

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК  
СИБИРСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ**

Институт почвоведения и агрохимии  
Институт водных и экологических проблем  
**МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ  
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

Новосибирский государственный  
педагогический университет

Национальный исследовательский  
Томский государственный университет  
Уральский федеральный университет имени  
Первого Президента России Б.Н. Ельцина

**ОБЩЕСТВО ПОЧВОВЕДОВ ИМЕНИ В.В. ДОКУЧАЕВА  
ИНСТИТУТ РАДИАЦИОННОЙ БЕЗОПАСНОСТИ И ЭКОЛОГИИ  
ННЦ РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН**

**МЕЖДУНАРОДНАЯ КОМИССИЯ ПО ПАЛЕОПОЧВОВЕДЕНИЮ IUSS**

**Серия**

**«ПАЛЕОПОЧВЫ - ИСТОЧНИК ИНФОРМАЦИИ  
О ПРИРОДНОЙ СРЕДЕ ПРОШЛОГО»**

*Избранные лекции Международной научной молодежной школы  
по палеопочвоведению*

**Серия основана в 2014 г.**

*Ответственный редактор серии  
доктор биологических наук, профессор  
М.И. Дергачева*

**RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCE  
SIBERIAN BRANCH**

Institute of Soil Science and Agrochemistry  
Institute for Water and Environmental Problems  
**MINISTRY OF EDUCATION AND SCIENCE  
OF THE RUSSIAN FEDERATION**

Novosibirsk State Pedagogical University  
National Research Tomsk State University  
**V.V. DOKUCHAEV SOCIETY OF SOIL SCIENTISTS  
INSTITUTE OF RADIATION SAFETY AND ECOLOGY  
NNC REPUBLIC KAZAKHSTAN  
IUSS PALEOPEDOLOGY COMMISION**

**Series**

**«PALEOSOLS AS A SOURCE OF INFORMATION  
ABOUT PAST ENVIRONMENTS»;**

*Chosen lectures of International School on paleopedology for young Scholars*

**Series is based in 2014**

Contributing Editor of Series - Professor M.I. Dergacheva

## Редакционная коллегия серии

Д.б.н., проф. М.И. Дергачева (отв. редактор, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия), д.б.н. А.И.Сысо (Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия), д. г.-м. н З.Н. Гнибиденко (Институт нефтегазовой геологии и геофизики СО РАН, г. Новосибирск, Россия), д.г.н. А.А. Гольева (Институт географии РАН, г. Москва, Россия), д.б.н. А.О. Макеев (Московский государственный университет, г. Москва, Россия), д.с.-х.н. А.В. Пузанов (Институт водных и экологических проблем СО РАН, г. Барнаул, Россия), В.И. Смирнова (г. Новосибирск, Россия), д.б.н. И.Н. Феденева (ответственный секретарь, Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, г. Новосибирск, Россия), д.г.н. О.С. Хохлова (Институт физико-химических и биологических проблем РАН, г.Пушино, Россия), к.б.и. О.А. Некрасова (Уральский федеральный университет, Екатеринбург, Россия), к.б.н. О.С. Якименко (Московский государственный университет, Москва, Россия), prof. Gyorgy Fuleky (Szent Istvan University, Godollo, Hungary), PhD Ludmila Shumilovskih (Institut Mediterranee d'Ecologie et de Paleoeologie, France), prof. Sergey Sedov (Institute of Geology, UNAM Mexico City, Mexico), prof Wolfgang Zech (University of Bayreuth, Bayreuth, Germany).

## Editorial Board Series

Prof. Maria Dergacheva (Contributing Editor, Institute of Soil Science and Agrochemistry, SB RAS, Novosibirsk, Russia), prof. Aleksandr Syso (Institute of Soil Science and Agrochemistry, SB RAS, Novosibirsk, Russia), prof. Zinaida Gnibidenko (Petroleum Institute of Geology and Geophysics, SB RAS, Novosibirsk, Russia), prof. Aleksandra GoFeva (Institute of Geography RAS, Moscow, Russia), prof. Alexander Makeev, (Moscow State University, Moscow, Russia ), PhD OFga Nekrasova (Ural Federal University, Ekaterinburg, Russia), prof Alexander Puzanov (Institute Water and Environmental problem, SB RAS, Barnaul, Russia), Vera Smirnova (Editor, Novosibirsk, Russia), prof Irina Fedeneva (Executive Secretary, Institute of Soil Science and Agrochemistry of SB RAS, Novosibirsk, Russia), prof. OFga Khokhlova (Institute of Physics-Chemical and Biological Problems of Soil Science, RAS, Pushchino, Moscow Region, Russia), PhD Olga Yakimenko (Moscow State University, Moscow, Russia), prof. Gyorgy Fuleky (Szent Istvan University, Gddollo, Hungary), PhD Ludmila Shumilovskih (Institut Mediterranee d'Ecologie et de Paleoeologie, France), prof. Sergey Sedov (Institute of Geology, UNAM Mexico City, Mexico), prof. Wolfgang Zech (University of Bayreuth, Bayreuth, Germany).

Серия  
*«Палеопочвы - источник информации о природной среде прошлого»*  
Выпуск 3

**Ж.Ф. Пивоварова,  
А.Г. Благодатнова**

**ВОДОРОСЛИ КАК НЕОТЪЕМЛЕМЫЙ  
КОМПОНЕНТ ПОЧВ И ВОЗМОЖНОСТИ  
АЛЬГОДИАГНОСТИКИ  
В ПАЛЕОПОЧВОВЕДЕНИИ**

**Zhanna F. Pivovarova,  
Anastasiya G. Blagodatnov**

**ALGAE AS INALIENABLE COMPONENT  
OF SOILS AND THE POSSIBILITY  
OF USING ALGODIAGNOSTICS  
IN PALEOPEDOLOGY**

*Новосибирск  
2017*

*Novosibirsk  
2017*

УДК 631.4:551.8

ББК П034.27

**П- 651**

**Пивоварова Ж.Ф., Благодатнова А.Г.**

Водоросли как неотъемлемый компонент почв и возможности применения альгодиагностики в палеопочвоведении. Отв. ред. д.б.н., проф. М.И. Дергачева,- Новосибирск: Изд. дом «Окарина», 2017.- Вып. 3- 22 с. - Текст русс., англ. (Серия «Палеопочвы - источник информации о природной среде прошлого». Избранные лекции Международной научной молодежной школы по палеопочвоведению в Сибири)

Algae as inalienable component of soils and the possibility of using algiagnostics in paleopedology. Editor-in-chief Prof. M.I. Dergacheva. - Novosibirsk: Publishing House "Okarina", 2017.- 3 - 22 p. - Text of the Rus., Engl. (Series of "Paleosols as a sources of information about Past Environment." Selected lectures of the International scientific School on Paleopedology in Siberia)

Рассмотрены вопросы роли водорослей в эволюции биосферы, а также использование уникальной группы почвенных водорослей в диагностике процессов образования почв и палеопочв и реконструкции окружающей среды. На примере литературных данных и собственных исследований обсуждаются широкие возможности водорослей: маркировки почвообразовательных процессов, особенностей освоения первичных субстратов, географического распределения в почвах. Показана уникальность таксономического состава водорослей в различных экосистемах. Продемонстрирована возможность использования потаенных водорослей в качестве биологических индикаторов современных и палеоэкологических условий с использованием информации о современной альгофлоре. Публикация представляет интерес для палеоэкологов, экологов, почвоведов, палеопочвоведов, палеогеографов и других специалистов разного профиля, связанных с изучением природной среды прошлого, а также для студентов и преподавателей Вузов. Библиогр.: 80 назв.

The questions of alga role in biosphere evolution and also the use of a unique group of soil algae in the diagnosis of soil and paleosols formation processes and reconstruction of environment are considered. On the example of literature data and own research, the wide possibilities of algae are discussed: marking of soil-forming processes, features of mastering primary substrates, geographical distribution of algae in soils. The uniqueness of the taxonomic composition of algal flora in various ecosystems is also shown. The possibility of using soil algae as biological indicators of ecological and paleoecological environment using information about the recent of algal flora is demonstrated.

ISBN-978-5-901863-15-2

© Пивоварова Ж.Ф., Благодатнова А.Г., 2017

© Новосибирский педагогический университет, 2017

© Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, 2017

© Институт водных и экологических проблем СО РАН, 2017

© Научный исследовательский Томский государственный университет, 2017

© Уральский федеральный университет имени первого

Президента России Б.Н. Ельцина, 2017

© Институт радиационной безопасности и экологии ЯНЦ Республики Казахстан, 2017

© Общество почвоведов имени В.В. Докучаева, 2017

Из всего почти двухмиллионного числа видов организмов, обитающих на планете, одна четвертая часть - растения. На долю низших растений приходится около 200 тыс. видов, 20 % из них - водоросли. Если о водорослях известно в науке уже давно, то про почвенные водоросли стало известно относительно недавно. Удивительна их экологическая пластичность: они встречаются от Арктики на о. Земля Франца Иосифа (Новичкова-Иванова, 1963) до Антарктики (Акиама, 1967), от тропических лесов до пустынь (Долина Смерти, где 2 мм осадков в год). Почему везде? Они пойкилотермы и пойкилогидрические организмы, помимо фотоавтотрофии, они великолепные миксотрофы. Кроме того это r-стратеги - типичные эксплеренты («шакалы»). Вместе с тем им не чужда и K-стратегия («львы»). Такое образное сравнение им дал профессор Т.А. Работнов. Долгое время водоросли считали космополитами. Однако по соотношению ведущих отделов водорослей прослеживается четкая географическая зональность (как собственно и всё на планете). При переходе от одной почвенно-растительной зоны к другой меняется соотношение ведущих отделов водорослей, доминантные комплексы видов, сама структурная организация группировок водорослей, характер их приспособления к жизни в почве.

Роль этой уникальной группы в биосфере трудно переоценить. Остановимся немного подробнее на вопросах значимости водорослей в эволюции биосферы.

Доказательства эволюционного развития биосферы базируются в основном на палеонтологических данных, свидетельствующих о необратимом направленном развитии органического мира нашей планеты в направлении усложнения и появления высокоорганизованных форм (Яблоков, Юсуфов, 2006). В земной коре сохраняются свидетельства всплеск, волн жизни в виде скоплений биогенных карбонатов, горючих сланцев, угля, нефти, писчего мела и других минеральных образований, связанных с деятельностью живого вещества, с проявлением организации биосферы. Одними из представителей живых организмов, принимающих активное участие в эволюции биосферы, являются водоросли (Гальперин, 2007). В настоящее

Plants make up one fourth part of the total nearly two million number of species living on the planet. The proportion of lower plant accounts for about 200 thousand species, 20 % are algae. If algae are known in science for a long time, the edaphic algae became known recently. Their ecological plasticity is amazing: they are found from the Arctic on Franz Josef Land archipelago (Novichkova-Ivanova, 1963) to Antarctica (Akiyama, 1967), from rainforests to deserts (Death Valley, where precipitation is 2 mm per year). Why everywhere? They cannot maintain constant temperature and constant water balance of a body. Soil algae can be either phototrophs or mixotrophs. Besides they are r-strategists - typical exporters ("jackals"). At the same time K-strategy ("lions") is not alien to them as well. Such figurative comparison was given to them by Professor T.A. Rabotnov. For a long time, algae were considered as cosmopolitans. However, according to the ratio of leading algae departments, there is a clear geographical zoning (as everything on the planet). Under transition from one soil-plant zone to another, the ratio of leading algal divisions, dominant species complexes, structural organization of algal groups, and nature of their adaptation to life in the soil change.

It is difficult to overestimate the role of this unique group in the biosphere. Let's look in details the importance of algae in the biosphere evolution.

Substantiation of the biosphere evolutionary development is based mainly on paleontological data indicating the irreversible development of the organic world of our planet in the direction of the complication and appearance of highly developed forms (Yablokov, Yusufov, 2006). Evidence of outbreaks, waves of life in the form of accumulation of biogenic carbonates, combustible shales, coal, oil, writing chalk and other mineral formations associated with the activity of living matter, with manifestation of the organization of the biosphere remains in the earth's crust. The representatives of living organisms that take an active part in the evolution of the biosphere are algae (Galperin, 2007).

время в большинстве водорослевых сообществ преобладают эукариотные водоросли. Цианобактерии занимают в основном экстремальные местообитания (Ефимов, 2011). Так было не всегда. В прокариотной докембрийской биосфере наряду с водорослями значительное место занимали цианобактерии, которые были основными продуцентами того времени. Все остатки докембрийских цианобактерий, сохранившихся в ископаемом состоянии в виде строматолитов, пленок и разрозненных микроскопических остатков известны с раннего архея. Но систематическая принадлежность многих из них остается загадкой. Это связано с различной интерпретацией молекулярных данных (Колчинский, 2001). Важная проблема касается времени появления эукариотных водорослей, а также их участия в изменениях состава биосферы. Их широкое развитие в начале позднего рифея академик Г.А. Заварзин назвал Протерозойской биотической революцией. Все эукариоты требуют кислорода для дыхания, поэтому их массовое и широкое появление маркирует сравнительно высокое содержание кислорода в атмосфере. Единичные находки водорослей в раннем протерозое, отмеченные исследователями, требуют дополнительного объяснения, связанного с содержанием кислорода в морской воде (хотя и другого изотопа) при атмосфере с малым содержанием  $O_2$ . Замещение прокариотов эукариотами происходило не только в планктоне, но и в бентосе: строматолитовые постройки замещались постройками известковых водорослей. Последовательность и длительность их замещения в разных биотопах в течение палеозоя, особенно раннего, является важным предметом изучения водорослей (Шварц, 1967).

