

ПОЧВЕННЫЕ ВОДОРОСЛИ СТЕПЕЙ МОНГОЛИИ. БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ ФЛОР

Флора почвенных водорослей сухих степей восточной части Монголии изучалась автором впервые. Показана связь состава синузид водорослей с характером тех растительных сообществ, с которыми они ассоциируются. При анализе систематической структуры флоры водорослей использованы методы сравнительной флористики. Анализ систематической структуры флоры водорослей проведён на уровне высших таксономических единиц. Степень сходства флор водорослей степей Монголии, Европейских и Казахстанских степей определяется преобладанием и равным участием во флорах синезелёных (*Suaephita*) и зелёных (*Chlorophita*) водорослей. Отличие этих флор заключается в составе ведущих семейств, который показывает обособленное положение флоры почвенных водорослей степей Монголии. Приводится ссылка на одну из имеющихся гипотез, где подтверждается особое развитие степей Центральноазиатской области. Видовое разнообразие, состав семейств, родов и структура флоры почвенных водорослей Монголии существенно отличаются от флор почвенных водорослей Черноморских и Казахстанских степей. Специфика флоры почвенных водорослей степей Монголии определяется континентальными, крайне аридными условиями. Монгольские степи представляют собой восточный форпост Евразийской степной области на границе с пустынями.

Ключевые слова:

анализ, Монголия, почвенные водоросли, степи, флора.

Новичкова-Иванова Л.Н. Почвенные водоросли степей Монголии. Ботанико-географический анализ флор // Общество. Среда. Развитие. – 2017, № 4. – С. 157–163.

© Новичкова-Иванова Людмила Николаевна – доктор биологических наук, БИН РАН; Санкт-Петербург; e-mail: kira_ivanova04@mail.ru

Почва образует тонкий слой на планете Земля. Роль почвы в жизни человечества так велика, что не поддаётся оценке. Почва не является минеральным субстратом. Это природное образование, в котором обитают многочисленные организмы – бактерии, насекомые, черви, водоросли, другие организмы. Среди них только водоросли – обладатели пигментов, осуществляют фотосинтез и влияют на почвенную среду обитания. Почвенные водоросли – продуценты органического вещества, тогда как другие, названные выше организмы, являются деструкторами почв.

Имеющиеся сведения о флорах почвенных водорослей Степной области Северной Евразии выявили общие закономерности их состава и структур [16].

Монгольская степная провинция входит в Центрально-азиатскую подобласть Степной области Евразии. В этой провинции представлены все четыре типа степей, а именно: луговые, типичные, опустыненные и пустынные степи. В Монголии имеют распространение настоящие, или сухие степи, а также опустыненные и пустынные степи [11; 12; 14]. Этот регион вдвое мень-

ше обеспечен теплом и влагой по сравнению с европейскими степями, получая всего 200 мм осадков в год и имея лишь 100 безморозных дней в году. Таким образом, развиваясь в условиях холодного и сухого гиперконтинентального климата, степи Монголии представляют собой наиболее ксерофитизированный тип степной растительности.

На возвышенных цокольных и подгорных равнинах, на склонах гор и увалах восточной Монголии господствуют сухие степи на легкосуглинистых и супесчаных каштановых почвах с обильным щебнем.

Здесь выделяются мелкодерновинно-злаково-ковыльные (*Stipa krylovii*) и вострецовые (*Leymus chinensis*) сообщества. На черноземах развиваются пижмовые (*Filifolium sibiricum*) сообщества с богатым луговым и луговостепным разнотравьем. Пижмовые и вострецовые степи являются специфической особенностью степной растительности Центральноазиатской подобласти. Почти для всех степных сообществ характерны полукустарничковая полынь (*Artemisia frigida*) и низкорослые кустарники караганы (*Caragana microphylla*, *C. pygmaea*) [14]. Изучение почвенных водорос-

Структура видового состава и степень флористического сходства мерасинузий водорослей в разнотравно-злаково-ковыльном (пижмовом) сообществе

