А — 73 вида, 24%; Б — 152 вида, 50%; В - 81 вид, 26%; групп континентальности — океаничности: 1 — 88 видов, почти 29%, 2—186 видов, более 61%, 3 — 29 видов, немногим более 9%. Долготные группы: а —85 видов, 28%, 6 — 92 вида, немногим более 30%, в — 69 видов, 23%, г —36 видов, 18%.

Так как гипоарктическая фракция составляет более 70% всей таежно-болотной флоры (и обладает к тому же наименьшим процентом реликтовости), то, естественно, спектры отдельных экологических к географических групп отражают спектр именно этой фракции, за исключением лишь групп долготных. Так, если в этой фракции на первом месте стоит циркумбореальная группа (а), то в целом по флоре — евразиатская (б). Вместе они составляют 58% от всей флоры. Процент эндемизма (субэндемизма) таежно-болотной флоры около 12 (35 субэндемичных и почти эндемичных видов из 306). Все это свидетельствует о том, что таежно-болотная флора Колымского нагорья в основном сложена широко распространенными видами, вполне отвечающими современным условиям существования.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Васильев В. Н. 1958. Происхождение флоры и растительности Дальнего Востока и Восточной Сибири//Мат-лы по истории флоры и растительности СССР. М.; Л. Хохряков А. П. 1985. Флора Магаданской области. М. Юрцев Б. А. 1966. Гипоарктический ботанико-географический пояс и происхождение его флоры. М.; Л. Юрцев Б. А. 1974. Проблемы ботанической географии Северо-Восточной Азии. Л.

Поступила в редакцию
11.05.87

THE GEOGRAPHICAL ANALYSIS OF THE TAIGA-SWAMP FLORA OF THE KOLYMA-MOUNTAINS

A. P. Khokhrjakov

Summary

The taiga-swamp flora of the Kolyma-mountains is viewed as one of the complexes, composing the flora of the Eastern Siberia in general. It contains three main fractions, being distinguished by their relation to the arctic floristic area. Each fraction is subdivided into the folowing parallel groups: latitudal, longitudal and relevantly to the degree of continental — oceanic orientation. The ecology, relicts and endemism are taken into account. The list of all of the fractions and groups of the flora is given, constituting the basis for their comparison.

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. БИОЛ. 1989. Т. 94, ВЫП. 1

УДК 581.557:582.232 + 582.342.2

О ЦИАНЕЯХ В КОРОБОЧКЕ АНДРЕЭИ СКАЛЬНОЙ

Н. И. Филина, В. Р. Филин

В жизни наземных растений азот, как известно, играет громадную роль (Работнов, 1980, 1985). Высшие растения для питания могут использовать только неорганический связанный азот, получая его главным образом из почвы и в незначительных количествах из атмосферы. Только немногие высшие растения получают азот также и от находящихся в их теле симбионтов-азотфиксаторов.

В конкуренции за азот, содержащийся в почве, мохообразные заметно уступают сосудистым растениям, так как, не обладая корневой системой, могут адсорбировать соединения азота из сравнительно небольшого объема почвы. Что же касается соединений азота, поступающих с осадками из атмосферы, то в кочкарной тундре, например, мохообразные перехватывают до 60% этих соединений и по сравнению с сосудистыми более прочно удерживают ионы NH_4+(Van Cleve, Alexander, 1981; Marion et al., 1982). При наличии гумусового горизонта и хорошо развитого растительного покрова потребность мохообразных в связанном азоте удовлетворяется теми его количествами, которые поступают из атмосферы с водой и твердыми частицами, образуются при разложении подстилки и минерализации гумуса, а также при биологической азотфиксации микроорганизмами. Роль поступающих из атмосферы соединений азота и биологически фиксируемого азота существенно возрастает для тех мохообразных, которые образуют пионерные растительные группировки на бедных азотом субстратах.