По уровню содержания  $CO_2$  в атмосфере проводят границы этапов развития биосферы. Эволюция биосферы (относительно концентрации кислорода в воздухе) прошла три этапа: восстановительный, слабоокислительный и окислительный (Герви, 2001). По мнению многих ученых, восстановительный этап развития биосферы начался еще в космических условиях и завершился появлением на Земле гетеротрофной биосферы (Есков, 2004). Биосфера тех времен была ограничена водной средой. На этом этапе про-

Currently, most algal communities are dominated by eukaryotic algae. Cyanobacteria occupy mainly extreme habitats (Efimov, 2011). So it was not always. Along with algae, in the prokaryotic Precambrian biosphere, cyanobacteria, which were the main producers of that time, took an important place. All remnants of Precambrian cyanobacteria, preserved in the fossil state in the form of stromatolites, films and scattered microscopic remains are known from the early Archean. But the systematic belonging for many of them remains a mystery. It's connected to the different interpretation of molecular data (Kolchinsky, 2001). An important problem concerns the time of occurrence of eukaryotic algae, as well as their participation in changes of the biosphere composition. Their extensive development at the beginning of the late Riphean was called the Proterozoic biotic revolution by Academician G.A. Zavarzin. All eukaryotes require oxygen for respiration, so their mass and wide appearance marks relatively high oxygen content in the atmosphere. Single findings of algae in the early Proterozoic, noted by researchers, need additional explanation related to oxygen content in sea water (with another isotope) under an atmosphere with  $CO_2$  low content. The replacement of prokaryotes by eukaryotes occurred not only in plankton, but in benthos as well: stromatolite constructions were replaced by buildings of calcareous algae. The sequence and duration of their replacement in different biotopes during the Paleozoic, especially the early one, is an important subject of studying algae (Schwartz, 1967).

The boundaries of the biosphere development stages are drawn by the level of  $CO_2$  in the atmosphere. The biosphere evolution (relative to oxygen concentration in air) has undergone three stages: restorative, weakly oxidative and oxidative ones (Gervi, 2001). According to many scientists' views, the restorative phase of the biosphere development began in space conditions and resulted in the heterotrophic biosphere appearance on the Earth (Eskov, 2004). That time the biosphere was limited to the

изошло появление анаэробов. Физиологические процессы этих организмов основывались на дрожжевом брожении, пищей для которых служили ранее накопленные органические соединения, растворенные в водах первичного океана (Жерихин, 2003). Но жизнь нуждалась в дополнительных источниках энергии. Поэтому на ранних стадиях эволюции живые организмы активно использовали различного рода радиацию. Первичные гетеротрофные организмы быстро размножались и довольно быстро исчерпали свою питательную базу. Поэтому, достигнув максимальной биомассы, они должны были либо вымереть от голода, либо перейти к автотрофному (фотосинтетическому) способу питания (Соколов, Барсков, 1988).

Слабоокислительный этап эволюции биосферы связан с появлением фототосинтетических пигментов (как основных, так и вспомогательных) около 4 млрд, лет назад. Новый тип питания был основан на способности некоторых простых соединений поглощать свет при наличии в их составе атома магния (как в хлорофилле). Уловленная таким способом световая энергия может быть использована для усиления реакций обмена, в том числе и для образования органических соединений. Именно таким путем происходило образование хлорофилла, что в дальнейшем привело к появлению фотосинтеза (Еськов, 2004). Поверхность Земли того времени, лишенная свободного кислорода, облучалась ультрафиолетовой радиацией Солнца. В связи с этим первыми фотохимическими организмами использовалась радиация ультрафиолетовой части спектра (Зоненшайн, Городницкий, 1977).

Новый тип питания способствовал быстрому расселению организмов нового типа у поверхности первичных водоемов. Они оказались более приспособленными и вытеснили первичные гетеротрофные организмы. Первыми автотрофными организмами, по всей вероятности, были цианеи, а затем зеленые водоросли. Останки их находят в породах архейского возраста (около 3 млрд, лет назад). Параллельно с этим шел процесс формирования эукариот (Жерихин, 2003). Рассмотренные процессы составили содержание второго этапа в истории развития биосферы Земли, продолжавшегося до завершения осадконакопления полосчатых

aquatic environment. At this stage, anaerobes emergence took place. Physiological processes of these organisms were based on yeast fermentation, which were fed by previously accumulated organic compounds dissolved in the primary ocean water (Zherikhin, 2003). But life needed additional energy sources. Therefore, in the early stages of evolution, living organisms actively used various kinds of radiation. Primary heterotrophic organisms were reproduced quickly and exhausted their nutritional base fast. Therefore, having reached the maximum biomass, they should either starve to death, or go to the autotrophic (photosynthetic) diet (Sokolov, Barskov, 1988).

A weak oxidative stage in the biosphere evolution was associated with appearing photosynthetic pigments (both basic and auxiliary) about 4 billion years ago. A new type of food was based on the ability of some simple compounds to absorb light when they contain a magnesium atom (as in chlorophyll) The light energy captured in this manner can be used to enhance the exchange reactions, including organic compounds formation. In this way the chlorophyll formation occurred, which subsequently led to photosynthesis appearance (Eskov, 2004). That time the Earth surface, deficient of free oxygen, was irradiated with the sun ultraviolet radiation. Thereby, the first photochemical organisms used radiation of the spectrum ultraviolet part (Zonenshain, Gorodnitsky, 1977).

A new type of nutrition contributed the rapid dispersal of new type organisms at the primary reservoirs surface. They proved to be more adapted and replaced the primary heterotrophic organisms. The first autotrophic organisms, probably, were cyanides, and green algae later. Their remains were found in Archaean rocks (about 3 billion years ago). The process of eukaryotes formation was parallel to this (Gerekhin, 2003). The considered processes made up the content of the second stage in the history of the Earth's biosphere, which being continued until the completion of the sedimentation of the Precam-

железистых формаций докембрия примерно 1,8 млрд. лет назад (Будыко, 1984).

Третий этап эволюции биосферы связан с развитием фотоавтотрофией биосферы Земли. На данном этапе количество  $O_2$  в атмосфере начало резко повышаться (Еськов, 2004). В протерозое (2,6 млрд. - 570 млн. лет назад) эукариоты разделились на растительные и животные организмы. Большая часть растительных клеток перешла к фотосинтезу. Благодаря этому концентрации  $O_2$  в атмосфере возрастала. Его стало хватать для процессов дыхания. В этом же периоде венда (Эдиакарий) протерозойской эры в океане появились первые многоклеточные организмы (Грант, 1991).

Около 400 млн. лет назад, когда концентрация свободного  $O_2$  в атмосфере достигла 10%, возник озоновый экран, предохраняющий живое вещество от жесткого излучения, и жизнь вышла из моря на сушу. Только после этого автотрофные фотосинтезирующие организмы начали использовать излучение в видимой части солнечного спектра (Жерихин, 2003). Как только это случилось, резко возросла интенсивность реакций фотосинтеза и поступление  $O_2$  в атмосферу. Всего за 100 млн. лет концентрация  $O_2$  достигла современного значения в 21 %. Стал меняться биогеохимический круговорот элементов. При этом снижалась роль основных пород, и в земной коре вместо магния, кальция, железа большую роль стали играть кремний, натрий, алюминий, калий. Также благодаря деятельности живых организмов резко возрос круговорот  $O_2$  и  $CO_2$  (Герви, 2001). Эти процессы, а также постепенное снижение уровня радиации стимулировали и ускоряли усложнение живого вещества, вели к появлению новых, более высокоорганизованных видов.

Таким образом, формирование и развитие биосферы предстает как чередование этапов эволюции, прерываемых скачкообразными переходами, в результате чего образовывались все более сложные и упорядоченные формы живого вещества (Жерихин, 2003). В ходе развития жизни неоднократно происходила смена одних групп организмов другими. При этом всегда поддерживалось более или менее постоянное соотношение форм, выполняющих те или иные геохимические функции. Совокупная деятельность живого вещества на Земле непрерывно под-

brian banded glandular formations approximately 1.8 billion years ago (Budyko, 1984).

The third stage of the biosphere evolution is associated with the Earth photoautotrophic biosphere development. At this stage, the amount of  $O_2$  in the atmosphere began to rise sharply (Eskov, 2004). In Proterozoic (2.6 billion to 570 million years ago), eukaryotes were divided into plant and animal organisms. Most of the plant cells switched to photosynthesis. Due to this,  $O_2$  concentration in the atmosphere increased. It was enough for breathing processes. In the Vendian (Ediacar) period of the Proterozoic era the first multicellular organisms appeared in the ocean (Grant, 1991).

About 400 million years ago, when free  $O_2$  concentration in the atmosphere reached 10 %, an ozone screen appeared, which protect the living matter from heavy radiation, and life left the sea for the land. Only after this autotrophic photosynthesizing organisms began to use radiation of the solar spectrum visible part (Zherikhin, 2003). As soon as this happened, the intensity of the photo synthetic reactions and  $O_2$  supply to the atmosphere increased sharply.  $O_2$  concentration reached the present value (21 %) for 100 million years. The biogeochemical cycle of the elements began changing. At the same time, the role of basic rocks decreased, and silicon, sodium, aluminum, and potassium played an important role in the earth's crust instead of magnesium, calcium and iron.  $O_2$  and  $CO_2$  cycle increased sharply due to the activity of living organisms (Gervi, 2001). These processes, as well as a gradual decrease in the radiation level, stimulated and accelerated the living matter complication, led to emerging new, more highly organized species.

Thus, the biosphere formation and development appears as an alternation of stages of evolution interrupted by spasmodic transitions, resulting in forming increasingly complex and ordered forms of living matter (Zherikhin, 2003). During the life development, several groups of organisms have been replaced by others. At the same time, more or less constant ratio of forms fulfilling certain geochemical functions has always been maintained. The cumulative activity of living matter on the Earth supported continuously the



держивала относительный гомеостаз (способность биологических систем противостоять изменениям и сохранять постоянство состава и свойств) в биосфере (Зуева, 2001).

Уже давно предполагается, что архейские графиты и мраморы являются результатом жизнедеятельности каких-то древних организмов. В последнее десятилетие удалось найти остатки живых существ, которые населяли древнейшие моря нашей планеты. В архейских породах Южной Африки были обнаружены самые древние из известных в настоящее время организмов, жившие на Земле 3,2 млрд лет назад. Они представляют собой шаровидные микроскопические тельца, по своему строению очень похожие на сине-зеленые водоросли (Понамаренко, 1993). Скопление графита в архейских доломитах Трансваала Южной Африки являются остатками колоний водорослей, живших 2,6 млрд лет назад. По своим особенностям они наиболее близки к синезеленым водорослям. Здесь же были обнаружены и остатки древнейших колоний водорослей в виде мелких куполовидных известковых образований (Астафьева, Розанов, 2008). Особое место в составе микробиоты того времени занимают остатки морфологически простых коккоидных форм типа *Glenobotrydion* или *Myxococcoides*, которые однозначно не могут быть интерпретированы как хромофитовые водоросли или цианобактерии. Смешанный характер микробиоты, представленной остатками как цианобактерий, так и одноклеточных ядерных организмов, отвечает транзитной стадии уровня организации экосистем, переходной между прокариотной биосферой докембрия к эукариотной биосфере фанерозоя. По геохимическим данным рифей-вендский интервал представляет собой время радикальных экологических изменений, особенно в окислительно-восстановительной структуре и содержании Св в океанах и атмосфере (Анфимов, Чувашов, 2011). Золотистые водоросли из порядка Cocolithales принимали участие в образовании меловых пород. С помощью электронного микроскопа установлено, что меловые породы почти на 95% состоят из кокколитов (частиц известкового панциря водорослей).

Много следов жизнедеятельности оставили после себя водоросли протерозойской эры.

biosphere relative homeostasis (the ability of biological systems to resist changes and maintain constancy of composition and properties) (Zueva, 2001).

It has been assumed that Archaean graphites and marbles are the result of the vital activity of some ancient organisms. The last decade we managed to find the remains of living beings that inhabited the most ancient seas of our planet. The oldest known organisms that lived on the Earth 3.2 billion years ago were found in the ancient rocks of South Africa. They are spherical microscopic bodies, very similar in structure to blue-green algae (Ponamarenko, 1993). Graphite accumulations in Archaean dolomites of Transvaal in South Africa are remnants of algae colonies that lived 2.6 billion years ago. They are the closest to the blue-green algae in their peculiarities. The remains of the oldest algae colonies in the form of small dome-shaped calcareous formations were also discovered herein (Astafeva, Rozanov, 2008). A special place in the microbiota composition of that time is occupied by remains of morphologically simple coccoid forms such as *Glenobotrydion* or *Myxococcoides*, which cannot be unambiguously interpreted as chromophyte algae or cyanobacteria. The mixed nature of the microbiota represented by the remains of both cyanobacteria and unicellular nuclear organisms corresponds to the transit stage of the ecosystems organization level, which is transiting between the Precambrian prokaryotic biosphere and the Phanerozoic eukaryotic one. According to geochemical data, the Riphean-Vendian interval represents a time of radical ecological changes, especially in redox structure and CE content in oceans and atmosphere (Anfimov and Chuvashov, 2011). Golden algae from the Cocolithales order took part in the Cretaceous rock formation. It was established that chalk rocks consist of coccoliths (particles of calcareous algae shells) almost 95 % using electronic microscopy.

