

ОСОБЕННОСТИ ТАКСОНОМИЧЕСКОЙ СТРУКТУРЫ ПОЧВЕННЫХ ФОТОАВТОТРОФОВ ПРИ ОСВОЕНИИ ПЕРВИЧНЫХ СУБСТРАТОВ

Ж.Ф. Пивоварова, Л.В. Факторович, А.Г. Благодатнова

Новосибирский государственный педагогический университет, кафедра ботаники и экологии,

630126, Новосибирск, ул. Вилуйская, 28,

e-mail: pivovarova_ngpu@bk.ru, faktorovichlv@gmail.com, ablagodatnova@yandex.ru

Исследована таксономическая структура группировок почвенных фотоавтотрофов (водорослей), формирующихся при заселении первичных субстратов в различных географических регионах. Выявлены общие тенденции формирования таксономической структуры альгогруппировок сухой песчаной поймы горной р. Шивилиг-Хем на территории Тувы, намывных песков в карьере на берегу р. Обь и скальной породы Тянь-Шаня.

Ключевые слова: почвенные водоросли, таксономическая структура, первичные субстраты.

FEATURES OF THE TAXONOMIC STRUCTURES OF SOIL PHOTOAUTOTROPHS AT DEVELOPMENT OF PRIMARY SUBSTRATE

J.F. Pivovarova, L.V. Factorovich, A.G. Blagodatnova

Novosibirsk State Pedagogical University, Botany and Ecology Chair,

630126, Novosibirsk, Viluiskaya str., 28,

e-mail: pivovarova_ngpu@bk.ru, faktorovichlv@gmail.com, ablagodatnova@yandex.ru

The taxonomic structures of groupings of soil photoautotrophs (algae) primary substrate formed in the various geographical area is investigated. The general tendencies of taxonomic structure of algal groupings dry high-water bed of Tuva, alluvial sand in career on the bank of the river Ob and hard rock of the Tien Shan are revealed.

Key words: soil algae, taxonomic structure, primary substrate.

ВВЕДЕНИЕ

Выявление систематической структуры и фитоценотической организации почвенных водорослей в условиях первичного освоения различного рода субстратов имеет огромное значение. Во-первых, это изучение биоразнообразия водорослей относительно экстремальных условий обитания, во-вторых, дает ключ к пониманию механизмов освоения субстратов, в-третьих, позволяет выяснить пути становления и метаморфозы от инициальных, пионерных биогеоценозов до зрелых климаксовых. Кроме того, почвенные водоросли являются перспективной группой для создания искусственных экосистем, способных существовать в крайне неблагоприятных экологических условиях, в том числе и в будущем, когда экспансия человечества на другие планеты станет реальностью (Кабилов, 2009). Работы, посвященные изучению освоения биотой горных пород Тянь-Шаня (Киншт, Пивоварова, 1985; и др.), гранитных скал Северного Урала и Тувы (Стебаев, Пивоварова, 1992), останцовых гор Тувы (Стебаев и др., 1993), ледовых щитов и ледниковых морен Тянь-Шаня (Стебаев и др., 1995), льдов оз. Байкал (Бондаренко и др., 2004), песчаных и каменистых субстратов речных пойм

Тувы (Пивоварова, Факторович, 2001), дают основание считать эту проблему еще достаточно актуальной.

Цель настоящей работы – выяснить существование общих тенденций формирования таксономической структуры почвенными микроорганизмами из группы фотоавтотрофов при первичном освоении различного типа грунта в географически удаленных регионах с различными климатическими особенностями.

В работе представлены сравнительные данные об особенностях формирования пионерных группировок почвенных фотоавтотрофов в географически не сходных регионах. Проведены исследования процессов освоения водорослями грунтов различного характера: массивно-кристаллические горные породы (Тянь-Шань), намывные пески в карьере (окр. г. Новосибирска), сухая песчаная пойма р. Шивилиг-Хем (Тува). Исследованные районы с точки зрения географических условий различны между собой (табл. 1), между тем экологические условия (сочетание экстремальных температур и малого количества влаги) оказываются общими.