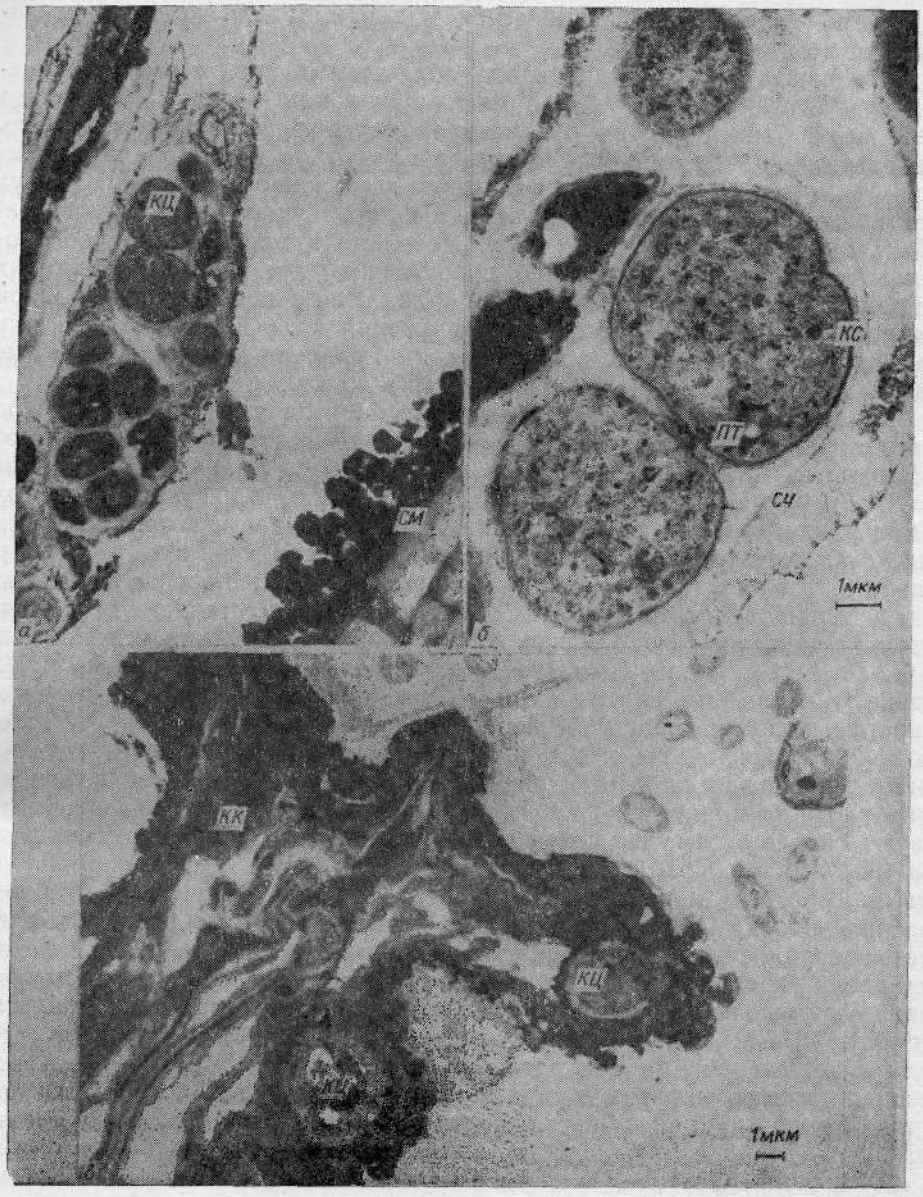
Многие мохообразные вступают в довольно тесные связи с обитающими в верхних горизонтах почвы аэрофильными цианеями, или синезелеными водорослями[1], которые поселяются также и на поверхности мохообразных. Связи эти факультативны, но в ассоциации не только мохообразные, но и цианеи растут обычно лучше, чем в случае их обособленного произрастания. Мохообразные при этом используют продукты метаболизма, в том числе и соединения азота, выделяемые клетками цианей при их жизни и гибели, а цианеи находят близ мохообразных более благоприятный для своего роста режим и используют их экссудаты (Mayland, McIntosh, 1966; Stewart, 1967; Schwabe, 1974; Rodgers, Henriksson, 1976; Brasell et al., 1986; Грунина, Гецен, 1984; Гецен, 1985; Грунина, 1985).

Гораздо реже цианеи поселяются в полостях тела мохообразных, о чем было известно уже W. Hofmeister (1862). Факты нахождения цианей в слоевищах некоторых антоцеротовых и печеночников впоследствии были подвергнуты всестороннему анализу (основную литературу по этому вопросу см. у G. A. Peters et al., 1986). Некоторые ученые рассматривают как пример эндосимбиоза и случаи нахождения цианей в гиалоцистах сфагновых мхов, что также было известно уже в прошлом веке (Limpricht, 1890), но лишь в последние годы привлекло пристальное внимание исследователей (Granhall, Selander, 1973;. Granhall, Lid-Torsvik, 1975; Blasko, Jorden, 1976; Granhall, Hofsten, 1976; Brasilier, 1979, 1980).