Отдел водорослей	Мерасинузии				Общее число видов	Коэффициент сходства по Жаккару, %	
	1	2	3	4		Мерасинузии	% сходства
Cyanophyta	10	5	1	10	22	1–2	11,3
Chlorophyta	6	4	7	12	25	1–3	5,3
Xanthophyta	6	6	6	2	17	1–4	0,0
Bacillariophyta	3	–	1	5	8	2–3	14,5
Всего видов по экотопам	25	15	15	27	72	3–4 2–4	2,2 0,0

Примечание. 1 – пространство между дернинами ковыля (фон); 2 – участки оголенной почвы без высших растений; 3 – под кроной караганы; 4 – дернина ковыля.

лей было проведено автором в Восточной Монголии по меридиональному профилю 112⁰ в. д., который пересекает с севера на юг правый берег долины реки Керулен и примыкающую к ней с юга сильно расчлененную высоко-увалистую равнину. Общая приподнятость этой равнины составляет 1100–1200 метров над уровнем моря. Маршрутные и стационарные исследования проводились автором в составе Советско-Монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР в 1984–1985 гг. (г. Ундерхан, населенный пункт Тумен-Цогт).

В нижней части равнины в разнотравно-злаково-ковыльном сообществе было обнаружено 38 видов водорослей. Наиболее разнообразно представлены зеленые водоросли. Число их видов превышает вдвое число видов синезеленых водорослей. Следует отметить, что здесь были встречены разнообразные типы морфологических структур (экобиоморф) зеленых водорослей: одноклеточные (сем. *Chlorococcaceae*), нитчатые (виды родов *Gloetila*, *Klebsormidium*, *Ulothrix*, сем. *Ulothricaceae*), пакетобразные (сем. *Chlorosarcinaceae*) и псевдопаренхимные (*Hazenia*, *Leptosira*, сем. *Ulothricaceae* подсем. *Leptosiroideae*).

В дернинах злаков, главным образом ковыля (*Stipa krylovii*), формируется особая мерасинузия из 14 видов водорослей, среди которых исключительно обильно развиты диатомовые. Их приуроченность к дернинам злаков взаимно обусловлена потребностью в достаточном количестве

кремния. Установлено, что в листьях злаков для механического укрепления листовых пластинок в нижнем эпидермисе вдоль удлиненных клеток присутствуют парные или одиночные окремненные образования [2; 3], а панцирь клеток диатомовых водорослей образован гидратом окиси кремния [4]. В пределах средней части равнины, на более возвышенных, сглаженных участках рельефа представлены сообщества из крупных ковылей (*Stipa bicalensis*). Флористический список синузид водорослей в этих сообществах включает более 30 видов. Характерно и массовое развитие зеленых нитчатых водорослей. Соотношение в этом сообществе синезеленых и зеленых водорослей – представителей двух основных отделов водорослей в почвах – почти равно единице, что закономерно для флоры почвенных водорослей луговых степей.

Очень ограничено, только на черноземных почвах, развиваются разнотравно-злаково-ковыльные степи с пижмой (*Filifolium sibiricum*). Этот тип пижмовых степей представлен только в восточной части и не встречается в остальных степных районах Монголии [1]. Структура растительного сообщества пижмовой степи позволяет выделить в нем несколько микроэкотопов (ниш), которым соответствуют отличные друг от друга альгомерасинузии (табл. 1). Абсолютно несхожи синузиды водорослей фоновых пространств, оголенных почв и мерасинузий дернин ковыля (коэффициенты сходства равны нулю) (табл. 1, № 1, 2, 4). Этот факт подтверждает

важную фитоценотическую роль ковыля. Очень слабое сходство – всего 2.2% – отмечено между альгомеросинузиями караганы и ковыля (табл. 1, № 3, 4). Слабое сходство установлено также между фоновой альгосинузией и меросинузией караганы (табл. 1, № 1, 3).

