

О.Н. ВИНОГРАДОВА

Институт ботаники им. Н.Г. Холодного НАН Украины,
ул. Терещенковская, 2, 01601 Киев, Украина
e-mail: o.vinogradova@gmail.com

ОСОБЕННОСТИ ПОЧВЕННЫХ И СКАЛЬНЫХ *CYANOPROKARYOTA* ПУСТЫНИ НЕГЕВ (ИЗРАИЛЬ)

Изучены почвенные и скальные *Cyanoprokaryota* пустыни Негев. Показано, что они играют основную роль в формировании криптогамных сообществ этих местообитаний. В литофитоне отмечено большее видовое и таксономическое разнообразие цианопрокариот, но показатели встречаемости и обилия видов были низкими. В эдафоне доминировали виды-пленкообразователи, формирующие стабильные по составу фотопрокариотические сообщества, занимающие значительные площади и представляющие собой основную продуктивную силу аридных ландшафтов. В целом выявлено 34 вида из пяти порядков, 13 семейств и 23 родов *Cyanoprokaryota*. Общей чертой систематической структуры эдафона и литофитона является ведущая роль порядка *Nostocales*. Характерными видами для пустыни Негев можно считать *Schizothrix arenaria*, *Hassalia byssoidea*, *Nostoc linckia*, *N. punctiforme*.

Ключевые слова: *Cyanoprokaryota*, эдафон, литофитон, пустыня, Негев, Израиль.

Введение

В аридных условиях *Cyanoprokaryota* играют значительную роль в обеспечении стабильности пустынных экосистем, подвергающихся интенсивному воздействию солнечной радиации, резким перепадам температуры и водному дефициту (Wynn-Williams, 2000; Hu et al., 2012). Колонизируя различные типы местообитаний (почву, поверхность горных пород, трещины в скалах), *Cyanoprokaryota* обеспечивают их углеродом и азотом, создают органические вещества, используемые другими членами пищевой цепи, и влияют на физическое состояние субстрата путем секреции биологических соединений (Lange et al., 1992; Mazon et al., 1996; Mager, Thomas, 2011). По типу местообитания водоросли пустынь делятся на почвенные (эдафические) и скальные (литофитные). Изучение упомянутых экологических групп продолжается уже более полувека (Виноградова, 2013), однако данные об их видовом разнообразии, а также структуре и особенностях пустынных альгосообществ в зависимости от типа субстрата, климатических параметров и т.д. все еще неполные. Мы изучали эти вопросы на примере пустыни Негев, где представлен широкий спектр ксерических местообитаний. Рассматривали цианопрокариоты двух основных экотопов аридных ландшафтов: эдафона и литофитона. Были исследованы образцы горных пород различного типа, поверхностный слой почвы под кустарничковыми ассоциациями с доминированием *Noaea mucronata* и *Sacropoterium spinosum*, а также биологические корки на открытых участках почв, лишенных

© О.Н. Виноградова, 2014

высших растений. В данной статье мы приводим обобщенные результаты полученных нами данных¹.

Результаты и обсуждение

В исследованных нами экотопах пустыни Негев (почва и поверхность горных пород) *Cyanoprokaryota* были основной, постоянной и часто единственной фотосинтезирующей составляющей криптогамных сообществ. Общей чертой эдафона и литофитона пустыни было то, что именно представители прокариотических фотоавтотрофов играли основную роль в формировании видового разнообразия. Хотя на поверхности горных пород выявлено больше видов (24), чем в эдафоне (17), последние количественно были существенно обильнее, принимая активное участие в формировании биологических корок, занимающих значительные площади, а вот на скалах любые заметные невооруженным глазом разрастания отсутствовали. При культивировании оказалось, что все образцы почвы и почвенных пленок содержали фотосинтезирующие организмы, а из образцов горных пород около четверти были стерильными. В образцах эдафона зафиксировано полное доминирование прокариотических фотоавтотрофов – они отмечены во всех изученных образцах, в 89,5 % образцов выявлены исключительно представители *Cyanoprokaryota*. Для горных пород этот показатель был вдвое меньше (42,9 %), цианопрокариоты встречались в культурах из 67,3 % образцов. По количеству видов этой группы в образце эдафон также значительно опережал литофитон как в абсолютных цифрах (в почвенных образцах найдено от 4 до 12 видов, а на горных породах от 0 до 7), так и в насыщенности образцов видами (в эдафоне выявлено в среднем 7,2 вида в образце, а на скалах этот показатель был в 4,5 раза меньше – 1,6 вида).