Примечательно, что до сих пор цианеи-эндосимбионты были обнаружены только в гаметофитах, но не в спорогониях мохообразных, хотя в стенке коробочки того же Anthoceros есть настоящие устьица, через которые водоросли могли бы проникнуть в спорогенную полость. Поэтому выявленный нами случай нахождения цианей в не имеющей устьиц коробочке андреэи скальной *(Andreaea rupestris* Hedw.) представляет исключительный интерес.

Материал был собран в июне — августе 1981 г. на п-ове Киндо (Беломорское побережье Карельской АССР); способы фиксации и обработки материала описаны ранее (Филина, Филин, 1984). При изу-

[1] Тот факт, что Cyanophyta — прокариоты, не является, на наш взгляд, основанием для отказа от названия «синезеленые водоросли», если, конечно, рассматривать водоросли как экологическую группу, объединяющую разные филы растений, а не считать их, как считали некоторые исследователи в XIX в., таксоном. Из последних публикаций, авторы которых высказываются в пользу сохранения в отечественной литературе термина «синезеленые водоросли», отметим работу В. Я. Костяева (1986).



Колонии синезеленых водорослей в клетках колонки и в полости спорового мешка андреэи скальной (а—е):
кк — клетки колонки; *кс* — клеточная стенка; *кц* — колонии цианей; *пт* — полифосфатные тела; *см* — спора мха; *сч* — слизистый чехол

чении спорогенеза *A. rupestris* цианей были обнаружены лишь в одной коробочке, содержащей почти зрелые споры и зафиксированной в конце июля. Цианей найдены как в полости коробочки, так и в деградировавших к этому времени клетках колонки (рисунок, *а, в*). Сомкнутое расположение угловато-округлых в очертании клеток водоросли позволяет говорить о колониях, состоящих из 2—9 мелких клеток, или байоцитов, возникших при делении одной материнской клетки, оболоч-

ка которой иногда просматривается под общим для колонии слизистым чехлом.

Отдельные клетки в пределах наблюдаемых срезов имеют размеры от 2,1x2,3 мкм до 2X3,8 мкм, а колонии — от 5x7 мкм до 7x11 мкм. При больших увеличениях четко просматривается столь характерная для цианей слоистость оболочки, окруженной чехлом из слизи (рисунок, *б),* но чередования двух электронно-прозрачных и двух электронно-плотных слоев, считающегося особенностью оболочки цианей (Wolk, 1973), не наблюдается. Не видно и параллельно расположенных тилакоидов, но хорошо просматриваются гранулы гликогена и прозрачные для электронов или обладающие средней электронной плотностью участки — места расположения полифосфатных тел или сами эти тела. Во многих клетках видны нуклеоид и мелкие округлые осмиофильные тела, по-видимому липидные капли.

Известно, что клетки цианей-эндосимбионтов высших растений по ультраструктуре и общей морфологии часто заметно отличаются от большинства клеток свободноживущей формы того же вида, что еще более затрудняет непростую и при обычных обстоятельствах процедуру идентификации водорослей. При анализе имеющихся в литературе данных по эндосимбионтам высших растений бросается в глаза то обстоятельство, что для одного вида высшего растения нередко приводят разные виды эндосимбионтов. Возможно, это свидетельствует об отсутствии жестких связей между вступающими в симбиоз партнерами. J. G. Duckett с соавторами (1977) полагает, что *Anthoceros* и *Blasia* вступают в симбиоз с тем видом *Nostoc,* чьи клетки окажутся рядом с прорастающими спорами мохообразного. G. A. Rodgers и W. D. P. Stewart (1977) допускают, что в разных частях ареала высшее растение может вступить в симбиоз с разными видами цианей, но проведенные ими опыты по инокуляции культур мохообразных цианеями свидетельствуют скорее о том, что связи между партнерами довольно специфичны (из 7 видов *Nostoc* только 3 смогли «заразить» слоевища *Blasia pusilla* L.). Авторы не исключают, что расхождение результатов определения эндосимбионтов у одних и тех же видов мохообразных объясняется трудностью идентификации видов *Nostoc* и допускают, «что водоросль, которая образует колонии, принадлежит одному виду, а варьируют только названия, которые ей дали исследователи» (Rodgers, Stewart, 1977. P. 444). Более того, R. A. Lewin (1974) отмечал, что один и тот же вид цианей разными исследователями может быть отнесен не только к разным видам, но даже к разным родам. Трудностями идентификации объясняют расхождения результатов определения эндосимбионтов у одного вида растений М. М. Голлербах и Т. В. Седова (1974).