Участки почвы, лишённые растений, и пространства под караганой показали наибольшее сходство при самом бедном видовом составе водорослей. Это можно объяснить тем, что рыхлый опад листьев караганы практически не влияет на поверхностный слой почвы, поскольку он разносится ветром. Напротив, средообразующая роль эдификатора этого сообщества – ковыля – велика. Особенности накопления опада и ветоши в дернине ковыля определяют формирование специфической меросинузии водорослей. Она отличается наибольшим видовым богатством, представленным 27 видами, и самым большим разнообразием диатомовых водорослей.

В целом в разнотравно-злаково-ковыльном сообществе с пижмой флористическое разнообразие достигает самого высокого уровня в степных сообществах исследованного региона. Оно представлено 72 видами и характеризуется почти равным участием во флоре синезеленых и зеленых водорослей.

Помимо разнотравно-злаково-ковыльных степей с участием пижмы, еще более характерными для азиатских степей являются вострецовые (*Leymus chinensis*) степи на каштановых почвах. Они являются типичными для сухостепной зоны Монголии и занимают большие территории. В сообществах с заметным участием в травостое *Leymus chinensis* развиваются альгосинузии с бедным флористическим составом. Выявлено 24 вида водорослей, причем число синезеленых в два раза превышало число зеленых водорослей. Такое обильное развитие синезеленых водорослей сближает вострецовые степи с пустынно-степными сообществами. Кроме того, относительная бедность вострецовых степей ностоковыми также подтверждает близость альгосинузий вострецовых степей с более южными опустыненными степями. Наиболее бедны водорослями участки, занятые муравейниками; на этих участках наблюдалось от 4 до 7 видов.

В верхней части аккумулятивной равнины, примыкающей к склонам увалов, на каштановых, каменистых почвах в разнотравно-злаково-ковыльных сообществах синузии водорослей характеризовались

обедненным составом. Синузия включала небольшое число видов – 15. Доминировали синезеленые водоросли из семейства *Oscillatoriaceae*: *Microcoleus chthonoplastes*, *Schizothrix lardacea*, *S. pallida* и *Hydrocoleus subcrustaceus*. Кроме того, в синузии постоянно присутствовали виды нитчатых зеленых водорослей.

Распаханные участки степей на каштановых почвах отличаются альгосинузиями обедненного состава и низким обилием входящих в них видов. Это объясняется, на наш взгляд, сильной инсоляцией, вызывающей иссушение почв, и постоянным сносом поверхностного слоя почв сильными ветрами. Среди 21 вида водорослей, установленных на распаханных участках, синезеленые водоросли немного преобладали над зелеными; причём, одноклеточных зеленых было вдвое меньше, чем синезеленых. Такое соотношение можно считать вполне характерным для альгоценозов на распаханных землях Монголии.

Таким образом, проведённые нами исследования показали, что синузии почвенных водорослей являются неотъемлемым компонентом растительного покрова степных сообществ. Разнообразие видового состава синузий почвенных водорослей определяется составом и структурой травяного покрова растительных сообществ, поскольку он формирует микроэдафические и микроклиматические условия для развития почвенных водорослей. При этом наиболее важны степень проективного покрытия растений, а также биоморфологические и биохимические характеристики растений доминантов и субдоминантов. В степных сообществах на видовой состав почвенных водорослей влияет соотношение разнотравья и злаков, выраженность дернины, наличие подстилки и количество опада листьев тех или других растений.

Итак, сопоставление систематической структуры видового состава альгосинузий по отделам и числу видов в ковыльных и вострецовых степях Монголии позволило выявить следующий ряд закономерностей.

1. Число видов синезеленых и зеленых водорослей равно. При низком проективном покрытии травяного яруса число видов синезеленых водорослей значительно возрастает. В монгольских ковыльных и вострецовых степях, в отличие от европейских степей, число видов синезеленых может в два и более раза превышать число зеленых водорослей.