Характеристика исследованных участков

Регион исследования	Экотоп	Характеристика
Урочище Тору-Айгыр (в 20 км севернее одноименного поселка на озере Иссык-Куль)	Поверхность скальной породы	Обширная слабонаклонная на юг поверхность шлейфа (густо усыпана мелкообломочным материалом) с глубоковрезанной в нее широкой долиной р. Тору-Айгыр. При весьма малом проективном покрытии высшими растениями (3–5 %) формируются пустынные степи со <i>Stipa glariosa</i> P. Smirn. на засоленных гипсоносных отложениях, характеризующихся солончаковатостью и повышенным содержанием гипса. Имеются большие площади открытой материнской породы, активно заселяющиеся водорослями
Республика Тыва, Убсунурская котловина	Сухая песчаная пойма р. Шивилиг-Хем	Река Шивилиг-Хем представляет собой центростремительный поток, который пересыхает, спускаясь с менее аридных возвышенностей к более аридным понижениям (Пивоварова, Факторович, 2001). Пойма в течение вегетационного периода оказывается сухой и увлажняется только в период весеннего таяния снега и в короткий период дождей летом. Песчаный субстрат еще не освоен высшими растениями
г. Новосибирск	Намывные пески	Песчаный карьер, разрабатываемый с 1968 г., расположен возле пос. Криводановка в элювиальной позиции. Поверхность песка осваивается единичными экземплярами <i>Salsola collina</i> Pall., проективное покрытие которых – менее 1 %. Субстрат достаточно подвижен, водоросли принимают активное участие в “цементировании” песчаных частиц

В субстратах исследованных участков выявлено 79 видов, разновидностей и форм почвенных водорослей, из них 71 номенклатурный вид, относящихся к 5 отделам, 8 классам, 13 порядкам, 24 семействам и 37 родам (табл. 2). Как и следовало ожидать, почти три четверти видового состава приходится на долю синезеленых водорослей (67 %), которые, кстати, имеют и наибольшее по сравнению с другими отделами число таксонов выше вида.

Синезеленых определено 53, а зеленых только 15 видов, остальные отделы имеют менее чем по 10 видов каждый. Долевое участие зеленых водорослей более чем в 3.5 раза меньше. Еще с работ Л.Н. Новичковой-Ивановой (1980) отношение синезеленых водорослей к зеленым рассматривается как показатель аридности или вообще экстремальности условий среды (Гецен, 1985; Пивоварова, 1988). Остальные отделы значительно уступают в сложении альгофлоры по долевному участию. Показатель экстремальности для вновь осваиваемых экотопов, таких как массивно-кристаллические горные породы, пески сухой

поймы и намывные пески, возникшие антропогенно при углублении фарватера реки, достаточно высок (1:3.5). Это сопоставимо с показателем аридности (1:3.6) для Сахаро-Гобийской пустынной области (Новичкова-Иванова, 1980). Исследованные ранее альгофлоры экстремальных условий горных криоаридных степей Северо-Востока Азии, Алтае-Саянской и Тянь-Шанской горных систем (Пивоварова, 2009) также имели показатели в интервале 1:3, 1:3.4. Следовательно, соотношение этих двух отделов уже может рассматриваться как своеобразный индикатор экстремальности условий среды.

Абсолютное преобладание видов отдела *Cyanophyta* характерно для каждого из исследованных экотопов. Выделяется лишь субстрат горно-кристаллической породы, здесь преимущество видов этого отдела подавляющее. Остальные отделы представлены единично. Второе место занимают *Bacillariophyta*. Между тем в экотопах, формирующихся на песках (естественных и антропогенных), на втором месте традиционно – виды отдела зеленых водорослей

Таблица 2

Таксономический состав флоры водорослей в исследованных субстратах

Таксон	Число					Процент от флоры
	классов	порядков	семейств	родов	видов	
<i>Cyanophyta</i>	2	5	12	20	53(8)*	67.1
<i>Chlorophyta</i>	3	4	7	9	15	18.9
<i>Xanthophyta</i>	1	1	2	3	3	3.8
<i>Bacillariophyta</i>	1	2	2	4	6	7.6
<i>Euglenophyta</i>	1	1	1	1	2	2.6
Всего	8	13	24	37	79 (8)	100

* Здесь и далее в скобках показано число внутривидовых таксонов.

Соотношение отделов почвенных водорослей в исследованных экотопах

Экотоп	Число видов и внутривидовых таксонов (% от общего числа видов)				
	<i>Cyanophyta</i>	<i>Bacillariophyta</i>	<i>Chlorophyta</i>	<i>Xanthophyta</i>	<i>Euglenophyta</i>
Горно-кристаллические породы	31 (75.6)	5 (12.2)	2 (4.9)	1 (2.4)	2 (4.9)
Сухая песчаная пойма	19 (54.3)	3 (8.6)	11 (26.8)	2 (5.7)	–
Намывные пески	14 (58.3)	–	9 (37.5)	1 (4.2)	–

(табл. 3). Сообщество почвенных водорослей сухой песчаной поймы выглядит более оструктуренным по сравнению с песками антропогенного происхождения. Альгогруппировка включает виды четырех отделов, являющихся традиционными для почв. Нестабильный подвижный характер грунта намывных песков не дает сформироваться водорослевой группировке, вследствие чего она включает виды трех отделов, при этом отдел *Xanthophyta* представлен единственным видом *Pleurochloris magna* Boye-Pet.

