

---

# БІОЛОГІЯ ҐРУНТІВ

---

---

УДК 504.73:631.466

І. А. Мальцева

## ҐРУНТОВІ ВОДОРОСТІ У ФУНКЦІОНАЛЬНІЙ СТРУКТУРІ БІОГЕОЦЕНОЗІВ

*Мелітопольський державний педагогічний університет*

Розглядається роль ґрунтових водоростей у функціональній структурі біогеоценозів з точки зору теорії консорцій. Аналізуються зв'язки водоростей як детермінантів альгоконсорцій з різними організмами-консортами: бактеріями, актиноміцетами, грибами та ін.

*Ключові слова: ґрунтові водорості, консорція, детермінант консорції, консорти.*

I. A. Maltseva

*Melitopol State Pedagogical University*

### SOIL ALGAE AS A PART OF THE FUNCTIONAL ECOSYSTEMS' STRUCTURE

The role of the soil algae in the functional ecosystems' structure was investigated from the point of view of a consortium theory. Algae connections were analyzed. Algae thought to be algoconsortium determinants both with the different organisms like: bacterias, ray funguses, ordinary funguses and etc.

*Key words: soil algae, consortium, consortium determinant.*

В останні роки у зв'язку з поширенням кризових явищ у природних екологічних системах особливо актуальним стало налагодження науково обґрунтованого управління біогеоценозами з метою їх відновлення, стабілізації й попередження негативних впливів на них. Одним із принципів розв'язання цієї проблеми є так званий системний підхід до вивчення природи, започаткований сформульованим А. Тенслі поняттям про екосистему та розвиненим В. Н. Сукачовим ученням про біогеоценоз. У цих поняттях знайшли відображення ідеї про єдність сукупності організмів у прояві головної функції – кругообігу речовин та енергії між собою та навколишнім середовищем.

Інтенсивний розвиток ґрунтово-альгологічних досліджень у першій половині ХХ століття дозволив накопити значний фактичний матеріал про участь ґрунтових водоростей у біогеоценотичних процесах, який знайшов відображення в працях М. М. Голлербаха і Є. А. Штини, що були опубліковані в 1969 та 1976 рр. Подальші дослідження дозволили зробити цілий ряд важливих висновків про роль водоростей у ґрунтовірному процесі, відновленні порушеного ґрунтового покриву, зв'язках з вищою рослинністю, мікроорганізмами, формуванні первинної біологічної продукції та ін., що потребує нових узагальнень про місце й роль ґрунтових водоростей у біогеоценотичній системі.

Відомо, що органічна речовина, яка утворюється водоростями, включається в біохімічні процеси по-різному. Крім впливу на фізичні властивості ґрунту, вона потрапляє у трофічні ланцюги, впливає на інші мікроорганізми, вищі рослини. Взаємозв'язки між організмами найкраще розкриває поняття консорції.

---

© Мальцева І. А., 2007

*Ґрунтознавство. 2007. Т. 8, № 3–4*

71

Консорції є найменшими елементарними одиницями, через які реалізуються потоки енергії в біоценотичній системі (Работнов, 1974). З ними пов'язана функціональна структура біогеоценотичних систем (Дьліс, 1973; Мазинг, 1973).

Консорція складається з центрального ядра (детермінанта консорції) і пов'язаних з ним трофічно або топічно організмами, за В. В. Мазінгом (1966) – консортами. Поняття консорції було введено практично одночасно В. М. Беклемішевим (1951) і Л. Г. Раменським (1952). В. М. Беклемішев (1951) писав, що «кожний організм звичайно входить до складу біоценозу не сам по собі, а в складі будь-якої консорції, яка складається з особини одного виду – едифікатора консорції та цілого ряду особин епібіонтів та ендобіонтів, що оселяються на тілі або в тілі едифікатора». Л. Г. Раменський зауважував (1952), що «крім синузіїв і загальновідомих ланцюгів живлення доцільно виділяти в ценозах також сполучення різноманітних організмів, тісно пов'язаних один з одним в їх життєдіяльності відомою спільністю їх долі (консортивні групи або консорції)». У подальшому вчення про консорції почало активно розвиватися і розширюватися (Мазинг, 1966, 1973; Работнов, 1974; Корчагин, 1976; Селиванов, 1976; Еропкин, 1977; Голубец, 1978 та ін.). У залежності від завдань і рівня досліджень стали розрізняти індивідуальні консорції, клоніальні, популяційні, регіональні, видові (Миркин, 1983).

У більшості випадків як детермінант консорції розглядають автотрофний не епіфітний вид.

Відокремлений В. М. Сукачовим в окрему групу світ мікроорганізмів на основі мікроскопічних розмірів тіла своїх представників надзвичайно різноманітний за своїм складом і функціональною діяльністю в загальній системі біогеоценозу. Особливу позицію серед них займають водорості, які в своїй більшості здатні до окисного фотосинтезу, а деякі – до азотфіксації. Вони як автотрофний (у більшості випадків) блок едафону можуть виступати у ролі центрального ядра (детермінанта) едафічних консорцій (альгоконсорцій) з різноманітними організмами в складі консортів.

Дослідження водоростей різних природних місцезростань показало їх тісний зв'язок з іншими мікроорганізмами. Це різноманітні бактерії, які часто називають супутніми (Глаголева, 1992; Борисова, 1996; Тиберкевич, 2000), актиноміцети, гриби, ґрунтові безхребетні (Голлербах, 1969; Штина, 1976). Останнім часом підкреслюють зв'язок деяких вірусів з клітинами водоростей (Шелудько, 1970; Kostikov *et al.*, 1994; Бойко, 2004).

