

Почвенные водоросли и цианопрокариоты степных сообществ Байкальской котловины

© 2024. И. Н. Егорова, к. б. н., с. н. с.,
Г. С. Тупикова, ведущий технолог, аспирант,
О. В. Шергина, к. б. н., с. н. с., С. Г. Казановский, к. б. н., доцент, с. н. с.,
Сибирский институт физиологии и биохимии растений
Сибирского отделения Российской академии наук,
664033, Россия, г. Иркутск, ул. Лермонтова, д. 132,
e-mail: egorova@sifibr.irk.ru, galina93shambueva@mail.ru,
sherolga80@mail.ru, skazanowsky@mail.ru

В статье приведены результаты исследований травянистых растительных сообществ Байкальской котловины со значительным участием diaзотрофной цианопрокариоты *Nostoc commune*. Установлены особенности почвенно-растительного покрова. Выявлен состав видов водорослей и цианопрокариот, обитающих в почвах и на их поверхности. Отмечено преобладание цианопрокариот и зелёных водорослей. Определены показатели биомассы макроскопических талломов ностока, формирующихся в условиях горной и настоящих степей. Вид формирует здесь невысокую биомассу (около 2 г/м²), сопоставимую с таковой ряда засушливых территорий Азии. Показаны различия состава альгоцианокомплексов, функционирующих в разных почвенно-растительных условиях относительно небольшой по площади территории исследований. Установлены особенности количественного развития *N. commune* во времени и пространстве.

Ключевые слова: степи, разнообразие почвенных водорослей и цианопрокариот, *Nostoc commune*, юго-западное побережье озера Байкал, физико-химические свойства почв.

Soil algae and cyanoprokaryota of steppe communities of the Baikal basin

© 2024. I. N. Egorova ORCID: 0000-0003-2774-1653
G. S. Tupikova ORCID: 0000-0003-1751-1969, O. V. Shergina ORCID: 0000-0002-6333-8821
S. G. Kazanovsky ORCID: 0000-0003-4453-0006
Siberian Institute of Plant Physiology and Biochemistry Siberian
Branch of the Russian Academy of Sciences,
132, Lermontova St., Irkutsk, Russia, 664033,
e-mail: egorova@sifibr.irk.ru, galina93shambueva@mail.ru,
sherolga80@mail.ru, skazanowsky@mail.ru

The article presents the results of studies of herbaceous plant communities in the Baikal basin, with the significant participation of the diazotrophic cyanoprokaryota *Nostoc commune*. The territory of the investigation is located at the foot of the Primorskiy range. There are developed mountain, typical steppe, and meadow communities on chestnut soils. A high content of carbonates was found in the soils, and the pH of the upper horizons varied from slightly acidic to alkaline. The composition of algae and cyanoprokaryota species living in and on soils has been revealed. In total, in steppe and meadow communities we identified 71 species from five divisions: Cyanoprokaryota – 27, Bacillariophyta – 4, Ochrophyta – 3, Chlorophyta – 34, and Charophyta – 3. 58 species have been found in steppe communities, 40 in meadow. A predominance of cyanoprokaryota and green algae was noted. The composition of the studied phototrophic species in steppe communities differed significantly from that of the meadow. In steppe communities *Nostoc commune* formed macroscopic colonies, and its biomass production was low (about 2 g/m²) comparable to that of a number of Asia arid territories. The *N. commune* biomass formation was higher on the mountain slope and at its foot, where higher density of soil composition, lower field humidity, as well as an increased content of calcium, magnesium, and sodium was found in soils. The *N. commune* biomass was reduced in the site at a distance from the mountain slope where the content of the above elements was lower. The regular sampling of macrocolonies had a negative impact on their renewal.

Keywords: steppe, diversity of soil algae, *Nostoc commune*, southwest coast of the Lake Baikal, physico-chemical properties of soils.

Степи – необходимый элемент экосистемного разнообразия биосферы, ландшафт, обладающий высокой потенциальной продуктивностью. Они выполняют важные экосистемные функции и предоставляют людям множество экосистемных услуг [1–7]. Растительный покров степей отличается своеобразием и богатым составом сообществ и видов. Со степями связано большое количество эндемичных растений и животных. Ряд степных сообществ относят к рефугиумам флоры и фауны [1, 7–10]. В Байкальском регионе степи располагаются, преимущественно, изолированными участками разной площади среди преобладающей лесной растительности [11]. Степям региона свойственно видовое богатство, типологическое разнообразие и сложная пространственная структура [12–14]. В местах, доступных для освоения человеком, эти экосистемы значительно трансформированы [15].

Неотъемлемым компонентом степного биоценоза являются микроорганизмы. Виды, их количество и распределение, характер жизнедеятельности микробных сообществ и обеспечиваемая ими трансформация вещества и энергии в почве имеют большое значение для понимания функционирования экосистем, включая степные [16, 17]. К важнейшей группе первичных продуцентов принадлежат почвенные водоросли. Наибольшее их число регистрируется в органо-аккумулятивных горизонтах и на поверхности почв [18–20]. В последнем случае, при массовом размножении водоросли наряду с другими организмами (грибами, лишайниками, мохообразными) способны оплетать и/или склеивать частицы почвы полисахаридными выделениями в устойчивый поверхностный слой – биологические почвенные корочки [18–23]. Биологические почвенные корочки образуют сложный мозаичный покров на поверхности обнажённых почв в разных типах растительных сообществ. Они являются неотъемлемой частью почвенной системы в засушливых регионах по всему миру, стабилизируют поверхность почвы, способствуют укоренению сосудистых растений и служат важными источниками экосистемного азота и углерода [24].

Почвенные водоросли – наименее изученный компонент степных и луговых экосистем Байкальского региона. Их исследования здесь до настоящего времени единичны [25–29]. В ранних работах не было выявлено поверхностных разрастаний водорослей на почве. В качестве доминантов почвенных альгогруппировок указывались представители

одноклеточных и сарциноидных (образующих пакеты клеток) зелёных микроводорослей, а также нитчатые одиночные и колониальные цианопрокариоты. Авторские многолетние экспедиционные исследования показали, что степным растительным сообществам этих территорий свойственны разрастания водорослей и цианопрокариот на поверхности почв. Одним из таких видов, принимающих заметное участие в сложении травянистых растительных сообществ, является diaзотрофная цианопрокариота *Nostoc commune* Vaucher ex Bornet et Flahault [30]. Однако сведения о географическом распределении, экологических функциях, составе и структуре почвенных альгосообществ, в которых доминирует *N. commune*, особенностях функционирования его популяций в разных эколого-географических условиях, ограничены.

Цель работы заключалась в выявлении видового разнообразия водорослей почв степных растительных сообществ со значительным участием *Nostoc commune*, изучении его биомассы, установлении физико-химических свойств почв.