Как полагает R. A. Lewin (1974), таксономия цианей останется в хаотическом состоянии до тех пор, пока в широкую практику не будут введены методы культивирования синезеленых водорослей и выявлены пределы их морфологической, ультраструктурной, физиологической и биохимической изменчивости. Но допуская, что с помощью метода чистых культур в пределах, например, рода *Nostoc* могут быть выделены формы с постоянными наследственными признаками, А. А. Еленкин (1936) отмечал, что в большинстве случаев эти элементарные виды не будут соответствовать видам, выделенным на сравнительно-морфологической основе. Приоритет сравнительно-морфологического метода перед другими в альгологии подчеркивал и М. М. Голлербах (1967). В то же время нельзя не отметить такого достоинства метода чистых культур, как возможность с его помощью получить до-

статочное количество материала и изучить разные стадии развития даже у того вида, по которому в природе трудно собрать массовый материал. К сожалению, выделить из коробочек андреэи и вырастить на питательной среде водоросль не удалось, поэтому при ее определении пришлось руководствоваться данными по экологии мха и цианей, используя лишь те морфологические признаки, которые заметны на электронных микрографиях, одновременно учитывая особенности таксономии цианей (Еленкин, 1936; Полянский, 1936, 1956, 1958).

Андреэя скальная — широко распространенный в холодных и умеренно холодных районах Арктики, Субарктики и в горах бореальной области мох, образующий в условиях относительно высокой влажности воздуха в период вегетации подушечки на открытых или слабо затененных, периодически (иногда крайне редко) увлажняемых кислых скалах и камнях, реже на обнаженном мелкоземе (Филин, 1984; Рыковский, 1986). Во влажном состоянии подушечки бурые, в сухом — почти черные. По отношению к воде андреэю скальную можно отнести к эктогидрическим мхам-поллакаулофитам, т. е. пойкилогидрическим мхам, поглощающим воду поверхностью стебля и листьев и при высыхании впадающим в криптобиоз (Филин, 1985). Архегонии у андреэи на Беломорском побережье Карельской АССР созревают обычно в июне вскоре после таяния снега, споры в коробочке созревают в июле, когда она еще находится под покровом из перихециальных листьев.

Местообитания андреэи скальной на п-ове Киндо (валуны и выходы скал, периодически смачиваемые атмосферными водами) исключают возможность произрастания совместно с ней цианей из класса хамесифоновых, но допускают такую возможность для хроококковых и гормогониевых, представители которых встречаются на пересыхающих скалах, камнях и почве (Еленкин, 1938; Голлербах и др., 1953). Из гормогониевых на таких субстратах чаще всего встречаются виды *Nostoc*.

Как уже было отмечено, в стенке коробочки андреэи устьиц нет, следовательно найденная в коробочке цианея должна была активно проникнуть в спорогоний. Хотя способностью к движению (скользящему или толчкообразному) обладают не только нити и гормогонии нитчатых цианей, но и одиночные клетки и колонии хроококковых (Nultsch, 1974), в качестве эндосимбионтов высших растений до сих пор находили только представителей гормогониевых — *Anabaena* и *Nostoc*. При этом у *Gunnera* и цикадовых цианей обнаружены не только в межклетниках, но и в клетках, куда они проникают, по-видимому, через плазмодесменные каналы, а возможно и лизируя стенку (Nathanielsz, Staff, 1974; Silvester, McNamara, 1976). Отмечено также, что выделение слизи растением-хозяином, кажется, стимулирует вхождение водоросли и ее активность и что проникают не одиночные клетки эндосимбионта, как предполагали в начале века, а нити. Можно допустить, что живущая в подушечке андреэи нитчатая цианея проникла между перихециальными листьями в собрание архегониев, а затем, привлекаемая слизью, в брюшко зрелого архегония, откуда через клеточные стенки или по межклеточному веществу внедрилась в спорогоний, где впоследствии и поселилась в полости спорового мешка и в клетках колонки.

Anabaena *(A. azollae* Strasb.) в качестве эндосимбионта с достоверностью отмечена лишь у папоротника *Azolla,* эндосимбионтами же мохообразных, *Gurinera,* а также, как сейчас полагают, и цикадовых (Grilli Caiola, De Vecchi, 1980; Stewart et al., 1980) выступают только

виды *Nostoc,* среди которых часто указывают *N. punctiforme* (Kutz) Hariot. Морфология встреченных в коробочке андреэи клеток цианей исключает возможность того, что это какой-либо вид *Anabaena,* но не противоречит допущению, что это представитель рода *Nostoc.*