Найбільш яскраво роль водоростей, не лише як продуцентів органічної речовини, але і як ценозоутворювачів, виявляється при формуванні ними піонерних угруповань на субстратах різного походження. Особливого значення в цьому випадку набувають такі їх особливості, як утворення слизистих чохла і колоніального слизу, які здатні поглинати й утримувати воду, а також виділення в процесі росту в навколишнє середовище різних метаболітів. Водорості, які першими оселяються на промислових відвалах, стають центрами, навколо яких розвиваються різноманітні бактерії (Штина, 1976), гриби, безхребетні (Стриганова, 1983), що значно прискорює мікробіологічні процеси, особливо в циклах основних біогенних елементів – азоту та вуглецю (Ласкавец, 1987) й активізує відновлювальні sukcesії на промислових відвалах.

У сформованих біогеоценозах водорості є обов'язковими учасниками функціонування ґрунтових ценозів.

Детермінант альгоконсорції може бути представлений групою клітин, слизистою колонією водоростей, нитчастим, різнонитчастим або іншої будови таломом. В залежності від завдань дослідження обсяг альгоконсорції може бути різний. У центрі альгоконсорції може бути популяція, вид, синузія та ін. (Кузяхметов, 1982).

Як детермінанти водорості у відповідності з визначенням консорції пов'язані або трофічно (альгофаги), або трофічно й топічно (паразитичні організми, симбіонти), або топічно (епіфіти) з різноманітними групами організмів. Трофічно залежні від детермінанта консорти першого концентру можуть отримувати необхідні для них енергію та речовину з живих і відмерлих водоростей, а також з їх прижиттєвих виділень. Вони будуть відповідати трьом функціонально різним групам: біотрофам, сапротрофам і екрісотрофам.

Трофічні відносини пов'язують водорості з ґрунтовими безхребетними (альгофагами). Одні з них виїдають водорості в чистому вигляді (найпростіші, кліщі, колемболи, личинки комах) (Штина, 1976, 1978, 1979, 1981, 1985; Козловская, 1987; Ponge, 2000), інші – ковтають водорості разом з ґрунтом або листяним опадом (люмбрициди, енхітреїди, ківсяки, моллюски). Наприклад, енхітреїди, живлячись лише одними водоростями, за даними Л. С. Козловської та Є. А. Штини (1987), здатні виїдати за рік з площі в 1 га 131–140 кг органічної речовини. Дані лабораторних досліджень свідчать про можливість безхребетних вибірково живитись різними групами водоростей (Штина, 1981; Козловская, 1987) і не лише зумовлювати коливання чисельності водоростей у ґрунті, але й регулювати їх склад (Штина, 1985).

Про тісний зв'язок водоростей і найпростіших свідчить, як правило, суттєве збільшення чисельності й різноманіття останніх при внесенні культур водоростей у ґрунт (Николюк, 1977; Мавлянова, 1977, 1979, 1984). Рідше спостерігається токсична дія водоростей на деяких безхребетних (Илялетдинова, 1977). Відомо, наприклад, що токсини зеленої одноклітинної водорості з роду *Prototheca*, яка трапляється в ґрунті, можуть викликати хворобу прототекоз не лише у тварин, але й у людей (Fogg, 2002).

Частина водоростей, що проходить через кишечник тварин, перетравлюється, а інша разом з екскрементами розсіюється в нових місцях (Козловская, 1987; Штина, 1981), у чому виявляються форичні зв'язки між консортами та детермінантом.

Серед біотрофів (альготрофів) першого концентру, які пов'язані з водоростями як трофічно, так і топічно, слід відзначити різноманітних паразитів водоростей. Серед них Б. В. Громов (2000) пропонує розрізняти організми, які не здатні до фагоцитозу (передусім, нижчі гриби) і найпростіші, які здатні до фагоцитозу, але розвиваються всередині клітин водоростей. Останнім часом увагу науковців привернула ще одна група паразитів водоростей – віруси (Шелудько, 1970; Kostikov et al., 1994; Бойко, 2004). Водорості розглядаються як можливі резервати фітопатогенних вірусів, які сприяють збереженню збудників хвороб у ґрунті.

Симбіотичні відносини серед консортивних зв'язків водоростей у вузькому мутуалістичному розумінні спостерігаються з різними організмами: грибами, актиноміцетами, бактеріями. У цілому, виключаючи лишайники, які є досить виразним прикладом симбіозу, що проявляється не лише функціонально, але й морфологічно, відносини водоростей з грибами найчастіше носять симбіотичний характер, нерідко з взаємною стимуляцією (Бажина, 1967). Високий рівень компліментарності один до одного можуть проявляти водорості та актиноміцети аж до формування лишайникоподібного талому (актинолишайника) (Зенова, 1999). Неодноразово підкреслювався тісний зв'язок водоростей з бактеріями. Наприклад, синьозелені водорості, екскретуючи органічні речовини, забезпечують ними бактерії, а бактерії, у свою чергу, мінералізують органічну речовину, утворюють вуглекислий газ, який у період інтенсивного фотосинтезу нерідко є лімітуючим субстратом для водоростей (Панкратова, 2000; Henk, Heike, 2000). Такі взаємовідносини іноді мають облігатний характер. Так, неможливість отримання аскенічної культури *Microcoleus chthonoplastes* (Fl. Dan.) Thug. пояснювалася автоінгібуванням продуктами фотосинтезу (перекисом гідрогену і молекулярним киснем), оскільки у водорості відсутня каталазна активність. У той же час *Pseudomonas nautica* характеризувалася високою активністю каталаз та окситолерантністю, що забезпечувало стабільний спільний ріст водорості та бактерії (Дубинин, 1992; Кевбрин, 1994).