Объекты и методы исследования

Работы проводились в Иркутской области в окрестностях с. Большого Голоустного (Иркутский район), 52°03' N, 105°26' E. Оно расположено на юго-западном побережье оз. Байкал, у подножия Приморского хребта в устье р. Голоустной. Приморский хребет здесь достигает в высоту отметок 900–1200 м над ур. м.; сложен верхнепротерозойскими сильно метаморфизованными карбонатно-силикатными породами (доломиты, известняки, конгломераты, кварциты, песчаники, сланцы) [32]. Климат территории исследований во многом определяется её положением у подножия горной системы, которая выступает как орографический барьер на пути воздушных масс, несущих осадки, и близостью огромных холодных водных масс озера Байкал. Климат сравнительно тёплый (средняя температура воздуха в январе составляет –18,2 °С, в июле –14,1 °С), с положительными среднегодовыми температурами, сухой (около 200–500 мм осадков в год), с безморозным периодом до 80–90 сут, суммой положительных температур 1000–1200 °С [32, 33]. Основная доля осадков приходится на вторую половину лета. Характерна неравномерность выпадения осадков по годам и их распределения в течение года. Испарение преобладает над осадками, вслед-

ствие этого значительную часть года в почве имеется недостаток влаги [33]. В бассейне р. Голоустной наиболее выражены лесохозяйственные, рекреационные, сельскохозяйственные и коммуникационно-транспортные виды деятельности, влияющие на состояние природной среды [34]. Травянистые экосистемы испытывают пастбищную и рекреационную нагрузку. В последние годы заметно возрос поток туристов.

На исследуемой территории в дельте р. Голоустной *Nostoc commune* был обнаружен в травянистых растительных сообществах в нижней части склона Приморского хребта, у его подножия, в антропогенно-нарушенных фитоценозах самого с. Большого Голоустного, а также в пионерных растительных группировках, развивающихся на островах в русле реки и её каменистых берегах. Как правило, талломы вида во многих местах можно наблюдать только в периоды затяжных дождей; обилие крупных слоевищ крайне низкое. Для исследований была выбрана территория в нескольких километрах от поселения, где наблюдали массовое постоянное развитие *N. commune*. Здесь в пределах естественных фитоценозов

по высотному и геоботаническому профилю было заложено три пробные площади (ПП 1, 2, 3) размером около 100 м². Дополнительно в целях сравнения была заложена четвёртая пробная площадь в травянистых сообществах с повышенным увлажнением ближе к берегу Байкала (рис. 1, табл. 1). На каждой из ПП был установлен видовой состав растений, определены физико-химические свойства почв, выявлен состав почвенных водорослей и биомасса макроскопических талломов *N. commune*. Полевые изыскания проводили в июне 2014 г., июле 2018 г. и июле – сентябре 2021 г.

Для выявления качественного состава почвенных водорослей на всех ПП были взяты объединённые пробы поверхностного слоя почвы на глубине 0–5 см. Объединённая проба составлена из 20–25 (40) индивидуальных образцов размером 10 см². Для оценки размеров образуемой *N. commune* биомассы на ПП методом случайной выборки были заложены по 10 учётных площадок (УП) размером 1 м². Всего было заложено 30 УП. На каждой УП собирали все макроколонии вида и составляли из них общую пробу. При отборе образцов

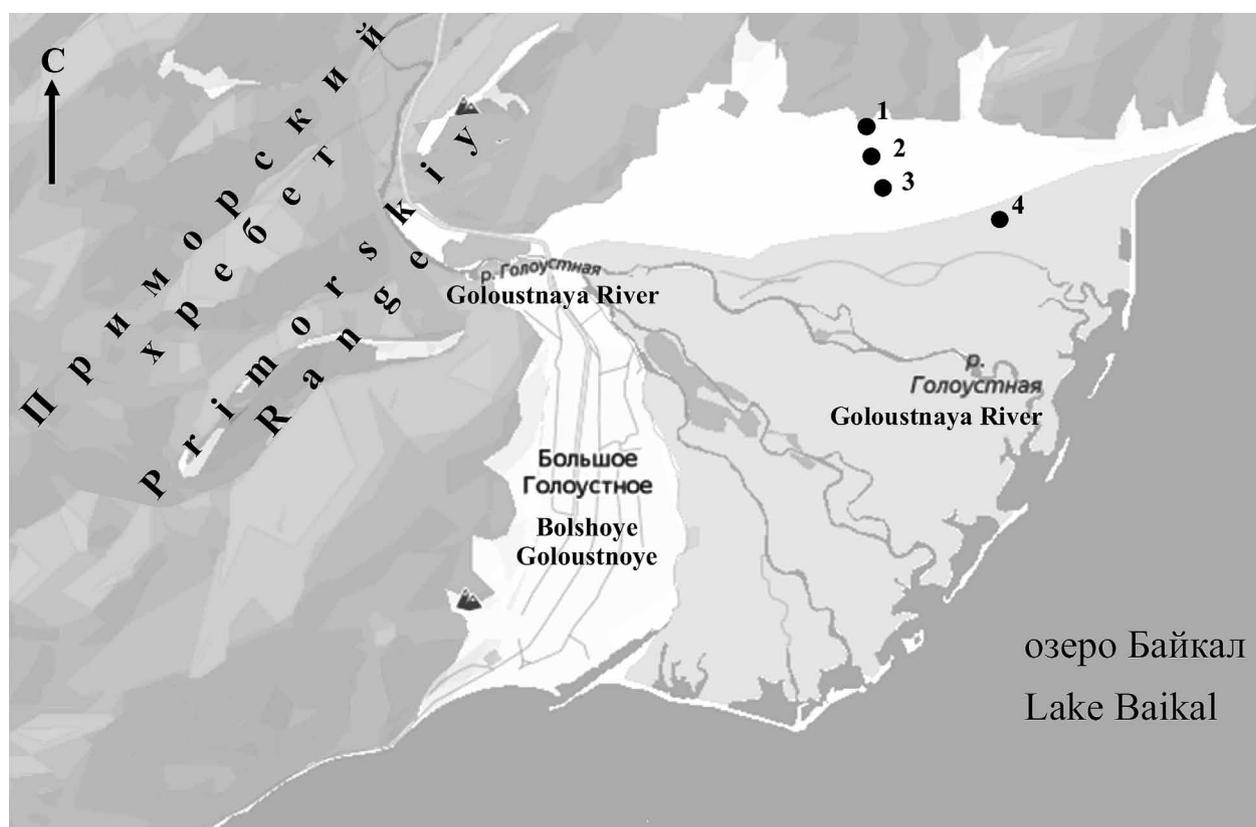


Рис. 1. Территория исследований в окрестностях с. Большого Голоустного. Точками показаны места отбора проб, цифры – № пробной площади (ПП)
 Fig. 1. The research area in the vicinity of the village Bolshoye Goloustnoye. The dots and numbers show the sampling sites (SS)

руководствовались рекомендациями и соблюдали общие правила стерильности [35–37].