**Распределение числа видов водорослей в степных сообществах
Евразийской степной области**

Отделы	Причерноморско-Казахстанская подобласть			Центральноазиатская (Дауро-Монгольская) подобласть		
	1	2		3	4	5
		а	б			
Cyanophyta	20 (30,8)	32 (41)	49 (27,5)	66 (62,8)	127 (65,8)	60 (37,7)
Chlorophyta	25 (38,5)	33 (42,3)	81 (45,5)	19 (18,1)	33 (17,1)	55 (34,6)
Xanthophyta	14 (21,6)	8 (10,3)	30 (16,9)	11 (10,5)	20 (10,7)	23 (14,5)
Bacillariophyta	6 (9,1)	5 (6,4)	18 (10,1)	9 (8,6)	12 (6,4)	21 (13,2)
Коэффициент аридности	0,8	0,9	–	3,5	3,8	1,1
Всего видов	65	78	178	105	192	159

Примечание. 1 – среднерусские луговые степи [6]; 2 – причерноморские сухие степи: а – природные, б – заповедные [22]; 3 – казахстанские степи [21]; 4 – тувинские степи [18]; монгольские степи (данные автора); цифры в скобках указывают % соотношения числа видов от общего их числа.

Таблица 3

Ведущие семейства водорослей во флоре Центрально-азиатских Европейских степей

Семейство	Монголия ¹		Тува ²		Аскания-Нова ³	
	место	число видов	место	число видов	место	число видов
Oscillatoriaceae	1	33	1	61	1	17
Chlorococcaceae	2	23	5–6	9	–	–
Naviculaceae	3	18	8–10	7	–	–
Pleurochloridaceae	4–6	15	3–4	10	5–6	6
Chlorosarcinaceae	4–6	15	–	–	5–6	6
Pleurochloridaceae	4–6	15	–	–	–	–
Schizotrichaceae	7	10	3	15	–	–
Ulotrichaceae	8	7	–	–	4	7
Palmellopsidaceae	9	5	–	–	–	–
<i>Cyanophyta / Chlorophyta</i>	1.0 / 1.0		3.8 / 1.0		0.9 / 1.0	

Примечание. 1 – данные автора, 2 – [18], 3 – [22].

Таблица 4

Структура видового состава и степень флористического сходства мерасинузий водорослей в разнотравно-злаково-ковыльном (пижмовом) сообществе

Отдел водорослей	Мерасинузии				Общее число видов	Коэффициент сходства по Жаккару, %	
	1	2	3	4		Мерасинузии	% сходства
Cyanophyta	10	5	1	10	22	1–2	11,3
Chlorophyta	6	4	7	12	25	1–3	5,3
Xanthophyta	6	6	6	2	17	1–4	0,0
Bacillariophyta	3	–	1	5	8	2–3	14,5
Всего видов по экотопам	25	15	15	27	72	3–4 2–4	2,2 0,0

Примечание. 1 – пространство между дернинами ковыля (фон); 2 – участки оголенной почвы без высших растений; 3 – под кроной караганы; 4 – дернина ковыля.

2. Нитчатые зеленые водоросли, а именно улотриковые, также как и в европейских степях, являются характерным компонентом альгосинузий. Чем лучше условия увлажнения, тем разнообразнее улотриковые.

3. Ностоковые (Cyanophyta) водоросли в изученных степях Монголии развиваются слабо, тогда как в европейских степях представлены хорошо.

4. Диатомовые (Bacillariophyta) водоросли в степях Монголии обильны, но не столь разнообразны по сравнению с европейскими степями.

5. Хламидомонадовые (Chlorophyta) водоросли немногочисленны.

6. Морфологическая структура доминирующих видов водорослей в изученных степях разнообразна. Выявленные виды имеют монадную, коккоидную, сарциноидную, нитчатую и псевдопаренхимную структуры.