Мінералізацію метаболітів та відмерлих таломів водоростей, формування нових органічних речовин здійснюють різноманітні гетеротрофні бактерії, гриби, актиноміцети (сапротрофи, екрісотрофи).

Про тісний зв'язок водоростей з бактеріями та актиноміцетами свідчить збільшення їх чисельності при інтенсивному розвитку водоростей у ґрунті. У цьому випадку найбільшу роль відіграють живі клітини, а не клітини, що відмирають (Дедыш, 1987).

З'ясуванню видового складу бактеріального компонента, який пов'язаний з водоростями, присвячена значна кількість досліджень. Більшість з них проведена на основі лабораторних культур різних видів водоростей. Підсумовуючи результати цих досліджень, О. В. Борисова (1996) робить висновок, що основними чинниками, які

впливають на формування гетеротрофного компонента альгобактеріальних угруповань, є таксономічне положення первинного продуцента й екологічні умови їх вирощування. Найчастіше гетеротрофний компонент містить 7–12 видів мікроорганізмів, переважно бактерій. Характерною рисою є наявність бактерій, які беруть участь у кругообігу азоту (амоніфікатори, денітрифікатори, азотфіксатори, олігонітрофільні), окрім нітрофікуючих і азотобактера.

На прикладі *Scenedesmus acutus* Меуен показано, що склад бактерій, супутніх цій водорості, характеризується постійністю й певним видовим складом, який відрізняється від мікроорганізмів, що розвиваються в культурах зелених водоростей інших родів (Борисова, 1997). Але склад бактерій може змінюватися під впливом дій чинників природного або антропогенного походження.

Багато досліджень присвячено питанням встановлення особливостей впливу синьозелених водоростей на оточуючі їх організми (Сиренко, 1998). Здатність синьозелених водоростей активно продукувати в оточуюче їх середовище амінокислоти, полісахариди, органічні кислоти та інші сполуки (Сиренко, 1998; Шнюкова, 1999, 2002) забезпечує можливість співіснування разом з ними численних гетеротрофних мікроорганізмів: грибів, бактерій, серед яких ідентифіковані амоніфікуючі, денітрифікуючі, олігонітрофільні й олігокарбофільні бактерії, а також стрептоміцети (Голлербах, 1969; Андреюк, 1990). Крім того, слиз синьозелених водоростей у наземних місцезростаннях є важливою захисною структурою для супутніх організмів від висихання й інсоляції, завдяки особливим екзополісахаридам (Hill et al., 1994; Mazor et al., 1996). Ці особливості разом із здатністю утворювати колонії, розмір яких може сягати кількох сантиметрів, дають можливість утворювати складні консорції, у яких можна спостерігати епіфіти – інші види водоростей (Saint Martin et al., 1999; Бикмурзина, 2003).

У цілому метаболіти синьозелених та інших водоростей, які беруть участь у формуванні специфічної зони (альгосфери, фікосфери) (Громов, 1956; Bell, Mitchell, 1972; Дедыш, 1992) навколо клітин, охоплюють широкий діапазон хімічних структур, активних відносно бактерій і водоростей, і забезпечують різний характер взаємовідносин між водоростями та бактеріями (Teplitski et al., 2004). Поряд з наявністю взаємовигідних відносин між синьозеленими водоростями й гетеротрофними бактеріями (Henk, Heike, 2000) спостерігали як стимуляцію бактеріями росту й азотфіксуючої здатності синьозелених водоростей (Музафарова, 1977), так і негативний вплив (Сайфуліна, 1987). Крім того, є відомості про стимуляцію розвитку супутніх бактерій (Неганова, 1987; Сакевич, 1997) та антагоністичні властивості екзометаболітів синьозелених і зелених водоростей для ряду бактерій (Ахунов, 1980; Сакевич, 1997; Гольдин, 1999; Дудниченко, 1999; Wu et al., 2003).

У природних умовах мікробні ценози на основі ґрунтових водоростей мають більш різноманітний склад (Штина, 1976, 1979; Дедыш 1987, 1992; Козловская, 1987; Зенова, 1990, 1993; Горобец, 1999; Громов, 2000 та ін.). У цьому випадку різноманітність складу гетеротрофних організмів забезпечена поєднанням консорцій кількох домінуючих, субдомінуючих і супутніх видів, які репрезентують водоростевий компонент. Крім того, відсутність суворої приуроченості бактерій до водоростевого детермінанта робить можливим утворення консортивних зв'язків водоростей з мікроорганізмами конкретних місць (біотопів), що, у свою чергу, може збільшувати екологічну валентність водоростей.