Другим показателем зональности и засушливости климата является отношение числа таксонов в порядках *Nostocales* и *Oscillatoriales* (Новичкова-Иванова, 1980; Гецен, 1985). Как показывает анализ внутренней структуры этих порядков, в исследованных экотопах на уровне видов порядок *Oscillatoriales* в 2 раза превышает разнообразие, а с учетом всех таксонов, включая и виды, – в 1.7 раза (табл. 4).

С одной стороны, это укладывается в рамки зональности, а с другой – засушливости. Интересно отметить, что в почвах Крайнего Севера выявлены сходные показатели. Так, для почв Большеземельской тундры отношение этих порядков составляет соответственно 1:1.8, для почв Таймырской тундры – 1:2.4 (Гецен, 1985), а для почв о. Шпицберген – 1:1.6 (Давыдов, 2010).

В спектре из 24 семейств 79 % по долевого участию также приходится на синезеленые и зеленые водоросли. В десятке ведущих семейств, которые включают в себя 66 % всей альгофлоры, семейства синезеленых водорослей составляют 51 %. Только три семейства (*Naviculaceae*, *Chlamydomonadaceae*, *Neochloridaceae*) относятся к другим отделам, причем два из них представители отдела зеленых водорослей. Семейство *Oscillatoriaceae* занимает, как правило, ключевые позиции в головном спектре флоры почвенных водорослей. Это вызывает некоторые сомнения в том, может ли оно рассматриваться как зональный признак. Скорее всего, большинство представителей этого семейства обладают высокой степенью адаптабель-

ности, что позволяет им сохранять высокие позиции в семейственном спектре практически во всех природных зонах. Косвенным свидетельством того, что семейственная структура может быть отражением экологической ситуации, является наличие пяти ведущих семейств – *Oscillatoriaceae*, *Schizothrichaceae*, *Naviculaceae*, *Coccobactraceae* и *Nostocaceae*. Представители этих семейств достаточно хорошо дополняют друг друга в общей организации пробиогеноценозов, занимая всевозможные экологические ниши. Среди них есть все морфотипы от коккоидных (*Naviculaceae*, некоторые представители *Coccobactraceae*), колониальных (*Nostocaceae*, некоторые представители *Coccobactraceae*) до разной степени интеграции в пучки, жгуты нитчатых морфотипов (*Oscillatoriaceae*, *Schizothrichaceae*). Кроме того, решается проблема фиксации атмосферного азота гетероцистными видами семейства *Nostocaceae*, а также другими семействами порядка *Nostocales*, не вошедшими в головной спектр.

Родовой спектр, насчитывающий 37 родов, включает в себя 2 группы. Одна группа (10 родов) – условно многовидовые роды, содержащие от 3 до 8 видов, что составляет 27 % от всего родового спектра и 55.7 % от всей флоры. Другая группа – маловидовые роды (27), содержащие 1–2 вида, составляют основной костяк родового спектра. На их долю приходится практически 73 % от всего родового спектра и 45.5 % от флоры. Маловидовые роды указывают на преимущественно заносный характер обнаруженных здесь видов. Наибольшее число видов (по нарастающей) содержат роды *Microcoleus*, *Phormidium*, *Nostoc*, которые представлены видами, образующими мощную колониальную слизь или слизистые чехлы – *Microcoleus chthonoplastes* (Fl. Dan.) Thur., *M. vaginatus* (Vauch.) Gom., *M. subtorulosus* (Breb.) Gom., *Nostoc punctiforme* f. *populorum* (Geitl.) Hollerb., *Nostoc edaphicum* Kondrat. и др. В данных экотопах такие водоросли выполняют очень важную роль закрепителей грунта – они склеивают микрочастицы почвы колониальной слизью.

Таксономическая структура альгофлор различных субстратов имеет некоторые особенности, связанные, по всей видимости, с географическими и климатическими характеристиками районов исследования (табл. 5). Так, наиболее разнообразной и богатой является флора почвенных фотоавтотрофов горных каменистых субстратов Тянь-Шаня.