Many traces of life were left by the algae of the Proterozoic era. Sequences of peculiar lime-

Во многих районах земного шара распространены толщи своеобразных известняков, получивших названия «породы со структурой часовых стекол». Чаще всего их называют «строматолиты». Внешне эти известняки напоминают многочисленные стопки часовых стекол, плотно прижатые друг к другу'. Было установлено, что это постройки колоний синезеленых водорослей (Анфимов, 2011; 2012).

Массовое развитие водорослей в докембрийских морях явилось подлинной революцией в истории всей планеты. Микроорганизмы, в частности представители цианобактерий - *Cyanobacteria* (*Cyanoprokaryota*) «вышли из воды на сушу» и адаптировались к жизни в воздушной среде. Поселение фотосинтезирующих организмов (водорослей) с бактериальным, а затем с грибным сообществом, рассматривается многими авторами как начальный этап образования специфического органоминерального субстрата земной поверхности, то есть почвы (Бурзин, 1996).

На первых этапах формирования почв участие водорослей и цианопрокариот заключается в выветривании горных пород и создании первичного гумуса на чисто минеральных субстратах. С течением времени, на территории, где обитали и существуют в настоящее время цианобактериально-водорослевые сообщества (начиная с докембрия), где «рухляк» или дно мелководных водоемов обогащается органикой (гумусом), поселяются высшие растения, при этом процесс формирования почв значительно усиливается. Фотосинтезирующие бактериальные организмы и сформированные ими сообщества являются «пионерами» процесса формирования почв. Именно они вносят и вносили ранее свой вклад в этот важный для планеты Земля процесс (Шварц, 1967; Соколов, 1981). На территориях, по той или иной причине лишенных растительности и почвенного покрова, происходит формирование примитивных почв, в образовании которых немаловажную роль играют водоросли, образуя при этом начальную стадию сукцессии. Водоросли, заполняя пространства, не занятые высшими растениями, служат фактором дополнительной ассимиляции лучистой энергии и дополнительной биомассы, что особенно ярко проявляется в случаях их массового разрастания на поверхности почв (Гла-

stones named "rocks with the watch-glass structure" are widespread in many regions of the globe. More often they are called "stromatolites". Outwardly, these limestones resemble numerous stacks of watch glasses tightly pressed together. It was established that these are buildings of blue-green algae colonies (Anfimov, 2011,2012).

The algae mass development in Precambrian seas was a true revolution in the history of the whole planet. Microorganisms, in particular representatives of Cyanobacteria (*Cyanoprokaryota*) "came out of water on land" and adapted to life in the air environment. The settlement of photosynthetic organisms (algae) with bacterial ones, and then with the fungal community is considered by many authors as the initial stage of forming a specific organomineral substrate of the earth's surface, that is, soil (Burzin, 1996).

At the first stages of soils formation, the algae and cyanoprocaryotes participation was in rocks weathering and primary humus creation on purely mineral substrates. Over time, higher plants settled and the process of soil formation was greatly enhanced at the territory' inhabited with cyanobacterial algal communities (beginning with the Precambrian), where "rustle" or the bottom of shallow water bodies were enriched with organic matter (humus). Photosynthetic bacterial organisms and communities formed by them are "pioneers" of the soil formation process. It is they who contributed to this important process for the Earth (Schwartz, 1967, Sokolov, 1981). At the territories deprived of vegetation and soil cover for one reason or another, primitive soils are formed, in their formation an important role is played by algae, herewith forming the initial stage of succession. Algae filling the spaces that are not occupied by higher plants serve as a factor for additional assimilation of radiant energy and additional biomass, which is especially pronounced in cases of their mass expansion on the soil surface (Gladenkov, 2007).

денков, 2007). Установлено, что водоросли способны улучшать физико-химический режим почв. Развиваясь на поверхности почв, водоросли поглощают большое количество минеральных солей. Это предохраняет водоросли от вымывания из почвы. Это связано с тем, что после отмирания клеток эти вещества становятся доступными для корней высших растений. Еще одной формой химического воздействия водорослей на почву является изменение ее pH (Ефимов, 2011).

Поверхностные пленки водорослей могут иметь большое противозерозионное значение. Слизистые вещества чехлов и клеточных оболочек склеивают почвенные частицы, переплетающиеся нити водорослей механически скрепляют их. В разрастаниях на поверхности песчаных почв общая длина нитей водорослей (*Hormidium*, *Schizothrix*, *Phormidium*) составляет несколько десятков метров на 1 см<sup>2</sup> (22-65 м/см<sup>2</sup>) при толщине 2-7 мкм. (Пивоварова и др., 2015). Ослизненные покровы сине-зелёных водорослей в присутствии влаги способны абсорбировать ее и удерживать какое-то время. Благодаря этому<sup>7</sup> влажность почвы под водорослевыми пленками обычно выше, чем там, где они отсутствуют. Потаенные водоросли оказывают влияние на жизнедеятельность населяющих почву микроорганизмов. Это проявляется в ассоциации и антагонизме. Антагонистическое действие водорослей осуществляется путем выделения антибиотических веществ. Выделенный из синезеленой водоросли *Nostoc muscorum* антибиотик мускорин, который действует как ингибитор на водоросли *Cosmarium lundelii*, *Phormidium uncinatum* и ряд других видов. Мускорин подавляет также рост некоторых дрожжей и грамположительных бактерий. Фильтрат, содержащий токсическое вещество, не терял токсичности даже после кипячения в течение 45 мин. Выделенный в кристаллическом виде мускорин идентифицирован как дигидроксиантрахинон. *Anabaena variabilis* выделяет токсин, ингибирующий развитие дафний и подавляющий развитие других водорослей в совместной культуре. Вместе с тем специальное исследование взаимоотношений между тремя видами почвенных водорослей в условиях, близких к естественным, показало, что конкуренция не имеет значения в формировании ценоза водорослей и изученные

It is established that algae can improve the physical-chemical regime of soils. Developing on the soil surface, algae absorb a large number of mineral salts that protects algae from washing out of soils. It is due to the fact that after cells' death these substances become accessible for higher plant roots. Another form of algae chemical effect on soils is changing its pH (Efimov, 2011).

Algae surficial films can have a great anti-erosion value. Mucous substances of covers and cell membranes gum up soil particles, interlacing algae threads fasten them mechanically. The total length of the algae threads (*Hormidium*, *Schizothrix*, *Phormidium*) is several tens of meters per 1 cm (22-65 m/cm<sup>2</sup>) at a thickness of 2-7 μm in growths on the sandy soil surface (Pivovarova et al., 2015). The covert cover of blue-green algae in moisture presence can absorb it and hold for a while. Thereby soil moisture under algal films is usually higher than in places where they are absent. Soil algae affect the life activity of microorganisms inhabiting soils. It is manifested in association and antagonism. The antagonistic action of algae is carried out by antibiotic substances excretion. Muscorine, an antibiotic isolated from the blue-green alga *Nostoc muscorum*, acts as an inhibitor to the alga *Cosmarium lundelii*, *Phormidium uncinatum* and a number of other species. Muscorine also suppresses the growth of some yeast and gram-positive bacteria. The filtrate containing the toxic substance did not lose toxicity even after boiling for 45 minutes. Muscorine isolated in a crystalline form was identified as dihydroxyanthraquinone. *Anabaena variabilis* secretes a toxin that inhibits *Daphnia* development and suppresses development of other algae in a joint culture. However, a special study of the relationship between three species of soil algae under conditions close to natural ones, has shown that competition does not matter in the algae coenosis formation and the studied species did not interfere with the development of

виды не мешали развитию друг друга в совместной культуре. Выделяемые водорослями ингибиторы подавляют развитие одних видов, но при этом могут быть полезными для других (Барашков, 1972). Кроме этого, водоросли могут подавлять развитие микроорганизмов молекулярным кислородом (подавляется деятельность анаэробных бактерий). Описан случай ингибирования бактерии *Pseudomonas stutzeri* хлореллой, причем в совместной культуре вес водорослей был вдвое больше, чем в чистой культуре. Е.Н. Максимова (1966) приводит данные об антибиотическом действии дериватов хлорофилла и об угнетении бактерий высоким рН среды в культурах водорослей.

В конце вендского периода и в начале кембрия произошёл переход от цианобактериальной (строматолитовой) экосистемы к водорослевой, которая повлекла за собой каскад эволюционных и экологических событий. Водоросли предопределили «взрыв» видовой разнообразия первых раковинных организмов в начале томмотского века (на рубеже венда и кембрия). Для появившейся массы животных требовалось немалое количество пищи, основным источником которой, помимо бактерий и цианобактерий, являлись обрастания на известковых водорослях, их необыкновенные части, макро- и микроскопические эластичные водоросли и акритархи (Астафьева Розанов, 2008). Не меньший вклад в эту продукцию вносила жизнедеятельность фототрофных и хемотрофных симбионтов водорослей и животных. Известковые водоросли с конца венда и в кембрийском периоде были основными каркасостроителями органогенных построек, вокруг которых котценгрировались зоны обитания морской биоты (Веймарн, Корнеева, 2007).

Водоросли явились исходным материалом для образования жидких и твердых нефтеподобных соединений: сапропелей (однородных желеобразных жирных масс желтого, зеленого, бурого с оливковым оттенком или почти черного цвета, образовавшихся в результате длительного химического преобразования органического вещества отмерших планктонных водорослей), горючих сланцев, углей, возможно также нефти (Чувашов, Anfimov, 2006). Запасы сапропелей только на территории бывшего СССР исчисляются сотнями миллиардов тонн. По мнению многих исследователей, сапропели

each other in a joint culture. The algae inhibitors inhibit some species development, but can be useful for others (Barashkov, 1972). In addition, algae can suppress microorganisms development by molecular oxygen (the activity of anaerobic bacteria is suppressed). A case of inhibiting the bacterium *Pseudomonas stutzeri* by chlorella has been described, and in the joint culture the algae weight was twice great as in the pure culture. E.N. Maksimova (1966) cites data on antibiotic effect of chlorophyll derivatives and on bacteria inhibition by high pH medium in algal cultures.

In late Vendian and early Cambrian periods there was a transition from the cyanobacterial (stromatolite) ecosystem to the algal one, which entailed a cascade of evolutionary and ecological events. Algae predetermined the "explosion" of the species diversity of first shell organisms in the early Tomtom i an age (at the turn of the Vendian and Cambrian). The appeared animals' mass needed a considerable amount of food, the main source of which, in addition to bacteria and cyanobacteria, was fouling on calcareous algae, their unprimed parts, macro- and microscopic elastic algae and acritarchs (Astafieva and Rozanov, 2008). No less contribution to this production was made by the vital activity of phototrophic and chemotrophic symbionts of algae and animals. Calcareous algae from the end of the Vendian and Cambrian period were the main builders of organogenic structures, and habitats of marine biota were concentrated around them (Weimar, Korneev, 2007).

Algae were the starting material for the formation of liquid and solid petroleum-like compounds: sapropels (homogeneous jelly-like fatty masses of yellow, green, brown with olive shade or almost black color, formed as a result of prolonged chemical transformation of organic matter of dead planktonic algae), combustible shales, coals, oil (Chuvashov, Anfimov, 2006). Sapropel reserves in the former USSR amount to hundreds of billions of tons. According to many researchers, sapropels are oil precursors. Combustible

являются предшественниками нефти. Горючие сланцы в основном образовались за счет древних синезеленых водорослей из родов *Gloeocapsomorphci* и *Gloeocapsithos* (Ковальский, 1963).

Синезеленым водорослям и бактериям принадлежит важная роль в фиксации атмосферного азота, а также перевода его в связанную форму, которая доступна всем остальным живым существам планеты. Фиксация азота — превращение газа  $N_2$  в неорганические или органические соединения — может происходить как физико-химическим, так и биологическим путем, причем последний является наиболее значимым. Это является одним из важных факторов повышения почвенного плодородия. Способность синезеленых водорослей (*Nostoc punctiforme*, *Anabaena uariabilis*, *Nostoc muscorum*) фиксировать молекулярный азот усиливается присутствием симбиотических бактерий, особенно азот фиксирующих. В Балтийском море *Nodularia spumigena* фиксирует около 2000 г азота в год. Всего в гидросфере фиксируется ежегодно около 10 млн. т азота. В целом, в биосфере ежегодная фиксация азота из воздуха составляет в среднем 140-700 мг/м<sup>2</sup> (Голдовская, 2005). По современным данным, именно способность синезеленых водорослей фиксировать азот, а не их фотосинтетические способности, привели к эволюционному скачку. Считается, что первые гетеротрофные организмы быстро размножились, возник дефицит органики, и азотфиксирующие цианобактерии способствовали купированию этого дефицита.