Серед бактерій консортів водоростей відомі представники родів *Alcaligenes*, *Erwinia* Winslow, *Pseudomonas* Mig., *Hyphomicrobium* Stutzer et Hartleb, *Aeromonas*, *Achromobacter*, *Arthrobacter* Conn et Dimmick (Глаголева, 1992; Мезенцева, 1992), а також *Agrobacterium*, *Rhizobium*, *Azospirillum*, *Xanthomonas* Dowson, *Rhodococcus* (Zopt) Goodfellow et Alderson, *Gluconobacter*, які характерні і для ризосфери вищих рослин. Часто водоростеві розростання супроводжують бактерії родів *Methylobacterium*, *Caulobacter* (Дедыш, 1992). У цілому бактеріальні комплекси на основі водоростей характеризуються збільшенням різноманіття грамнегативних неспоруютьчих форм порівняно з ґрунтом без водоростей (Дедыш, 1987, 1992).

Таким чином, склад бактерій як консортів першого концентру водоростей-детермінантів характеризується, з одного боку, специфічністю і відрізняється в різних видів водоростей, з іншого – може змінюватися як у залежності від екологічних чинників, так і внаслідок зміни метаболітів водоростей різного фізіологічного стану, віку (Сайфуліна, 1987; Сакевич, 1997). Це відкриває нові перспективи використання водоростей для біотестування, розглядаючи їх не як тест-об'єкти, а як тест-системи (Борисова, 1997), закладає наукову основу створення альгобактеріальних асоціацій (альгоконсорціуми) з цінними народногосподарськими властивостями (Панкратова, 2000; Ковина, 2001), а також дає основу для розуміння унікальної здатності водоростей освоювати різні субстрати, існувати в умовах токсичних відвалів, антропогенно забруднених земель тощо. Супутники водоростей, трофічно залежні від них, мають відмінний від детермінанта ферментативний апарат, що розширює, як це показано на прикладі синьозелених водоростей (Панкратова, 2000; Москвина, 2003), можливості контактів водоростей із середовищем. Саме принципи антагонізму й симбіозу, які лежать в основі формування альгобактеріальних ценозів, на думку І. С. Держинської (1993), дозволяють відбуватися відбору асоціантів – деструкторів різних субстратів, серед яких у результаті антропогенних забруднень трапляється багато таких, що розкладаються з великими труднощами.

Дослідження функціонування альгоконсорціумів, де детермінантом виступають синьозелені водорості, також становить інтерес для поглибленого розуміння структурно-функціональних потреб життя в екстремальних умовах, які відповідають ранній біосфері Землі (Hans *et al.*, 2000), для розкриття процесів формування ряду геологічних об'єктів, у тому числі строматолітів (Saint Martin *et al.*, 1999), оскільки саме вони розглядаються як їх модельні системи.

Взаємовідносини водоростей і грибів, незважаючи на поширені явища симбіозу, як було показано вище, відзначаються неоднозначністю. У деяких випадках водорості та гриби ростуть разом, не вражаючи один одного, в інших – спостерігаються явища антагонізму (Бажина, 1967). На формування тих чи інших взаємодій можуть впливати різні чинники. Наприклад, низька забезпеченість субстрату азотними сполуками викликає антагоністичну дію гриба на водорість. Найчастіше негативний вплив проявляється з боку грибів, але й водорості можуть проявляти антагоністичну дію, наприклад, на ряд фітопатогенних грибів (Бажина, 1967; Мавлянова, 1984). Слід відзначити й той факт, що в ряді дослідів під час пророщування насіння на плівках водоростей спостерігалось враження його грибами, які інтенсивно розростались на водоростях, і це дозволило припустити можливу участь розростань водоростей, що відмирають, у поширенні фітопатогенних грибів (Бажина, 1967).

Зміна чисельності водоростей відносно грибів, бактерій та актиноміцетів корелятивна при більш-менш стабільному видовому складі (Жданова, 1977), що ще раз підтверджує наявність тісного зв'язку між ними.

Серед грибів, що супроводжують розростання водоростей, часто відмічені види родів *Fusarium*, *Trichosporiella*, *Mucor*, *Mycogone*, *Trichoderma* (Мезенцева, 1992), серед актиноміцетів – представники родів *Streptomyces*, *Streptovercillium*, *Streptosporangium*, *Actinomadura*, *Geodermatophilus*, *Micromonospora* (Зенова, 1990).

Консорти другого та наступних концентрів використовують енергію й речовини попередніх концентрів (Мазинг, 1966). Наприклад, до складу другого концентру альгоконсорції слід віднести мікрофагів (Стриганова, 1983), які живляться бактеріями, що живуть за рахунок прижиттєвих виділень водоростей-амеб із родини *Amoebidae*, які часто є компонентом альгобактеріальних асоціацій (Штина, 1978). Як правило, консорти II і III концентрів не мають прямих контактів з детермінантом, але можуть мати побічний вплив шляхом регуляції біотрофів (альгофагів та альгопаразитів).

Поряд з тим що водорості можуть виступати як детермінанти консорції, вони серед інших ризосферних організмів входять у консорції, утворені вищими рослинами. Для ризосфери вищих рослин характерні специфічність складу та збільшення чисельності водоростей та інших мікроорганізмів (Алексахіна, 1976; Еропкин, 1977). Вважається, що керування взаємодіями, які виникають у ризосферній зоні між детермінантом – вищою рослиною й різноманітними консортами, можливий шлях поліп-

шення використання біологічного потенціалу ґрунтів (*Jean-Claude, Le, 2000*). Практичне значення може мати цілеспрямоване збагачення консорцієв вищих рослин на мікроводорості, оскільки останні здатні стимулювати схожість та енергію проростання насіння вищих рослин, посилювати ріст і збільшувати вагу проростків (Кирпенко, 1999).