Виды *Nostoc* — наиболее распространенные азотфиксаторы полярных областей (Waughman et al., 1981; Christie, 1987). Ностоковые устойчивы к крайне изменчивым условиям некоторых биотопов, например пятен открытого минерального грунта. Так, на почве в Большеземельской тундре наиболее широко распространен *N. commune* Vauch., но в вытяжках из почв и на стандартных безазотистых средах обильнее разрастаются *N. linckia* (Roth.) Born. et Flah. и *N. punctiforme* (Гецен, Грунина, 1982). *N. punctiforme* — один из распространеннейших ностоков на территории СССР (Еленкин, 1938; Голлербах и др., 1953). Характерной особенностью этого вида, как отмечал А. Н. Данилов (1927), является то, что морфологическое разнообразие, свойственное свободноживущей цианее, заменяется в условиях, эндосимбиоза коккоидной формой развития. Кокки, прорастая, образуют маленькие компактные колонии, погруженные в общую слизь и способные длительное время выносить высыхание. В условиях эндосимбиоза сильно модифицируется и ультраструктура клеток *N. punctiforme:* тилакоиды скорее беспорядочно разбросаны в клетке, а не располагаются параллельно один другому (Silvester, McNamara, 1976). В целом же у цианей при старении и при неблагоприятных условиях часто наблюдается набухание тилакоидов и расхождение мембран (Баулина и др., 1977; Гусев, Никитина, 1977).

Сопоставляя данные по экологии и биологии андреэи скальной со сведениями по экологии, биологии, распространению и морфологии ностоковых, можно предположить, что в спорогоний андреэи проникли гормогонии какого-то вида *Nostoc* (не исключено, что *N. punctiforme),* давшие к середине лета, когда подушечки андреэи на п-ове Киндо часто впадают в криптобиоз из-за высыхания, начало колониям мелких клеток-байоцитов.

О. И. Баулина, просмотревшая микрографии срезов коробочки андреэи с водорослями, обратила наше внимание на сходство в морфологии этой цианей с изучаемой в Московском университете *Chlorogloea fritschii* Mitra (Баулина и др., 1978, 1981а, б). Особенно похожи микрографии клеток цианей в коробочке андреэи на изображения эндоспор[2] *Ch. fritschii* в работе A. Peat и B. A. Whitton (1967). Подобные группы клеток в большом количестве образуются у *Ch. fritschii* в культуре на среде с сахарозой при выращивании на свету (Evans et al., 1976) или при выращивании в условиях сильной освещенности и повышенной (35°) температуры (Fay et al, 1964). Исходя лишь из сходства полученных нами микрографий с изображениями цианей в упомянутых выше работах, можно было бы идентифицировать эндосимбионт андреэи как *Ch. fritschii,* что на первый взгляд не согласуется с высказанным нами предположением о том, что в коробочку андреэи проникли клетки какого-то вида *Nostoc.* На самом деле это противоречие кажущееся, и сходство полученных нами микрографий с *Ch. fritschii* только подкрепляет нашу точку зрения.

Описавший в качестве нового вида обнаруженную им на почве в Индии синезеленую водоросль A. K. Mitra (1950) лишь провизорно отнес этот вид к роду *Chlorogloea.* Впоследствии для этого вида был

---

[2] Еще N. Lazaroff (1973) заметил, что коккоидные клетки *Ch. fritschii* не следует называть эндоспорами.

предложен новый род — *Chlorogloeopsis* и новое семейство — Chlorogloeopsidaceae, включаемое в Stigonematales (Mitra, Pandey, 1966). При изучении *Chlorogloea fritschii* в культуре были обнаружены не свойственные хроококковым гетероцисты и подвижные нити (Fay, Fogg, 1962), а затем было высказано предположение, что эта цианея представляет собой аномальный вид Nostoc (Fay et al., 1964). По мнению A. B. Gupta (1971), *Chlorogloeopsis fritschii* — это, без сомнения, вид рода *Nostoc,* и не исключено, что только форма роста *N. commune.* Род *Chlorogloeopsis* рассматривается как синоним рода *Nostoc* и в монографии P. Bourrelly (1970). Отмечено также морфологическое сходство культивируемой в лабораториях *Ch. fritschii* с выделенным из корней цикадовых *Nostoc* (Grilli Caiola, 1980). Таким образом, наше предположение о том, что в коробочку андреэи скальной проникли клетки какого-то вида *Nostoc,* представляется вероятным.