Для изучения характеристик почвенного покрова на ПП и УП проводили отбор проб подстилки (до глубины 1 см) и верхних гумусовых горизонтов почв (до глубины 15 см) квадратно-конвертным способом. Кроме того, на каждой из УП в трёхкратной повторности отбирали образцы для определения физических свойств почвы (полевая влажность, пористость, аэрация, плотность сложения, удельный вес) с помощью металлических цилиндров. Для установления типа почв закладывали почвенный разрез недалеко от ПП 1. Основной массив данных по физико-химическим свойствам почв в настоящее время получен для образцов 2018 г.

Все собранные образцы помещали в стерильные бумажные пакеты и транспортировали в лабораторию. Физико-химические свойства почв устанавливали общепринятыми методами [38]. Тип почв приводится в соответствии с опубликованными классификациями [39, 40]. Перед определением массы талломов ностока колонии отмывали и высушивали на воздухе. Водоросли изучали методами прямого микроскопирования и культивирования. Условия и приёмы получения культур и идентификации водорослей такие же, как указывалось ранее [30, 41]. Ряд выделенных из почв штаммов депонирован в коллекцию культур водорослей СИФИБР СО РАН – ИРК – А. Для статистической обработки результатов использованы пакеты программ R (версия 3.5.1 2018 г.) и ExStatR [42].

Результаты и обсуждение

На рисунке 1 показано местонахождение ПП, где проводили исследования. Установлено, что на склоне представлена сибирско-чуйско-нителистниково-разнотравная каменистая (горная) степь (ПП1), сменяющаяся в присклоновой части тонконогово-аргунскоосоково-холоднопопынно-разнотравной (настоящей) степью (ПП2 и ПП3) [по 11]. Ближе к берегу Байкала развит турчаниново-луговиково-остроосоково разнотравный сырой кочкарный луг (ПП4) (рис. 1).

Выявлено, что в районе работ развиты каштановые почвы (табл. 1). Изучение морфологических свойств верхних горизонтов каштановых почв показало, что по окраске, структуре и составу органического и минерального вещества, почвы относятся к среднегумусным и среднесуглинистым (табл. 1).

Характерной чертой профиля исследованных почв является относительно небольшая мощность гумусового горизонта. Это связано с проникновением корневой системы на небольшую глубину, до 30 см. В малоснежные холодные зимы происходит глубокое промерзание почвы, поэтому с наступлением вегетационного периода низкие температуры, удерживающиеся здесь в течение длительного времени, и быстрое иссушение почв препятствуют проникновению корневой системы растений на большую глубину. Обнаружен характерный для каштановых почв иллювиальный горизонт В(АВ). Этот горизонт светло-серого цвета, комковато-зернистой структуры, плотноватый, с постепенным переходом в почвенном профиле по окраске и плотности. Его наличие свидетельствует о том, что в почвенной толще протекает гумусово-элювиальный процесс. В исследуемой почве установлено высокое содержание карбонатов, все образцы интенсивно вскипают на поверхности от соляной кислоты.

Установленные показатели физико-химических свойств почв значительно варьировали в пределах как одной ПП, так и между ними (табл. 1). Это согласуется с известными данными о комплексности и сложности почвенно-растительного покрова в экосистемах гор [15, 43]. На исследованных УП в пределах заложенных ПП в степных сообществах по направлению от горного склона к берегу Байкала в среднем снижались показатели плотности твёрдой фазы, плотности сложения почв, рН, содержание Na^+ , Mg^{2+} , Ca^{2+} (табл. 1). Полевая влажность, пористость и аэрация были выше в почвах настоящей степи на удалении от склона, также как и содержание K^+ . Содержание водорастворимых соединений азота, фосфора и калия варьировало. Наиболее высокие значения нитратного азота, соединений фосфора и калия в почвах степей зарегистрированы на ПП 2, расположенной у подножия горного склона. Почвы кочкарного луга значительно отличались по установленным показателям физико-химических свойств от почв под степными сообществами (табл. 1).

В исследованных почвах найден 71 вид водорослей из 5 отделов (табл. 2). Наибольшим числом видов представлены зелёные водоросли Chlorophyta – 34, немногим меньше число видов цианопрокариот Cyanoprokaryota – 27, единичны водоросли отделов диатомовых Bacillariophyta – 4 вида, жёлтозелёных Ochrophyta и харофитовых Charophyta водорослей – по 3 представителя. Высокое разнообразие зелёных водорослей и цианопро-

Таблица 1 / Table 1

Характеристика мест сбора почвенно-альгологических образцов
Characteristics of sites where soil samples with algae and cyanoprokaryota were collected

Характеристика Characteristic	№ ПП / No. of sampling site				
	1	2	3	4	
Местоположение Locality	в нижней части горного склона at the bottom of the mountain slope	у подножия склона at the foot of the slope	на расстоянии 100–150 м от склона at a distance of 100–150 m from the slope	вблизи побережья озера Байкал near the coast of the Baikal Lake	
Высота, м над уровнем моря Altitude, m above sea level	491–520	454–461	452–458	около / about 450	
Растительность Vegetation	горная степь mountain steppe	настоящая степь true steppe	настоящая степь true steppe	сырой кочкарный луг raw tussock meadow	
Тип почв Soil type	каштановая chestnut soil	каштановая chestnut soil	каштановая chestnut soil	лугово-каштановая meadow-chestnut soil	
Плотность сложения, г/см ³ * Density of soil composition, g/cm ³	1,20±0,16	0,99±0,10	0,84±0,10	–	
Плотность твёрдой фазы, г/см ³ * Density of the soil solid phase, g/cm ³	2,47±0,15	2,50±0,22	2,34±0,25	–	
Полевая влажность, %* Field humidity, %	17±5	21±10	26±12	–	
Пористость, %* Porosity, %	51±8	60±4	64±11	–	
Аэрация* Aeration (P _a , %)	31±9	39±11	42±20	–	
pH _{H₂O}	A0	7,63±0,04	7,16±0,35	6,23±0,04	–
	A1	8,03±0,07	7,76±0,21	6,63±0,20	8,12±0,13
pH _{KCl}	A0	7,25±0,07	7,07±0,36	5,98±0,04	–
	A1	7,53±0,15	7,39±0,09	6,23±0,23	7,77±0,16
N _{общ.} , % N _{total} , %	A0	0,67±0,04	0,60±0,10	1,25±0,10	–
	A1	0,70±0,07	0,64±0,11	0,62±0,08	1,57±0,25
C _{орг.} , % C _{org.} , %	A0	5,55±0,10	4,1±1,2	3,77±0,07	–
	A1	3,72±0,25	2,09±0,32	3,35±0,37	7,6±0,7
Гумус, % Humus, %	A0	9,57±0,17	7,1±2,3	6,51±0,12	–
	A1	6,4±0,4	3,6±0,5	5,8±0,6	13,2±1,2
Na ⁺ , мг/кг mg/kg	A0	11,3±1,5	15,9±1,2	9,9±0,4	–
	A1	23,86±0,36	20,4±1,4	14,3±1,4	255±7
K ⁺ , мг/кг mg/kg	A0	473±15	726±70	889±29	–
	A1	323±7	1190±40	389±29	649±14
Mg ²⁺ , мг/кг mg/kg	A0	3110±40	2574±216	1210±7	–
	A1	2690±360	2100±90	1521±22	6840±50
Ca ²⁺ , мг/кг mg/kg	A0	14962±7	13700±260	5898±36	–
	A1	14790±310	13800±600	5665±590	65000±400
N-NO ₃ ⁻ , мг/кг mg/kg	A0	15,1±1,4	47±40**	17,5±0,7	–
	A1	17,1±1,3	26,5±2,7	10,8±2,6	55±18