Водоросли являются не только древнейшими фотосинтезирующими организмами, но и принимают непосредственное участие в ряде важных геохимических процессов, таких как: формирование донного рельефа и полезных ископаемых, участие в круговоротах основных минеральных веществ и формировании почвенного покрова. Водоросли являются поставщиками органических и неорганических веществ в окружающую среду, выступают в роли звена в цепи питания и фотосинтетических симбионтов (Ивлев, 2005). Таким образом, можно сделать вывод о том, что водоросли являются необходимым звеном в биосфере, а ее эволюция без их появления не представляется возможной.

Каковы же закономерности распределения этой уникальной группы в почвах? Для современных почв достаточно ярко прослеживается

shales were mainly formed by ancient blue-green algae of the genera *Gloeocapsomorpha* and *Gloeocapsithos* (Kowalski, 1963).

Blue-green algae and bacteria play an important role in fixing atmospheric nitrogen, and transferring it into a bound form that is accessible to all other living beings on the planet. Nitrogen fixation - gaseous  $N_2$  conversion into inorganic or organic compounds - can occur both physical-chemically and biologically, the latter being the most significant. This is one of the important factors to raise soil fertility. The ability of blue-green algae (*Nostoc punctiforme*, *Anabaena uariabilis*, *Nostoc muscorum*) to fix molecular nitrogen is enhanced by the presence of symbiotic bacteria, especially nitrogen fixing ones. In the Baltic Sea, *Nodularia spumigena* captures about 2,000 tons of nitrogen per year. About 10 million tons of nitrogen are fixed annually in the hydrosphere. In general, the annual fixation of nitrogen from air in the biosphere averages 140-700 mg/nr' (Goldovskaya, 2005). According to recent data, it was the ability of blue-green algae to fix nitrogen, and not their photosynthetic abilities, which led to an evolutionary leap. It is believed that the first heterotrophic organisms multiply rapidly, there was a shortage of organic substances, and nitrogen-fixing cyanobacteria contributed to this deficiency reduction.

Algae are not only the oldest photosynthetic organisms, but also take a direct part in a number of important geochemical processes, such as forming bottom relief and mineral resources, participation in cycling basic mineral substances and the soil cover formation. Algae are suppliers of organic and non-organic substances to the environment, act as a link in the food chain and photosynthetic symbionts (Ivlev, 2005). Thus, we can conclude that algae are a necessary unit in the biosphere and its evolution is not possible without their appearance.

What are distribution patterns of this unique group in soils? Algal spreading zonality is quite clearly traced for modern soils. In the high lati-

зональность в распределении водорослей. В высоких широтах тундровых экосистем число видов почвенных водорослей около 200 и ведущее положение имеют семейства синезеленых водорослей. Как пишет М.В. Гецен (1990, С. 1641), М.М. Голлербах считает: «...что без водорослей в экстремальных условиях Крайнего Севера не было бы тундры как своеобразного биома». Т.И. Алексахина и Э.А. Штина (1984) отмечают, что во всех типах леса доминируют зеленые водоросли. Самыми богатыми в видовом отношении водорослей являются дерново-подзолистые почвы. Вместе с тем в них зеленые и синезеленые водоросли имеют приблизительно равное число видов. К югу в почвах степных экосистем и в пустынях явное преобладание синезеленых водорослей. В галофильном ряду почв (тамыров, солончаков, солонцов, солодей) - царят синезеленые и диатомовые водоросли. Следовательно, уже по таксономической структуре альгофлоры можно определять природную зону, тип экосистемы и даже в какой-то степени их экологические особенности. Интерес к почвенным водорослям остается незыблемым.

Работами Франсе (France, 1921) и его школы было положено начало этому направлению изучения почвенных водорослей. Именно Франсе подошел к изучению живого населения почвы в целом, назвав его эдафоном, как комплекс живых организмов (растений и животных:), обитающих в ноше и принимающих участие в круговороте веществ. Уже Фриш (Fritsch, 1922) выделяет из сборного понятия «terrestrial algae» два типа сообществ: «surface community» -- напочвенные сообщества и «subterranean community» - сообщества внутрпочвенные (собственно почвенные).

Водоросли как сборная биоэкологическая группа совершенно удивительная составляющая любого типа почв. В своем роде уникальная почвенная среда, которая обладает большой специфичностью, рядом ученых М.М. Голлербахом (1951), В.Н. Беклемишевым (1964), М.С. Гиляровым (1949) рассматривается как своеобразная «перевалочная база» при выходе органического мира на сушу. № 9500 видов водорослей известных в России в почвах обнаружено более 1500 видов, что составляет около 24% мировой флоры (Тихков, 2005). Э.А. Штина (1991) по обобщенным данным других исследователей считает, что это много-

tude tundra ecosystems, the number of soil algal species is about 200 and the blue-green algae family is in the forefront. M.M. Gollerbach considers "... that without algae under extreme conditions of the Far North there would not be tundra as a kind of biome" (cited by M.V. Gezen (1990, p. 1641). T.I. Aleksakhina and E.A. Shtina (1984) note that green algae dominate in all types of forests. The algae species diversity is the richest in sod-podzolic soils. However, green and blue-green algae have approximately the same number of species in them. The prevalence of blue-green algae is obvious to the south, in soils of steppe and desert ecosystems. Blue-green and diatom algae reign in the halophilic series of soils (takyr, solonchaks, solonchaks, solonchaks, solonchaks). Therefore, it is possible to determine a natural zone, a type of ecosystems and to some extent their ecological features on the alga flora taxonomic structure. The interest in soil algae remains immutable.

Works of France (France, 1921) and his school laid the beginning of the direction in studying soil algae. It was France who started to study soil living population as a whole, calling it an edaphon, as a complex of living organisms (plants and animals) inhabiting soil and participating in substances circulation. Fritsch (1922) singles out two types of communities in the collective concept of "terrestrial algae": "surface community" - ground communities and "subterranean community" - intra-soil (soil proper) communities.

Algae as a combined bioecological group are an absolutely amazing component of any type of soils. In its own way, a unique soil environment, which has great specificity, is regarded as a kind of "transshipment point" at the exit of the organic world on land by M.M. Gollerbach (1951), V.N. BuckJemishev (1964), M.S. Gilyarov (1949). Out of 9,500 species of algae known in Russia, more than 1,500 species are found in soils, that is about 24 % of the world's flora (Tishkov, 2005). E.A. Shtina (1991), according to the generalized data of other researchers, believes that this variety is represented by

образце представлено зелеными водорослями - 631 вид, синезелеными (цианобактериями) — 409, диатомовыми - 256, желтозелеными - 185, эвгленовыми — 19, золотистыми — 5, пиррофитовыми - 4 и красными водорослями - 1 вид.

Почву, как уникальную трехфазную (если учитывать биоту, то четырехфазную) систему, водоросли вместе с другими микроорганизмами стали осваивать первыми еще в раннем палеозое. Скорее всего, они уже тогда формировали элементарные микробиоценозы, используя пленочную воду как своеобразный «океан Тетис». Еще В.И. Вернадский писал о том, что жизнь, скорее всего, зародилась сразу в виде элементарного биологического круговорота. Адгезия обеспечивает водорослям, да и в целом почвенным микроорганизмам, надежное существование на поверхности почвенных частичек. Жизнь на поверхности почвы вполне понятна. Но они могут жить и на значительной глубине. Так в южном тяжелосуглинистом черноземе водораздела рек Дон - Сал водоросли отмечены на глубине 350 см. Причем в нижних горизонтах обнаружены такие формы, которых нет в верхних горизонтах (Большев, 1968). О специфике водорослей глубинных горизонтов писал и М.М. Голлербах (1936), подчеркивая, что у глубокопочвенных водорослей значительно меньше размеры клеток, может меняться морфология, что повышает их водоудерживающую способность и устойчивость к экстремальным условиям существования, в частности, к засухе. На пашне черноземов Западной Сибири водоросли отмечены до глубины 2,7 м (Попова, 1957), что вполне объяснимо их миксотрофностью - уникальной способностью переходить от фототрофии к гетеротрофии. Многие водоросли до сотен лет могут сохраняться в почве в латентном состоянии. Существенный толчок в этом направлении дали работы М.М. Голлербаха, который указывал на то, что «почвенные водоросли в целом должны рассматриваться как особая биоценогическая группировка, отличающаяся и некоторыми характерными особенностями флористического состава, и своеобразием комплекса экологических факторов, и специфичностью приспособлений бионтов к условиям существования» (Голлербах, 1936, с. 169). В настоящее время с экологической точки зрения принято выделять группировку водорослей, диффузно оби-

green algae - 631 species, blue-green (cyanobacteria) - 409, diatoms - 256, yellow-green - 185, euglenic - 19, golden - 5, pyrrophytic - 4 and red algae - 1 species.

Algae along with other microorganisms were the first, who began developing soil as a unique three-phase system (if taking into account the biota, the four-phase one) in the early Paleozoic. Most likely, they formed elementary microbiocenoses even then using film water as a kind of "Tethys ocean". V.I. Vernadsky wrote that life, probably, was born immediately as an elementary biological cycle. Adhesion provides a reliable existence on the surface of soil particles for algae and soil microorganisms in general. Life on the soil surface is quite understandable. But they can live at a considerable depth. Thus, algae are marked at a depth of 150 cm in southern heavy-loamy chernozem on the Don-Sal watershed. Moreover, the lower horizons obtain such forms, which are absent in the upper horizons (Bolyshchev, 1968). M.M. Gollerbach (1936) wrote on the algae specifics of deep horizons, emphasizing that the deep-seated algae have much smaller size of the cells, can change their morphology, that increases their water-retaining capacity and resistance to extreme conditions of life, in particular, to drought. Algae have been marked to a depth of 2.7 m in plow land chernozems of West Siberia (Popova, 1957), which is quite understandable by their mixotrophy - a unique ability to move from photo trophy to heterotrophy. Many algae can survive in soils in a latent state for hundreds of years. A significant impetus in this direction was given by M.M. Gollerbach, who pointed out that "soil algae as a whole should be regarded as a special biocenotic grouping characterized by some characteristic features of the floral composition, the uniqueness of the ecological factors complex, the specificity of biota adaptations to existing conditions" (Gollerbach, 1936, p. 169). Nowadays based on the ecological point of view, it is accepted to single out a grouping of algae diffusely liv-

тающую между почвенными частицами и группировку макроскопически заметную на поверхности почвы в виде кожистых микроколиево-формидиево-шизотрасовых пленок, слизистых ностоковых разрастаний, войлокообразных скоплений из нитей плектонемы, сцитонемы, симплоки, толипотрикса и некоторых зеленых водорослей (Штина, Голлербах, 1974). По поводу того, как распределяются микроорганизмы в почве, единого мнения нет. Работами Д.Г. Звягинцева (Звягинцев и др., 2005) предложена новая концепция жизни этих организмов в почве. Благодаря своей микрозональности, почва должна рассматриваться как набор микро- и мезосред. Как пишет Д.Г. Звягинцев, «микрозональность основывается на локальном поступлении органических остатков и корневых выделений, а также на микрозональности распределения физико-химических условий (окислительно-восстановительного потенциала, pH, концентрации элементов питания и т.д.), минералогических факторов». Поэтому наличие и поддержание полного набора всех микроорганизмов во всех микрозонах имеет колоссальное значение, так как их работа обеспечивает равновесное состояние почвенной системы в целом (Палеопочвы..., 2012).

В этом отношении трудно переоценить роль водорослей в почве. Являясь фототрофами, водоросли несут на себе огромную функциональную нагрузку. Биомасса водорослей может колебаться в пределах от 7-8 кг/га в почвах лесных экосистем до 1500 кг/га на пашнях (Штина, 1991). Нужно помнить, что показатель биомассы - величина очень динамичная и зависит от многих экологических факторов, в частности от влажности, характера растительного покрова, опада, глубины взятия проб, от сезона года и др. В среднем эти колебания составляют 0,5-24 г/м<sup>2</sup>. Биомасса еще мало о чем говорит, куда как весомее информация об их продукционных возможностях. Так, по данным Р.Р. Кабиров и Р.Г. Минибаева (Кабиров, Минибаев, 1978) за три вегетационных сезона продукция водорослей в почве залежного участка выщелоченного чернозема составила в сумме 486,9 кг/га органического вещества, из них синезеленые дали 142,5, зеленые и желтозеленые - 192,6 и диатомовые - 151,8 кг. Время обновления биомассы по подсчетам этих ученых составляла от 1 до 4 дней.

ing between soil particles and a macroscopically conspicuous grouping on the soil surface in the form of skinny Parmigiano-microcolony-schizotrus films, mucous nostocomial growths, felt-like clusters of filaments of plectonema, scytonema, symploca, tolipotrix and some green algae (Shtina, Hollerbach, 1974). There is no consensus on the view how microorganisms are distributed in the soil. D.G. Zvyagintsev (Zvyagintsev et al., 2005) proposed a new concept of these organisms life in soils. Due to its microzonality the soil should be considered as a set of micro- and mesomedia. D.G. Zvyagintsev wrote: "microzonality is based on local intake of organic residues and root secretions, as well as microzonality of spreading physical-chemical conditions (redox potential, pH, nutrient concentrations, etc.), mineralogical factors".

Therefore, presence and maintenance of all microorganisms complete set in all microzones is of enormous importance, as their work provides an equilibrium state of the soil system as a whole (Paleosols..., 2012).