Данные по физиологии синезеленых водорослей (Stewart, 1977; Peters, 1978) позволяют предполагать, что условия, в которых находятся клетки цианеи в коробочке андреэи, более благоприятны для азотфиксации по сравнению с теми, с которыми сталкивается водоросль на поверхности обнаженных скал. Хорошо защищенные от иссушающего воздействия внешней среды перихециальными листьями и стенкой спорогония клетки цианеи вряд ли сильно высыхают, а потому при увлажнении могут быстро восстанавливать свою нитрогеназную активность (ср. Rodgers, 1977). О благоприятном для цианеи водном режиме свидетельствует, по-видимому, и сравнительно тонкое слизистое влагалище колоний. Недостаток кислорода, избыток CO_2, и наличие Сахаров в полости спорового мешка, равно как нейтральная среда и более высокая по сравнению с окружающим воздухом температура в подушечках мха, также, видимо, способствуют азотфиксации. Отсутствие гетероцист, столь обычных для цианеи в условиях эндосимбиоза, возможно, обусловлено наличием в спорогенной полости связанного азота, который, как известно (Fogg, 1949), подавляет их развитие. В целом, вероятно, цианея в коробочке мха, как и при эндосимбиозе с сосудистыми растениями (Silvester, McNamara, 1976), должна вести себя как гетеротрофный по отношению к углеродному питанию организм, фиксирующий атмосферный азот.

Очевидно, благодаря наличию клеток цианеи в коробочке андреэя в дополнение к связанному азоту, получаемому с атмосферными осадками, может использовать и азот, фиксируемый клетками цианеи. В таком случае роль андреэи скальной как первичного колониста, в подушечках которого происходят консервация связанного азота и накопления органического вещества, еще более возрастает.

Установленный симбиоз андреэи скальной с цианеями, как и симбиозы цианеи с большинством высших растений (за исключением, возможно, симбиоза с *Azolla),* является факультативным. Вероятно, в отношения эндосимбиоза мох и цианея вступают не часто. Об этом свидетельствует то, что цианеи были обнаружены нами лишь на срезах одной коробочки и их не отмечали авторы, изучавшие андреэю с помощью светового или электронного микроскопов (Waldner, 1887; Brown, Lemmon, 1984).

За консультации и помощь в работе авторы благодарны О. И. Баулиной и К. А. Никитиной.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баулина О. И., Корженевская Т. Г., Гусев М. В. 1977. Электронно-микроскопическое изучение темновой и фотоокислительной деградации синезеленой водоросли *Anabaena variabilis* // Микробиология. Т. 46. № 1. Баулина О. И. и др. 1978.