Характеристика Characteristic		№ ПП / No. of sampling site			
		1	2	3	4
N-NH ₄ , мг/кг mg/kg	A0	33,1±0,2	31±5	44,6±0,7	–
	A1	34,1±2,4	32,9±1,9	25,6±0,9	45±5
P ₂ O ₅ , мг/кг mg/kg	A0	16,6±0,7	54±50**	11,7±0,7	–
	A1	17±5	37±11	12,1±2,3	61,8±1,5
K ₂ O, мг/кг mg/kg	A0	46,4±0,7	143±130**	45,2±1,4	–
	A1	47,6±1,3	93±5	38,4±2,0	167±14

Примечание: горизонты: A0 – средняя проба, 0–5 см; A1 – средняя проба, 5–10 (15) см; * – данные приведены из расчёта средних между учётными площадками в 1 м² (n=5–10); ± – показывает стандартные отклонения; прочерк означает отсутствие сведений.

Notes: horizons: A0 – average sample, 0–5 cm; A1 – average sample, 5–10 (15) cm; * – data are based on the calculation of the average between the accounting sites in 1 m² (n=5–10); ± – shows the standard deviations; the dash means no information.

Таблица 2 / Table 2

Почвенные водоросли и цианопрокариоты исследованных травянистых сообществ
Soil algae and cyanoprokaryota of the studied herbaceous communities

Таксон Taxon	Число видов / Number of species			
	Степь / Steppe		Луг / Meadow	
	№ ПП / No. of sampling site			
	1	2	3	4
Cyanoprokaryota				
<i>Aphanocapsa muscicola</i> (Menegh.) Wille	1	1	1	1
Cf. <i>Chroococcopsis</i>	1	–	–	–
<i>Geitlerinema</i> sp.	1	1	1	1
Cf. <i>Funiculus sociatus</i> (Anagn.) Moreira-Fernandes et al.	1	1	1	1
<i>Jaaginema kuetszingianum</i> (Nägeli ex Gomont) Anagn. et Komárek	–	–	–	1
<i>Jaaginema</i> sp.	1	1	1	1
<i>Leptolyngbya foveolaria</i> (Gomont) Anagn. et Komárek	1	–	–	–
<i>Leptolyngbya nostocorum</i> (Bornet ex Gomont) Anagn. et Komárek	1	1	1	1
Cf. <i>Limnothrix</i>	–	–	–	1
<i>Lyngbya</i> sp.	1	–	–	–
<i>Microcoleus vaginatus</i> Gomont	1	1	1	1
<i>Nostoc</i> cf. <i>elliposporum</i> Rabenh. ex Bornet et Flahault	1	–	–	–
<i>Nostoc commune</i> Vaucher ex Bornet et Flahault	1	1	1	1
<i>Nostoc</i> sp.	–	–	–	1
<i>Oscillatoria</i> sp.	–	–	–	1
<i>Phormidium</i> sp.	1	1	1	1
<i>Pseudoanabaena</i> cf. <i>minima</i> (G.S.An) Anagn.	1	–	–	–
<i>Roholtiella</i> cf. <i>edaphica</i> Bohunická et Lukešová	–	–	–	1
<i>Schizothrix arenaria</i> Gomont	–	1	–	–
<i>Scytonema mirabile</i> Bornet	1	–	–	–
<i>Scytonema ocellatum</i> Lyngbye ex Bornet et Flahault	1	1	1	–
<i>Synechococcus</i> cf. <i>elongatus</i> (Nägeli) Nägeli	1	–	–	–
<i>Synechocystis</i> sp.	–	–	–	1
<i>Timaviella edaphica</i> (Elenkin) O.M. Vinogradova et Mikhailyuk	1	1	1	–
<i>Tolypothrix tenuis</i> Kütz. ex Bornet et Flahault	–	1	–	–
<i>Trichormus</i> sp.	–	–	–	1
Ochrophyta				
<i>Botrydiopsis</i> sp.	1	1	1	1
<i>Vischeria magna</i> (J.B.Petersen) Kryvenda et al.	1	1	1	1
<i>Xanthonema</i> cf. <i>montanum</i> (Visch.) Silva	1	1	1	–

Таксон Taxon	Число видов / Number of species			
	Степь / Steppe		Луг / Meadow	
	№ ПП / No. of sampling site			
	1	2	3	4
Bacillariophyta				
Cf. <i>Achnanthes</i>	1	1	1	1
<i>Hantzschia amphioxys</i> (Ehrenb.) Grunow	1	1	1	1
Cf. <i>Navicula</i>	1	1	1	–
<i>Pinnularia borealis</i> Ehrenb.	1	1	1	–
Chlorophyta				
<i>Actinochloris terrestris</i> (Visch.) H.Ettl et G.Gärtner	1	1	1	1
<i>Bracteacoccus pseudominor</i> H.W.Bischoff et Bold	1	1	1	1
<i>Bracteacoccus</i> sp.	1	–	–	–
<i>Chlamydocapsa</i> sp.	1	1	1	1
<i>Chlamydomonas</i> sp.	1	–	–	–
<i>Chlorella vulgaris</i> Beij.	1	–	–	1
<i>Chlorococcum</i> sp.1	–	–	–	1
<i>Chlorococcum</i> sp.2	1	–	–	–
<i>Chloromonas augustae</i> (Skuja) T.Pröschold et al.	1	1	1	1
<i>Chlorosarcinopsis gelatinosa</i> Chantan. et H.C.Bold	1	1	1	1
<i>Chlorosarcinopsis</i> sp.	1	–	–	–
<i>Coccomyxa subglobosa</i> Pasher	1	–	–	–
<i>Coccomyxa</i> spp.	1	1	1	1
<i>Coelastrella</i> cf. <i>aeroterrestica</i> A.Tschaikner, G.Gärtner et W.Kofler	1	1	1	1
<i>Edaphochlorella mirabilis</i> (Andreeva) Darienko et Pröschold	–	1	1	1
<i>Fottea stichococcoides</i> Hindák	–	1	–	–
cf. <i>Heleochloris</i>	–	–	–	1
<i>Leptosira</i> sp.	1	1	1	1
<i>Macrochloris</i> sp.	1	1	1	–
<i>Microthamnion</i> cf. <i>strictissimum</i> Rabenh.	–	–	–	1
<i>Mychonastes homosphaera</i> (Skuja) Kalina et Punčoch.	1	–	–	–
<i>Myrmecia</i> sp.	1	–	–	–
<i>Neocystis</i> sp.	1	–	–	–
<i>Parietochloris alveolaris</i> (H.C.Bold) Shin Watan. et G.L.Floyd	1	1	1	1
<i>Protosiphon botryoides</i> (Kütz.) G.A.Klebs	–	–	–	1
<i>Pleurastrum sarcinoideum</i> Groover et Bold	1	1	1	1
<i>Pleurastrum</i> sp.	–	1	–	–
cf. <i>Pseudochlorella pringsheimii</i> (Shihira et Krauss) Darienko et al.	–	–	1	–
<i>Radiosphaera minuta</i> Herndon	1	1	1	1
<i>Scenedesmus</i> sp.	–	–	–	1
<i>Schizochlamydeella minutissima</i> Broady	1	–	–	–
<i>Scotinosphaera</i> cf. <i>gibberosa</i> (Voden. et Benderl.) Wujek et R.H.Thomps.	–	–	–	1
<i>Spongiochloris spongiosa</i> (Vischer) R.C.Starr	1	1	1	1
<i>Stichococcus minor</i> Nägeli	1	1	1	1
<i>Tetracystis</i> sp.	1	1	1	1
Charophyta				
<i>Interfilum terricola</i> (J.B.Petersen) Mikhailyuk et al.	–	1	–	–
<i>Klebsormidium</i> sp.	1	1	1	1
cf. <i>Streptosarcina</i>	–	1	–	–
Итого / In total: 71	50	40	35	42