Слід підкреслити, що крім ґрунтових до складу консорцієв вищих рослин-детермінантів входять численні аерофільні водорості. Причому склад водоростей, які живуть на корі дерев, може мати певну специфічність. Наприклад, установа фітонцидність дії черемхи для ряду аерофільних водоростей (Мальшева, 1987). Відомі симбіотичні відносини для синьозелених з деякими голонасінними (*Toma Constantin et al., 1998*), мохами (*Meeks John, 1998*).

Таким чином, водорості у функціональній структурі біогеоценозів є як детермінантами консорцієв, так і входять у склад консорцієв вищих рослин. Взаємодії водоростей з іншими представниками едафону не обмежуються лише рівнем ланцюгів живлення, а є більш складними і різноманітними. Консорцієвні зв'язки, які формуються між водоростями як детермінантами й організмами-консорцієв, з одного боку, еволюційно визначені, з іншого - достатньо лабільні, що дозволяє їм змінюватися й пристосовуватися до нових умов. Структура альгоконсорцієв характеризується складною динамікою в часі, і пов'язано це як з фізіологічним станом детермінанту, фазою росту, так і зі зміною сезонів, етапів сукцесії. У той же час альгоконсорцієв як складові мікробіоценозу, структурно й функціонально будуть відповідати особливостям ґрунтових і мікрокліматичних умов, типу фітоценозу й відповідно змінюються в просторі. Продовження досліджень і пояснення суті виявлених особливостей взаємодій розкриє значні перспективи практичного використання альгоконсорцієв.

#### СПИСОК ВИКОРИСТАНОЇ ЛІТЕРАТУРИ

- Алексахина Т. И.** Влияние некоторых древесных и травянистых растений леса на почвенные водоросли // Материалы II Всесоюз. совещ. по проблеме изучения консорциев «Значение консорциевых связей в организации биогеноценозов». – Пермь: Перм. гос. пед. ин-т, 1976. – С. 85-89.
- Андреюк Е. И.** Цианобактерии / Е. И. Андреюк, Ж. П. Коптева, И. И. Занина. – К.: Наук. думка, 1990. – 197 с.
- Ахунов А. А.** Антибиотические свойства некоторых зеленых протококковых водорослей / А. А. Ахунов, Т. Т. Таубаев // Материалы респ. совещ. «Культивирование и применение микроводорослей в народном хозяйстве». – Ташкент: Фан, 1980. – С. 40-41.
- Бажина Е. В.** Взаимосвязи некоторых почвенных водорослей и грибов / Е. В. Бажина, Э. А. Штина // Тр. межвуз. конф. «Современное состояние и перспективы изучения почвенных водорослей в СССР». – Киров: Киров. с.-х. ин-т, 1967. – С. 233-240.
- Бикмурзина З. Р.** Водоросли – спутники *Nostoc commune* Vauch. // Тр. 7-й Пушкинской школы – конференции молодых ученых «Биология – наука XXI века». – Пушкино, 2003. – С. 155.
- Бойко В. Р.** Про можливість штучного ураження ґрунтової водорості *Bracteacoccus minor* (Chodat) Petova (*Chlorophyta*) вірусом тютюнової мозаїки / В. Р. Бойко, І. Ю. Костіков, Н. А. Сенчугова та ін. // Вісник Запор. держ. ун-ту: Зб. наук. ст. – 2004. – № 1. – С. 33–39.
- Борисова Е. В.** Видовой состав бактерий, сопутствующих микроводорослям в культуре (обзор литературы) // Альгология. – 1996. – Т. 6, № 3. – С. 303-313.
- Борисова Е. В.** Бактерии, сопутствующие *Scenedesmus acutus* Meyen в лабораторных культурах / Е. В. Борисова, Т. М. Ногина, В. В. Ступина // Альгология. – 1997. – Т. 7, № 4. – С. 358-364.
- Глаголева О. В.** Взаимодействие водорослей и бактерий-спутников в ассоциативных культурах / О. В. Глаголева, Г. М. Зенова, Т. Г. Добровольская // Альгология. – 1992. – Т. 2, № 2. – С. 57-63.
- Голлербах М. М.** Почвенные водоросли / М. М. Голлербах, Э. А. Штина. – Ленинград: Наука, 1969. – 143с.
- Голубец М. А.** Консорция как элементарная экологическая система // Биогеноценология, антропогенные изменения растительного покрова и их прогнозирование. – К.: Наук. думка, 1978. – С. 10-11.
- Гольдин Е. Б.** Антибактериальные свойства метаболитов водорослей в модельных экспериментах / Е. Б. Гольдин, В. Г. Гольдина // Альгология. – 1999. – Т. 9, № 2. – С. 34.