In this respect, it is difficult to overestimate the role of algae in soils. Being phototrophs, algae bear a huge functional load. The algae biomass can range from 7-8 kg/ha in soils of forest ecosystems to 1,500 kg/ha on arable lands (Shtina, 1991). It should be remembered that the biomass index is a very dynamic quantity and depends on many environmental factors, in particular, humidity, characteristics of vegetation cover, litter, sampling depth, seasons, etc. These fluctuations amount to 0.5-24 g/m average. Biomass is uninformative, the data about production capabilities are much more significant. According to R.R. Kabirov and R.G. Minibayev (Kabirov, Minibaev, 1978), the algae production in the leached chernozem soil was 486,9 kg/ha of organic matter for three growing seasons, of which blue-green algae yielded 142.5, green and yellow-green algae - 192.6, and diatoms - 151.8 kg. According to these scientists' estimates the biomass renewal time ranged from 1 to 4 days.



На водорослево-лишайниковых такырах биомасса водорослей вместе с лишайниками может достигать до 1,5 т/га (Новичкова-Иванова, 1977). Учитывая, что помимо биомассы, водоросли обогащают почву различными слизями в виде гидрофильных полисахаридов, витаминами, биологически активными веществами, а синезеленые водоросли еще и азотом, диатомовые разрушают каолиновое ядро алюмосиликатов, становится понятно, насколько огромна роль этих микроскопических организмов в становлении, развитии почвы, и наконец, просто в ее жизни. Слизи, выделяемые водорослями, могут иметь существенную добавку к общей продукции водорослей. По данным Фогга (Fogg, 1956) слизи могут составлять до 10 % всех продуцируемых водорослями органических веществ. Также сами отмершие организмы еще выполняют роль хелатообразователей, переводя ионы металлов из нерастворимого состояния в растворимое, поддерживая их баланс для высших растений. Нельзя не упомянуть об огромном вкладе синезеленых водорослей (цианобактерий) в азотный баланс почв. Как пишет Е.М. Панкратова (1985) в почвах умеренной зоны России в год накапливается 1,6-26 кг/га, а зарубежные ученые для этой зоны приводят цифру до 51 кг/га.

Известно, что альгофлора почв различных стран мира относительно сходна. Вместе с тем соотношение таксономических категорий, доминантных видов, жизненных форм, экологических групп в их сообществах обнаруживают корреляцию с почвенно-климатическими условиями того или иного региона, и даже биогеоценоза. Многолетние исследования цианобактериально-водорослевой флоры горных степей Азиатской России позволяют сделать вывод о том, что вся внутренняя организованность альгофлоры, с одной стороны является индикационным признаком, а с другой - свидетельствует о целом комплексе адаптаций, гораздо более высокого ранга, чем только видовой уровень. Так, например, присутствие в организирующем начале альгофлоры горных степей Улугхемской котловины Тывы элементов голарктической, бореальной флор, относительно большой процент одновидовых родов свидетельствует об аллохтонном характере ее формирования. Наличие представителей древних элементов флоры дает представление о

On algal-lichen takyr the biomass of algae together with lichens can reach upto 1.5 tons/ha (Novichkova-Ivanova, 1977). Considering that besides the biomass, algae enrich soils with various slimes in the form of hydrophilic polysaccharides, vitamins, biologically active substances, and blue-green algae also with nitrogen, diatoms destroy aluminosilicate kaolin cores, it becomes clear these microorganisms significance in soil formation, development, and finally, in its life. Mucus, secreted by algae, can have an essential additive to the overall algae production. According to Fogg (1956), mucus may account upto 10 % of all organic substances produced by algae. As well dead organisms themselves act as chelating agents, transferring metal ions from insoluble to soluble conditions maintaining their balance for higher plants. It is necessary to mention the enormous contribution of blue-green algae (cyanobacteria) to soil nitrogen balance. E.M. Pankratova points (1985) that soils of the temperate zone in Russia accumulates 1.6-26 kg/ha per year, and foreign scientists give a figure of upto 51 kg/ha for this zone.

It is known that the soil algal flora of different countries of the world is relatively similar. At the same time, the ratio of taxonomic categories, dominant species, life forms, ecological groups in their communities reveals a correlation with the soil-climatic conditions of a particular region, and even biogeocenosis. Long-term studies of the cyanobacterial algal flora of the mountain steppes of Asian Russia make it possible to conclude that the entire internal organization of the algaeflora, on one hand, is an indicator sign, and on the other, evidences a whole complex of adaptations of much higher rank than just the species level. So, for example, the presence of the Polarctic boreal flora in the algaeflora organizing start in the mountain steppes (the Ulughem hollow in Tyva) of relatively large percentage of single-species genera testifies to the allochthonous character of its formation. The presence of representatives of flora ancient elements gives an idea on the

генезисе водорослевой флоры (Пивоварова, 2008). Кстати, она в значительной степени соответствует по основным пропорциям флоры с флорой высших растений. Семейственная структура альгофлоры позволяет определять ее как промежуточную между арктической и бореальной флорами. На сложение флоры, безусловно, накладывает отпечаток ее горный характер и экстремальность условий среды.

В связи с этим встает вопрос, достаточно ли информации об индикаторных возможностях отдельных видов для характеристики условий как ныне существующих экосистем, так и для *палеопочв*. Вместе с тем, почвенные водоросли могут помочь в реконструкции процессов, которые когда-то протекали в палеопочвах. Как пишет И.А. Соколов (2004) «почва-память» в «лице» цианобактериально-водорослевых ценозов сохраняет ценную информацию о былом видовом и таксономическом разнообразии палеопочв, а также о трофических связях, что косвенно может свидетельствовать о процессах, протекавших в те далекие времена. Практически невозможно переоценить научно-методологическое значение водорослей, как «живых ископаемых», «живых свидетелей» эволюции органического мира и, безусловно, почв, как естественно-исторической биокосной системы. Однако, по имеющейся научной информации в палеопочвах, как правило, обнаруживается очень мало видов водорослей. К сожалению, данные практически отсутствуют. Имеются единичные работы (Благо датнова, 2013, 2014, 2014а; Благо датнова, Пивоварова, Огнева, 2015; Пивоварова, Благо датнова, Багаутдинова. 2016; Temraleeva et al., 2014). В серии исследованных палеопочв относительно состава водорослей четко прослеживается тенденция: крайняя бедность видового состава с одной стороны и уменьшение долевого участия диатомовых с севера на юг - с другой (таблица). Тем не менее, экологические характеристики этого небольшого числа водорослей могут указывать на особенности формирования и функционирования палеопочв.

genesis of algal flora (Pivovarova, 2008). By the way, it largely corresponds to the higher plants flora on floral main proportions. The algaeflora family structure makes it possible to define it as an intermediate between the Arctic and boreal floras. The composition of the flora, of course, is effected by its mountain character and the extreme environmental conditions.

In this connection the question arises, whether enough information is available on the indicator capabilities of individual species to characterize the conditions of both the existing ecosystems and *paleosols*. At the same time, soil algae can help in reconstructing processes that once occurred in the paleosols. As I.A. Sokolov writes (2004) "soil-memory" in the "face" of cyanobacteria] algae cenoses preserves valuable information about the former species and taxonomic diversity of paleosols, as well as on trophic relations, which indirectly may indicate the processes taking place in those distant times. It is practically impossible to overestimate the scientific and methodological significance of algae as "living fossils", "living witnesses" of the organic world evolution, and, of course, soils as a natural historical bio-inert system. However, according to available scientific information, very few species of algae are found in paleosols, as a rule. Unfortunately, the data are practically absent. There are single works (Blagodatnova, 2013, 2014, 2014a, Blagodatnova, Pivovarova, Ogneva, 2015, Pivovarova, Blagodatnova, Bagautdinova, 2016, Temraleeva et al., 2014). There is a tendency in a series of investigated paleosols related to the algae composition: extreme poverty of species composition on one hand, and decreasing a share of diatoms southward on the other one (Table). Nevertheless, the ecological characteristics of this small number of algae can indicate the peculiarities of palaeosols forming and functioning.

**Число видов водорослей и цианобактерий в исследованных палеопочвах**

Район исследования	Глубина залегания палеоночвенного горизонта, см	Общее число видов водорослей и цианобактерий*	Формула видового состава**
Остров Белый	60-80	10 (3 при культивировании в лаборатории, 7 - панцири диатомовых при прямом микроскопировании)	D <sub>7</sub> Z <sub>2</sub> C <sub>1</sub>
Долина р. Вах	более 170	2	D <sub>1</sub> Z <sub>1</sub>
Южный Урал	-	5	D <sub>2</sub> Z <sub>3</sub>
Алтайский край Топчихинский р-н	110-180	13	D <sub>1</sub> Z <sub>3</sub> Y <sub>5</sub>

\*Альгофлора современных почв не рассмотрена в данной статье, совпадений качественного состава группировок водорослей палеопочв с современными не обнаружено.

\*\*D - диатомовые, Z - зеленые, Y - желтозеленые водоросли, C - цианобактерии.

**The number of algae and cyanobacteria species in studied paleosols**

Studying area	Depth of palaeoluminal horizon occurrence, cm	Total number of algae and cyanobacteria species *	Formula of species composition **
White Island	60-80	10 (3 in cultivation in the laboratory, 7 - shells of diatoms under direct microscopy)	D <sub>7</sub> G <sub>2</sub> C <sub>1</sub>
Vakh River valley	above 170	2	D <sub>1</sub> G <sub>1</sub>
Southern Ural	-	5	D <sub>2</sub> G <sub>3</sub>
Altai Territory, Topchikhin District	110-180	13	D <sub>1</sub> G <sub>3</sub> Y <sub>5</sub>

\* Algoflora of modern soils is not considered in this article, there is no coincidence of the qualitative composition of the algae groupings of paleo- and modern soils.

\*\* D - diatoms, G - green, Y — yellow-green algae, C — cyanobacteria.

Так, например, интересными с экологической точки зрения являются данные, полученные при альгологическом анализе палеопочвы карьера Батурино. Возраст палеопочвы карьера Батурино - современная южная лесостепь Южного Урала (почвенные образцы любезно предоставлены О.А. Некрасовой, Уральский федеральный университет им. первого Президента России Б.Н. Ельцина) составляет порядка  $2073 \pm 259$  л.н. (NSKA). Почвы формировались в близких к современным условиям функционирования черноземов в южной части лесостепной зоны или северной части - степной (Учаев и др., 2015). В альгологическом плане палеопочва достаточно бедна по видовому составу, впрочем, как и все исследованные палеопочвенные горизонты. Обнаружено 5 видов водорослей, из них 2 представителя *Bacillariophyta*: *Sellaphora seminulum* (Grunow) DGMann и *Navicula minuscula* Grunow. *Sellaphora seminulum* - редкий для России таксон, тем не менее, интересен факт, что этот пресноводный вид может считаться диагностическим при палеонтологических исследованиях. Работами Saver

Thus, the data obtained in the paleosol algological analysis of the Baturino quarry are interesting with the ecological point of view. The paleosol age of the Baturino quarry situated in modern southern forest-steppe of the Southern Urals (soil samples are kindly provided by O.A. Nekrasova, Ural Federal University named after B.N. Yeltsin, the first President of Russia) is about  $2,073 \pm 259$  years (NSKA). Soils were formed in similar to modern conditions of chernozems functioning in southern forest-steppe or northern steppe (Uchayev et al., 2015). In the algological plan, the paleosol is rather poor in species composition like all studied paleosol horizons. There were 5 species of algae, 2 of them *Bacillariophyta*: *Sellaphora seminulum* (Grunow) DGMann and *Navicula minuscula* Grunow. *Sellaphora seminulum* are rare taxa for Russia, nevertheless, it is interesting that the freshwater species can be considered as diagnostic ones in paleontological studies. The works of Sayer (2012), Madgwick (2011) and co-authors have

(2012), Madgwick (2011) с соавторами доказано, что *Sellaphora seminulum* всегда встречается в перифитоне ряски (*Lerana*) небольших прудов. Таким образом, по мнению Emson (2015), этот вид может быть использован как «прокси-индикатор» (значимый) зарастания пресноводного озера ряской в прошлом. Эколого-ценотическая значимость (ЭЦЗ) *Sellaphora seminulum* максимально среди всех видов, обнаруженных в палеопочвах, составляет 0,9. Этот факт указывает на несомненно большую функциональную нагрузку, которую выполнял этот вид в прошлом. Второй обнаруженный вид - *Navicula minuscula*, отмечен с одной стороны как вид, типичный для современных почв Южного Урала (Фазлутдинова, 2014), а с другой - типичный представитель фитопланктона северных морей. Причем, это вид с широкой экологической валентностью, может встречаться как в пресных (Макеева, Науменко, 2015), так и соленых водах (Бегун, Звягинцев, 2013). Кроме представителей диатомовых в исследованной палеопочве обнаружено три вида зеленых водорослей: *Closterium pusillum* Hantzschli, *Carteria sphagnicola* Matv., *Chlamydomonas atactogama* Korsch. *Closterium pusillum* предпочитает болотные почвы, богатые органикой, как правило, преферendum находится в эвгрофных и мезотрофных болотах (Штина и др., 1984; Благодатнова, 2010; Пивоварова, Благодатнова, 2016). *Carteria sphagnicola* — холодолюбивый вид, предпочитает болотные почвы (Егорова, Судакова, 2009; Пивоварова, Благодатнова, 2016). *Chlamydomonas atactogama* — практически всегда встречаемый в болотных почвах, богатых органикой, развивается в ризосферной зоне (Воронихин, 1951; Зауер, 1956; Пивоварова, Благодатнова 2016). Необходимо отметить, что группа зеленых водорослей, объединяющая «верные болотные» виды, не имеет высокой эколого-ценотической значимости (показатели ЭЦЗ варьируют от 0,07 до 0,10).