Примечание: 1 – присутствие таксона, «–» – отсутствие. / Note: 1 – presence of taxon, “–” – absence of taxon.

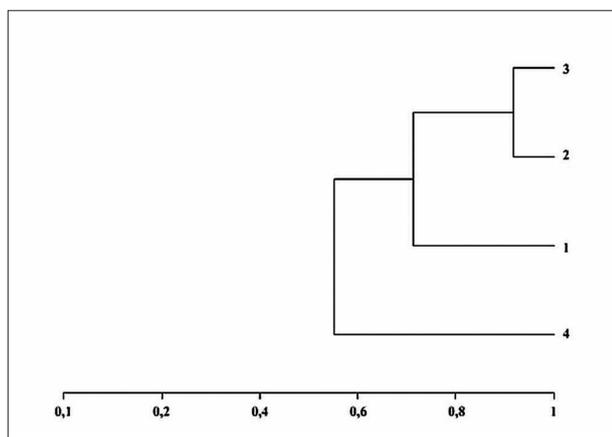


Рис. 2. Дендрограмма сходства альгокомплексов почв четырёх сравниваемых пробных площадок (ПП) окрестностей с. Большого Голоустного. По оси X – расстояние, ед.; по оси Y – № ПП
Fig. 2. Dendrogram of soil algaecomplexes similarity of the studied area. X-axis – distance, units; Y-axis – the number of SS

кариот свойственно почвам степей и лугов [18, 44–46]. На одной ПП находили от 35 до 50 видов (табл. 2). В почвах степей выявлено 58 видов, луга – 40. Наибольшее число водорослей в настоящее время найдено в горной степи, что, возможно, связано с влиянием лесных фитоценозов, контактирующих с горной степью. Наименьшее число видов обнаружено в почве настоящей степи на удалении от склона (ПП 3). В почвах ПП 4 присутствовали многочисленные мелкоклеточные диатомовые, которые нами в настоящей работе не были учтены. Дальнейшие исследования, на наш взгляд, расширят и уточнят представления о видовом богатстве водорослей почв исследуемой территории.

Цианопрокариоты занимают значительную долю в составе комплексов видов: от 29,4% для ПП 3, до 36,8% для ПП 4 (табл. 2). Макроколонии ностока обыкновенного в период исследований не встречались на ПП 4. На обнажённой сырой почве между кочками регистрировали небольшие субшаровидные (до 1 см в диаметре) колонии *Nostoc sp.* с красноватым оттенком. На рисунке 2 показаны результаты анализа сходства альгокомплексов изученных ПП, рассчитанные на основе коэффициента Чекановского-Съёренсена.

По видовому составу наиболее отличалась ПП 4 (рис. 2, табл. 2), здесь найдены виды, формирующие крупные талломы, предпочитающие повышенную влажность: *Microthamnion cf. strictissimum*, мелкоклеточные диатомовые, нитчатые и колониальные цианопрокариоты *Trichormus*, cf. *Limnothrix*,

Oscillatoria, *Synechocystis*, которые не находили в сухих почвах степей.

Альгокомплексам степных сообществ исследуемой территории свойственны черты таковых травянистых растительных сообществ аридных и семиаридных регионов Евразии, Северной Америки [18, 21, 29, 44–48]. Это – доминирование цианопрокариот в корочках водорослей на поверхности почвы и в составе эдафона наряду с зелёными водорослями. Поверхностные почвенные разрастания представлены тремя хорошо дифференцированными группами: колониальными нитчатыми гетероцитными цианопрокариотами с преобладанием *N. commune*; нитчатыми негетероцитными, жгутообразными, формирующими мощные пучки представителями *Microcoleus*, *Trichocoleus*, *Schizothrix*; тонкими нитчатыми негетероцитными цианопрокариотами, такими как *Leptolyngbya*.

Nostoc commune формирует на поверхности почвы в районе работ макроскопические колонии небольших размеров, по внешнему облику и внутреннему строению соответствующие описанию вида из сухих местообитаний [49]. Установлено, что относительное проективное покрытие видом на УП 1 м² не превышает 10%. Биомасса вида из года в год оставалась невысокой, достигала 2,0 г сухой массы на м² (рис. 3). Сопоставимые данные были получены в сухих и опустыненных степях Северного Казахстана и Тывы [36, 50].

Наибольшую биомассу ностока регистрировали в 2018 г., наименьшую – в 2021 г. Лето 2021 г. было наиболее холодным и влажным. В этот период выпало большее количество осадков в виде дождя в сравнении с 2014 и 2018 гг. [49]. Обилие и распределение осадков в течение лета и весны 2021 г. способствовало усиленному развитию травостоя, что несвойственно степям региона. Как правило, конец весны и начало лета – это засушливые периоды, отрицательно влияющие на развитие растений [33]. Несмотря на то, что в 2021 г. погодные условия характеризовались повышенной влажностью, этот период не был более благоприятным для развития макроскопических талломов *N. commune*, чем предыдущие. Обильные осадки вызывали образование поверхностного стока на горных склонах, что приводило к нарушению поверхностного слоя почвы и смыву колоний вида. На площадках, расположенных у подножия склона, усиленное развитие травостоя, в связи с этим, изменение экологических условий, также не способствовали развитию крупных талломов.