- Горобец О. Б.** Некоторые особенности взаимодействия микроорганизмов и водорослей / О. Б. Горобец, Л. П. Блинкова, А. П. Батуро // Микробиологія і епідеміологія. – 1999. – № 2. – С. 46-48.
- Громов Б. В.** Наблюдения над водорослями примитивных почв некоторых районов России // Уч. зап. ЛГУ. – 1956. – Вып. 41, № 216. – С. 170-179.
- Громов Б. В.** Биоразнообразие взаимоотношений микроскопических водорослей с их паразитами // Материалы междунар. науч. конф. «Автотрофные микроорганизмы», посвященной 75-летию со дня рожд. академика Е.Н. Кондратьева. – М., 2000. – С. 60-61.
- Дедыш С. Н.** Специфическая зона вокруг клеток водорослей в почве / С. Н. Дедыш, Г. М. Зенова // Альгология. – 1992. – Т. 2, № 4. – С. 32-38.
- Дедыш С. Н.** Структура альгоценозов, формирующихся в период «цветения» почвы / С. Н. Дедыш, Г. М. Зенова, Т. Г. Добровольская и др. // Альгология. – 1992. – Т. 2, № 2. – С. 63-69.
- Дедыш С. Н.** Развитие бактерий и актиномицетов в разрастаниях почвенных зеленых водорослей / С. Н. Дедыш, Г. М. Зенова, М. М. Умаров // Тр. 1-й Всесоюз. конф. «Актуальные проблемы современной альгологии». – К.: Наук. думка. – 1987. – С. 161.
- Держинская И. С.** Альгобактериальные аспекты интенсификации биогидрохимического круговорота в техногенных экосистемах: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. – М., 1993. – 53 с.
- Дубинин А. В.** Отсутствие роста цианобактерии *Microcoleus chthonoplastes* в чистой культуре / А. В. Дубинин, Л. М. Герасименко, С. Л. Венецкая и др. // Микробиология. – 1992. – 61, № 1. – С. 57-63.
- Дудниченко Т. И.** Изучение взаимоотношений *Haematococcus pluvialis* Flotow et Wille (Chlorophyta) и сопутствующих бактерий // Альгология. – 1999. – Т. 9, № 2. – С. 47.
- Дылис Н. В.** О структуре консорциев // Журнал общей биологии. – 1973. – Т. 34, № 4. – С. 575-580.
- Еропкин К. И.** Водоросли и другие микроорганизмы ризосферы сосны и ели в некоторых лесных ценозах Предуралья // Материалы междууз. конф. «Развитие и значение водорослей в почвах нечерноземной зоны». – Пермь: Перм. с.-х. ин-т, 1977. – С. 126-127.
- Жданова Е. М.** Взаимосвязь водорослей с микробиологическими процессами в серых лесных почвах Приангарья / Е. М. Жданова, В. П. Кислицина, Е. А. Судакова // Материалы междууз. конф. «Развитие и значение водорослей в почвах нечерноземной зоны». – Пермь: Перм. с.-х. ин-т, 1977. – С. 127-129.
- Зенова Г. М.** Особенности функционирования водорослей в ассоциациях с бактериями / Г. М. Зенова, К. Я. Билль, Н. Е. Захарчук // Вестник МГУ. Сер. 17. Почвоведение. – 1990. – № 2. – С. 53-59.
- Зенова Г. М.** Характеристика водорослевого и бактериального компонента альгобактериальных ценозов на выходах карбонатных пород / Г. М. Зенова, А. Н. Калакуцкая // Микробиология. – 1993. – Т. 62, № 1. – С. 156-162.
- Зенова Г. М.** Водоросли в актинолишайниках в местах первичного почвообразования / Г. М. Зенова, А. А. Лихачева, Н. А. Манчаурова // Альгология. – 1999. – Т. 9, № 2. – С. 51.
- Илялетдинова С. Г.** Токсины синезеленых водорослей как природные регуляторы численности беспозвоночных животных // Материалы междууз. конф. «Развитие и значение водорослей в почвах нечерноземной зоны». – Пермь: Перм. с.-х. ин-т, 1977. – С. 129.
- Кевбрин В. В.** Выделение и идентификация *Pseudomonas nautical* – гетеротрофного спутника цианобактерий *Microcoleus chthonoplastes* / В. В. Кевбрин, Н. А. Кострикина, А. М. Лысенко // Микробиология. – 1994. – Т. 63, № 6. – С. 1072-1080.
- Кирпенко Н. И.** Перспективы использования биополимеров микроводорослей в сельском хозяйстве // Альгология. – 1999. – Т. 9, № 2. – С. 56-57.
- Ковина А. Л.** Микробные агроконсорциумы на основе цианобактерий: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. – М., 2001. – 23 с.
- Козловская Л. С.** Взаимоотношения диплопод и почвенных водорослей / Л. С. Козловская, Э. А. Штина // Тр. 9-го Междунар. colloквиума по почвенной зоологии «Почвенная фауна и почвенное плодородие». – М.: Наука, 1987. – С. 68-71.
- Корчагин А. А.** Некоторые основные элементарные единицы функциональной структуры растительных сообществ // Полевая геоботаника. – Т. 5. – Ленинград: Наука, 1976. – С. 201-217.
- Кузьяметов Г. Г.** Почвенные водоросли – детерминанты эдафических консорциев // Тр. Всесоюз. симпозиума «Микроорганизмы как компонент биогеоценоза». – Алма-Ата, 1982. – С. 64-66.
- Ласкавец В. В.** Ценообразующая роль почвенных водорослей на начальных этапах биологического освоения промышленных отвалов / В. В. Ласкавец, Т. Б. Молчанова // Тр. 1-й Всесоюз. конф. «Актуальные проблемы современной альгологии». – К.: Наук. думка, 1987. – С. 168.

