружить и обитателей бентоса медленных ручьев и озер: *Leptolyngbya compacta* (Hansg. ex Hansg.) Komárek, *Phormidium interruptum* Kütz. ex Gom., *Cyanothece aeruginosa* (Näg.) Komárek.

Всего в данной группе отмечено 42 вида цианопрокариот, 27 из них обнаружено и в медленных ручьях, но при этом частота находок этих видов в более спокойных и теплых водотоках гораздо выше. Так, *Microcoleus autumnalis* имеет 13 указаний для быстрых ручьев и 42 – для медленных, *Phormidium uncinatum* – 5 для быстрых и 36 для медленных, *Chamaesiphon polonicus* – 6 для быстрых и 20 для медленных и т.д.

Восемь видов обнаружены только в данном типе местообитаний, из них по частоте встречаемости выделяются *Chamaesiphon rostafinskii* Hansg. и *Schizothrix facilis*.

##### **A1-2.3. Постоянные медленные ручьи**

Медленные ручьи характеризуются небольшими скоростями течения, низкой глубиной и высокой прозрачностью. Они лучше прогреваются и более богаты цианопрокариотами, здесь обитают 105 видов. Общее число находок также велико – это вторая группа после скал, насчитывающая 13% от всех указаний. Самыми частыми находками характеризуются виды *Microcoleus autumnalis* (11.6% всех указаний в данном биотопе), *Phormidium uncinatum* (9.9%) и *Chamaesiphon polonicus* (5.5%). Первые два вида формируют донные обрастания в виде матов, в которых могут встречаться другие виды. *Chamaesiphon polonicus* растет как эпилит, но может быть обнаружен и в составе матов. *Microcoleus autumnalis* чаще обнаруживается в совсем небольших водотоках. Каменистые субстраты, по которым протекают ручьи, могут быть покрыты и другими видами цианопрокариот: *Ammatoidea normanii* W. West et G.S. West, *Aphanocapsa grevillei*, *A. muscicola* (Menegh.) Wille, *A. rivularis* (Carm.) Rabenh., *Tolypothrix distorta* Kütz. ex Born. et Flah., *T. tenuis* Kütz. ex Born. et Flah.

«Пионером» заселения в верхних течениях медленных ручьев (обычно они начинаются от снежников) является *Phormidium uncinatum*. Ниже по течению к нему присоединяются *Leptolyngbya aeruginea* (Kütz. ex Hansg.) Komárek, *L. compacta*, *L. valderiana* (Gom.) Anagn. et Komárek. Мелкие гальки на дне ручьев – характерное местообитание для *Dichothrix gypsophila* (Kütz.) Born. et Flah., который, впрочем, обычен и в эфемерных водоемах, мелких озерах, иногда его можно обнаружить также на скалах.

Помимо сходства видового состава с быстрыми ручьями, наблюдается и общность флор медленных ручьев и литорали озер (33 общих вида), бентоса озер (22), а особенно флоры ручьев и луж (45).

#### **A1-2.4. Реки**

Реки на Шпицбергене обычно многорусловые, меандрирующие, их глубина невелика. Они располагаются в горных долинах и обычно занимают большую часть их ширины, иногда создавая застойные подтопленные моховые болота или участки подвижного вязкого аллювия. Питание рек ледниковое и снежное. Сток с ледников в верховьях рек формирует бурные потоки мутной холодной воды, отличаясь от быстрых ручьев только большей скоростью течения и расходами воды. Это неблагоприятно сказывается на видовом богатстве цианопрокариот. В нижнем течении скорость потока замедляется, но прозрачность и температура воды часто остается низкой.

Всего в реках зафиксировано 7 видов (*Chroococcus minutus*, *C. montanus* Hansg., *Gloeocapsa compacta* Kütz., *Leptolyngbya tenuis* (Gom.) Anagn. et Komárek, *Merismopedia minima* Beck, *Microcoleus autumnalis*, *M. favosus* (Gom.) Strunecky et al.), каждый из которых был собран единично. Видовой состав цианопрокариот средних и нижних течений рек сходен с таковым в более мелких водотоках – ручьях.

### **V. НАЗЕМНЫЕ**

#### **Va. Субаэрофитные**

По частоте встречаемости субаэрофитные местообитания – самые распространенные в высоких широтах. В таких местообитаниях видовое богатство цианопрокариот максимально.

#### ***Va1. Приморские***

Это местообитания, расположенные выше приливного уровня, но непосредственно на побережье и испытывающие морское влияние в виде заплеска и аэрозолей. В этой группе выделяется три подгруппы.

#### **Va1-1. Приморские дюны и песчаные побережья**

Подгруппа имеет довольно бедную растительность, чаще всего здесь произрастают сообщества с доминированием *Puccinellia phryganodes* (Trin.) Scribn. et Merr. и *Stellaria humifusa* Rottb. Цианопрокариоты в таких местообитаниях встречаются относительно часто (всего здесь отмечено 84 находки, содержащие 28 видов). Здесь могут встречаться небольшие обрастания в толще песка, на глубине около 1 см или на его поверхности. Заметные маты формируют *Oscillatoria tenuis*, *Pseudanabaena frigida*. Встречаются отдельные колонии *Nostoc commune* (наиболее частый вид в данных местообитаниях), иногда *Anabaena inaequalis* (Kütz.) Born. et Flah., *Aphanocapsa grevillei*, *A. muscicola*, *Gloeocapsa violascea* (Corda) Rabenh. (Рис. 3).

#### **Va1-2. Приморские галечниковые пляжи**

В условиях Шпицбергена чаще всего они лишены цианопрокариот. В таких местообитаниях найдены только *Aphanocapsa grevillei*, *A. muscicola*, *Calothrix parietina*.

#### **Va1-3. Скалы, скальные карнизы и берега**

Покатые скальные берега из твердых пород распространены преимущественно на Северо-Восточной Земле. Растительность на них представлена в основном лишайниками родов *Caloplaca* spp. и *Verrucaria* spp. Из водорослей встречаются *Prasiola* sp., *Ulothrix flacca* (Dillw.) Thur. Из цианопрокариот обнаружен только *Gloeocapsa atrata* Kütz.

На голых, не заросших скалистых утесах и уступах водоросли могут присутствовать в скальных щелях, но цианопрокариоты не обнаружены.

Скалистые утесы, уступы, покрытые высшей растительностью, более богаты видами цианопрокариот. Здесь обнаружены *Jaaginema kuetzingianum* (Näg. ex Gom.) Anagn. et Komárek, *Leptolyngbya gracillima*, *Nostoc commune*, *N. punctiforme* (Kütz. ex Hariot) Hariot, *Oscillatoria tenuis*, *Phormidium kuetzingianum* (Kirchn. ex Gom.) Anagn. et Komárek. По всей видимости, формирование первичной почвы за счет наличия растительности приводит к возможности заселения наземных цианопрокариот – видов неморского генезиса.

Всего для подгруппы зарегистрировано семь видов с небольшим общим числом находок – 11. Чаще других здесь встречается *Gloeocapsa atrata* (4).

Для группы приморских местообитаний всего отмечено 32 вида.

#### **Va2. Лужи, эфемерные водоемы**

Отдельно от типичных водоемов следует выделять флору мелких эфемерных водоемов и луж. Такие водоемы образуются зачастую на сформированной растительности и имеют комплексный состав флоры цианопрокариот. Обрастания цианопрокариот луж могут быть в виде цианобакте-

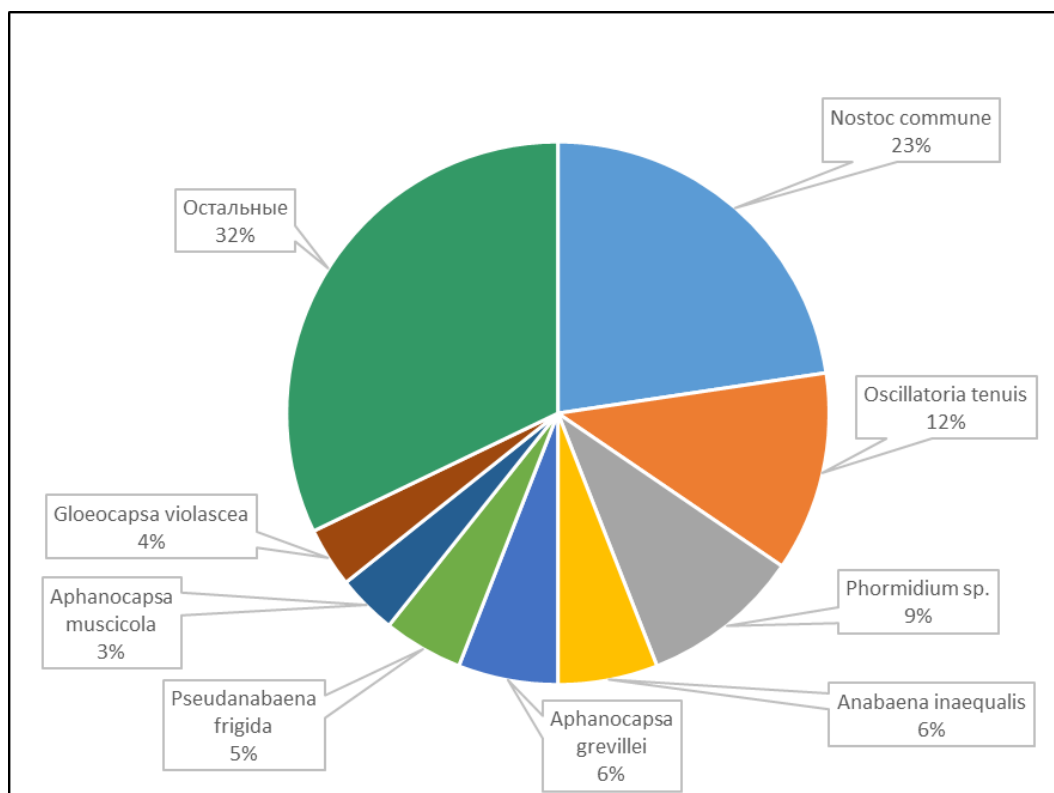


Рис. 3. Встречаемость цианопрокариот приморских песчаных побережий архипелага Шпицберген.