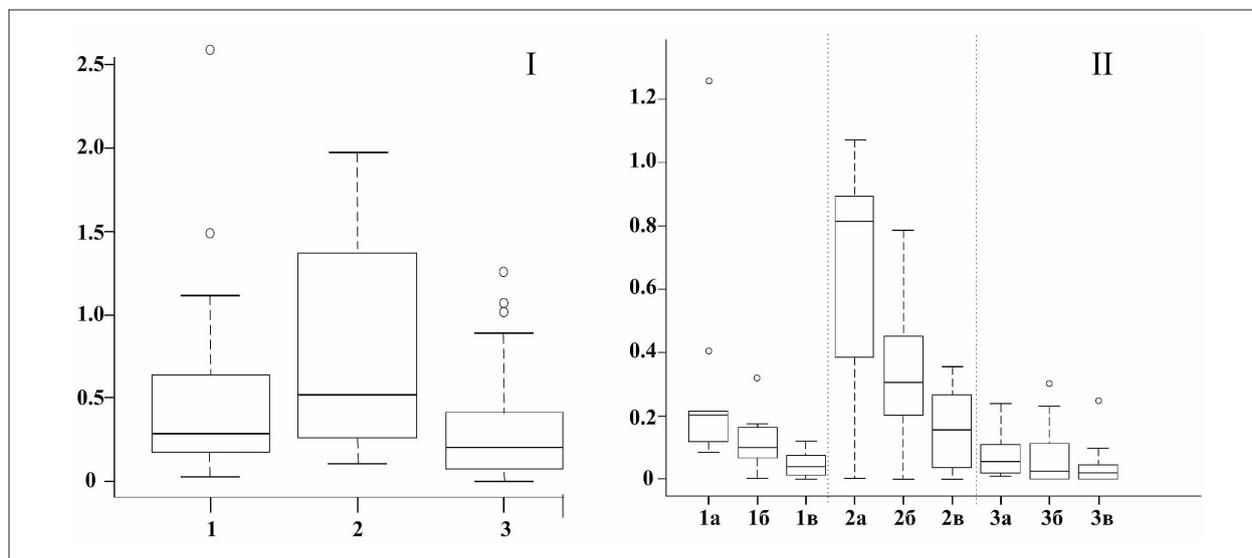


Рис. 3. Биомасса *Nostoc commune* в степных растительных сообществах:

I – в разные годы, II – в разные месяцы одного года. По оси Y: сухая масса, г/м².
По оси X: периоды измерений. I: 1 – июнь 2014 г.; 2 – июль 2018 г.; 3 – июль 2021 г.;
II: 1, 2, 3 – № ПП; а – июль, б – август, в – сентябрь 2021 г.

Fig. 3. The biomass of *Nostoc commune* in steppe plant communities of the studied area: I – in different years, II – in different months of the same year. X-axis: measurement periods. Y-axis: dry mass, g/m².
I: 1 – June 2014; 2 – July 2018, 3 – July 2021; II: 1, 2, 3 – No. SS; а – July, б – August, в – September 2021

Максимальные показатели массы *N. commune* обнаружены на ПП 2, расположенной у подножия склона в настоящей степи (рис. 3), наименьшие – на ПП 3. По физико-химическим свойствам почвы учётных площадок ПП 3 отличались от таковых ПП 1 и 2 (табл. 1). В целом, вид наращивал большую биомассу на участках, где почвы более плотные, сухие, менее пористые и хуже аэрированы. Для этих же ПП в верхних почвенных горизонтах установлено более высокое содержание Са и Mg. ПП 3 также можно отнести к наиболее подверженным антропогенному воздействию. Она расположена рядом с линией электропередач, вблизи просёлочной дороги. Проезжающий автотранспорт часто прокладывает путь не по наезженному дорожному полотну, а по степи, нарушая почвенно-растительный покров. Здесь более высокая пастбищная нагрузка по сравнению с другими ПП. В ряде работ отмечалось, что нарушение почвенно-растительного покрова может способствовать усилению развития *N. commune* [52, 53]. В степных сообществах окрестностей с. Большого Голоустного не было отмечено такого явления.

В 2021 г. нами были проведены исследования по изучению прироста биомассы вида в течение периода вегетации (рис. 3II). С этой целью раз в месяц в одни и те же сроки проводили отбор колоний ностока на ПП. Как видно из данных рисунка 3II, регулярное отчужде-

ние колоний отрицательно повлияло на скорость возобновления видом талломов макроскопических размеров. Сходные результаты были получены в исследованиях *N. commune* в засушливых степях Северного Казахстана и Башкирии [50, 54]. Иную динамику прироста биомассы вида регистрировали в некоторых сообществах степей Башкирского Предуралья, где прирост биомассы *N. commune* за месяц мог до 2 и более раз превысить предыдущие показатели [54]. Полученные нами данные свидетельствуют о том, что образование ностоком макроколоний в травянистых сообществах окрестностей с. Большого Голоустного – достаточно длительный процесс.

Заключение

Проведённые исследования показали, что изученные в Байкальской котловине степные сообщества с заметным участием *N. commune* принадлежат к формациям горных и настоящих степей. Они функционируют на каштановых почвах, среднегумусных и среднесуглинистых, с высоким содержанием карбонатов, слабокислой до щелочной реакцией среды верхних горизонтов. Почвенно-растительный покров характеризуется высокой неоднородностью, что свойственно экосистемам горных регионов. По физико-химическим свойствам почвы степей значительно отличаются от почв

сырого луга, функционирующего вблизи исследованных сообществ. Найден 71 вид почвенных водорослей, среди которых преобладают цианопрокариоты и зелёные водоросли. Цианопрокариоты – группа, формирующая устойчивые поверхностные разрастания. В почвах степей выявлено 58 видов, луга – 40. Комплекс видов водорослей лугового сообщества значительно отличается от таковых степей, здесь присутствуют виды, требовательные к влажности. Альгокомплексы исследованных степных сообществ по составу сходны между собой. Биомасса макроскопических талломов *N. commune* из года в год невысокая, не превышает 2 г/м², что сопоставимо с известными данными для засушливых и опустыненных степей Казахстана и Тывы. Наиболее высокие показатели массы талломов вида отмечены на площадках, где почвы характеризовались высокой плотностью, как следствие, это более сухие, менее аэрированные и пористые почвы. Содержание элементов в почвах сильно варьировало, отмечено снижение концентраций Ca²⁺, Mg²⁺, Na⁺ в верхних горизонтах почв степей по мере удаления от горного склона. Биомасса вида *N. commune* была меньшей на площадке, где содержание этих элементов было ниже. Показано, что регулярное отчуждение колоний данного вида отрицательно сказывается на его возобновлении. В условиях исследованных степей Байкальской котловины усиление антропогенного пресса на территорию может быть неблагоприятным фактором для развития макроколоний ностока.