- Мавлянова М. И.** Кратковременные колебания численности и биомассы почвенных простейших // Тр. II симпозиума «Биодинамика почв» «Биодинамика и плодородие почвы». – Таллин: Изд-во АН ЭССР. – 1979. – С. 118-120.
- Мавлянова М. И.** Влияние водорослей на развитие протистофауны // Тр. респ. конф. «Культивирование и применение микроводорослей в народном хозяйстве». – Ташкент, 1984. – С. 88-89.
- Мавлянова М. И.** Значение водорослей в формировании видового почвенных простейших / М. И. Мавлянова, М. Ф. Кириллова // Материалы респ. совещ. «Культивирование и применение микроводорослей в народном хозяйстве». – Ташкент: Фан, 1977. – С. 114-115.
- Мальшева О. А.** Сообщества эпифитных водорослей как компонент древесных консорциев // Тр. 1-й Всесоюз. конф. «Актуальные проблемы современной альгологии». – К.: Наук. думка, 1987. – С. 124.
- Мазинг В. В.** Консорции как элементы функциональной структуры биоценозов // Тр. МОИП. – 1966. – Т. 27. – С. 16-32.
- Мазинг В. В.** Что такое структура биогеоценоза // Проблемы биогеоценологии. – М.: Наука, 1973. – С. 148-157.
- Мезенцева Г. В.** Трансформация органического вещества азотфиксирующих *Cyanophyta* в почве // Альгология. – 1992. – Т. 2, № 4. – С. 27-31.
- Миркин Б. М.** Толковый словарь современной фитоценологии / Б. М. Миркин, Г. С. Розенберг. – М.: Наука, 1983. – С. 47.
- Москвина М. И.** Роль гетеротрофных спутников цианобактерий *Nostoc muscorum* в синтезе сульфида кадмия / М. И. Москвина, А. А. Бреховских, В. В. Никандоров // Микробиология. – 2003. – Т. 72, № 2. – С. 284-285.
- Музафарова Д. А.** Влияние бактерий на продуктивность некоторых синезеленых водорослей / Д. А. Музафарова, Т. У. Максудов, Е. К. Михайлова // Материалы межвуз. конф. «Развитие и значение водорослей в почвах нечерноземной зоны». – Пермь: Перм. с.-х. ин-т, 1977. – С. 131-132.
- Неганова Л. Б.** Роль почвенных синезеленых водорослей в стимуляции углеводородокисляющих микроорганизмов / Л. Б. Неганова, Е. Н. Казакова, Э. А. Штина // Тр. 1-й Всесоюз. конф. «Актуальные проблемы современной альгологии». – К.: Наук. думка, 1987. – С. 171.
- Николюк В. Ф.** Влияние внесения протококковых водорослей (*Scenedesmus obliquus* – УА – 2-6) в почву на развитие простейших / В. Ф. Николюк, З. А. Насырова, М. Ф. Кириллова // Материалы респ. совещ. «Культивирование и применение микроводорослей в народном хозяйстве». – Ташкент: Фан, 1977. – С. 83-84.
- Панкратова Е. М.** Азотфиксирующие цианобактерии как основа микробных консорциумов // Тр. конф. «Автотрофные микроорганизмы», посвященной 75-летию со дня рожд. академика Е.Н. Кондратьева. – М., 2000. – С. 140-141.
- Панкратова Е. М.** Конструирование микробных культур на основе синезеленой водоросли *Nostoc paludosum* Kütz. / Е. М. Панкратова, Р. Ю. Зяблых, А. А. Калинин и др. // Альгология. – 2004. – Т. 14, № 4. – С. 445-458.
- Работнов Т. А.** Консорция как структурная единица биогеоценоза // Природа. – 1974. – № 4. – С. 26-34.
- Сакевич А. И.** Изменчивость антимикробной активности и состава внеклеточных карбоновых кислот некоторых видов водорослей / А. И. Сакевич, И. С. Хамар // Альгология. – 1997. – Т. 7, № 2. – С. 115-125.
- Сайфулина З. Н.** Некоторые аспекты взаимоотношений водорослей и бактерий, выделенных из почвы / З. Н. Сайфулина, Н. А. Киреева // Тр. 1-й Всесоюз. конф. «Актуальные проблемы современной альгологии». – К.: Наук. думка, 1987. – С. 175.
- Селиванов И. А.** Консорции в системе биотических взаимоотношений в биогеоценозах // Материалы II Всесоюз. совещ. по проблеме изучения консорциев «Значение консортивных связей в организации биогеоценозов». – Пермь: Перм. гос. пед. ин-т, 1976. – С. 11-17.
- Сиренко Л. А.** Роль *Cyanophyta* в природе / Л. А. Сиренко, Н. В. Кондратьева // Альгология. – 1998. – Т. 8, № 2. – С. 117-131.
- Стриганова Б. Р.** Структурные особенности детритных пищевых цепей в почве // Теоретические основы и опыт экологического мониторинга. – М.: Наука, 1983. – С. 96-109.
- Тиберкевич Н. Я.** Суточная динамика гетеротрофных бактерий в культурах *Cyanophyta* // Альгология. – 2000. – Т. 10, № 2. – С. 193-200.
- Шелудько Ю. М.** О возможности репродукции растительного вируса в культуре растительных тканей собственных и несвойственных хозяев и одноклеточных водорослей / Ю. М. Шелудько, В. В. Сарнацкая, В. А. Кордюм и др. // Тр. 1-й Всесоюз. конф. «Культура изолированных органов, тканей и клеток растений». – М.: Изд-во АН СССР, 1970. – С. 295-298.