риальных матов – в таком случае доминирующие виды будут аналогичны литорали озер. Также они встречаются в виде отдельных колоний на гальках или на почве; в этом случае в основном встречаются виды просачиваний, влажных тундр или болот. В лужах отмечено 95 видов (7.6% от всех указаний). Наиболее частым видом является *Nostoc commune* (20 находок), характерными видами также являются *Chroococcus turgidus* (Kütz.) Näg., *Microcoleus autumnalis* (Рис. 4).

Специфические виды в основном отмечены единично: *Aphanocapsa delicatissima* W. West et G.S. West, *Aphanothece nebulosa* Skuja, *Calothrix fusca* Born. et Flah., *Clastidium cylindricum* Whelden, *Johanseninema constrictum* (Szafer) Hasler et al., *Komvophoron groenlandicum* Anagn. et Komárek, *Leptolyngbya margaretheana* (G. Schmid) Anagn. et Komárek, *Lyngbya aestuarii* Liebman ex Gom., *L. martensiana* Menegh. ex Gom., *Nostoc zetterstedtii* Aresch. ex Born. et Flah., *Oscillatoria simplicissima* Gom., *Schizothrix borealis* P. Richt.

### **Ва3. Литоральная зона континентальных водных бассейнов**

#### **Ва3-1. Галечниковые и песчаные берега пресноводных озер**

Литораль озер не так обильна видами, здесь встречается 59 таксонов цианопрокариот (5.6% всех находок). Наиболее часто обнаружены *Nostoc commune*, *Calothrix parietina* и *Dichothrix gypsophila*.

Мелкие озера на равнинных террасах постепенно пересыхают, на их берегах формируются цианобактериальные маты. Наиболее распространенными видами в таких сообществах являются *Phormidium uncinatum*, который располагается в верхнем слое матов, и *Leptolyngbya* cf. *gracillima* и *Pseudanabaena* cf. *minima* (G.S. An) Anagnostidis, образующие нижний слой. Площади таких образований обычно занимают несколько квадратных метров.

Менее часто встречаются маты с участием представителей рода *Petalonema* (*Petalonema alatum* Berk. ex Kirchn., *P. crustaceum* C. Ag. ex Kirchn.). При зарастании берегов водоемов в сообщества цианобактерий активно внедряются грибы и мохообразные.

#### **Ва3-2. Галечниковые и песчаные берега ручьев**

Побережья ручьев содержат 47 видов цианопрокариот. Флора этого биотопа имеет переходный характер – здесь встречаются как виды, характерные для тундр, так и донные обитатели ручьев. Помимо самого распространенного *Nostoc commune*, чаще других также обнаруживаются

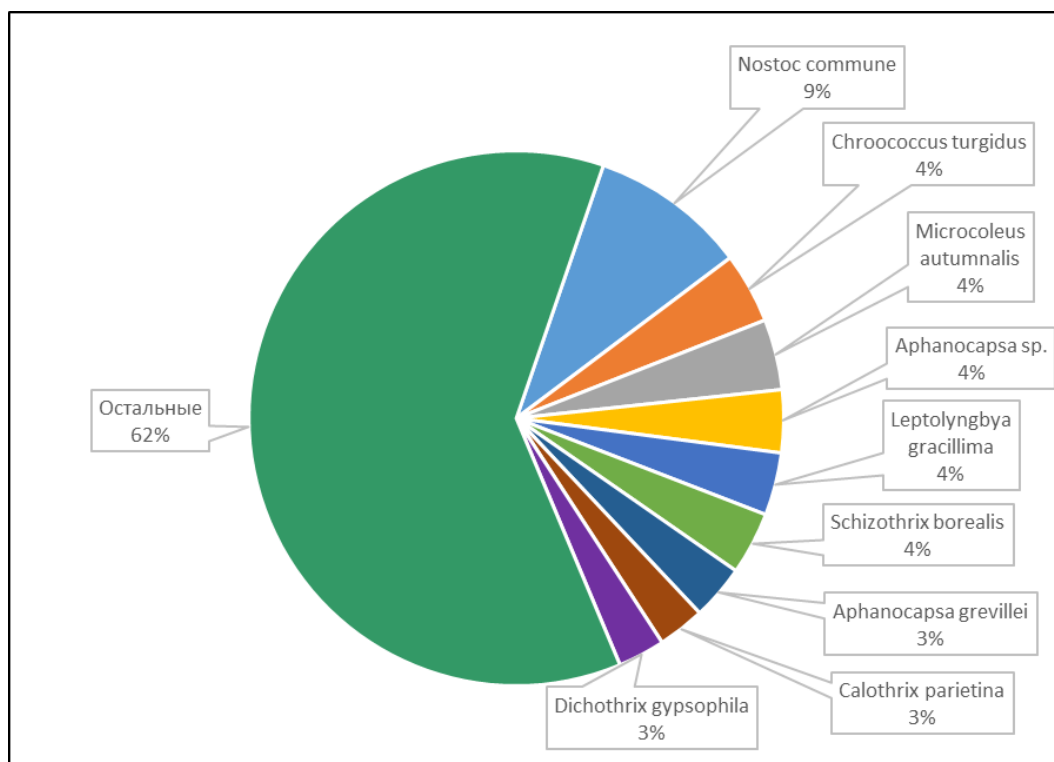


Рис. 4. Встречаемость цианопрокариот в эфемерных водоемах архипелага Шпицберген.

*Aphanocapsa grevillei*, *Tolypothrix distorta*, *Chroococcus pallidus* (Näg.) Näg., *Gloeocapsa violascea*, *Petalonema incrustans* (Kütz.) Komárek.

Список специфических таксонов немногочислен: *Anabaena catenula* (Kütz.) Born. et Flah., *Dichothrix gelatinosa* Böcher, *Phormidium terebriforme* (C. Ag. ex Gom.) Anagn. et Komárek, *Pseudanabaena biceps* Böcher, *Rhabdoderma irregulare* (Naumann) Geitl.

#### **Ва3-3. Галечниковые и песчаные берега рек**

Речные берега зарастают цианопрокариотами только при наличии голых аллювиальных наносов, здесь встречено всего 7 видов: *Calothrix parietina*, *Gloeotheca confluens* Näg., *Leptolyngbya gracillima*, *Nostoc commune*, *Phormidium* cf. *calcareum* Kütz. ex Gom., *Pseudanabaena frigida*, *Trichocoleus sociatus* (W. West et G.S. West) Anagn.

#### **Ва4. Минеротрофные болота**

Заболоченные участки тундр формируются в долинах крупных рек, здесь доминируют мхи с формированием кочек и мочажин (Королева, 2016). В таких местообитаниях встречается 24 вида цианопрокариот, наиболее часто – *Microcoleus favosus*. Цианопрокариоты в минеротрофных болотах произрастают не только в мочажинах, формируя обрастания на дне, но и как эпифиты на мохообразных. Видовой состав болот наиболее сходен с флорой приморских песчаных маршей (11 общих видов).

#### **Ва5. Насыщенные водой грунты в условиях вечной мерзлоты – просачивания (seepages)**

Постоянное таяние снега в летний период сопровождается обильным стоком. В условиях мерзлоты просачивающаяся сквозь почвенный слой вода встречает подпор и зачастую выходит обратно на поверхность, что приводит к переувлажнению верхних почвенных горизонтов.

В этом типе отмечено 98 видов (10.6% от всех находок). На просачиваниях можно встретить обычные аэрофитные виды: *Gloeocapsa kuetzingiana*, *G. sanguinea* (C. Ag.) Kütz., *G. violascea* и виды, чаще обитающие в лужах и ручьях: *Chroococcus turgidus*, *Microcoleus autumnalis*, *Oscillatoria tenuis*, *Phormidium kuetzingianum*, *P. uncinatum*.

Самыми частыми видами здесь являются *Nostoc commune*, *Leptolyngbya gracillima*, *Microcoleus vaginatus* Gom. ex Gom., *Dichothrix gypsophila* (Рис. 5).

### **Вв. Аэрофитные**

Эта группа цианопрокариот обитает в более динамичных условиях внешней среды, чем водные и субаэрофитные формы. Здесь выше колебания факторов, в том числе может наблюдаться дефицит влаги, колебания влажности воздуха. Также в условиях Арктики может наблюдаться избыточная инсоляция.