Таблица 4

Число таксонов в порядках *Nostocales* и *Oscillatoriales*

Порядок	Семейств	Родов	Видов
<i>Nostocales</i>	4	5	12
<i>Oscillatoriales</i>	3	8	24

Таксономическая структура альгогруппировок исследованных субстратов

Экотоп	Число				
	отделов	порядков	семейств	родов	видов
Массивно-кристаллические породы	5	11	17	22	41
Сухая песчаная пойма	4	9	16	23	35
Намывные пески	2	7	13	16	24

Данная альгогруппировка представлена видами не только четырех типичных отделов почвенных водорослей – *Cyanophyta*, *Chlorophyta*, *Xanthophyta* и *Bacillariophyta*, но и включает два вида из отдела *Euglenophyta*. Тенденция снижения таксономического разнообразия рангом выше вида сохраняется и в намывных песках антропогенного происхождения, где формируется наиболее бедная альгофлора.

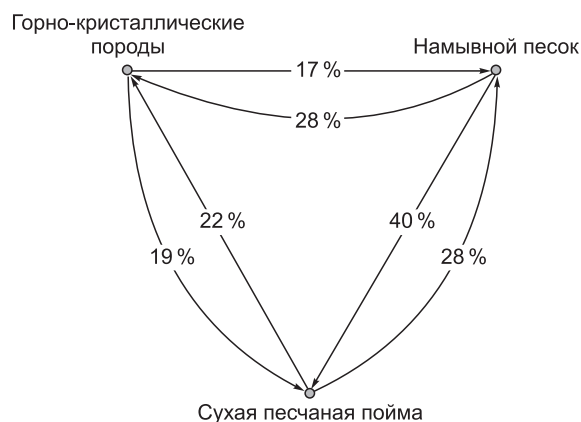
Для выявления степени общности и специфичности альгофлор исследованных экотопов анализировали три уровня таксономии. Так, на семейственном уровне все флоры более чем на треть (33.3 %) обнаруживают сходство. Среди восьми общих – это семейства *Oscillatoriaceae*, *Schizothrichaceae*, *Microcystidaceae*, *Nostocaceae* и др. При всей экстремальности условий первичного освоения субстратов прослеживается специфика: для экотопов горно-кристаллических пород на уровне 21 % (*Nodulariaceae*, *Pleurocapsaceae*, *Gloeocapsaceae* и др.), сухой песчаной поймы реки – 12.5 % (*Chlorococcaceae*, *Plectonemataceae*, *Centritraceae*), а намывных песков – только 4.2 % (*Anabaenaceae*).

Родовой уровень обнаруживает ту же тенденцию, что и семейственный. Шесть общих для исследованных экотопов родов (*Nostoc*, *Phormidium*, *Micricystis*, *Schizothrix*, *Chlorococcum*, *Chlorella*) обеспечивают сходство порядка 16 %. Специфика родового спектра несколько выше, чем семейственного. Для экотопов горно-кристаллических пород коэффициент специфичности составляет 24.3 %. Весьма показательны роды колониальной природы – *Aphanothece*, *Gloeocapsa*, *Pleurocapsa* и др. Имея гомогенную, расплывающуюся или хорошо выраженную слоистую колониальную слизь, эти водоросли формируют агрегации, прообразы первых пробиогенезов. Появление представителей рода *Nodularia* становится возможным только после возникновения первых признаков разрушения материнской породы. Сухая песчаная пойма реки обладает несколько меньшей родовой спецификой (21.6 %). Это представители в основном нитчатых синезеленых водорослей, в частности, родов *Lungbya*, *Symploca*, *Hydrocoleus*, *Plectonema*, являющихся активными обростателями и закрепителями песков. Наименьшую специфику родовой спектр альгофлоры обнаруживает в намывных, весьма подвижных песках. Единственный специфичный род одноклеточных зеленых водорослей *Myrtesia* составля-

ет 2.4 %. Следовательно, семейственный и родовой спектры являются своеобразным отражением особенностей освоения различных экстремальных условий среды. Маловидовые роды (1–2 вида), включающие три четверти всего родового спектра и около 45 % флоры почвенных фотоавтотрофов, сопоставимы только со структурой высокоширотных флор. Кроме того, это явный признак аллохтонного формирования такого рода альгофлоры.