Работа выполнена в рамках гос. задания СИФИБР СО РАН No. 122041100045-2.

Литература

1. Гаджиев И.М., Королюк А.Ю., Титлянова А.А., Андриевский В.С., Баяртгогтох Б., Гришина Л.Г., Косых Н.П., Кыргыз Ч.О., Мироничева-Токарева Н.П., Романова И.П., Самбуу А.Д., Смелянский И.Э. Степи Центральной Азии. Новосибирск: **Новосибирское** отделение издательства «Наука», 2002. 299 с.
2. Belelli Marchesini L., Papale D., Reichstein M., Vuichard N., Tchebakova N., Valentini R. Carbon balance assessment of a natural steppe of southern Siberia by multiple constraint approach // *Biogeosciences*. 2007. V. 4. No. 4. P. 581–595. doi: 10.5194/bg-4-581-2007
3. Lal R. Managing soils and ecosystems for mitigating anthropogenic carbon emissions and advancing global food security // *BioScience*. 2010. V. 60. No. 9. P. 708–721. doi: 10.1525/bio.2010.60.9.8
4. Smelansky I.E., Tishkov A.A. The steppe biome in Russia: Ecosystem services, conservation status, and actual challenges // *Eurasian Steppes. Ecological Problems and Livelihoods in a Changing World. Plant and Vegetation* / Eds. M. Werger, M. van Staalduinen. V. 6. Dordrecht: Springer, 2012. P. 45–101. doi: 10.1007/978-94-007-3886-7_2
5. Merbold L., Eugster W., Stieger J., Zahniser M., Nelson D., Buchmann N. Greenhouse gas budget (CO₂, CH₄ and N₂O) of intensively managed grassland following restoration // *Glob. Chang. Biol.* 2014. V. 20. No. 6. P. 1913–1928. doi: 10.1111/gcb.12518
6. Титлянова А.А., Базилевич Н.И., Шмакова Е.И., Снытко В.А., Дубынина С.С., Магомедова Л.Н., Нефедьева Л.Г., Семенюк Н.В., Тишков А.А., Ти Т., Хакимзянова Ф.И., Шатохина Н.Г., Кыргыз Ч.О., Самбуу А.Д. Биологическая продуктивность травяных экосистем. Географические закономерности и экологические особенности. Новосибирск: ИПА СО РАН, 2018. 110 с. doi: 10.31251/978-5-600-02350-5
7. Hurka H., Friesen N., Bernhardt K.-G., Neuffer B., Smirnov S.V., Shmakov A.I., Blattner F.R. The Eurasian steppe belt: Status quo, origin and evolutionary history // *Turczaninowia*. 2019. V. 22. No. 3. P. 5–71. doi: 10.14258/turczaninowia.22.3.1
8. Плешанов А.С., Плешанова Г.И., Шаманова С.И. Ландшафтно-климатические закономерности пространственного размещения рефугиев в Байкальском регионе // *Сибирский экологический журнал*. 2002. № 5. С. 603–610.
9. Рябцев В.В., Турута А.Е. Степные экосистемы в Прибайкальском национальном парке // *Степной бюллетень*. 2000. № 8. С. 11–14.
10. Valkó O., Zmihorski M., Biurrun I., Loos J., Labadessa R., Venn S. Ecology and conservation of steppes and semi-natural grasslands // *Hacquetia*. 2016. V. 15. No. 2. P. 5–14. doi: 10.1515/hacq-2016-0021
11. Пешкова Г.А. Растительность Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1985. 145 с.
12. Малышев Л.И., Пешкова Г.А. Особенности и генезис флоры Сибири (Предбайкалье и Забайкалье). Новосибирск: Наука, 1984. 265 с.
13. Намзалов Б.Б. Степи Южной Сибири. Новосибирск; Улан-Удэ, 2002. 304 с.
14. Намзалов Б.Б. К вопросу о реликтах во флоре и растительности степных экосистем Байкальской Сибири // *Растительный мир Азиатской России*. 2012. № 2 (10). С. 94–100.
15. Надеждин Б.В. Лено-Ангарская лесостепь (почвенно-географический очерк). М.: Изд-во АН СССР, 1961. 328 с.
16. Yang A., Liu N., Tian Q., Bai W., Williams M., Wang Q., Li L., Zhang W.H. Rhizosphere bacterial communities of dominant steppe plants shift in response to a gradient of simulated nitrogen deposition // *Front. Microbiol.* 2015. V. 6. Article No. 789. 10.3389/fmicb.2015.00789