#### ***Вв1. Тундра***

В условиях Шпицбергена распространены плакорные наземные местообитания – это влажная моховая тундра. Всего здесь обитает 66 видов (4.8% всех находок). Вероятно, самым распространенным и характерным для любых типов тундровых местообитаний, особенно для влажных тундр, является *Nostoc commune* (35 находок). Безусловно, это самый типичный вид Шпицбергена, который можно встретить повсеместно и в силу его широкой пластичности – в любом наземном местообитании: от голого грунта на нунатаке ледника до скальных выходов и дна небольших луж. В условиях влажной моховой тундры он может образовывать огромные по площади разрастания, которые измеряются десятками квадратных метров. Слоевидные ностоки покрывают поверхности мхов, внедряются внутрь моховых дернин, свободно плавают в толще воды в западинках. Остальные виды встречаются гораздо реже, наиболее типичны здесь также *Chroococcus cohaerens*, *Microcoleus vaginatus*, *Nostoc punctiforme*, *Tolypothrix tenuis*. Сухие варианты тундровых сообществ (с доминированием мхов, лишайников) или варианты ивковых, дриадовых и кассиопеевых тундр мало пригодны для развития цианопрокариот. По всей видимости, в основе этого лежат две причины – невозможность конкурировать с представителями других групп, а также большие перепады влажности в верхнем слое почв и длительный период с недостатком влаги. В менее конкурентных условиях на оголенных грунтах цианопрокариоты образуют сообщества криптогамных корочек (см. Вв4-1).

#### ***Вв2. Луговины***

Сообщества с доминированием злаков не являются подходящими для большинства видов цианопрокариот в силу низкой обводненности, в них найдено только шесть видов: *Anabaena inaequalis*, *Aphanocapsa parasitica* (Kütz.) Komárek et Anagn., *A. parietina* Näg., *Microcoleus autumnalis*, *Nostoc commune*, *Pseudanabaena frigida*.

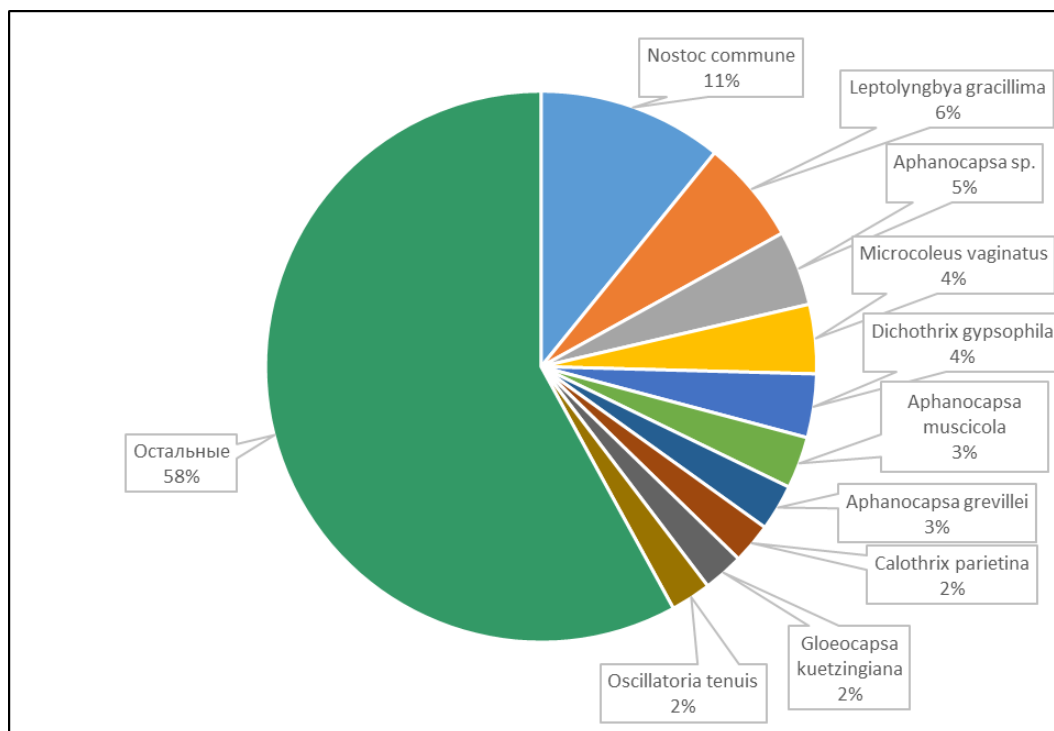


Рис. 5. Встречаемость цианопрокариот на просачиваниях архипелага Шпицберген.

**Вв3. Эвтрофные местообитания под птичьими базарами**

Обогащенная азотистыми соединениями почва под колониями птиц обильно зарастает различными злаками и мохообразными, цианопрокариоты в таких условиях немногочисленны. Однако в данных экотопах выявлено больше видов, чем на луговинах – 20. Самым частым видом является *Microcoleus autumnalis*. Это один из самых распространенных на Шпицбергене таксонов, на сегодняшний день известно 80 местонахождений.

**Вв4. Наземные лишённые растительности местообитания**

В группу объединены местообитания, не пригодные для высших растений или находящиеся на ранних стадиях сукцессии.

**Вв4-1. Биологические почвенные корки**

Своеобразная группа местообитаний, которая формируется с участием многих видов из разных групп организмов – криптогамовые корочки (biocrust). Они распространены во многих природных зонах (Belnap et al., 2003, 2016; Bowker et al., 2018; Dojani et al., 2014; Evans et al., 2003), но в Арктике играют значимую роль в формировании растительного покрова на оголенных участках (Pushkareva et al., 2016; Rippin et al., 2015).

Почвенные водоросли, образующие разрастания на поверхности грунтов, легко могут найти подходящее местообитание из-за большой представленности оголенных участков. Здесь выявлено 111 видов, которые составляют 11.5% от числа всех находок – это третий по предпочтительности произрастания цианопрокариот экотоп. Кроме того, высоко число специфических видов – 26, которые встречаются только в данном местообитании.

Наиболее часто встречаются *Nostoc commune*, *Gloeocapsa kuetzingiana*, *Calothrix parietina*, *Chroococcus turgidus* и др. (Рис. 6).

**Вв4-2. Небольшие пещеры**

Локальные затененные участки, образованные расположением скальных плит, могут существенно отличаться по микроклимату и освещенности от аналогичных скальных стен. Освещенность здесь может быть почти равной нулю большую часть суток. В таких местообитаниях обнаруживаются лишь девять таксонов цианопрокариот: *Aphanocapsa fonticola* Hansg., *Aphanocapsa* sp., *Calothrix* sp., *Chamaesiphon polonicus*, *Chroococcus* sp., *Desmonostoc muscorum* (C. Ag. ex Born. et Flah.) Hrouzek et Ventura, *Leptolyngbya antarctica* (W. West et G.S. West) Anagn. et Komárek, *Microcoleus vaginatus*, *Oscillatoria tenuis*, большинство из которых, по-видимому, специфичны и требуют специального систематического изучения.

**Вв4-3. Осыпи**

Подвижные осыпающиеся склоны, состоящие из валунов и дресвы, не подходят для произрастания цианопрокариот. На крупно-глыбистых осыпях цианопрокариоты также представлены слабо, очевидно, в силу сухости данного местообитания. Здесь выявлено только пять видов: *Aphanocapsa* sp., *Leptolyngbya foveolarum* (Rabench. ex Gom.) Anagn. et Komárek, *L. gracillima*, *Nostoc commune*, *Nostoc* sp.

**Вв4-4. Скалы, каменные блоки и обнажения**

Одним из самых типичных для цианопрокариот местообитаний являются скальные выходы. На Шпицбергене представлены различные горные породы: граниты, гнейсы, кварциты, песчаники, базальты, углистые сланцы и др. Большое разнообразие пород и отсутствие конкуренции со стороны высших растений, а в перманентно влажных участках и со стороны лишайников, благоприятно влияют на видовое богатство скальных цианопрокариот. Наибольшее число видов отмечается на влажных скалах, по которым идет сток от расположенных выше снежников. При наличии твердых пород такой сток будет обильнее на протяжении многих метров по высоте склона. Если породы рыхлые, то они легко дренируются, и такие скалы обычно сухие большую часть лета, а следовательно, не заселены цианопрокариотами.

По количеству находок – это наиболее богатый экотоп (23.3%) в котором зафиксировано обитание 105 видов. Наиболее часто на скальных выходах встречаются *Nostoc commune*, *Gloeocapsa violascea*, *Calothrix parietina*, *Leptolyngbya gracillima*, *Microcoleus autumnalis*, *Gloeocapsopsis magma* (Bréb.) Komárek et Anagn., *Gloeocapsa kuetzingiana* (Рис. 7).

На Шпицбергене, в отличие от других горных районов, не так часто можно встретить обрастания с доминированием *Stigonema* (преобладают *Stigonema ocellatum* (Dillw.) Lyngb. ex Born. et Flah. (12 находок), *S. minutum* (C. Ag.) Hass. ex Born. et Flah. (13), *S. informe* Kütz. ex Born. et Flah. (5)) Часто среди кустиков стигонем можно обнаружить *Gloeocapsopsis magma*, *Gloeocapsa violascea*, которые образуют маловидовые водорослевые налеты.