Особенности ультраструктурной организации клеток хемогетеротоофной синезеленой водоросли *Chlorogloea fritschii//Там* же. Т. 47, № 5. Баулина О. И. и др. 1981а. Особенности ультраструктуры клеток синезеленых водорослей в условиях фотогетеротрофного культивирования//Там же. Т. 50, № 3. Баулина О. И. и др. 1981б. Влияние света высокой интенсивности на ультраструктуру клеток синезеленых водорослей в условиях фотоавтотрофного культивирования//Там же. № 5. Гецен М. В. 1985. Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л. Гецен М. В., Грунина Л. К. 1982. Синезеленые водоросли как важнейший компонент биогеоценозов Болыпеземельской тундры//Тр. Коми фил. АН СССР. № 49. Голлербах М. М. 1967. Вопросы систематики водорослей при разработке почвенно-альгологических проблем//Тр. Киров. с.-х. ин-та. Т. 20, вып. 40. Голлербах М. М. и др. 1953. Синезеленые водоросли. М. Голлербах М. М., Седова Т. В. 1974. Симбиоз у водорослей//Бот. журн. Т. 59, № 9. Грунина Л. К. 1985. О некоторых путях адаптации тундровых растений к дефициту азота//Там же. Т. 70, № 8. Грунина Л. К., Гецен М. В. 1984. Эколого-ценотические связи в процессе накопления азота растениями Крайнего Севера (на примере экосистем Большеземельской тундры)//Экология. № 2. Гусев М. В., Никитина К. А. 1977. Цианобактерии. М. Данилов А. Н. 1927. *Nostoc* в симбиозе//
//Рус. архив протистологии. Т. 6. Еленкин А. А. 1936. Синезеленые водоросли СССР. Общая часть. М.; Л. Еленкин А. А. 1938. Синезеленые водоросли СССР. Специальная (систематическая) часть. Вып. 1. М.; Л. Костяев В. Я. 1986. Биология и экология азотфиксирующих синезеленых водорослей пресных вод. Л. Полянский В. И. 1936. К вопросу о значении таксономических единиц у низших растений//
//Тр. БИН АН СССР. Сер. 2, вып. 3. Полянский В. И. 1956. О виде у низших водорослей//Комаровск. чтения. Вып. 9. Л. Полянский В. И. 1958. Понятие о виде в альгологии//Пробл. вида в ботанике. Вып. 1. М.; Л. Работнов Т. А. 1980 Азот в наземных биогеоценозах//Структур.-функцион. организация биогеоценозов. М. Работнов Т. А. 1985. Природные факторы, определяющие обеспеченность растений азотом//Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 90, вып. 5. Рыковский Г. Ф. 1986. Эколого-географические особенности *Andreaea rupestris* Hedw. — редкого вида во флоре Белоруссии//Брио-лихенол. исслед. в СССР. Апатиты. Филин В. Р. 1984. О положении Andreaeaceae Lindb. в системах мхов и родственных отношениях этого семейства//
//Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 89, вып. 6. Филин В. Р. 1985. О вероятных предках и эволюции гаметофита андреэевых (Andreaeaceae, Musci)//Там же. Т. 90, вып. 1. Филина Н. И., Филин В. Р. 1984. Развитие и строение спородермы *Andreaea rupestris* Hedw. (Andreaeaceae, Musci)//Там же. Т. 89, вып. 3. Blasko J. A., Jorden D. C. 1976. Nitrogen fixation in the maskeg ecosystem of the James Bay Lowlands, Northern Ontario//Can. J. Microbiol. Vol. 22, N 7. Bourrelly P. 1970. Les algues d'eau douce. Initiation a la systematique. T. 3. Les algues bleues et rouges. Les Eugleniens, Peridiniens et Cryptomonadines. Paris. Brasell H. M. et al. 1986. Nitrogen fixation associated with bryophytes colonizing burnt sites in Southern Tasmania, Australia//J. Bryol. Vol. 14, N 1. Brasilier K. 1979. Moss-associated nitrogen fixation in some mire and coniferous forest environments around Uppsala, Sweden//Lindbergia. Vol. 5, N 2. Brasilier K. 1980. Fixation and uptake of nitrogen in Sphagnum blue-green algal associations//Oikos. Vol. 34, N 2. Brown R. C, Lemmon B. E. 1984. Spore wall development in Andreaea (Musci: Andreaeopsida)//Amer. J. Bot. Vol. 71, N 3. Christie P. 1987. Nitrogen fixation in two contrasting Antarctic bryophyte community//J. Ecol. Vol. 75, N 1. Duckett J. G. et al. 1977. A cytological analysis of the Nostoc-bryophyte relationship//New Phytologist. Vol. 79, N 2. Evans E. H. et al. 1976. Environmental conditions and morphological variation in the blue-green alga *Chlorogloea fritschii*//
//J. Gen. Microbiol. Vol. 92, N 1. Fay P., Fogg G. E. 1962. Studies on nitrogen fixation by blue-green algae. 3. Growth and nitrogen fixation in *Chlorogloea fritschii* Mitra//Arch. Mikrobiol. Bd 42, H. 3. Fay P. et al. 1964. Cellular factors affecting nitrogen fixation in the blue-green algae *Chlorogloea fritschii*//J. Gen. Microbiol. Vol. 35, N 2. Fogg G. E. 1949. Growth and heterocyst production in *Anabaena cylindrica* Lemm. 2. In relation to carbon and nitrogen metabolism//Ann. Bot. Vol. 13, N 51. Granhall U., Lid-Torsvik V. 1975. Nitrogen fixation by bacteria and free-living blue-green algae In tundra areas//Ecological studies. Vol. 16. Granhall U., Selander H. 1973. Nitrogen fixation in a subarctic mire//Oikos. Vol. 24, N 1. Granhall U., Hofsten A. V. 1976. Nitrogenase activity in relation to intracellular organisms in *Sphagnum* mosses//
//Physiol. plant. Vol. 36, N 1. Grilli Caiola M. 1980. On the phycobionts of the cycad coralloid roots//New Phytologist. Vol. 85, N 4. Grilli Caiola M., De Vecchi L. 1980. Akinete ultrastructure of Nostoc spp. isolated from cycad coralloid roots//
//Can. J. Bot. Vol. 58, N 23. Gupta A. B. 1971. The validity of the genus *Chlorogloeopsis//Rev*. algologique. T. 10, f. 2. Hofmeister W. 1862. On the germination, development and fructification of the higher cryptogams. L. Lazaroff N. 1973. Photomorphogenesis and nostocacean development//The biology of blue-green algae. Berkeley a. Los Angeles. Lewin R. A. 1974. Biochemical taxonomy//Algal physiology and biochemistry. Oxford etc. Limpricht K. G. 1890. Die Laubmoose Deutschlands, Oes-