Обобщенный список *Cyanoprokaryota* пустыни Негев содержит 34 вида из пяти порядков, 13 семейств и 23 родов. Наиболее богаты видами порядки *Oscillatoriales* и *Nostocales* (26,5 % каждый), семейства *Phormidiaceae* (23,5 %) и *Nostocaceae* (17,6 %). Общей чертой систематической структуры эдафона и литофитона является ведущая роль порядка *Nostocales*, занимающего лидирующее положение в спектрах обоих экотопов (29,4 % и 29,1 % соответственно), менее значима была доля порядка *Chroococcales*. На скалах его представители составляли пятую часть всех видов (20,8 %), а в эдафоне – всего 5,9 %. Ведущими семействами литофитона были также *Phormidiaceae* и *Nostocaceae* (по 20,8 %), в эдафоне к ним прибавилось семейство *Pseudanabaenaceae* (доля каждого из трех вышеназванных семейств 17,6 %). Высокая доля ностокальных, очевидно, связана с большей независимостью гетероцитных форм от внешних условий, поскольку они способны обеспечивать себя не только углеродом, но и азотом.

Оценивая родовой спектр *Cyanoprokaryota* эдафона и литофитона пустыни Негев, можно отметить, что из 23 родов, входящих в его состав, общими были лишь девять. Различия в родовом спектре связаны с особенностями исследованных экотопов. На поверхности сухих скал выявлены представители родов, часто встречающихся в аэрофитоне: *Gleotheca* Nägeli, *Gloeocapsopsis* Geitler ex Komárek, *Chroococcidiopsis* Geitler, *Calothrix* Agardh ex Bornet et Flahault, а в почвенных условиях развивались террестриальные виды родов *Symploca* Kütz. ex Gomont, *Scytonema* Agardh ex Bornet et Flahault, *Trichormus* (Ralfs ex Bornet et

¹Описание материалов и методов исследований почвенных и скальных цианопрокариот пустыни Негев даны в наших предыдущих публикациях (Vinogradova et al., 2004, 2005).

Flahault) Komárek et Anagn., общими для эдафона и литофитона были представители родов с широкой экологической амплитудой и виды, тяготеющие к наземным условиям существования (см. таблицу).

Встречаемость и экологическая характеристика видов *Cyanoprokaryota* пустыни Негев