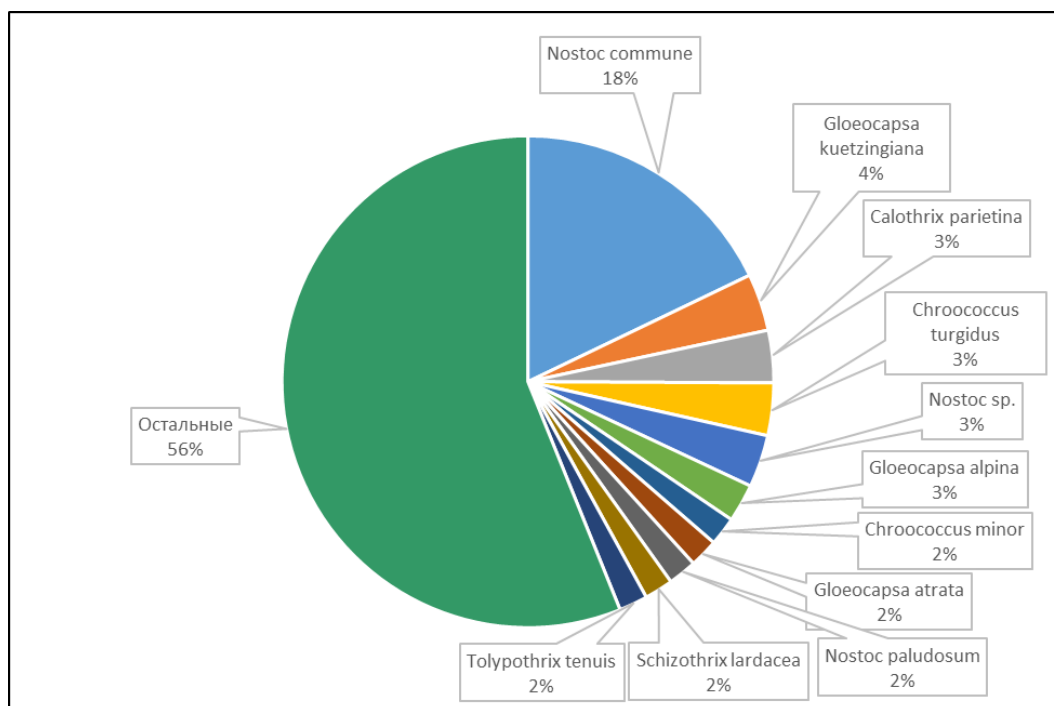


Рис. 6. Встречаемость цианопрокариот на оголенных почвах архипелага Шпицберген.

Распространены глеокапсовые скальные обрастания, состоящие из *Gloeocapsa kuetzingiana*, *G. compacta*, *G. atrata*, *G. alpina* (Näg.) Brand и некоторых представителей *Chroococcus*: *C. cohaerens*, *C. pallidus*, *C. spelaeus* Erceg. Также очень типичны для скал близкие в морфологическом отношении *Gloeocapsa ralfsii* (Harv.) Kütz. и *G. sanguinea*.

Скальные выходы могут быть покрыты корками из *Phormidium uncinatum*, *Calothrix parietina*, *Phormidiochaete nordstedtii* (Born. et Flah. ex De Toni) Komárek, *Pseudanabaena frigida*, *Petalonema crustaceum*, *P. incrustans*, *Cyanothece aeruginosa*, *Aphanocapsa grevillei*, *A. muscicola*, *A. parietina*.

Довольно высоко число специфичных видов, которые не встречаются в других местообитаниях (20), наиболее частым из них является *Dichothrix orsiniana* (Kütz.) Born. et Flah. Среди скальных выходов и на отдельных каменных субстратах встречаются эндолитные формы. Наиболее часто – представители *Chroococcidiopsis* spp., не поддающиеся достоверной идентификации. Приспособленность эндолитов к экстремальным условиям позволит им выживать в смоделированных условиях Марса (Billi et al., 2011; Onofri et al., 2012).

#### **Вб4-5. Валуны и останцы на плакоре**

Довольно специфичными являются местообитания на каменных стенах валунов и останцев, расположенных отдельно на плакоре. Здесь обнаружено 9 видов цианопрокариот: *Aphanocapsa parietina*, *Aphanothece castagnei* (Bréb.) Rabenh., *A. saxicola* Næg., *Chroococcus pallidus*, *Chroococcus* sp., *Kamptomena formosum*, *Nostoc commune*, *Phormidium uncinatum*, *Stigonema ocellatum*.

#### **Вб5. Гляциальные местообитания**

К ним относятся снежники, ледники и ледниковые плато. Таяние снежных масс и образование жидкой воды в сочетании с высокой инсоляцией зачастую сопровождается «цветением» снега – бурным развитием водорослей. Это широко известное и распространенное явление, которое привлекало внимание многих исследователей, в том числе и на Шпицбергене (Kol and Eurola, 1974; Müller et al., 1998; Newton, 1982). G. Lagerheim (1984) в своей статье, посвященной водорослям, обитающим на снегу, описывает *Aphanocapsa nivalis* Lagerh., а также нетипичную форму *Phormidium retzii* (C. Ag.) Gom. ex Gom. Собранные нами на архипелаге пробы «цветущего» снега обычно содержали представителей *Chlamydomonas* spp., *Haematococcus* spp., но не цианопрокариоты.

#### **Вб5-1. Каменистый моренный материал, криоконит**

Специфические условия существуют в криоконитовых скважинах. Криоконит – это обломки породы, которые выдуваются на поверхность льда. Он поглощает излучение и расплавляет ле-

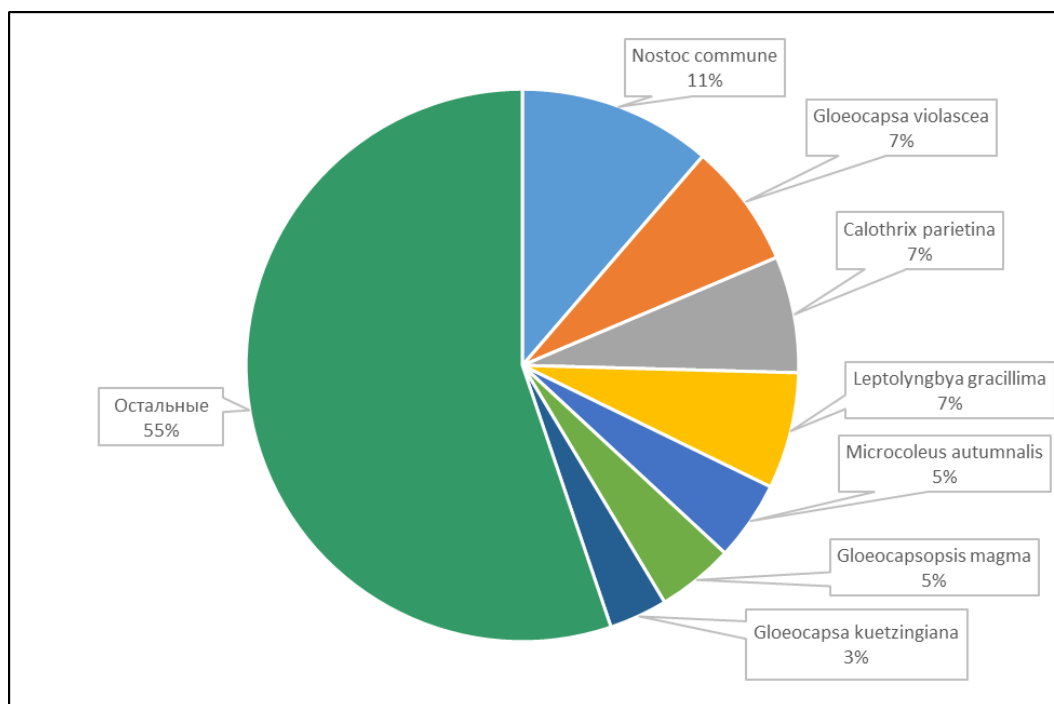


Рис. 7. Встречаемость цианопрокариот на скалах архипелага Шпицберген.

жащий под ним лед, создавая дырку или бассейн (Fogg, 1998). Криоконитовые лунки и водоемы также заняты сообществами водорослей (Vincent, 1988). Существуют указания на ряд таксонов, обнаруженных в криоконите (Stibal et al., 2006): *Leptolyngbya foveolarum*, *Leptolyngbya cf. notata* (Schmidle) Anagn. et Komárek, *Microcoleus vaginatus*, *Nostoc* sp., *Microcoleus amoenus* (Kütz. ex Gom.) Strunecky et al., *Chlorogloea* sp.

Каменистый моренный материал – это смесь льда и камней, формирующийся на поверхности ледникового языка, образующий хребты или насыпи. Он содержит захороненный лед, за исключением сформированных морен, где лед уже отсутствует.

Всего в этой подгруппе обнаружено 16 видов, все с единичными находками.

#### **Вв5-2. Мерзлотные формы рельефа**

Это различные проявления выпучиваний в связи с процессами оттайки и мерзлотной сортировки, в результате формируются оголенные грунты. На таких медальонах встречено 26 видов цианопрокариот. Самым распространенным видом является *Nostoc commune*, помимо него чаще других здесь растут *Gloeocapsa compacta*, *G. violascea*, *Chroococcus pallidus*, *Microcoleus favosus*, *M. vaginatus*.