При сравнении флористических списков использовали меры включения (Семкин, Комарова, 1977), которые наиболее объективно оценивают степень сходства флор по видовому составу, особенно если флоры неравновеликие (Седелников, 1982). Меры включения приведены в процентах, согласно расчетам программного модуля “Graphs” (Новаковский, 2004). Для анализа полученных результатов выполнено разбиение значений мер включения на группы: высокие (40 %), средние (28 %) и низкие (17–19 %) (см. рисунок).

Наибольшая степень взаимного включения обнаружена между альгофлорами песков (от 28 до 40 %). Основу составляют 10 общих видов, например *Dactylococcopsis rupestris* Hansg., *Microcystis aeruginosa* f. *flos-aquae* (Wittr.) Elenk., *Phormidium autumnale* (Ag.) Gom., *Schizothrix friesii* (Ag.) Gom., *Chlamydomonas angulosa* Dill. В то же время менее специфичной оказалась альгофлора намывных песков. Это связано с высокой подвижностью субстрата и, как следствие, невозможностью развития альгоценозов. Флора этого участка формируется видами, характерными как для сухой песчаной поймы, так и для горно-кристаллических



Меры включения альгофлор исследованных экотопов.

пород (*Stigonema minutum* (Ag.) Hass. emend. Elenk., *Nostoc punctiforme* (Kütz.) Hariot., *Oscillatoria brevis* (Kütz.) Gom., *Phormidium foveolarum* (Mont.) Gom.), что еще раз указывает на общность механизмов заселения почвенными водорослями первичных субстратов. Альгофлора антропогенных песков имеет большие меры включения в альгофлору остальных исследованных территорий. Между тем альгофлора горно-кристаллических пород оказывается более уникальной, что подтверждает включение ее в другие флоры на уровне 17–19 %. Группу специфических видов составляют виды родов *Synechococcus*, *Aphanothece*, *Gloeocapsa*, *Euglena*. Альгофлора сухой песчаной поймы занимает промежуточное положение, включаясь во флоры других первичных субстратов в пределах 22–28 %.

Видовая насыщенность родов лежит от 1.5 видов для песчаных экотопов до 1.9 во флоре массивно-кристаллических пород. Для семейств этот показатель несколько выше и колеблется от 1.8 (намывные пески) до 2.2–2.4 (сухая песчаная пойма – горно-кристаллические породы соответственно). Все это косвенно свидетельствует о пришлое характере формирующихся флор.

В экстремальных климатических и почвенных условиях, в которых высшие растения не могут активно заселять субстрат, водоросли являются основной группой фотоавтотрофов. Это в значительной мере обусловлено их пойкилотермностью, пойкилогидричностью, и по своей природе водоросли настраивают свой гидротермический режим на внешние условия среды. Как пишет А.Ф. Лукницкая (1965) механизмы эти кроются в способности расширять температурные границы обитания, так как в области критически низких температур водоросли приостанавливают рост, замедляют обменные процессы, но не гибнут, а в области высоких температур выравнивают температурный градиент тела с окружающей средой. Это возможно в силу того, что синезеленые водоросли обладают уникальными биохимическими свойствами и биотическими адаптациями, обеспечивающими оптимальный рост и функционирование в различных условиях среды (Schwabe, 1960; Paerl, 1996). Доказано наличие у *Cyanophyta* сигнальных систем (QS-систем), в которых синтез некоторых химических соединений

приводит к изменению физиологического статуса популяции, что позволяет синезеленым водорослям в более короткие сроки адаптироваться к изменяющимся условиям среды и, следовательно, быть успешными при освоении первичных субстратов (Семенова и др., 2009). При отсутствии конкуренции с высшими растениями водоросли входят в господствующий комплекс споровых растений и формируют самостоятельные пробиогеоценозы.

Таким образом, в географически удаленных районах с различными климатическими условиями существуют общие тенденции формирования таксономической структуры почвенных альгогруппировок при первичном освоении различных типов грунта. Причина однотипности механизмов протекания процессов заключается в широкой вариативности физиологических и экологических адаптаций почвенных водорослей. В частности, достаточно лабильными оказываются представители *Cyanophyta* на всех без исключения типах первичных субстратов. Различные географические условия, в которых формируются пробиогеоценозы, вызывают, безусловно, флористические отличия. Между тем сходные экологические условия процессов образования инициальных альгогруппировок могут возникать в разных географически удаленных друг от друга районах. Множественность механизмов адаптаций на различных уровнях организации (таксономическом, физиолого-биохимическом) обуславливает возможность интенсивного освоения субстрата. Это становится причиной возникновения общих тенденций, как-то однозначное преобладание представителей синезеленых водорослей, не только на уровне отдела, но и на уровне семейств и родов.