terreichs und der Schweiz//Rabenhorst's Kryptogamen-Flora. 2 Auf. Bd 4, Abt. 1. Marion G. M. et al. 1982. Competition for nitrogen in a tussok tundra ecosystem//Plant. and Soil. Vol. 66, N 3. Mayland H. F., Mclntosh T. H. 1966. Availability of biologically fixed atmospheric nitrigen-15 to higher plants//Nature. Vol. 209, N 5021. Mitra A. K. 1950. Two new algae from Indian soils//Ann. Bot. N. S. Vol. 14, N 56. Mitra A. K., Pandey D. C 1966. On a new genus of the blue-green alga *Chlorogloeopsis* with remarks on the production of heterocasts in the alga//Phycos. Vol. 5, N 1—2. Nathanielsz Ch. P., Staff I. A. 1974. Entry and migration of blue-green algae into the apogetropic roots of *Macrozamia communis*//Amer. J. Bot. Vol. 61, N 5. Supplement. Nullsch W. 1974. Movements//Algal physiology and biochemistry. Oxford etc. Peat A., Whitton B. A. 1967. Environmental effects on the structure of the blue-green alga, *Chlorogloea fritschii*//Arch. Mikrobiol. Bd 57, H. 2. Peters G. A. 1978. Blue-green algae and algal associations//BioScience. Vol. 28, N 9. Peters G. A. et al. 1986. Lichens to Gunnera — with emphasis on Azolla//Plant and Soil. Vol. 90, N 1—3. Rodgers G. A. 1977. Nitrogenase activity in *Nostoc muscorum;* recovery from desiccation//Plant and Soil. Vol. 46, N 3. Rodgers G. A., Henriksson E. 1976. Associations between the blue-green algae *Anabaena variabilis* and *Nostoc muscorum* and the moss *Funaria hygrometrica* with reference to the colonization of Surtsey//Acta bot. isl. Vol. 4. Rodgers G. A., Stewart W. D. P. 1977. The cyanophyte-hepatic symbiosis. 1. Morphology and physiology//New Phytologist. Vol. 78, N 2. Schwabe G. H. 1974. Nitrogen fixing blue-green algae as pioneer plants on Surtsey 1968—1973//Surtsey Res. Progr. Report. Vol. 7. Silvester W. B., McNamara P. J. 1976. The infection process and ultrastructure of the *Gunnera—Nostoc* symbiosis//New Phytologist. Vol. 77, N 1. Stewart W. D. P. 1967. Transfer of biologically fixed nitrogen in a sand dune slack region//Nature. Vol. 214, N 5088. Stewart W. D. P. 1977. Blue-green algae//A treatise on dinitrogen fixation. Sect. 3. Biology. N. Y. Stewart W. D. P. et al. 1980. Symbiotic nitrogen-fixing cyanobacteria//Nitrogen fixation. London. Van Cleve K., Alexander V. 1981. Nitrogen cycling in tundra and boreal ecosystems//Ecol. Bull. N 33. Waldner M. 1887. Die Entwicklung der Sporogone von *Andreaea* und *Sphagnum.* Leipzig. Waughman G. J. et al. 1981. Nitrogen fixation in some terrestrial environments//Nitrogen fixation. Vol. 1. Ecology. Oxford. Wolk C. P. 1973. Physiology and cytological chemistry of blue-green algae//Bact. rev. Vol. 37, N 1.

Поступила в редакцию
17.12.87

THE CYANELLAE IN THE CAPSULE OF *ANDREAEA RUPESTRIS* HEDW.

N. I. Filina, V. R. Filin

Summary

The cyanellae are for the first time discovered within the sporogonium of mosses (Bryophyta). The sparse colonies of baiocytes are distributed among the spores in the cavity of sporosac and in the degredated cells of the column. The discovered facultative endosyrnbiont of *Andreaea rupestris* Hedw. is assumed to belong to Nostoc species.

БЮЛ. МОСК. О-ВА ИСПЫТАТЕЛЕЙ ПРИРОДЫ. ОТД. ВИОЛ. 1989. Т. 94, ВЫП. 1

УДК 581.444 : 582.662

СТРОЕНИЕ И ОСОБЕННОСТИ ВЕТВЛЕНИЯ СОЦВЕТИЙ ПОДСЕМЕЙСТВА CHENOPODIOIDEAE (СЕМЕЙСТВА CHENOPODIACEAE LESS.)

В. Р. Кондорская

В статье изложены результаты исследования строения соцветий и характера ветвления побегов представителей подсемейства Chenopodioideae. Из 156 видов этого подсемейства, встречающихся на территории СССР (Ильин, 1936), были исследованы соцветия (у живых растений в процессе их развития) **111** видов, относимых к 24 родам (таблица). Использовали также спиртовой и гербарный материалы.