### **Обсуждение**

Большинство исследователей криптогамных организмов северных экосистем при дифференцировке местообитаний отталкивается в первую очередь от фитоценозов. Проведение экологического анализа и группировка цианопрокариот арктических экосистем по типам местообитаний, а не по приуроченности к растительным сообществам определяется теми же факторами, на которые в своей работе по анализу флоры мхов Гипоарктики указывал В.Э. Федосов (2014). Распределение связано преимущественно с физическими факторами, а связь между видами (в нашем случае цианобактерий, а в цитированной работе – мхов) и представителями других групп носит скорее коррелятивный, нежели функциональный характер. Руководствуясь сходными с обсуждаемыми здесь принципами, В.Э. Федосов при анализе флоры мхов Таймыра (2014) выделяет типы местообитаний, которые различаются субстратом, условиями увлажнения и т.д.

Большая часть принимаемых в настоящей работе типов местообитаний определяется абиотическими факторами, при этом названия некоторых типов упрощенно даны по характерным биотическим сообществам (планктон, бентос) для облегчения восприятия. Более корректно было бы

называть данные типы пелагической толщей воды и бенталью (или донными местообитаниями), что позволяет прийти к соразмерности выделяемых единиц и соблюсти принцип деления по одному критерию (Комулайн, 2011).

Некоторые другие типы не могут быть формализованы на основе только абиотических факторов. Так, например, тихопланктонные сообщества – это своеобразный переходный тип, который появляется в результате нарушения донной среды обитания ветрами и течениями, а также за счет наполнения цианобактериальных матов кислородными пузырями, что придает им плавучесть. Таким образом, тихопланктон для ряда видов – это часть их жизненного цикла.

Вполне очевидно, что как видовое богатство, так и частота встречаемости цианопрокариот в разных типах экотопов сильно варьирует (Табл. 3).

Наибольшее число видов выявлено в сообществах почвенных корочек (111), на скалах (105), в постоянных медленных ручьях (105), на просачиваниях (98). Почти такое же распределение наблюдается и при сравнении числа находок, но с явным доминированием скальных выходов – они являются самым «популярным» типом местообитаний. С одной стороны, это отражает разнообразие и частоту встречаемости данных местообитаний; с другой – наиболее ярко подчеркивает экологические предпочтения видов цианопрокариот во флоре Шпицбергена и, вероятно, во всей «высокой» Арктике в целом. С продвижением на юг из-за роста конкуренции в плакорных типах наземных местообитаний влажные скалы выходят на первое место среди экотопов, определяющих богатство видового состава цианопрокариот.

Наибольшее видовое богатство и заметное участие в формировании растительного покрова цианопрокариоты демонстрируют в экотопах, «непривлекательных» для других групп организмов: большие площади обрастаний цианопрокариот формируются на влажных скальных стенках, голых грунтах, перенасыщенных водой почвах, а также на дне и берегах мелких хорошо прогреваемых медленных ручьев.

В более сухих аэрофитных местообитаниях цианопрокариоты обычно формируют сообщества корочек вместе с грибами, лишайниками и мохообразными. В силу переувлажнения из-за обильного снеготаяния такие сообщества на Шпицбергене зачастую не испытывают лимитирования по фактору доступности воды, поэтому здесь встречается много видов с субаэрофитными предпочтениями. С продвижением на юг сообщества корочек вытесняются высшими растениями и могут формироваться только на первичных грунтах, которые характерны для высокогорий, мерзлотных нарушений, локальных поднятий в рельефе. Во всех случаях наблюдается смена режима увлажнения на неблагоприятный для цианопрокариот. Перманентная нехватка влаги лимитирует развитие большинства видов, остаются только очень выносливые к иссушению (*Nostoc commune*, *Microcoleus vaginatus*, *Stigonema* spp.).

Похожая картина наблюдается на широтном градиенте и с сообществами просачиваний. Они чрезвычайно широко распространены на архипелаге и в той же степени, что и сообщества корочек, вытесняются с продвижением на юг.

## Заключение

Обобщая данные по экологическим особенностям цианопрокариот, подчеркнем, что предложенная классификация местообитаний также применима и для других арктических территорий. Все местообитания разделены на две большие группы – водные и наземные. Последнюю группу, в свою очередь, можно разделить на две подгруппы: субаэрофитные (амфибиальные) и аэрофитные. Их варибельность можно представить в виде градиента увлажнения от типично водных через субаэрофитные до сухих наземных. Исходя из количества находок и видового богатства, можно сделать вывод, что наиболее благоприятными для цианопрокариот в условиях Шпицбергена и всей высокой Арктики являются: 1) скальные сообщества в условиях достаточного увлажнения, 2) оголенные грунты, на которых формируются биологические почвенные корочки, 3) медленные хорошо прогреваемые ручьи, 4) а также специфические переувлажненные местообитания – просачивания.

С продвижением на юг в большинстве этих местообитаний происходят значительные трансформации: в них возрастает пресс конкуренции со стороны высших растений, из-за которого снижается видовое богатство цианопрокариот и их обилие. Высокое видовое богатство и заметная роль в сложении растительного покрова остается за цианопрокариотами на скалах и частично в сообществах почвенных корочек.

Табл. 3. Видовое богатство и число находок цианопрокариот в различных экотопах Шпицбергена.

№	Местообитание	Число видов	Общее число находок
A1-1.1	Планктонные сообщества озер	27	82
A1-1.2	Бентосные сообщества	32	57
A1-1.3	Тихопланктонные сообщества	13	14
A1-2.1	Термальные водотоки	7	17
A1-2.2	Постоянные быстрые турбулентные ручьи и водопады	42	84
A1-2.3	Постоянные медленные ручьи	105	362
A1-2.4	Реки	7	7
Va1-1	Приморские дюны и песчаные побережья.	29	84
Va1-2	Приморские галечниковые пляжи.	3	4
Va1-3	Скалы, скальные карнизы и берега.	7	11
Va2	Лужи, эфемерные водоемы	95	211
Va3-1	Галечниковые и песчаные берега пресноводных озер	59	155
Va3-2	Галечниковые и песчаные берега ручьев	47	114
Va3-3	Галечниковые и песчаные берега рек	7	9
Va4	Минеротрофные болота	24	31
Va5	Насыщенные водой грунты в условиях вечной мерзлоты – просачивания.	98	295
Vb1	Тундра	66	134
Vb2	Луговины	6	8
Vb3	Эвтрофные сообщества под птичьими базарами	19	53
Vb4-1	Биологические почвенные корки	111	319
Vb4-2	Небольшие пещерки	9	10
Vb4-3	Осыпи	5	5
Vb4-4	Скалы, каменные блоки и обнажения	105	645
Vb4-5	Валуны и останцы на плакоре	9	10
Vb5-1	Каменистый моренный материал, криоконит	16	16
Vb5-2	Мерзлотные формы рельефа	26	39

## Список литературы

- Давыдов, Д.А., 2009а. Аннотированный список цианопрокариот Мурманской области. I. Chroococcales. *Новости систематики низших растений* **43**, 50–62. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2009.43.50>
- Давыдов, Д.А., 2009b. Аннотированный список цианопрокариот Мурманской области. II. Oscillatoriales. *Новости систематики низших растений* **43**, 63–70. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2009.43.63>
- Давыдов, Д.А., 2010а. Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области. Геос, Москва, Россия, 184 с.
- Давыдов, Д.А., 2010b. Аннотированный список цианопрокариот Мурманской области. III. Nostocales, Stigonematales. *Новости систематики низших растений* **44**, 56–68. <https://doi.org/10.31111/nsnr/2010.44.56>
- Давыдов, Д.А., 2011. Видовой состав Суанопрокариота западного берега залива Грен-фьорд (архипелаг Шпицберген). *Ботанический журнал* **96** (11), 1409–1420.
- Давыдов, Д.А., 2014. Цианопрокариоты зональных и горных тундр Мурманской области. *Труды Карельского научного центра РАН* **2**, 66–76.
- Давыдов, Д.А., 2018. Находки новых видов цианопрокариот в ущелье Айкуайвенчорр (Хибины, Мурманская область). *Труды Карельского научного центра РАН* **8**, 132–140. <https://doi.org/10.17076/bg734>
- Давыдов, Д.А. 2022. Специфика цианопрокариот евроазиатской Арктики на примере флоры архипелага Шпицберген. *Диссертация на соискание ученой степени доктора биологических наук*. Новосибирск, Россия, 591 с.
- Давыдов, Д.А., Редькина, В.В., 2021. Водоросли и цианопрокариоты на участках самозаращения золошлакоотвалов ТЭЦ города Апатиты (Мурманская область). *Труды Карельского научного центра РАН* **1**, 51–68. <https://doi.org/10.17076/bg1270>
- Давыдов, Д.А., Денисов, Д.Б., Патова, Е.Н., 2013. Водоросли и цианопрокариоты в разнотипных озерах восточной части Архипелага Шпицберген. *Материалы всероссийской конференции «Биоразнообразие экосистем Крайнего Севера: инвентаризация, мониторинг, охрана»*. Сыктывкар, Россия, 197–200.
- Комулайнен, С.Ф., 2011. Экологические группировки водорослей в водных экосистемах и проблемы классификации. В: Патова, Е.Н. (ред.), *Водоросли: таксономия, экология, использование в мониторинге*. УрО РАН, Екатеринбург, Россия, 128–134.
- Королева, Н.Е. 2016. Основные типы растительных сообществ «Русского Шпицбергена» *Труды Карельского научного центра РАН* **7**, 3–23.
- Мелехин, А.В., Давыдов, Д.А., 2007. «Микроместообитание» как базовое понятие в изучении экологии лишайников и цианопрокариот. *Сборник докладов молодежной научной конференции «Геосферно-биосферные взаимодействия, биоразнообразие и состояние биосистем в высоких широтах»*. Апатиты, Россия, 42–45.
- Мелехин, А.В., Давыдов, Д.А., 2009. Использование системы баз данных в гербарии Полярно-альпийского ботанического сада-института. *Материалы международной конференции «Формирование баз данных по биоразнообразию – опыт, проблемы, решения»*. Барнаул, Россия, 160–166.