Особый ранг адаптивных механизмов наблюдается на биогеоценологическом уровне как при становлении биогео- и гидроценозов у горно-ледниковых истоков рек (Стебаев и др., 1995), так и при освоении первичных субстратов другого происхождения. Механизмы здесь проявляются уже на уровне экологической пластичности видов, их биоморф, экологических групп, жизненных стратегий, что обеспечивает надежность освоения и удержания субстрата. Было бы интересно выяснить особенности в структуре биоморф и экологических групп.

ЛИТЕРАТУРА

- Бондаренко Н.А., Оболкина Л.А., Тимошкин О.А.** Лед – хранитель жизни // Наука из первых рук. 2004. № 4. С. 76–83.
- Гецен М.В.** Водоросли в экосистемах Крайнего Севера. Л.: Наука, 1985. 163 с.
- Давыдов Д.А.** Цианопрокариоты и их роль в процессе азотфиксации в наземных экосистемах Мурманской области. М.: ГЕОС, 2010. 183 с.

- Кабилов Р.Р.** О возможности использования водорослей при создании искусственных экосистем и биосфер на других планетах // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использования в мониторинге: Материалы II Всерос. конф. (Сыктывкар, 5–9 окт. 2009 г.) [Электронный ресурс]. Сыктывкар, 2009. С. 173–176. Режим доступа: http://ib.komisc.ru/add/conf/algo_2009/, свободный

- Киншт А.В., Пивоварова Ж.Ф.** Первичная сукцессия на скальных породах Тянь-Шаня // Экология. 1985. № 6. С. 59–61.
- Лукницкая А.Ф.** Исследование температурных адаптаций у некоторых пресноводных водорослей: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л., 1965. 23 с.
- Новаковский А.Б.** Возможности и принципы работы программного модуля "Graphs". Сыктывкар: Изд-во Коми науч. центра УрО РАН, 2004. 31 с.
- Новичкова-Иванова Л.Н.** Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980. 256 с.
- Пивоварова Ж.Ф.** Почвенные водоросли горных степей азиатской части СССР: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. Л., 1988. 32 с.
- Пивоварова Ж.Ф.** Особенности альгофлоры горных степей Северо-Востока Азии // Проблема и стратегия сохранения биоразнообразия растительного мира Северной Азии: Материалы Всерос. конф. (Новосибирск, 9–11 сент. 2009 г.). Новосибирск, 2009. С. 198–199.
- Пивоварова Ж.Ф., Факторович Л.В.** Почвенные водоросли пойменных субстратов континентальной дельты реки Шивилиг-Хем Убсунурской котловины Тувы // Сиб. экол. журн. 2001. № 4. С. 435–443.
- Седельников В.П.** К применению мер включения в сравнительной флористике // Нетрадиционные методы в исследованиях растительности Сибири. Новосибирск, 1982. С. 32–35.
- Семенова Л.Р., Селях И.О., Щербаков П.Н.** Оценка способности культур цианобактерий к продукции N-ацил-гомосерин лактонов – аутоиндукторов QS-систем регуляции // Современные проблемы физиологии, экологии и биотехнологии микроорганизмов: Материалы Всерос. симп. с междунар. участием (Москва, МГУ, 24–27 дек. 2009 г.). М., 2009. С. 167.
- Семкин Б.И., Комарова Т.А.** Анализ фитоценологических описаний с использованием мер включения // Бот. журн. 1977. Т. 62, № 1. С. 54–63.
- Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф.** Возникновение и развитие биогеоценозов на скалах // Журн. общ. биологии. 1992. Т. 51, № 5. С. 715–729.
- Стебаев И.В., Пивоварова Ж.Ф., Смоляков Б.С. и др.** Общая биогеосистемная экология. Новосибирск, 1993. 288 с.
- Стебаев И.В., Колпаков В.Э., Горелова Т.А., Пивоварова Ж.Ф.** Становление биогео- и гидроценозов у горно-ледниковых истоков рек // Сиб. экол. журн. 1995. № 4. С. 353–362.
- Paerl H.W.** Microscale physiological and ecological studies of aquatic Cyanobacteria: Macroscale implications // Microsc. Res. and Techn. 1996. V. 33, N 1. P. 47–72.
- Schwabe G.H.** Blaualgen aus ariden Baden // Forsch. und Fortschr. 1960. V. 34, N 7. S. 194–197.