В исследованных палеопочвах по меридиональному градиенту (от острова Белый до Володарки Алтайского края) прослеживается некоторая тенденция в распределении водорослей: бедность видового состава группировок водорослей и цианобактерий, некоторое увеличение числа видов. Эколого-ценотическое значение видов водорослей палеопочв незначительно, за некоторым ис-

proved that *Sellaphora seminulum* always occurs in the Lemon perifiton of small ponds. Thus, according to Emson (2015), this species can be used as a "proxy indicator" (meaningful) of overgrowing a freshwater lake with duckweed in the past. The ecologic-cenotic significance (ECS) of *Sellaphora seminulum* is 0.9 - maximal among all species found in paleosols. This fact points to the undoubtedly great functional load that this species has performed in the past. The second observed species, *Navicula minuscula*, is marked, firstly, as a species typical of modern soils of the Southern Ural (Fazlutdinova, 2014), and, secondly, as atypical phytoplankton representative in the northern seas. Moreover, this species with a wide ecological valence can occur both in freshwater (Makeyev, Naumenko, 2015), and salt water (Runner, Zvyagintsev, 2013). Three species of green algae {*Closterium pusillum* Hantzschli, *Carteria sphagnicola* Matv., *Chlamydomonas atactogama* Korsch.) have been found in addition to representatives of diatoms in the studied paleosols. *Closterium pusillum* prefers boggy soils, rich in organic substance, usually preferendum is in eutrophic and mesotrophic mires (Shtina et al., 1984; Blagodatnova, 2010; Pivovarova, Blagodatnova, 2016). *Carteria sphagnicola*, a cold-resistant species, prefers boggy soils (Egorova, Sudakova, 2009; Pivovarova, Blagodatnova, 2016). *Chlamydomonas atactogama* is practically always found in boggy soils rich in organic matter, develops in a rhizospheric zone (Voronikhin, 1951; Zauer, 1956; Pivovarova, Blagodatnova, 2016). It should be noted that a group of green algae united "true mire" species does not have high ecologic-cenotic significance (ECS values from 0.07 to 0.10).

In the studied paleosols along a meridional gradient (from the White Island to Voloarka in the Altai Region), a certain tendency in the algae distribution is observed: the poverty of the species composition of algal and cyanobacteria groups, and a slight increase in the species number. Ecological-cenotic significance of paleosol algae species

ключением. Тем не менее, именно виды с высокими показателями ЭЦЗ, как правило, имеют диагностическую ценность для реконструкции палеоусловий.

Поэтому, по крайней мере, на данном этапе имеющиеся данные о современной организации и биоиндикационных возможностях цианобактериально-водорослевых группировок, с определенным допуском, можно экстраполировать и на палеопочвы. Учитывая, что таксономическая и биогеоценотическая организация - показатель относительно более стабильный, чем отдельно взятые виды, пренебрегать такой информацией нецелесообразно. Безусловно, биоиндикационные возможности отдельных видов ни в коем случае со счетов сбрасывать нельзя.

Несомненно, вопросов относительно водорослей в палеопочвах огромное множество. Каковы механизмы освоения этого уникального природного тела нынешними представителями альгофлоры? Каким образом эти низшие организмы влияют на трансформацию палеопочв? Каковы реальные сроки сохранности латентных жизненных состояний в палеопочвах? Для альгодиагностики не только палео-, но и современных почв важно накапливать материал по экологическим спектрам видов диатомовых, особенно экологическому преференту каждого из них, чтобы надежно реконструировать палеоусловия древних почв. Используя уже известные расчетные формулы в почвенной альгологии (встречаемость, активность, эколого-ценотическая значимость), какие еще фитоценотические показатели необходимы для характеристики вида? Насколько корректна такая экстраполяция? Пока что преобладают вопросы, но в перспективности этого направления исследований сомнений не остается.

is insignificant, with some exceptions. Nevertheless, it is the species with high ECS values, as a rule, that are of a diagnostic value to reconstruct palaeoenvironment.

Therefore, at least at this stage, existing data on the current organization and bioindication capabilities of cyanobacterial-algal groups, with a certain tolerance, can be extrapolated to paleosols as well. Considering that the taxonomic and biogeocenotic organization is a parameter relatively more stable than individual species, it is not advisable to neglect such information. Definitely, bioindication capabilities of individual species can be taken into account.

Undoubtedly, there are a lot of problems on algae in paleosols. What are the mechanisms for developing this unique natural body by the current algal flora representatives? How do these lower organisms influence the transformation of paleosols? What are the real terms of preserving latent life states in paleosols? For algaediagnosics both paleo- and modern soils, it is important to accumulate material on the ecological spectra of diatom species, especially the ecological preference of each of them, in order to reconstruct reliably the paleoecological conditions of ancient soils. Using already known design formulas in soil algology (occurrence, activity, ecological-cenotic significance), what other phytocenotic indices are required to characterize a species? Is this extrapolation correct? Still questions are predominated, but there is no doubt in prospects of this research direction.

- Алексахина Т.И., Штина Э.А. Почвенные водоросли лесных биогеоценозов. М.: Наука, 1984. 148 с.
- Анфимов А.Л., Новые зеленые водоросли верхнего девона восточного склона Среднего Урала (разрез Кодинка) // Мат-лы по палеонтологии и стратиграфии Урала и Западной Сибири (девонская и каменноугольная система). Екатеринбург, 2011. С. 80-89.
- Анфимов А.Л., Чувашов Б.И. Известняки франского и фаменского ярусов на р. Реж у д. Сохарево // Мат-лы по палеонтологии и стратиграфии Урала и Западной Сибири (девонская и каменноугольная система). Екатеринбург, 2011. С. 127-150.
- Анфимов А.Л., Этапы развития известковых водорослей раннего и среднего девона Урала. Палеозой России: региональная стратиграфия, палеонтология, гео- и биособытия. СПб., 2012. С. 22-25.
- Астафьева М.М., Розанов А.Ю., Раннепротерозойские пиллоулавы Южной Африки и ископаемые микроорганизмы // Тез. докл. 54-й сессии Палеонт. общ-ва. СПб., 2008. С. 6-7.
- Барашков Г.К. Сравнительная биохимия водорослей. М., 1972. 336 с.
- Бегун А.А., Звягинцев А.Ю. Диатомовые водоросли перифитона акваторий, прилегающих к Дальневосточному морскому государственному природному биосферному заповеднику // Известия ТИНРО (Тихоокеанского научно-исследовательского рыбохозяйственного центра). 2013. Т. 174. С. 271-283.
- Беклемишев В.Н. Об общих принципах организации жизни // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 69. Выш. 2. 1964. С. 22-38.
- Благодатнова А.Г., Пивоварова Ж.Ф., Огнева И.Н. К вопросу о возможности использования водорослей в диагностике палеопочв (Алгыйский край Топчихинский р-н) // Водоросли и цианобактерии в природных и сельскохозяйственных экосистемах: Матер. II Междунар. науч.-практ. конф., поев. 105-летию со дня рожд. проф. Э.А. Штины (Киров, 19-23 октября 2015 г.). Киров. 2015. С. 27-35.
- Благодатнова А.Г. Возможность использования почвенных водорослей в оценке состояния болотных экосистем // Актуал. пробл. гуман. и естеств. наук. 2014. №4-1. С. 41-44. URL: <http://elibrary.ru/downloadyi8141915.pdf> (дата обращения: 30.11.2015),
- Благодатнова А.Г. Почвенные водоросли болотных экосистем: автореф. дис. ... канд. биол. наук. Новосибирск, 2010. 16 с.
- Благодатнова А.Г. Цианобактериально-водорослевые ценозы как отражение палеоэкологической специфики почв голоцена // Вести. Новоси-
- Aleksakhina T.I., Shtina E.A. Soil algae of forest biogeocenosis. M.: Nauka, 1984. 148 pp.
- Anfimov A.L. New green algae of the upper Devonian of the eastern slope of the Middle Urals (Kodinka section) // Materials on paleontology and stratigraphy of Urals and Western Siberia (Devonian and Carboniferous system). Ekaterinburg, 2011. P. 80-89.
- Anfimov A.L., Chuvashov B.I. Limestones of the French and Famennian stages on the r. Rezli at the village of Sokharevo // Materials on paleontology and stratigraphy of Urals and Western Siberia (Devonian and Carboniferous system). Ekaterinburg, 2011. P.127-150.
- Anfimov A.L. Stages of development of calcareous algae of the early and middle Devonian of Urals, paleozoic Russia: regional stratigraphy, paleontology, geo-and bio-events. SPb., 2012. P. 22-25.
- Astafieva M.M., Rozanov A.Yu. Ranproterozoic pyulacae of South Africa and fossil microorganisms // Abstracts of 54 ses. Paleont. society. St. Petersburg, 2008. P. 6-7.
- Barashkov G.K. Comparative biochemistry of algae. M., 1972. 336 pp.
- Begun A. A., Zvyagintsev A.Yu. Diatoms of periphyton water areas adjacent to the Far Eastern Marine State Biosphere Reserve // Izvestia PRFC (Pacific Research Fisheries Center). 2013. Vol. 174. P. 271-283.
- Beklemishev V.N. On the general principles of the organization of life // Bull. MSN, otd. biol. Vol. 69. Is. 2. 1964. P. 22-38.
- Blagodatnova A.G., Pivovarova Zh.F., Ogneva I.N. On the possibility of using algae in the diagnosis of paleosols (Altai Territory Topchikhinsky region) // Algae and cyanobacteria in natural and agricultural ecosystems. Mater. II Intern, scientific-practical, conf., cons. 105-th anniversary of the birth of prof. E.A. Shtina (Kirov, October 19-23, 2015). Kirov. 2015. P.27-35.
- Blagodatnova A.G. The possibility of using soil algae in assessing the state of marsh ecosystems //Actual, pr. of humanitates fnd natures, sciences. 2014. No. 4-1. P. 41-44. URL: <http://elibrary.ru/download/18141915.pdf> (date of circulation on November 30. 2015)
- Blagodatnova A.G. Soil algae of marsh ecosystems: dis.... cand. biol. sciences. Novosibirsk. 2010. 16 pp.
- Blagodatnova A.G. Cyanobacteria! algal cenoses as a reflection of paleoecological specificity of Holocene soils // Bulletin of the Novosibirsk State Pedagogical University. 2014a. No. 2 (18). P. 163-169.