В степных сообществах восточной Монголии автором впервые обнаружено 159 видов почвенных водорослей, относящихся к 4 отделам, 14 порядкам и 77 родам: *Cyanophyta* – 60, видов *Chlorophyta* – 55, *Xanthophyta* – 23, *Bacillariophyta* – 21 вид (табл. 2). При составлении списка флоры, в целях сопоставимости с данными ранее опубликованных работ, нами использовались системы принятые в «Определителе пресноводных водорослей СССР» [17] и в энциклопедии «Жизнь растений» [15]. Изменения в отделах *Cyanophyta* [27], *Chlorophyta* [29, 28], *Bacillariophyta* [30] учтены частично.

Синезеленые и зеленые водоросли, принимают равное участие во флоре, отражают основную зональную особенность флоры почвенных водорослей степей. Подобное соотношение имеет место в среднерусских и причерноморских степях. Казахстанские и тувинские степи, как более опустыненные, имеют во флоре существенное преобладание синезеленых водорослей. Ранее нами было установлено что, чем выше доля синезеленых водорослей во флоре, тем засушливее условия [15]. Таким образом, из проведенного анализа альгофлоры следует, что в рассматриваемом ряду степей казахстанские и тувинские пустынные степи являются более аридными по сравнению с сухими степями Монголии (табл. 2).

Одной из важнейших особенностей систематической структуры флор водорослей является состав и последовательность ведущих семейств по числу видов. Эти характеристики показывают главные черты

структуры флор и дают возможность определять степень сходства флор водорослей разных регионов. Согласно концепции А.И. Толмачёва, в пределах естественных флористических областей, достаточно различных по занимаемым площадям, наблюдается некоторое постоянство систематической структуры флор [24; 25]. Это закономерность, установленная А.И. Толмачёвым, дала нам основание для того, чтобы провести сравнение весьма удалённых флор почвенных водорослей.

В степях Монголии главенствующее место занимают почвенные водоросли следующих семейств: *Oscillatoriaceae* (Cyanophyta), *Chlorococcaceae* (Chlorophyta) и *Naviculaceae* (Bacillariophyta) (табл. 3) Причём, состав ведущих семейств водорослей степей Монголии отличается существенно от такового в степях европейской части Евразийской степной области. При этом во флорах почвенных водорослей центрально-азиатских и европейских степей места лишь трех семейств совпадают: 1-ое *Oscillatoriaceae* и 5–6 место *Pleurochloridaceae* и *Chlorosarcinaceae*. Роль видов водорослей семейства *Ulotrichaceae* в монгольских степях незначительна; это семейство занимает лишь 8-ое место по сравнению с флорами европейских степей; однако по числу видов их участие в этих флорах совпадает (табл. 3).

Выявить тенденцию аллохтонного или автохтонного формирования флоры почвенных водорослей позволяет соотношение во флоре числа родов и числа видов на исследованных территориях. Этот показатель был разработан А.И. Толмачевым [23], как один из приемов сравнительной флористики. Он используется для увеличения разрешающей способности методов исследования при изучении флор как высших, так и низших растений. Высокая доля родов свидетельствует об аллохтонной тенденции, и наоборот, обогащение флоры видами – об автохтонном развитии. Соотношение числа видов и родов водорослей в 4-х флорах Евразийской степной области по имеющимся материалам [21; 22] и по нашим данным дано ниже (цифры в скобках – %) (табл. 4; рис. 1).

Данные, приведённые в табл. 4, свидетельствуют о том, что для флоры водорослей Тувинских опустыненных горных степей свойственна тенденция автохтонного развития. Тогда как самая высокая доля родов почвенных водорослей – 48% (77 родов на 159 видов), установленная в степях Монголии, позволяет предположить тенденцию усиленного аллохтонного типа развития почвенных водорослей в этих степях.

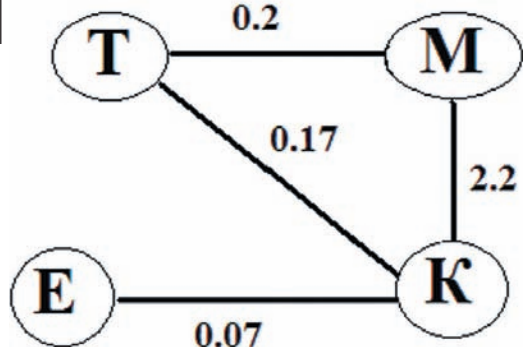


Рис. 1. Корреляционные связи (τ Кендэла) между структурами ведущих семейств отдельных конкретных флор почвенных водорослей Евразийской степной области.