Таксон	Встречаемость, %			Экология
	Почва	Корки	Скалы	
<i>Aphanothece castagnei</i> (Bréb.) Rabenh.	-	-	2	Аф
<i>A. saxicola</i> Nägeli	20	11,1		Аф
<i>Gloeothece confluens</i> Nägeli	-	-	4,1	Аф
<i>Rhabdoderma</i> sp.	-	-	2	
<i>Synechococcus elongatus</i> (Nägeli) Nägeli	-	33,4	2	Аф
<i>Synechocystis pevalekii</i> Erceg.	-	11,1		Аф
<i>Aphanocapsa muscicola</i> (Menegh.) Wille	-			Аф
<i>A. pulvereae</i> (Wood) Koval.	40	67	16,4	Т
<i>Gloeocapsopsis pleurocapsoides</i> (Nováček) Komárek et Anagn.	-	-	2	Аф
<i>Chroococciopsis kashaii</i> Friedmann	-	-	6,1	Аф
<i>Chroococciopsis</i> sp.	-	-	6,1	
<i>Leptolyngbya angustissima</i> (West et G.S. West) Anagn. et Komárek	60	67	-	Акв.-Т
<i>L. edaphica</i> (Hollerb. ex Elenkin) Anagn. et Komárek	20	33,3	10,2	Т-Сб
<i>L. foveolarum</i> (Rabenh. ex Gomont) Anagn. et Komárek	-	-	4,1	Т-Сб
<i>L. tenuis</i> (Gomont) Anagn. et Komárek	80	77,9		Эвр.
<i>Schizothrix arenaria</i> Gomont	80	67	10,2	Сб
<i>S. lenormandiana</i> Gomont	-	-	2	Акв.-Сб
<i>Pseudophormidium hollerbachianum</i> (Elenkin) Anagn.	-	-	8,2	Т-Ед
<i>Phormidium papyraceum</i> Gomont ex Gomont	-	-	4,1	Акв.-Сб
<i>Ph. takyricum</i> (Novichk.) O.M. Vynogr.	20	11,1	-	Т
<i>Symploca muscorum</i> Gomont ex Gomont	50	33,3	-	Сб
<i>Porphyrosiphon luteus</i> (Gomont ex Gomont) Anagn. et Komárek	-	-	2	Акв.-Сб
<i>Symplocastrum friesii</i> [Agardh] ex Kirchn.	-	-	14,3	Т-Сб
<i>Microcoleus vaginatus</i> Gomont ex Gomont	50	77,9	-	Т-Сб
<i>Microcoleus</i> sp.	-	-	2,0	
<i>Lyngbya martensiana</i> Menegh. ex Gomont	10	-	-	Акв.-Сб
<i>Scytonema hofmanni</i> Agardh ex Bornet et Flahault	-	11,1	-	Аф
<i>Hassallia byssoidea</i> Hassall ex Bornet et Flahault	70	88,9	4,1	Т.-Аф
<i>Calothrix parietina</i> (Nägeli) Thur.	-	-	2,0	Акв.-Сб
<i>Nodularia sphaerocarpa</i> Bornet et Flahault	-	-	4,1	Акв.-Сб
<i>Nostoc calcicola</i> Bréb. ex Bornet et Flahault	-	-	4,1	Т-Сб
<i>N. ellipsoforum</i> Rabenh.	-	-	2	Т-Сб
<i>N. linckia</i> f. <i>terrestris</i> Elenkin	100	88,9	20,4	Т
<i>N. punctiforme</i> (Kütz.) Har.	70	44,5	24,5	Т
<i>Trichormus rotundosporus</i> (Hollerb.) Komárek et Anagn.	10	-	-	Сб-Т

Условные обозначения: Эвр. – эврибионт; Т – террестриальный; Акв. – аквальный; Эд – эдафический; Аф – аэрофит; Сб – субаэрофит.