- Мелехин, А.В., Давыдов, Д.А., Шалыгин, С.С., Боровичев, Е.А., 2013. Общедоступная информационная система по биоразнообразию цианопрокариот и лишайников CRIS (Cryptogamic Russian Information System). *Бюллетень Московского общества испытателей природы. Отдел биологический* 118 (6), 51–56.
- Раменский, Л.Г., 1971. Избранные работы. Наука, Ленинград, СССР, 334 с.
- Федосов, В.Э., 2014. Основные закономерности дифференциации бриофлоры Гипоарктики на примере юго-восточного Таймыра. *Автореферат диссертации на соискание ученой степени доктора биологических наук*. Москва, Россия, 51 с.
- Davies, C.E., Moss, D., Hill, M.O., 2004. EUNIS Habitat classification. Belnap, J., Weber, B., Büdel, B., 2016. Biological soil crusts as an organizing principle in drylands. In: Weber, B., Büdel, B., Belnap, J. (eds.), *Biological soil crusts: an organizing principle in drylands*. Springer International Publishing, Cham, Germany, 3–13.
- Billi, D., Viaggiu, E., Cockell, C.S., Rabbow, E., Horneck, G., Onofri, S., 2011. Damage escape and repair in dried *Chroococciopsis* spp. from hot and cold deserts exposed to simulated space and martian conditions. *Astrobiology* 11 (1), 65–73. <https://doi.org/10.1089/ast.2009.0430>
- Bliss, L.C., Henry, G.H.R., Svoboda, J., 1994. Patterns of plant distribution within two polar desert landscapes. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 26, 46–55.
- Bowker, M.A., Reed, S.C., Maestre, F.T., Eldridge, D.J., 2018. Biocrusts: the living skin of the earth. *Plant and Soil* 429 (1–2), 1–7. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3735-1>
- Davies, C.E., Moss, D., Hill, M.O., 2004. EUNIS Habitat classification. Copenhagen, Denmark, 307 p.
- Davydov, D., 2013. Diversity of the Cyanoprokaryota in polar deserts of Rjippfjorden east coast, North-East Land (Nordaustlandet) Island, Spitsbergen. *Algological Studies* 142, 29–43. <https://doi.org/10.1127/1864-1318/2013/0082>
- Davydov, D., 2014. Diversity of the Cyanoprokaryota of the area of settlement Pyramiden, West Spitsbergen Island, Spitsbergen archipelago. *Folia Cryptogamica Estonica* 51, 13–23. <https://doi.org/10.12697/fce.2014.51.02>
- Davydov, D., 2016. Diversity of the Cyanoprokaryota in polar deserts of Innvika cove North-East Land (Nordaustlandet) Island, Spitsbergen. *Czech Polar Reports* 6 (1), 66–79. <https://doi.org/10.5817/CPR2016-1-7>
- Davydov, D., 2017. Cyanoprokaryotes of the west part of Oscar II Land, West Spitsbergen Island, Spitsbergen archipelago. *Czech Polar Reports* 7 (1), 94–108. <https://doi.org/10.5817/CPR2017-1-10>
- Davydov, D., 2021a. Cyanobacterial diversity of Svalbard Archipelago. *Polar Biology* 44 (10), 1967–1978. <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02931-3>
- Davydov, D., 2021b. Cyanobacterial Diversity of the Northern Polar Ural Mountains. *Diversity* 13 (11), 607. <https://doi.org/10.3390/d13110607>
- Davydov, D., Patova, E., 2018. The diversity of Cyanoprokaryota from freshwater and terrestrial habitats in the Eurasian Arctic and Hypoarctic. *Hydrobiologia* 811 (1), 119–137. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3400-3>
- Davydov, D., Vilnet, A., 2022. Review of the Cyanobacterial Genus Phormidesmis (Leptolyngbyaceae) with the Description of Apatinema gen. nov. *Diversity* 14 (9), 731. <https://doi.org/10.3390/d14090731>

- Dojani, S., Kauff, F., Weber, B., Büdel, B., 2014. Genotypic and phenotypic diversity of Cyanobacteria in biological soil crusts of the succulent Karoo and Nama Karoo of Southern Africa. *Microbial Ecology* **67** (2), 286–301. <https://doi.org/10.1007/s00248-013-0301-5>
- Elster, J., 2002. Ecological classification of terrestrial algal communities in polar environments. *Ecological Studies* **154**, 303–326.
- Evans, R.D., Belnap, J., Garcia-Pichel, E., Phillips, S.L., 2003. Global change and the future of biological soil crusts. In: Belnap, J., Lange, O.L. (eds.), *Biological soil crusts: structure, function, and management*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin – Heidelberg, Germany, 417–429.
- Fogg, G.E., 1998. The biology of polar habitats. Oxford University Press, Oxford, UK, 263 p.
- Gaysina, L.A., Saraf, A., Singh, P., 2019. Cyanobacteria in diverse habitats. In: Mishra, A.K., Tiwari, D.N., Rai, A.N. (eds.), *Cyanobacteria From Basic Science to Applications*. Elsevier, Netherlands, 1–28. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814667-5.00001-5>
- Golub, V.B., 2021. Land typology by L.G. Ramenskiy and eunis habitat classification (retrospective view). *Vegetation of Russia* **41**, 150–161. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2021.41.150>
- Kaštovská, K., Elster, J., Stibal, M., Šantrůčková, H., 2005. Microbial assemblages in soil microbial succession after glacial retreat in Svalbard (High Arctic). *Microbial Ecology* **50** (3), 396–407. <https://doi.org/10.1007/s00248-005-0246-4>
- Kaštovská, K., Stibal, M., Šabacká, M., Černá, B., Šantrůčková, H., Elster, J., 2007. Microbial community structure and ecology of subglacial sediments in two polythermal Svalbard glaciers characterized by epifluorescence microscopy and PLFA. *Polar Biology* **30** (3), 277–287. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0181-y>
- Kennedy, A.D., 1993. Water as a limiting factor in the Antarctic terrestrial environment: A Biogeographical Synthesis. *Arctic, Antarctic Alpine Research* **25**, 308–315.
- Kol, E., Eurola, S., 1974. Red snow algae from Spitzbergen. *Astarte* **7**, 61–66.
- Komárek, J., 2013. Cyanoprokaryota 3. Teil: Heterocytous genera. *Süßwasserflora von Mitteleuropa* **19** (3), 1–1113. <https://doi.org/10.1007/978-3-8274-2737-3>
- Komárek, J., Anagnostidis, K., 2008a. Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. *Süßwasserflora von Mitteleuropa* **19** (1), 1–556.
- Komárek, J., Anagnostidis, K., 2008b. Cyanoprokaryota 2. Teil: Oscillatoriales. *Süßwasserflora von Mitteleuropa* **19** (2), 1–759.
- Kvíděrová, J., Elster, J., Komárek, J., 2019. Ecophysiology of Cyanobacteria in the Polar Regions. In: Mishra, A.K., Tiwari, D.N., Rai, A.N. (eds.), *Cyanobacteria From Basic Science to Applications*. Elsevier, Netherlands, 277–302. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814667-5.00014-3>
- Lagerheim, G., 1984. Ein Beitrag zur Schneeflora Spitzbergens. *La nuova notarisia* **5**, 650–654.
- Melekhin, A.V., Davydov, D.A., Borovichev, E.A., Shalygin, S.S., Konstantinova, N.A., 2019. CRIS – service for input, storage and analysis of the biodiversity data of the cryptogams. *Folia Cryptogamica Estonica* **56**, 99–108. <https://doi.org/10.12697/fce.2019.56.10>
- Metting, B., 1981. The systematics and ecology of soil algae. *Botanical Review* **47**, 195–312.