- бирского гос. педагогического ун-та. 2014а. №2(18). С. 163-169.
- Благодатнова А.Г. Цианобактерии и водоросли палеопочв (Алтайский край Топчихинский район) // Ботаническое образование в России: прошлое, настоящее, будущее. Новосибирск, 2013. С. 14-16.
- Большев Н.Н. Водоросли и их роль в образовании почв. М.: МГУ, 1968. 83 с.
- Будыко М.И. Эволюция биосферы. Л., 1984. 488 с.
- Бурзин М.Б., Тенденции в эволюции бентосной растительности в позднем докембрии // Альгология. 1996. Т. 6. № 4. С. 407-426.
- Веймарн А.Б., Корнеева Г.А. Глобальные геологические события на рубеже франского и фаменского веков // Бюл. МОИП Отд. геол. 2007. Т. 82. Вып. 1. С. 48-68.
- Воронихин Н.Н. О некоторых водорослях Боровского заповедника в связи с вопросом о виде у водорослей континентальных водоемов // Тр. Всесоюз. гидробиол. общ-ва. 1951. № 3. С. 217-220.
- Гальперин М.В. Общая экология. М., 2007. 336 с.
- Генкал С.И., Куликовский М.С. Центрические диатомовые водоросли в сфагновых болотах лесостепной зоны // Актуальные проблемы современной альгологии: матер. III Междунар. конф. Харьков, 2005. С. 193.
- Герви И.П. Вопросы эволюции. Калининград, 2001. 160 с.
- Гецен М.В. Водоросли как конституционная основа жизни высокоширотных экосистем // У Ботан. журн. Т. 75. № 12. 1990. С. 1641-1647.
- Гиляров М.С. Особенности почвы как среды обитания и ее значение в эволюции насекомых. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1949. 279 с.
- Гладенков А.Ю. Детальная стратиграфия и морские экосистемы позднего кайнозоя севера Тихоокеанского региона (по диатомеям). М., 2007. 296 с.
- Голдовская Л.Ф. Химия окружающей среды. М., 2005. 296 с.
- Голлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. Л., 1969. 142 с.
- Голлербах М.М. Водоросли и почва // Природа. 1935. №. 2. С. 38-44.
- Голлербах М.М. Водоросли, их строение, жизнь и значение. М.: МОИП, 1951. 174 с.
- Голлербах М.М. К вопросу о составе и распространении водорослей в почвах // Тр. Ботан. ин-та АН СССР. Серия 2. Вып. 3. 1936. С. 99-302.
- Дергачева М.И., Миронычева-Токарева Н.П., Гаврилов Д.А., Пономарев С.Ю. Общая характеристика района исследования и палеопочв // Палеопочвы: матер. междунар. школы-конф. Алтайский край, Топчихинский район, с. Blagodatnova A.G. Cyanobacteria and algae paleosoils (Altai Territory Topchikhinsky region) // Botanical education in Russia: past, present, future. Novosibirsk, 2013. P. 14-16.
- Bolyshev N.N. Algae and their role in soil formation. Moscow State University, 1968. 83 pp.
- Budyko M.I. Evolution of the biosphere. L., 1984. 398 pp.
- Burzin M.B. Trends in the evolution of benthic vegetation in the late precambrian // Algologiya. 1996. Vol. 6. No. 4. P. 407-426.
- Veymarn A.B., Korneeva G.A. Global geological events at the turn of the French and Famennian centuries // Bui. MSN, Dep. geol. Vol. 82. Is. 1. 2007. P. 48-68.
- Voronikhin N.N. On some algae of the Borovo reserve in connection with the question of the species of seaweed in continental reservoirs // Tr. All-Union. Hydrobiol. society. 1951. No. 3. P. 217-220.
- Galperin M.V. General ecology. M., 2007. 336 pp.
- Genkal S.I., Kulikovskiy M.S. Centric diatoms in sphagnum bogs of the forest-steppe zone // Actual problems of modern algology mater. III Intern. conf. Kharkiv, 2005. P. 193.
- Gervi I.P. Questions of evolution. Kaliningrad, 2001. 160 pp.
- Getsen M.V. Algae as the constitutional basis for the life of high-latitude ecosystems // Botan. Journal. 1990. Vol. 75. No. 12. P. 1641-1647.
- Gilyarov M.S. Peculiarities of soil as habitat and its importance in the evolution of insects. M., L.: Publishing house of the USSR Academy of Sciences, 1949. 279 pp.
- Gladenkov A.Yu. Detailed stratigraphy and marine ecosystems of the late Cenozoic of the North Pacific region (diatoms). M., 2007. 296 pp.
- Goldovskaya L.F. Chemistry of the Environment. Moscow, 2005. 296 pp.
- Gollerbach M.M., Shtina E.A. Soil algae. L., 1969. 142 pp.
- Gollerbach M.M. Algae and soil // Nature. 1935. No. 2. P. 38-44.
- Gollerbach M.M. Algae, their structure, life and meaning. M.: MSN, 1951. 174 pp.
- Gollerbach M.M. On the composition and distribution of algae in soils // Works of the Botan. Institute of the Academy of Sciences of the USSR. 1936. S. 2. Is. 3. P. 99-302.
- Dergacheva M.I., Mironycheva-Tokareva N.P., Gavrilov D.A., Ponomarev S.Yu. General characteristics of the area of research and paleosoils // Paleosoils: mater. Intern. school-conf. Altai Territory, Topchikhinsky district, Volodarka Володарка, (Новосибирск, 6-11 августа 2011 г.). 2011. С. 9-27.

- Добровольский Г.В., Дергачева М.И. Палеопочвы, природная среда и методы их диагностики. Новосибирск, 2012. 264 с.
- Егорова И.Н., Судакова Е.А. Водоросли в наземных экосистемах Байкальской Сибири // Водоросли: проблемы таксономии, экологии и использование в мониторинге: матер. II Всерос. конф. (Сыктывкар, 5-9 октября 2009 г.). Сыктывкар, 2009. С. 182-185.
- Еськов К.Ю. История Земли и жизни на ней. От хаоса до человека. М., 2004. 312 с.
- Ефимов П.Г. Альгология и микология. М., 2011. 120 с.
- Жерихин В.В. Избранные труды по палеоэкологии и филоценогенетике. М., 2003. 542 с.
- Заварзин Г. А. Развитие микробных сообществ в истории Земли // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М., 1993. С. 212-222.
- Зауер Л.М. К познанию водорослей растительных ассоциаций Ленинградской области // Гр. Бот. института им. В.Л. Комарова АН СССР. 1956. Сер. 2..Вып. 10. С. 33-174.
- Звягинцев Д.Г., Бабьева И.П., Зенова Г.М. Биология почв. М.: МГУ, 2005. 448 с.
- Зоненшайн Л. П., Городницкий А. М. Палеозойские и мезозойские реконструкции континентов и океанов // Геотектоника. 1977. № 2. С. 3-зл.
- Зуева Г.А. Лекции по систематике низших растений. Елабуга, 2001. 85 с.
- Зыкин В.С., Зыкина В.С. Лёссово-почвенная последовательность и эволюция природной среды и климата Западной Сибири в плейстоцене. Новосибирск: Академическое изд-во «Гео», 2012. 477 с.
- Ивлев А.М. Эволюция почв. Владивосток, 2005. 97 с.
- Кабилов Р.Р., Минибаев Р.Г. Некоторые аспекты изучения продуктивности почвенных водорослей /У Ботан. журн. 1978. Т. 63, № 11. С. 1619-1625.
- Ковальский В. В. Возникновение и эволюция биосферы // Успехи соврем. биологии. 1963. Т. 55. №. 1. С. 45-67.
- Колчинский Э.И. Эволюция биосферы, М., 2001. 259 с.
- Макеева Е.Г., Науменко Ю.В. Таксономическая структура и экологическая характеристика альгофлоры озера Беле (Республика Хакасия) // Растительный мир Азиатской России. 2015. № 2 (18). С. 8-19.
- Максимова Е. Н. Видовое разнообразие и экология почвенных водорослей минеральных (Novosibirsk, August 6-11, 2011). Novosibirsk, 2011. P. 9-27.
- Makeev A.O., Dergacheva M.I. Paleosoils: the natural environment and methods for their diagnosis. Novosibirsk, 2012. 264 pp.
- Egorova I.N., Sudakova E.A. Algae in terrestrial ecosystems of Baikal Siberia // Algae problems of taxonomy, ecology and use in monitoring / Mater. II Vseros. conf. Syktyvkar (5-9 October 2009). Syktyvkar, 2009. P. 182-185.
- Eskov K.Yu. The history of the Earth and life on it. From chaos to man. M., 2004. 312 pp.
- Efimov P.G. Algology and mycology. M., 2011. 120 pp.
- Zherikhin V.V. Selected works on paleoecology and philocoenogenetics. M., 2003. 542 pp.
- Zavarzin G.A. Development of microbial communities in Earth's history // Problems of pre-anthropogenic evolution of the biosphere. M., 1993. P. 212-222.
- Zauer L.M. To the knowledge of algae of plant associations of the Leningrad Region // Proc. Bot. Institute of. V.L. Komarov Academy of Sciences of the USSR. 1956. S. 2. Is. 10. P. 33-174.
- Zvyagintsev D.G., Babieva I.P., Zenova G.M. Soil Biology. M., Moscow State University, 2005. 448 pp.
- Zonenshain L.P., Gorodnitsky A.M. Paleozoic and Mesozoic reconstructions of continents and oceans//Geotectonics. 1977. P. 3-23.
- Zueva G.A. Lectures on the systematics of lower plants. Yelabuga, 2001. 85 pp.
- Zykin V.S., Zykina V.S. Loess-soil sequence and evolution of the natural environment and climate of Western Siberia in the Pleistocene. Novosibirsk: Academic publishing house 'Geo'. 2012. 477 pp.
- Ivlev A.M. Evolution of soils. Vladivostok, 2005.97 pp.
- Kabirov R.R., Minibaev R.G. Some aspects of studying the productivity of soil algae // Botan. J. 1978. Vol. 63, No. 11. P. 1619-1625.
- Kovalsky V.V. The emergence and evolution of the biosphere // Successes of the modern biology. 1963. Vol. 55, No. 1. P. 45-67.
- Kolchinsky E.L Evolution of the biosphere. M., 2001.259 pp. '
- Makeeva E.G., Naumenko Yu.V. Taxonomic structure and ecological characteristics of the alga flora of Lake Bele (Republic of Khakassia) // Vegetation world of Asian Russia. 2015. No. 2 (18). P. 8-19.
- Maksimova Ye, N. Species diversity and ecology of soil algae of mineral springs in Baikal Siberia: dis. ... cand. biol. sciences. Ulan-Ude, 2004. 15 pp.



- источников Байкальской Сибири: автореф. дис. ... к.б.н. Улан-Удэ, 2004. 15 с.
- Новаковская И.В., Патова Е.Н. Почвенные водоросли еловых лесов и их изменения в условиях аэротехногенного загрязнения. Сыктывкар, 2011. 128 с.
- Новичкова-Иванова Л.Н. О роли почвенных водорослей в биогеоценозах // Развитие и значение водорослей в почвах Нечерноземной зоны: Материалы межвуз. конф. (Киров, май 1977 г.). Пермь, 1977. С. 62-65.
- Новичкова-Иванова Л.Н. Смены синузид почвенных водорослей Земли Франца Иосифа // Ботан. журн. 1963. Т. 48, № 1. 42-53.
- Панкратова Е.М. Участие синезеленых водорослей в азотном балансе почв // Минеральный и биологический азот в земледелии СССР. М.: Наука, 1985. С. 221-228.
- Пивоварова Ж.Ф., Благодатнова А.Г. Особенности таксономической организации почвенных водорослей мелиорированного болота // Вести. КрасГАУ. 2010. № 1 С. 99-104.
- Пивоварова Ж.Ф., Благодатнова А.Г., Багаутдинова З.З. Некоторые аспекты возможности использования диатомовых водорослей в диагностике условий почвообразования // Динамика окружающей среды и глобальные изменения климата. 2016. №1(13). С. 18-27.
- Пивоварова Ж.Ф. Особенности и генезис альгофлоры горных степей Улуг-Хемской котловины Тывы // Экосистемы Центральной Азии: исследования, проблемы охраны и природопользования. Мат. IX Убсу-Нурского междунар. Симпозиума (16-20 сентября 2008, Кызыл). Кызыл, 2008. С. 34-36.
- Пивоварова Ж.Ф., Благодатнова А.Г. Фитоценоотическая организация альгогруппировок как возможный показатель трофности болотных экосистем // Экология. 2016. №2. С. 109-116. URL:<http://elibrary.ru/download/98107278.pdf>
- Пономаренко А.Г. Основные события в эволюции биосферы // Проблемы доантропогенной эволюции биосферы. М., 1993. С. 15-25.
- Попова Т.Г. Почвенные водоросли осваиваемых старозалежных земель Западной Сибири // Труды Биол. ин-та Зап.-Сиб. фил. АН СССР. 1957. Вып. 3.С, 225-230.
- Соколов Б.С. Палеонтология, геология и эволюция биосферы // Проблемы эволюции геологических процессов. Новосибирск, 1981. С. 156-166.
- Соколов Б.С., Барсков И.С. Палеонтология и эволюция биосферы // Современная: палеонтология. 1988. Т. 2. С. 245-254.
- Соколов И.А. Теоретические проблемы генетического почвоведения. Новосибирск: Гуманитар. технологии, 2004. 288 с.
- Novakovskaya I.V., Patova E.N. Soil algae of spruce forests and their changes in conditions of aerotechnogenic pollution. Syktyvkar. 2011. 18 pp.
- Novichkova-Ivanova L.N. On the role of soil algae in biogeocenoses // Development and significance of algae in soils of the Non-chernozem zone / Mat. conf. (Kirov, May 1977). Perm: BI, 1977. P. 62-65.
- Novichkova-Ivanova L.N. Changing sinusias of soil algae of Franz Josef Land // Botan. J., No. 1. P. 42-53.
- Pankratova E.M. Participation of blue-green algae in the nitrogen balance of soils // Mineral and biological nitrogen in the agriculture of the USSR. M.: Science, 1985. P. 221-228.
- Pivovarova Zh.F., Blagodatnova A.G. Features of the taxonomic organization of soil algae of the reclaimed bog // Vesta. KSAU, 2010. No. 1 (40). P.99-104.
- Pivovarova Zh.F., Blagodatnova A. G., Bagautdinova Z.Z. Some aspects of the possibility of using diatoms in the diagnosis of soil formation conditions // Dynamics of the environment and global climate changes. 2016. No. 1 (13). P. 18-27.
- Pivovarova Zh.F. Features and genesis of algal flora of the mountain steppes of the Ulug-Khem Basin of Tyva // Ecosystems of Central Asia: research, problems of protection and nature management / Mat. IX of the Ubsu-Nursky Intern. symposium (16-20 September 2008, Kyzyl). Kyzyl: GUP Tovapoli-graf, 2008. P. 34-36.
- Pivovarova Zh.F., Blagodatnova A.G. Phytocenotic organization of algogroups as a possible indicator of the trophicity of bog ecosystems // Ecology. 2016. No. 2. P. 109-116. URL: <http://elibraty.ru/download/98107278.pdf>
- Ponomarenko A.G. The main events in the evolution of the biosphere. Problems of pre-anthropogenic evolution of the biosphere. M., 1993. P. 15-25.
- Popova T.G. Soil algae of the developed old-earth lands of Western Siberia // Proceedings of Biol. Institute of West-Sib. phil. Academy of Sciences of the USSR. 1957. Is. 3. P. 225-230.
- Sokolov B.S. Paleontology, geology and evolution of the biosphere // Problems of evolution of geological processes. Novosibirsk, 1981. P. 156-166.
- Sokolov B.S., Barskov I.S. Paleontology and evolution of the biosphere // Modern paleontology. 1988. Vol. 2. P. 245-254.
- Sokolov I.A. Theoretical problems of genetic soil science. Novosibirsk: Humanitarian technologies, 2004. 288 pp.