Еще одним существенным отличием почвы и скал были показатели встречаемости видов. Виды, выделенные из образцов почвы и биологических корок, имели высокие значения частоты встречаемости – для половины из них $F \geq 50\%$; в литофитоне же этот показатель был существенно ниже ($F = 2,0\text{--}24,5\%$). Из видов, наиболее распространенных в эдафических условиях, только *Nostoc punctiforme* ($F = 24,5\%$) и *N. linckia* f. *terrestris* ($F = 20,4\%$) на поверхности сухих скал встречались чаще других. По нашему мнению, это связано с различиями в экологических условиях сравниваемых местообитаний. Поверхность горных пород, как биотоп, имеет гораздо больше факторов влияния на литобиоту за счет макроэкологических (климатических, геологических, ландшафтных) и микроэкологических (экспозиция, наличие щелей и выступов на поверхности скалы, цвет и пористость субстрата, степень прозрачности и проницаемости поверхностных слоев породы и т.д.) особенностей. В аридных экосистемах на расстоянии нескольких сантиметров (или даже миллиметров) могут соседствовать микроэкоотопы, отличающиеся между собой основными стресс-факторами (дефицитом влаги, солнечной радиацией и высокой температурой воздуха), и в них будут развиваться виды с различным адаптивным потенциалом. В последние годы для литофитных цианобактериальных сообществ даже появилось понятие «наноклиматическое окружение» (Warren-Rhodes et al., 2007). В этом заключается принципиальное отличие поверхности горных пород от эдафона, где микроэкологические условия, также формирующиеся под влиянием вышеперечисленных стресс-факторов, более выровнены, что способствует формированию стабильных сообществ цианопрокариот с определенными видами-доминантами, которые благодаря комплексу физиолого-биохимических адаптаций превратились в основную продуктивную силу аридных ландшафтов. Наиболее распространенными и обильно вегетирующими видами цианопрокариот в пустыне Негев, которые можно считать характерными видами, были *Schizothrix arenaria*, *Hassalia byssoidea*, *Nostoc linckia*, *N. punctiforme*.

Если сопоставить списки *Cyanoprokaryota* эдафона и литофитона пустыни Негев и проанализировать виды по их экологической характеристике, то можно утверждать, что в формировании флоры ведущую роль играют террестриальные десиккативные стресс-толеранты (т.е. виды, приспособленные к существованию в условиях дефицита влаги и переживанию состояния обезвоживания без потери физиологических функций), виды с широкой экологической амплитудой представлены в незначительном числе. Общих для почвы и поверхности горных пород видов было всего семь: *Synechococcus elongatus*, *Aphanocapsa pulvereae*, *Leptolyngbya edaphica*, *Sch. arenaria*, *H. byssoidea*, *N. linckia* f. *terrestris*, *N. punctiforme*. Все это ксеробионтные аэрофитно-почвенные виды, распространенные в жарких пустынях мира (Новичкова-Иванова, 1980; Cameron, 1963; Budel, Wessels, 1991; Lange et al., 1992; Flechtner et al., 1998; Wynn-Williams, 2000; Guo et al., 2008; Alwathani, Johansen, 2011). Они способны переживать долгие засушливые периоды благодаря эволюционно выработанным адаптационным стратегиям, нацеленным на быстрое поглощение и длительное удержание влаги (Pócs, 2009). Важную роль в этом играют слизистые обертки и влагалища, способствующие регуляции водообмена и стабилизации клеточных мембран в периоды обезвоживания, а также защищающие клеточные механизмы от поражающего воздействия солнечной радиации (Garcia-Pichel et al., 1992; Grilli-

Caiola et al., 1993; Tamaru et al., 2005). Дессикативно-толерантные цианопрокариоты способны выживать в условиях почти полной потери воды; как только на них попадает атмосферная влага, в клетках быстро восстанавливаются метаболические системы и поврежденные компоненты клеток, начинается фотосинтез (Potts, Friedmann, 1981; Scherer et al., 1986; Satoh et al., 2002; Fleming et al., 2007). Например, *Nostoc ellipsosporum* прорастал после 70 лет хранения в гербарии (Bristol, 1919, цит. по Round, 1984). *Microcoleus vaginatus*, *N. linckia* f. *terrestris* и *N. punctiforme* сохранили жизнеспособность в сухих почвенных образцах после 35 лет хранения (Кондратьева, Кислова, 1995). Все эти виды обнаружены в пустыне Негев.