- Müller, T., Bleiß, W., Martin, C.-D., Rogaschewski, S., Fuhr, G., 1998. Snow algae from northwest Svalbard: their identification, distribution, pigment and nutrient content. *Polar Biology* **20** (1), 14–32. <https://doi.org/10.1007/s003000050272>
- Newton, A.P.W., 1982. Red-colored snow algae in Svalbard – some environmental factors determining the distribution of *Chlamydomonas nivalis* (Chlorophyta Volvocales). *Polar Biology* **1**, 167–172.
- Onofri, S., de la Torre, R., de Vera, J.-P., Ott, S., Zucconi, L. et al., 2012. Survival of rock-colonizing organisms after 1.5 years in outer space. *Astrobiology* **12** (5), 508–516. <https://doi.org/10.1089/ast.2011.0736>
- Pushkareva, E., Johansen, J.R., Elster, J., 2016. A review of the ecology, ecophysiology and biodiversity of microalgae in Arctic soil crusts. *Polar Biology* **39**, 2227–2240. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1902-5>
- Rippin, M., Komsic-Buchmann, K., Williams, L., Borchhardt, N., Karsten, U. et al., 2015. Biological soil crust diversity and variability of the Arctic and Antarctic. 6th European Phycological Congress, London, UK, 172–174.
- Stibal, M., Šabacká, M., Kaštovská, K., 2006. Microbial communities on glacier surfaces in Svalbard: impact of physical and chemical properties on abundance and structure of Cyanobacteria and Algae. *Microbial Ecology* **52** (4), 644–654. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9083-3>
- Svoboda, J., Henry, G.H.R., 1987. Succession in marginal arctic environments. *Arctic Antarctic and Alpine Research* **4**, 373–384.
- Turicchia, S., Ventura, S., Schütte, U., Soldati, E., Zielke, M., Solheim, B., 2005. Biodiversity of the cyanobacterial community in the foreland of the retreating glacier Midtre Lovénbreen, Spitsbergen, Svalbard. *Algological Studies/Archiv für Hydrobiologie, Supplement Volumes* **117**, 427–440. <https://doi.org/10.1127/1864-1318/2005/0117-0427>
- Vincent, W.F., 1988. Microbial ecosystems in Antarctica. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 304 p.
- Zakhia, F., Jungblut, A.-D., Taton, A., Vincent, W.F., Willemotte, A., 2008. Cyanobacteria in cold ecosystems. In: Margesin, R., Schinner, F., Marx, J.-C., Gerday, C. (eds.), *Psychrophiles: from Biodiversity to Biotechnology*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, Germany, 121–135. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-74335-4\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-540-74335-4_8)

## References

- Davies, C.E., Moss, D., Hill, M.O., 2004. EUNIS Habitat classification. Belnap, J., Weber, B., Büdel, B., 2016. Biological soil crusts as an organizing principle in drylands. In: Weber, B., Büdel, B., Belnap, J. (eds.), *Biological soil crusts: an organizing principle in drylands*. Springer International Publishing, Cham, Germany, 3–13.
- Billi, D., Viaggiu, E., Cockell, C.S., Rabbow, E., Horneck, G., Onofri, S., 2011. Damage escape and repair in dried *Chroococcidiopsis* spp. from hot and cold deserts exposed to simulated space and martian conditions. *Astrobiology* **11** (1), 65–73. <https://doi.org/10.1089/ast.2009.0430>
- Bliss, L.C., Henry, G.H.R., Svoboda, J., 1994. Patterns of plant distribution within two polar desert landscapes. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **26**, 46–55.
- Bowker, M.A., Reed, S.C., Maestre, F.T., Eldridge, D.J., 2018. Biocrusts: the living skin of the earth. *Plant and Soil* **429** (1–2), 1–7. <https://doi.org/10.1007/s11104-018-3735-1>

- Davies, C.E., Moss, D., Hill, M.O., 2004. EUNIS Habitat classification. Copenhagen, Denmark, 307 p.
- Davydov, D.A., 2009a. Annotirovannyi spisok tsyanoprokariot Murmanskoi oblasti. I. Chroococcales [Annotated list of Cyanoprokaryota from Murmansk Region. I. Chroococcales]. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii [Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium]* **43**, 50–62. (In Russian). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2009.43.50>
- Davydov, D.A., 2009a. Annotirovannyi spisok tsyanoprokariot Murmanskoi oblasti. II. Oscillatoriales [Annotated list of Cyanoprokaryota from Murmansk Region. II. Oscillatoriales]. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii [Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium]* **43**, 63–70. (In Russian). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2009.43.63>
- Davydov, D.A., 2010a. Tsyanooprokarioty i ikh rol' v protsesse azotfiksatsii v nazemnykh ekosistemakh Murmanskoi oblasti [Cyanoprokaryota and their role in the process of nitrogen fixation in terrestrial ecosystems of the Murmansk region]. GEOS, Moscow, Russia, 184 p. (In Russian).
- Davydov, D.A., 2010b. Annotirovannyi spisok tsyanoprokariot Murmanskoi oblasti. III. Nostocales, Stigonematales [Annotated list of Cyanoprokaryota from Murmansk Region. III. Nostocales, Stigonematales]. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii [Novitates Systematicae Plantarum non Vascularium]* **44**, 56–68. (In Russian). <https://doi.org/10.31111/nsnr/2010.44.56>
- Davydov, D.A., 2011. Vidovoy sostav Cyanoprokaryota zapadnogo berega zaliva Gren-f'ord (arkhipelag Shpitsbergen) [Diversity of the Cyanoprokaryota of the Grønfjord western coast (Spitsbergen, Svalbard)]. *Botanicheskiy zhurnal [Russian botanical journal]* **96** (11), 1409–1420. (In Russian).
- Davydov, D., 2013. Diversity of the Cyanoprokaryota in polar deserts of Rippfjorden east coast, North-East Land (Nordaustlandet) Island, Spitsbergen. *Algological Studies* **142**, 29–43. <https://doi.org/10.1127/1864-1318/2013/0082>
- Davydov, D., 2014a. Diversity of the Cyanoprokaryota of the area of settlement Pyramiden, West Spitsbergen Island, Spitsbergen archipelago. *Folia Cryptogamica Estonica* **51**, 13–23. <https://doi.org/10.12697/fce.2014.51.02>
- Davydov, D.A., 2014b. Tsyanooprokarioty zonal'nykh i gornykh tundr Murmanskoy oblasti [Cyanoprokaryotes of zonal and alpine tundras of the Murmansk Region]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN [Proceedings of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences]* **2**, 66–76. (In Russian).
- Davydov, D., 2016. Diversity of the Cyanoprokaryota in polar deserts of Innvika cove North-East Land (Nordaustlandet) Island, Spitsbergen. *Czech Polar Reports* **6** (1), 66–79. <https://doi.org/10.5817/CPR2016-1-7>
- Davydov, D., 2017. Cyanoprokaryotes of the west part of Oscar II Land, West Spitsbergen Island, Spitsbergen archipelago. *Czech Polar Reports* **7** (1), 94–108. <https://doi.org/10.5817/CPR2017-1-10>
- Davydov, D.A., 2018. Nakhodki novykh vidov tsyanoprokariot v ushchel'ye Aykuayvenchorr (Khibiny, Murmanskaya oblast') [New records of some Cyanoprokaryotes in the Aykuivenchorr ravine (Khibiny Mountains, Murmansk Region)]. *Trudy Karel'skogo nauchnogo tsentra RAN [Proceedings of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences]* **8**, 132. (In Russian). <https://doi.org/10.17076/bg734>
- Davydov, D., 2021a. Cyanobacterial diversity of Svalbard Archipelago. *Polar Biology* **44** (10), 1967–1978. <https://doi.org/10.1007/s00300-021-02931-3>
- Davydov, D., 2021b. Cyanobacterial Diversity of the Northern Polar Ural Mountains. *Diversity* **13** (11), 607. <https://doi.org/10.3390/d13110607>

- Davydov, D.A., 2022. Spetsifika tsianoprokariot evroaziatskoi Arktiki na primere flory arhipelaga Shpitsbergen [Specificity of cyanoprokaryotes of the Eurasian Arctic using the example of the flora of the Spitsbergen archipelago]. *Doctor of Sciences in Biology thesis*. Novosibirsk, Russia, 591 p. (In Russian).
- Davydov, D., Patova, E., 2018. The diversity of Cyanoprokaryota from freshwater and terrestrial habitats in the Eurasian Arctic and Hypoarctic. *Hydrobiologia* **811** (1), 119–137. <https://doi.org/10.1007/s10750-017-3400-3>
- Davydov, D., Redkina, V., 2021. Vodorosli i tsianoprokarioty na uchastkakh samozarastaniya zoloshlakootvalov TETS goroda Apatity (Murmanskaya oblast') [Algae and Cyanoprokaryotes on naturally overgrowing ash dumps of the Apatity thermal power station (Murmansk Region)]. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN [Proceedings of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences]* **1**, 51–68. (In Russian). <https://doi.org/10.17076/bg1270>
- Davydov, D.A., Denisov, D.B., Patova, E.N., 2013. Vodorosli i tsianoprokarioty v raznotipnykh ozerakh vostochnoi chasti Arhipelaga Shpitsbergen [Algae and cyanoprokaryotes in different types of lakes in the eastern part of the Spitsbergen Archipelago]. *Materialy vserossiiskoi konferentsyi "Bioraznoobrazie ekosistem Krainego Severa: inventarizatsiya, monitoring, okhrana" [Proceedings of the All-Russian Conference "Biodiversity of Ecosystems of the Far North: Inventory, Monitoring, Protection"]*. Syktyvkar, Russia, 197–200. (In Russian).
- Davydov, D., Vilnet, A., 2022. Review of the Cyanobacterial Genus Phormidesmis (Leptolyngbyaceae) with the Description of Apatinema gen. nov. *Diversity* **14** (9), 731. <https://doi.org/10.3390/d14090731>
- Dojani, S., Kauff, F., Weber, B., Büdel, B., 2014. Genotypic and phenotypic diversity of Cyanobacteria in biological soil crusts of the succulent Karoo and Nama Karoo of Southern Africa. *Microbial Ecology* **67** (2), 286–301. <https://doi.org/10.1007/s00248-013-0301-5>
- Elster, J., 2002. Ecological classification of terrestrial algal communities in polar environments. *Ecological Studies* **154**, 303–326.
- Evans, R.D., Belnap, J., Garcia-Pichel, E., Phillips, S.L., 2003. Global change and the future of biological soil crusts. In: Belnap, J., Lange, O.L. (eds.), *Biological soil crusts: structure, function, and management*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin – Heidelberg, Germany, 417–429.
- Fedosov, V.E., 2014. Osnovnye zakonomernosti differentsiatsii brioflory Gipoarktiki na primere iugovostochnogo Taimyra [Basic patterns of differentiation of Hypoarctic bryoflora using the example of southeastern Taimyr]. *Doctor of Sciences in Biology thesis abstract*. Moscow, Russia, 51 p. (In Russian).
- Fogg, G.E., 1998. The biology of polar habitats. Oxford University Press, Oxford, UK, 263 p.
- Gaysina, L.A., Saraf, A., Singh, P., 2019. Cyanobacteria in diverse habitats. In: Mishra, A.K., Tiwari, D.N., Rai, A.N. (eds.), *Cyanobacteria From Basic Science to Applications*. Elsevier, Netherlands, 1–28. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814667-5.00001-5>
- Golub, V.B., 2021. Land typology by L.G. Ramenskiy and eunis habitat classification (retrospective view). *Vegetation of Russia* **41**, 150–161. <https://doi.org/10.31111/vegrus/2021.41.150>
- Kaštovská, K., Elster, J., Stibal, M., Šantrůčková, H., 2005. Microbial assemblages in soil microbial succession after glacial retreat in Svalbard (High Arctic). *Microbial Ecology* **50** (3), 396–407. <https://doi.org/10.1007/s00248-005-0246-4>
- Kaštovská, K., Stibal, M., Šabacká, M., Černá, B., Šantrůčková, H., Elster, J., 2007. Microbial community structure and ecology of subglacial sediments in two polythermal Svalbard glaciers characterized