**Шнюкова Є. І.** Виділення позаклітинних вуглеводів представниками гормогонієвих Cyanophyta // Укр. ботан. журн. – 1999. – Т. 56, № 5. – С. 497-501.

**Шнюкова Е. И.** Экзополисахариды Cyanophyta // Альгология. – 2002. – Т. 12, № 1. – С. 34-48.

**Штина Э. А.** Ценотические связи почвенных водорослей с другими компонентами биоценоза // Материалы II Всесоюз. совещ. по проблеме изучения консорциев «Значение консортивных связей в организации биогеоценозов». – Пермь: Перм. гос. пед. ин-т, 1976. – С. 83-84.

**Штина Э. А.** Почвенные беспозвоночные в культурах почвенных водорослей // Проблемы почвенной зоологии. – Минск: Наука и техника, 1978. – С. 278-280.

**Штина Э. А.** Формирование альго-зоологических ассоциаций в почве // Тр. II симп. «Биодинамика почв» «Биодинамика и плодородие почвы». – Таллин: Изд-во АН ЭССР, 1979. – С. 11-15.

**Штина Э. А.** Взаимодействие водорослей и беспозвоночных в почве // Разложение растительных остатков в почве. – М.: Наука, 1985. – С. 90-104.

**Штина Э. А.** Экология почвенных водорослей / Э. А. Штина, М. М. Голлербах. – М.: Наука, 1976. – 143 с.

**Штина Э. А.** О взаимоотношениях почвенных олигохет и водорослей / Э. А. Штина, Л. С. Козловская, К. А. Некрасова // Экология. – 1981. – № 1. – С. 55-60.

**Bell W. H., Mitchell R.** Chemotactic and growth responses of marina bacteria to algal extracellular products // Biol. Bull. – 1972. – 143. – P. 265-277.

**Cleyet-Marel Jean-Claude, Hinsinger Philippr** Le sol milieu vivant, un territoire qui reste a decouvrir et a valoriser // OCL: Oleagineux, corps gras, lipids. – 2000. – 7, № 6. – P. 490-493.

**Fogg G. E.** Harmful algae – a perspective // Harmful Algae. – 2002. – 1. – P. 1-4.

**Jean-Francois Ponge** Vertical distribution of Collembola (Hexapoda) and their food resources in organic horizons of beech forests // Biol. And Fert. Soils. – 2000. – 32, № 6. – P. 508-522.

**Jonkers Henk M., Zosgornik Heike** Interactions between cyanobacteria and aerobic heterotrophic bacteria in hypersaline microbial mats // 10 th Int. Symp. Phototroph. Prokaryotes, Barcelona, Aug. 26-31, 2000: SPP 2000 Program and Abstr. – Barcelona, 2000. – P.125.

**Hill D. R., Peat A., Potts M.** Biochemistry and structure of the glycan secreted by disiccation-tolerant Nostoc commune (Cyanobacteria) // Protoplasma. – 1994. – 182, № 3-4. – P. 126-148.

**Kostikov I. Yu., Polischuk V. P., Romanenko P. A., Lysenko E. B.** Disease of Chlorococcum elkhartiense Arch. Et Bold, extracted from soil probably has the viruses ethiology // Fundamental and applied problems in phytovirology: Internat. Conference. Abstracts, (Ukraine, Crimea, Yalta, May 22-26, 1994). – 1994. – P. 38.

**Mazor G., Kidron G. J., Vonshak A., Abeliovich A.** The role of cyanobacterial exopolysaccharides in structuring desert microbial crusts // FEMS Microbiol. Ecol. – 1996. – 21, № 2. – P. 121-130.

**Meeks John C.** Symbiosis between nitrogen-fixing cyanobacteria and plants // BioScience. – 1998. – 48, № 4. – P. 266-276.

**Paerl Hans W., Pinckney James L., Stegge Timothy F.** Cyanobacteriae-bacterial mat consortia: examining the Sunctional unit of microbial survival and growth in extreme environments // Environ. Microbiol. – 2000. – 2, № 1. – P. 11-26.

**Saint Martin J. P., Pestrea S., Mansour B., Notonier R.** Diatomees associees aux tapis microbiens: Une cle pour la comprehension des constructions microbiennes anciennes?// Cryptogamie. Algol. – 1999. – 20, № 2. – P. 108-109.

**Teplitski M., Chen H., Rajamani S., Gao M., Merighi M., Sayre R. T., Robinson J. B., Rolfe W. D.** Chlamydomonas reinhardtii secretes compounds that mimic bacterial signaks and interfere with quorum sensing regulation in bacteria // Plant Physiol. – 2004. – 134, № 1. – P. 137-146.

**Toma Constantin, Zamfirache Maria-Magdalena, Teodorescu Georgeta, Aiftimie Anca, Nita Mihaela** Some morphological and anatomical aspects of symbiosis between cyanobacteria and some Gymnosperme species // An. Sti. Univ. Iasi. Sec. 2 a. – 1998. – 44. – P. 13-18.

**Weizhong Wu, Chengcai An, Xinyao Liu, Xianghong Wu, Donghui Wen, Miao Shi** Beijing daxue xuebao. Ziran Kexue ban // Acta Sci. Natur. Univ. Pekinensis. Natur. Sci. – 2003. – 39, № 4. – P. 489-493.

*Надійшла до редколегії 25.01.07*