Таким образом, в почвенных и скальных местообитаниях пустыни Негев *Cyanoprokaryota* выступают в качестве ведущего компонента фотосинтезирующего блока и играют основную роль в формировании видового разнообразия криптогамных сообществ. В 89,5 % образцов эдафона и 67,3 % литофитона выявлены только *Cyanoprokaryota*. По количеству видов цианопрокариот в образце эдафон также значительно опережал литофитон как в абсолютных цифрах (в почвенных образцах найдено от 4 до 12 видов, а на горных породах – от 0 до 7), так и в насыщенности образцов видами (в эдафоне выявлено в среднем 7,2 вида в образце, а на скалах этот показатель был в 4,5 раза меньше – 1,6 вида).

В литофитоне, где представлен широкий спектр микроэкоотопов, отмечено большее видовое и таксономическое разнообразие цианопрокариот, однако показатели встречаемости и обилия всех обнаруженных видов были низкими. В эдафоне главная роль принадлежала видам-пленкообразователям, имеющим хорошо развитые слизистые влагалища. Они выступали в качестве доминантов стабильных по составу сообществ цианопрокариот, занимающих значительные площади и представляющие собой основную продуктивную силу аридных ландшафтов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Виноградова О.М. Синьозелені водорості екстремальних місцезростань: Автореф. дис. ... д-ра. біол. наук. – К., 2013. – 44 с.
- Кондратьева Н.В., Кислова О.А. Видовой состав и встречаемость *Cyanophyta* в образцах почв после многолетнего хранения в воздушно-сухом состоянии // Альгология. – 1995. – 5(1). – С. 29–33.
- Новичкова-Иванова Л.Н. Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. – Л.: Наука, 1980. – 255 с.
- Alwathani H., Johansen J. Cyanobacteria in soils from Mojave Desert ecosystem // Monogr. W-N Amer. Nat. – 2011. – 5. – P. 71–89.
- Budel B., Wessels D.C.J. Rock-inhabiting blue-green algae / cyanobacteria from hot arid regions // Arch. Hydrobiol. Algol. Stud. – 1991. – 64. – P. 385–398.
- Cameron R.E. Algae of southern Arizona. Pt I. Introduction – blue-green algae // Rev. Algol. – 1963. – 4. – P. 282–318.
- Flechtner V.R., Johansen J., Clark W.H. Algal composition of microbiotic crusts from the central desert of Baja California, Mexico // The Great Basin Nat. – 1998. – 4. – P. 295–311.
- Fleming E.D., Castenholz R.W. Effects of periodic desiccation on the synthesis of the UV-screening compound, scytonemin, in cyanobacteria // Environ. Microbiol. – 2007. – 9(6). – P. 1448–1455.