- Сукачев В.Н. Некоторые общие теоретические вопросы фитоценологии // Вопросы ботаники. М.-Л., 1954. С. 289-330.
- Тишков А.А. Биосферные функции природных экосистем России. М.: Наука, 2005. 213 с.
- Учаев А.П., Некрасова О.А., Дергачёва М.И. и др. Природные условия формирования палеопочв первой трети субатлантического периода в разрезе Батурине (Южный Урал) // Вестник Красноярского государственного аграрного университета. 2015. № 11. С. 57-67.
- Фазлугдинова А.И. Диатомовые водоросли лесных экосистем Южного Урала // Лесоведение. 2014. № 1. С. 65-73.
- Чувашов Б.И., Анфимов А.Л. Новый фациальный и возрастной тип органогенных построек на восточном склоне Урала // Ежегодник — 2006. Екатеринбург, 2007. С. 67-70.
- Шварц С.С. Эволюция биосферы и экологическое прогнозирование // Вести. АН СССР. 1976. Т. 2. С. 61-72.
- Штина Э.А. Роль водорослей в биогеоценозах суши // Альгология. 1991. Т. 1, № 1. С.23-35.
- Штина Э.А., Антипина Г.С., Козловская Л.С. Альгофлора болот Карелии и ее динамика под воздействием естественных и антропогенных факторов. Л., 1981. 269 с.
- Штина Э.А., Голлербах М.М. Изучение водорослей как компонентов биогеоценозов // Программа и методы биогеоценологических исследований, М.: Наука, 1974. С. 110-121.
- Штина Э.А., Голлербах М.М. Экология почвенных водорослей. М.: Наука, 1976. 144 с.
- Юртаев А.А., Аминова Ю.Д., Александровский А.Л., Рябогина Н.Е. Первые результаты исследования отложений западного берега о. Белый // Арктика, Субарктика: мозаичность, контрастность, вариативность криосферы / Тр. междунар. конф. Тюмень, 2015. С. 444-447.
- Яблоков А.В., Юсуфов А.Г. Эволюционное учение. М.: Высшая школа, 2006. 318 с.
- Akiyama Masaru. On some Antarctic terrestrial and subterranean algae // Mem. Fac. Educ. Shimane Univ., 1967. Vol. 1. P. 36-56.
- France R.H. Das Edaphon: Untersuchungen zur Ökologie der boden-bewohnenden Mikroorganismen // Stuttgart, 1921. 99 s.
- Fritsch F.E. The terrestrial algae // J. Ecology. Vol. 10, No. 2. P. 220-236.
- Fogg C.E. The comparative physiology and biochemistry of the blue-green algae / Bacterial. Rev. Vol. 20, No. 3. 1956. P. 148.
- Sayer C.D., Andrews K., Shilland E., Edmonds N., Edmonds-Brown V., Patmore I.R., Emson D. & Axmacher J.A. 2012. The role of pond management
- Sukachev V.N. Some general theoretical questions of phytocenology // Questions of botany. M.-L., 1954. P. 289-330.
- Tishkov A.A. Biospheric functions of natural ecosystems in Russia. M.: Nauka, 2005. 213 pp.
- Uchaev A.P., Nekrasova O.A., Dergacheva M.I. and others. Natural conditions for the formation of paleosoles of the first third of the sub-Atlantic period in the Baturmo section (Southern Urals) // Bulletin of the Krasnoyarsk State Agrarian University. 2015. No. 11. P. 57-67.
- Fazlutdinova A.I. Diatom algae of forest ecosystems of the Southern Urals // Lesovedenie. 2014. No. 1.P. 65-73.
- Chuvashov B.I., Anfimov A.L. New facial and age type of organogenic structures on the eastern slope of the Urals // Yearbook, 2006. Ekaterinburg, 2007. P. 67-70.
- Shvarts S.S. Evolution of the Biosphere and Ecological Forecasting // Vestn. Academy of Sciences of the USSR. 1976. P. 2. S. 61-72.
- Shtina E.A. The role of algae in land biogeocenoses // Algology. 1991. Vol. 1, No. 1. P. 23-35.
- Shtina E.A., Antipina G.S., Kozlovskaya L.S. Algorflora of the Karelian bogs and its dynamics under the influence of natural and anthropogenic factors. L.. 1981. 269 pp.
- Shtina E.A., Hollerbach M.M. The study of algae as components of biogeocenoses // Program and methods of biogeocenological research. M.: Science, 1974. P. 110-121.
- Shtina E.A., Hollerbach M.M. Ecology of soil algae. M.: Nauka, 1976. 144 pp.
- Yurtaev A.A., Aminova Yu.D., Aleksandrovsky A.L., Ryabogina N.E. The first results of the study of deposits of the western coast of. White // Arctic, Subarctic mosaic, contrast, variability of the cryosphere. Tyumen, 2015. P. 444-447.
- Yablokov A.V., Yusufov A.G. Evolutionary teaching. M.: Higher School, 2006. 318 pp.
- Akiyama Masaru. On some Antarctic terrestrial and subterranean algae // Mem. Fac. Educ. Shimane Univ., 1967. Vol. 1.P. 36-56.
- France R.H. Das Edaphon: Untersuchungen zur Ökologie der boden - bewohnenden Mikroorganismen // Stuttgart, 1921. 99 s.
- Fritsch F.E. The terrestrial algae // J. Ecology. Vol. 10, No. 2. P.220-236.
- Fogg C.E. The comparative physiology and biochemistry of the blue-green algae / Bacterial. Rev. Vol. 20, No. 3. 1956. P. 148.
- Sayer C.D., Andrews K., Shilland E., Edmonds N., Edmonds-Brown V., Patmore I.R., Emson D. & Axmacher J.A. 2012. The role of pond management

for biodiversity conservation in an agricultural landscape. *Aquatic Conservation: marine and Freshwater Ecosystems*. Vol. 22. P. 626-638.

Temraleeva A.D. et al. Cyanobacteria and algae of buried soils and their modern analogues // *Paleontological Journal*. 2014. Vol. 48, No. 6. P. 667-675.

Emson D. The Ecology and Palaeoecology of Diatom - Duckweed Relationships submitted for the degree of Doctor of Philosophy University College London. 2015. URL: [http://discovery.ucl.ac.uk/1462713/1/Dave\\_Emson\\_PhD.pdf](http://discovery.ucl.ac.uk/1462713/1/Dave_Emson_PhD.pdf)

Madgwick G., Emson D., Sayer C.D. et al. Centennial-scale changes to the aquatic vegetation structure of a shallow eutrophic lake and implications for restoration. *Freshwater Biology*. 2011. Vol. 56, No. 12. P.2620-2636.

for biodiversity conservation in an agricultural landscape. *Aquatic Conservation: marine and Freshwater Ecosystems*. Vol. 22. P. 626-638.

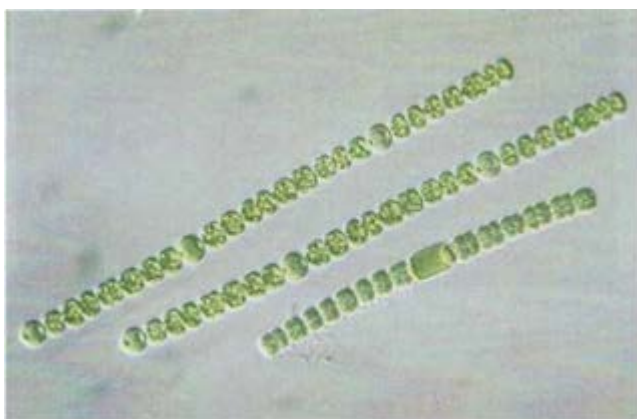
Temraleeva A.D. et al. Cyanobacteria and algae of buried soils and their modern analogues // *Paleontological Journal*. 2014. Vol. 48, No. 6. P. 667-675.

Emson D. The Ecology and Palaeoecology of Diatom - Duckweed Relationships submitted for the degree of Doctor of Philosophy University College London. 2015. URL:

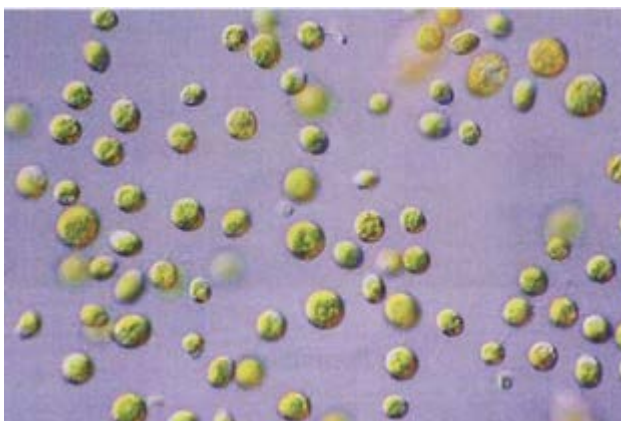
[http://discovery.ucl.ac.uk/1462713/1/Dave\\_Emson\\_PhD.pdf](http://discovery.ucl.ac.uk/1462713/1/Dave_Emson_PhD.pdf)

Madgwick G., Emson D., Sayer C.D. et al. Centennial-scale changes to the aquatic vegetation structure of a shallow eutrophic lake and implications for restoration. *Freshwater Biology*. 2011. Vol. 56, No. 12. P. 2620-2636.

### Фотографии микроводорослей Photos of microalgae



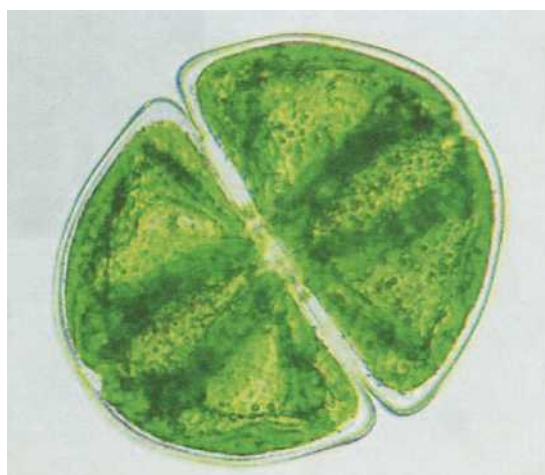
Anabaena



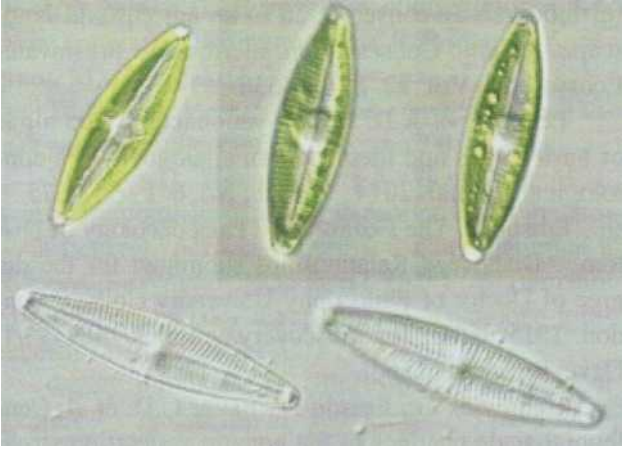
Carteria



Cosmarium



Chlamydomonas



Navicula



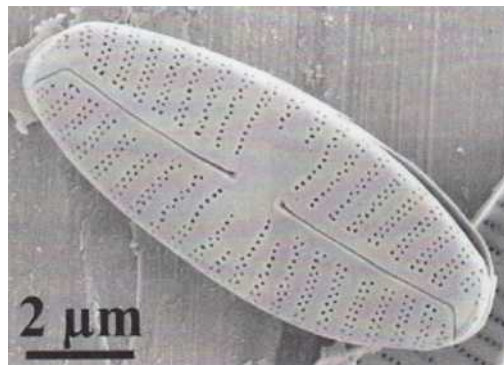
Nostoc



Pormidium



Schizothrix



Sellaphora



*Научное издание*

**Ж.Ф. Пивоварова,**

**А.Г. Благодатнова**

**Zhanna F. Pivovarova,**

**Anastasiya G. Blagodatnov**

**ВОДОРОСЛИ КАК НЕОТЪЕМЛЕМЫЙ КОМПОНЕНТ  
ПОЧВ И ВОЗМОЖНОСТИ АЛЬГОДИАГНОСТИКИ  
В ПАЛЕОПОЧВОВЕДЕНИИ**

**ALGAE AS INALIENABLE COMPONENT  
OF SOILS AND THE POSSIBILITY  
OF USING ALGODIAGNOSTICS  
IN PALEOPEDOLOGY**

*Серия*

*«Палеопочвы - источник информации о природной среде прошлого»*

*Выпуск 3*

***Текст публикуется в редакции авторов***

***Перевод В.В. Рыковой***

Художественный редактор Д.В. Алексеев  
Оператор электронной верстки В.Г. Силютин

Подписано в печать с оригинал-макета 15.07.2017.  
Уел. печ. л. 2,6. Формат 60x84 1/8 Тираж 300 экз. Заказ 70

Отпечатано в типографии Издательского Дома «Окарина»  
630099, г. Новосибирск, ул. Ленина, 9  
e-mail: [ocarinapress@yandex.ru](mailto:ocarinapress@yandex.ru)