Т – Опустыненные степи Тувы [18];

М – Сухие степи Монголии [16];

Е – Сухие причерноморские степи [22];

К – Настоящие и опустыненные степи Казахстана [21].

Таким образом, данные, полученные нами впервые о почвенных водорослях Монголии, позволили впервые провести их сравнение с данными, имеющимися о почвенных водорослях степей других, весьма удалённых, регионов.

В зональных степях Украины флора почвенных водорослей включает 178 видов [22]; по числу видов она более сходна с флорой сухих монгольских степей.

Анализ систематической структуры флор водорослей, проведенный на уровне отделов и семейств, выявил существенные различия европейских и азиатских степей (табл. 2, 3). Специфика флоры водорослей степей Монголии определяется структурой ведущих по числу видов семейств, которая значительно отличается от таковой структуры европейских степей.

Своеобразие изученной нами флоры почвенных водорослей Монголии определяется также слабой связью с флорами почвенных водорослей других степных регионов. На корреляционные связи между составом ведущих семейств Монголии и сопредельных территорий Азии и Европы указывает степень сходства альгофлор (рис. 1). Отметим, что почвенные водоросли степей Казахстана, развивающихся в условиях равнин и мелкосопочников, имеют относительно высокую степень общности с флорой водорослей монгольских степей. Тогда как в Туве, где представлены горные, островные степи, установлена слабая степень сходства структуры флоры водорослей с флорой водорослей Монголии. Этот факт определяется, по нашему мнению, особенностями орографии Тувы. Столь чёткую обособленность флоры водорослей сухих степей Монголии можно, вероятно, связать и с палеогеографией этого региона. Предполагается, что Центрально-азиатские степи могли существовать ещё на мезозойской суше, и освободились от отступающих вод моря Тетис гораздо раньше территорий, занимаемых европейскими степями. Высказывается ряд интереснейших гипотез, посвященных вопросу становления степей Евразии [6; 7; 9; 10; 19; 20]. В этих гипотезах подчеркивается, что «становление степей в этом секторе проходило совершенно особым путем» [6, с. 28]. Обособленность флор почвенных водорослей, изученных нами, подтверждает мнение Р.В. Камелина. Однако, по нашему мнению, специфика флоры почвенных водорослей степей Центральной Азии, в том числе и Монголии, в целом определяется не только историческими аспектами, но и криоаридными природными условиями и континентальным положением этого региона, замыкающего на крайнем восточном пределе обширную Степную область Евразии.

Список литературы:

- [1] Банникова И. А. Классификационная схема степной растительности // Степи Восточного Хангая. – М., 1986. – С. 17–27.
- [2] Гендельс Т. В. Анатомия строения листа р. *Aegilops* L. // Вест. ЛГУ. Биол. Вып. 1. – 1974, № 3. – С. 66–74.
- [3] Гендельс Т. В. Анатомическое строение листа *Aegilops mutica* Boiss (Poaceae) в связи с систематическим положением этого вида // Бот. журн. Т. 61. – 1976, № 10. – С. 1425–1427.
- [4] Гусева К. А. Роль кремния в развитии диатомовых водорослей // Тр. инст. биол. вн. вод. – 1975, вып. 30. – С. 163–175.
- [5] Жизнь растений. – М, 1977, т. 3. – 488 с.
- [6] Камелин Р. В. Кухиستانский округ горной Средней Азии. Ботанико-географический анализ (Комаровские чтения, XXXI). – Л., 1979. – 117 с.
- [7] Камелин Р. В. Флорценопиты растительности Монгольской Народной Республики // Бот. журн. Т. 72. – 1987, № 12. – С. 1580–1594.