- by epifluorescence microscopy and PLFA. *Polar Biology* **30** (3), 277–287. <https://doi.org/10.1007/s00300-006-0181-y>
- Kennedy, A.D., 1993. Water as a limiting factor in the Antarctic terrestrial environment: A Biogeographical Synthesis. *Arctic, Antarctic Alpine Research* **25**, 308–315.
- Kol, E., Eurola, S., 1974. Red snow algae from Spitzbergen. *Astarte* **7**, 61–66.
- Komárek, J., 2013. Cyanoprokaryota 3. Teil: Heterocytous genera. *Süßwasserflora von Mitteleuropa* **19** (3), 1–1113. <https://doi.org/10.1007/978-3-8274-2737-3>
- Komárek, J., Anagnostidis, K., 2008a. Cyanoprokaryota 1. Teil: Chroococcales. *Süßwasserflora von Mitteleuropa* **19** (1), 1–556.
- Komárek, J., Anagnostidis, K., 2008b. Cyanoprokaryota 2. Teil: Oscillatoriales. *Süßwasserflora von Mitteleuropa* **19** (2), 1–759.
- Komulainen, S.F., 2011. Ekologicheskie gruppirovki vodoroslei v vodnykh ekosistemakh i problemy klassifikatsii [Ecological groups of algae in aquatic ecosystems and classification problems]. In: Patova, E.N. (ed.), *Vodorosli: taksonomiia, ekologiia, ispol'zovanie v monitoring [Algae: taxonomy, ecology, use in monitoring]*. Ural Branch of RAS, Ekaterinburg, Russia, 128–134. (In Russian).
- Koroleva, N.E., 2016. Osnovnye tipy rastitel'nykh soobshchestv "Russkogo Shpitsbergena" [Main types of plant communities of "Russian Svalbard"]. *Trudy Karelskogo nauchnogo tsentra RAN [Proceedings of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences]* **7**, 3–23. (In Russian).
- Kvídařová, J., Elster, J., Komárek, J., 2019. Ecophysiology of Cyanobacteria in the Polar Regions. In: Mishra, A.K., Tiwari, D.N., Rai, A.N. (eds.), *Cyanobacteria From Basic Science to Applications*. Elsevier, Netherlands, 277–302. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-814667-5.00014-3>
- Lagerheim, G., 1984. Ein Beitrag zur Schneeflora Spitzbergens. *La nuova notarisia* **5**, 650–654.
- Melekhin, A.V., Davydov, D.A., 2007. "Mikromestoobitanie" kak bazovoe ponyatie v izuchenii ekologii lishainikov i tsyanoprokariot ["Microhabitat" as a basic concept in the study of lichen and cyanoprokaryote ecology]. *Sbornik dokladov molodezhnoi nauchnou konferentsii "Geosferno-biosfernye vzaimodeistviya, bioraznoobrazie i sostoyanie biosistem v vysokikh shirotakh" [Collection of reports of the youth scientific conference "Geosphere-Biosphere Interactions, Biodiversity and the State of Biosystems in High Latitudes"]*. Apatity, Russia 42–45. (In Russian).
- Melekhin, A.V., Davydov, D.A., 2009. Ispol'zovanie sistemy baz dannykh v gerbarii Polyarno-al'piiskogo botanicheskogo sada-instituta [Using the database system in the herbarium of the Polar-Alpine Botanical Garden-Institute]. *Materialy mezhdunarodnoi konferentsii "Formirovanie baz dannykh po bioraznoobraziyu – opyt, problemy, resheniya" [Proceedings of the International Conference "Formation of Biodiversity Databases – Experience, Problems, Solutions"]*. Barnaul, Russia, 160–166. (In Russian).
- Melekhin, A.V., Davydov, D.A., Shalygin, S.S., Borovichev, E.A., 2013. Obshchedostupnaya informatsionnaya sistema po bioraznoobraziyu tsyanoprokariot i lishaynikov CRIS (Cryptogamic Russian Information System) [Open information system on biodiversity cyanoprokaryotes and lichens CRIS (Cryptogamic Russian Information System)]. *Byulleten' Moskovskogo obshchestva ispytateley prirody. Otdel biologicheskii [Bulletin of the Moscow Society of Natural Scientists. Department of Biology]* **118** (6), 51–56. (In Russian).
- Melekhin, A.V., Davydov, D.A., Borovichev, E.A., Shalygin, S.S., Konstantinova, N.A., 2019. CRIS – service for input, storage and analysis of the biodiversity data of the cryptogams. *Folia Cryptogamica Estonica* **56**, 99–108. <https://doi.org/10.12697/fce.2019.56.10>

- Metting, B., 1981. The systematics and ecology of soil algae. *Botanical Review* **47**, 195–312.
- Müller, T., Bleiß, W., Martin, C.-D., Rogaschewski, S., Fuhr, G., 1998. Snow algae from northwest Svalbard: their identification, distribution, pigment and nutrient content. *Polar Biology* **20** (1), 14–32. <https://doi.org/10.1007/s003000050272>
- Newton, A.P.W., 1982. Red-colored snow algae in Svalbard – some environmental factors determining the distribution of *Chlamydomonas nivalis* (Chlorophyta Volvocales). *Polar Biology* **1**, 167–172.
- Onofri, S., de la Torre, R., de Vera, J.-P., Ott, S., Zucconi, L. et al., 2012. Survival of rock-colonizing organisms after 1.5 years in outer space. *Astrobiology* **12** (5), 508–516. <https://doi.org/10.1089/ast.2011.0736>
- Pushkareva, E., Johansen, J.R., Elster, J., 2016. A review of the ecology, ecophysiology and biodiversity of microalgae in Arctic soil crusts. *Polar Biology* **39**, 2227–2240. <https://doi.org/10.1007/s00300-016-1902-5>
- Ramensky, L.G., 1971. Izbrannye raboty [Selected works]. Nauka, Leningrad, USSR, 334 p. (In Russian).
- Rippin, M., Komsic-Buchmann, K., Williams, L., Borchhardt, N., Karsten, U. et al., 2015. Biological soil crust diversity and variability of the Arctic and Antarctic. 6th European Phycological Congress, London, UK, 172–174.
- Stibal, M., Šabacká, M., Kaštovská, K., 2006. Microbial communities on glacier surfaces in Svalbard: impact of physical and chemical properties on abundance and structure of Cyanobacteria and Algae. *Microbial Ecology* **52** (4), 644–654. <https://doi.org/10.1007/s00248-006-9083-3>
- Svoboda, J., Henry, G.H.R., 1987. Succession in marginal arctic environments. *Arctic Antarctic and Alpine Research* **4**, 373–384.
- Turicchia, S., Ventura, S., Schütte, U., Soldati, E., Zielke, M., Solheim, B., 2005. Biodiversity of the cyanobacterial community in the foreland of the retreating glacier Midtre Lovènreen, Spitsbergen, Svalbard. *Algological Studies/Archiv für Hydrobiologie, Supplement Volumes* **117**, 427–440. <https://doi.org/10.1127/1864-1318/2005/0117-0427>
- Vincent, W.F., 1988. Microbial ecosystems in Antarctica. Cambridge University Press, Cambridge, UK, 304 p.
- Zakhia, F., Jungblut, A.-D., Taton, A., Vincent, W.F., Wilmotte, A., 2008. Cyanobacteria in cold ecosystems. In: Margesin, R., Schinner, F., Marx, J.-C., Gerday, C. (eds.), *Psychrophiles: from Biodiversity to Biotechnology*. Springer Berlin Heidelberg, Berlin, Heidelberg, Germany, 121–135. [https://doi.org/10.1007/978-3-540-74335-4\\_8](https://doi.org/10.1007/978-3-540-74335-4_8)