- Garcia-Pichel F., Sherry N.D., Castenholz R.W. Evidence for an ultraviolet sunscreen role of the extracellular pigment scytonemin in the terrestrial cyanobacterium *Chlorogloeopsis* sp. // Photochem. and Photobiol. – 1992. – 56(1). – P. 17–23.
- Grilli-Caiola M., Ocampo-Friedmann R., Friedmann E.I. Cytology of long-term desiccation in the desert cyanobacterium *Chroococidiopsis* (*Chroococcales*) // Phycologia. – 1993. – 32. – P. 315–322.
- Guo Y.R., Zhao H.L., Zuo X.A. et al. Biological soil crust development and its topsoil properties in the process of dune stabilization, Inner Mongolia, China // Environ. Geol. – 2008. – 54. – P. 653–662.
- Hu C.X., Gao K., Whitton B.A. Semi-arid regions and deserts // Ecology of Cyanobacteria. II: Their Diversity in Space and Time. – Dordrecht: Spring. Sci. + Busin. Media, 2012. – P. 345–369.
- Lange O.L., Kidron G.J., Budel B. et al. Taxonomic composition and photosynthetic characteristics of the «biological soil crusts» covering sand dunes in the western Negev Desert // Funct. Ecol. – 1992. – 6. – P. 519–527.
- Mager D.M., Thomas A.D. The role of extracellular polysaccharides from cyanobacterial soil crusts in dryland surface processes: A review // J. Arid Environ. – 2011. – 75. – P. 91–97.
- Mazon G., Kidron G.J., Vonshak A., Abeliovich A. The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structuring desert microbial crusts // FEMS Microbiol. Ecol. – 1996. – 21. – P. 121–130.
- Pócs T. Cyanobacterial crust types, as strategies for survival in extreme habitats // Acta Bot. Hung. – 2009. – 51(1/2). – P. 147–178.
- Potts M., Friedmann E. I. Effects of water stress on cryptoendolithic cyanobacteria from hot desert rocks // Arch. Microbiol. – 1981. – 130. – P. 67–271.
- Round F. E. The ecology of algae. – Cambridge: Cambridge Univ. Press, 1984. – 567 p.
- Satoh K., Hirai M., Nishio J. et al. Recovery of photosynthetic systems during rewetting is quite rapid in a terrestrial cyanobacterium, *Nostoc commune* // Plant Cell Physiol. – 2002. – 43(2). – P. 170–176.
- Scherer S., Chen T.-W., Böger P. Recovery of adenine-nucleotide pools in terrestrial blue-green algae after prolonged drought periods // Oecologia. – 1986. – 68. – P. 585–588.
- Scherer S., Ernst A., Chen T.-W. Rewetting of drought-resistant blue-green algae: time course of water uptake and reappearance of respiration, photosynthesis, and nitrogen fixation // Ibid. – 1986. – 62. – P. 418–423.
- Tamaru Y., Takani Y., Yoshida T. et al. Crucial role of extracellular polysaccharides in desiccation and freezing tolerance in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* // Appl. Environ. Microbiol. – 2005. – 71. – P. 7327–7333.
- Vinogradova O., Kislova O., Zaadi E. Cyanobacteria in macrophytic and microphytic soil crust samples from the Negev Desert (Israel) // Algae in Terrestrial Ecosystems: Abstracts. Intern. Conf., Kaniv, 2005. – P. 69.
- Vinogradova O., Kovalenko O., Levanets A. et al. Epilithic algal communities of dry rocks of the Negev Desert, Israel // Укр. ботан. журн. – 2004. – 61(2). – С. 7–20.
- Warren-Rhodes K.A., Rhodes K.L., Boile L.N. et al. Cyanobacterial ecology across environmental gradients and spatial scales in China's hot and cold deserts // FEMS Microbiol. Ecol. – 2007. – 61(3). – P. 470–82.
- Wynn-Williams D.D. Cyanobacteria in deserts – life at the limit? // The ecology of cyanobacteria: their diversity in time and space. Dordrecht, etc.: Kluwer Acad. Publ., 2000. – P. 341–366.

Подписал в печать П.М. Царенко

O.N. Vinogradova

N.G. Kholodny Institute of Botany, NAS of Ukraine,
2, Tereshchenkovskaya St., 01601 Kiev, Ukraine
e-mail: o.vinogradova@gmail.com

FEATURES OF EDAPHIC AND ROCK *CYANOPROKARYOTA* IN THE NEGEV DESERT
(ISRAEL)

Edaphic and rock *Cyanoprokaryota* were investigated in the Negev Desert, Israel. It is shown that cyanoprokaryotes play a major role in formation of the cryptogamic communities of these habitats. In lithophyton they had greater species and taxonomic diversity, but low occurrence and abundance of species. In edaphon film-forming species dominated; they form a stable communities of *Cyanoprokaryota* occupying large areas and being the main productive force of arid landscapes. Totally 34 species from five orders, 13 families and 23 genera of *Cyanoprokaryota* were recorded. Common feature of taxonomic structure of edaphon and lithophyton is the leading role of the order *Nostocales*. Characteristic species for the Negev Desert are *Schizothrix arenaria*, *Hassalia byssoidea*, *Nostoc linckia*, *N. punctiforme*.

Key words: *Cyanoprokaryota*, edaphon, lithophyton, desert, Negev, Israel.