- [8] Костіков І.Ю., Романенко П.О., Демченко Е.М., Дарієнко Т.М., Михайлюк Т.І., Рибчинський О.В., Солоненко А.М. Водорості ґрунтів України. Київ, 2001. – 300 с.
- [9] Крашенинников И.М. Киргизские степи как объект ботанико-географического анализа и синтеза // Изв. Главн. бот. сада С. Ф. С. Р. – Т. XXII. – 1923, вып. 1. – С. 25–55.
- [10] Крашенинников И.М., Польнов Б.Б. Физико-географические и почвенно-ботанические исследования в области бассейна р. Убер-Джаргаланте и верховьев р. Ара-Джаргаланте // Северная Монголия. – Л.; М., 1926. – С. 85–100.
- [11] Лавренко Е.М. Степи Евразийской степной области их география, динамика и история // Вопросы ботаники. Вып. 1. – М.; Л., 1954. – С. 157–173.
- [12] Лавренко Е.М. Провинциальные разделения Центральноазиатской области Евразии // Бот. журн. Т. 55. – 1970, № 12. – С. 1734–1747.
- [13] Лавренко Е.М., Никулина Р.И. Положение сухих степей в системе ботанико-географического районирования МНР // Сухие степи МНР. Природные условия (сомон Унжул). – Л., 1984. – С. 6–11.
- [14] Лавренко Е.М., Карамышева З.В., Никулина Р.И. Степи Евразии. – Л., 1991. – 146 с.
- [15] Новичкова-Иванова Л.Н. Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. – Л., 1980. – 225 с.
- [16] Новичкова-Иванова Л.Н. Водоросли экосистем степей Евразии // Общество. Среда. Развитие. – 2012, № 2. – С. 213–220.
- [17] Определитель пресноводных водорослей СССР. – Л., 1951–1986.
- [18] Пивоварова Ж.Ф. Почвенные водоросли опустыненных степей Тувы // Сибирский экологический журн. – 1994. № 5. – С. 459–467.
- [19] Попов М.Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Бюл. Среднеаз. гос. ун-та. Вып. 15. – Ташкент, 1927. – С. 239–292.
- [20] Попов М.Г. Основные черты истории развития флоры Средней Азии // Филогения, флорогенетика, флорография, систематика. Т. 1. – Киев, 1983. – С. 68–116.
- [21] Сдобникова Н.В. Почвенные водоросли // Биокомплексные исследования в Казахстане. Растительные сообщества и животное население степей и пустынь Центрального Казахстана. Т. 1. – Л., 1969. – С. 295–306.
- [22] Солоненко А.Н. Почвенные водоросли Причерноморско-Приазовской сухостепной провинции степной зоны Украины / Автореф. дисс. ... канд. биол. наук. – Киев, 1995. – 21 с.
- [23] Толмачев А.И. Основы учения об ареалах – Л., 1962. – 100 с.
- [24] Толмачев А.И. Богатство флор как объект сравнительного изучения // Вестн. Ленингр. ун-та. Вып. 2. Биология. – 1970, № 9. – С. 71–83.
- [25] Толмачев А.И. Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. – Новосибирск, 1986. – 196 с.
- [26] Штина Э.А. Особенности сообществ водорослей в мощных черноземах Центрально-черноземного заповедника // Тр. Центр.-Черноземного заповедника. Вып. 9. – М., 1965. – 146 с.
- [27] Anagnostidis K., Komárek J. Modern approach to the classification system of cyanophytes // Arch. Hydrobiol. Suppl. – 1990. – P. 80.
- [28] Ettl H., Gärtner G. Chorophyta II. Tetrasporales, Chlorococcales, Gloeodendrales. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 10. – 1988. – 437 p.
- [29] Komárek J., Fott B. Chorophyceae (Grünalgen). Ordnung: Chlorococcales. 7. Das Phytoplankton des Süßwassers, 1983. – 1043 p.
- [30] Krammer K., Lange-Bertalot H. Bacillariophyceae. 3. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 2. – 1991. – 576 p.