17. Ma X., Ren B., Yu J., Wang J., Bai L., Li J., Li D., Meng M. Changes in grassland soil types lead to different characteristics of bacterial and fungal communities in Northwest Liaoning, China // *Front. Microbiol.* 2023. V. 14. Article No. 1205574. doi: 10.3389/fmicb.2023.1205574
18. Сдобникова Н.В. К характеристике систематического состава водорослей такыров северной части Туранской низменности // *Ботанический журнал.* 1958. Т. 43. № 12. С. 1675–1681.
19. Kondakova L.V., Domracheva L.I., Kondakova I.A. Specific character of soil “bloomings” in agricultural and urbanized territories // *Theoretical and Applied Ecology.* 2018. No. 3. P. 78–85. doi: 10.25750/1995-4301-2018-3-078-085
20. Домрачева Л.И., Кондакова Л.В., Пегушина О.А., Фокина А.И. Биооплёнки *Nostoc commune* – особая микробная сфера // *Теоретическая и прикладная экология.* 2007. № 1. С. 15–19.
21. Biological soil crusts: An organizing principle in drylands / Eds. B. Weber, B. Büdel, J. Belnap. Cham: Springer, 2016. 543 p. doi: 10.1007/978-3-319-30214-0
22. Warren S.D., Rosentreter R., Pietrasiak N. Biological soil crusts of the Great Plains: a review // *Rangeland Ecol. Manage.* 2021. V. 78. P. 213–219. doi: 10.1016/j.rama.2020.08.010
23. Wang Q., Han Y., Lan S., Hu C. Metagenomic insight into patterns and mechanism of nitrogen cycle during biocrust succession // *Front. Microbiol.* 2021. V. 12. Article No. 633428. doi: 10.3389/fmicb.2021.633428
24. Grote E.E., Belnap J., Housman D.C., Sparks J.P. Carbon exchange in biological soil crusts communities under differential temperatures and soil water contents: implications for global change // *Global Change Biol.* 2010. V. 16. No. 10. P. 2763–2774. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02201.x
25. Судакова Е.А. Водоросли целинных и пахотных дерново-лесных почв правобережной Ангары // *Почвы юга Средней Сибири и их использование.* Иркутск: ИГУ, 1970. С. 60–64.
26. Судакова Е.А. Почвенные водоросли луговых биогеоценозов // *Экология лугов западного участка зоны БАМ.* Новосибирск: Наука, 1986. С. 35–44.
27. Андреева В.М., Сдобникова Н.В. О почвенных водорослях степных районов Прибайкалья // *Новости систематики низших растений.* 1975. Т. 12. С. 81–88.
28. Перминова Г.Н., Гутишвили И.С., Китаев Е.В. Почвенные водоросли фитоценозов Байкальского заповедника // *Водоросли, лишайники, грибы и мохообразные в заповедниках РСФСР: сборник научных трудов ЦНИЛ РСФСР.* Москва, 1985. С. 17–26.
29. Новичкова-Иванова Л.Н. Почвенные водоросли фитоценозов Сахаро-Гобийской пустынной области. Л.: Наука, 1980. 255 с.
30. Егорова И.Н., Шамбуева Г.С., Шергина О.В., Шинэн Н. К экологии *Nostoc commune* (Cyanoprokaryota) из Южной Сибири и Монголии // *Сибирский лесной журнал.* 2019. № 1. С. 16–29. doi: 10.15372/SJFS20190402
31. Атлас Иркутской области / Отв. ред. И.П. Заруцкая. М.; Иркутск: ГУГК, 1962. 182 с.
32. Научно-прикладной справочник по климату СССР. Сер. 3. Многолетние данные. Л.: Гидрометеиздат, 1991. Ч. 1–6. Вып. 22. 606 с.
33. Каргушин В.М. Агроклиматические ресурсы юга Восточной Сибири. Иркутск: Вост.-Сиб. кн. изд-во, 1969. 99 с.
34. Атутова Ж.В. Природные и антропогенные факторы развития геосистем бассейна реки Голоустной (Прибайкалье) // *География и природные ресурсы.* 2008. № 2. С. 85–93.
35. Штина Э.А. Методы изучения почвенных водорослей. Киров: Кировский с.-хоз. ин-т, 1981. 34 с.
36. Шушуева М.Г. Почвенные водоросли степных сообществ Тувы // *Степная растительность Сибири и некоторые черты её экологии.* Новосибирск: Наука, 1982. С. 121–129.
37. Кузяхметов Г.Г. Методические указания по изучению почвенных водорослей. Уфа: Башкир. гос. ун-т, 1986. 32 с.
38. Аринушкина Е.В. Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1962. 491 с.
39. Классификация и диагностика почв СССР / Сост. В.В. Егоров, В.М. Фридланд, Е.Н. Иванова, Н.И. Розов, В.А. Носин, Т.А. Фриев. М.: Колос, 1977. 223 с.
40. Единый государственный реестр почвенных ресурсов России [Электронный ресурс] <https://egrpr.esoil.ru/> (Дата обращения: 14.09.2023).
41. Егорова И.Н., Судакова Е.А., Максимова Е.Н., Тупикова Г.С. Наземные водоросли гор Южной Сибири и Северной Монголии // *Ботанический журнал.* 2020. Т. 105. № 2. С. 107–132. doi: 10.31857/S0006813620020027
42. Новаковский А.Б. Взаимодействие Excel и статистического пакета R для обработки данных в экологии // *Вестник ИБ Коми НЦ УрО РАН.* 2016. № 3. С. 26–33. doi: 10.31140/j.vestnikib.2016.3(197).4
43. Меркушева М.Г., Убугунов Л.Л., Корсунов В.М. Биопродуктивность сенокосов и пастбищ сухостепной зоны Забайкалья. Улан-Удэ: Изд-во Бурят. науч. центра СО РАН, 2006. 514 с.
44. Голлербах М.М., Штина Э.А. Почвенные водоросли. Л.: Наука, 1969. 228 с.
45. Пивоварова Ж.Ф. Особенности флористического состава и фитоценотической организации водорослевых группировок горных степей Северо-Восточной Азии // *Ботанический журнал.* 1986. Т. 71. № 4. С. 521–527.
46. Кузяхметов Г.Г. Водоросли зональных почв степи и лесостепи. Уфа: РИО БашГУ, 2006. 284 с.
47. Garcia-Pichel F., Loza V., Marusenko Y., Mateo P., Potrafka R.M. Temperature drives the continental-scale distribution of key microbes in topsoil communities // *Science.* 2013. V. 340. No. 6140. P. 1574–1577. doi: 10.1126/science.1236404
48. Roncero-Ramos B., Muñoz-Martín M.A., Chamizo S., Fernández-Valbuena L., Mendoza D., Perona E., Cantón Y., Mateo P. Polyphasic evaluation of key cyanobacteria in

biocrusts from the most arid region in Europe // PeerJ. 2019. V. 7. Article No. e6169. doi: 10.7717/peerj.6169

49. Еленкин А.А. Сине-зеленые водоросли СССР. Вып. I. Специальная (систематическая) часть. М.; Л.: Изд-во Акад. наук СССР, 1938. 984 с.

50. Шушуева М.Г. Динамика биомассы почвенных водорослей в степных биогеоценозах // Почвоведение. 1984. № 8. С. 111–116.

51. Метеорологический ежегодник. Вып. 22. Иркутск: ФГБУ Иркутское УГМС, 2022. 31 с.

52. Лавренко Е.М. Степи СССР // Растительность СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940. Т. 2. 576 с.

53. Дубовик И.Е., Киреева Н.А., Закирова З.Р., Климина И.П. Макроскопические разрастания водорослей и сопутствующие им микромицеты // Альгология. 2008. Т. 18. № 1. С. 51–58.

54. Кузяхметов Г.Г. Продукция ностока обыкновенного (*Nostoc commune* Vauch.) в степных сообществах и её связь с условиями местообитания // Научное обозрение. Биологические науки. 1989. № 12. С. 45–46.

References

1. Gadzhiev I.M., Korolyuk A.Yu., Tytlyanova A.A., Andrievsky V.S., Bayartogtozh B., Grishina L.G., Kosykh N.P., Kyrgys Ch.O., Mironycheva-Tokareva N.P., Romanova I.P., Sambuu A.D., Smelyansky I.E. Steppes of Inner Asia. Novosibirsk: Novosibirskoe otdelenie izdatelstva “Nauka”, 2002. 299 p. (in Russian).

2. Belelli Marchesini L., Papale D., Reichstein M., Vuichard N., Tchebakova N., Valentini R. Carbon balance assessment of a natural steppe of southern Siberia by multiple constraint approach // Biogeosciences. 2007. V. 4. No. 4. P. 581–595. doi: 10.5194/bg-4-581-2007.

3. Lal R. Managing soils and ecosystems for mitigating anthropogenic carbon emissions and advancing global food security // BioScience. 2010. V. 60. No. 9. P. 708–721. doi: 10.1525/bio.2010.60.9.8

4. Smelansky I.E., Tishkov A.A. The Steppe Biome in Russia: Ecosystem services, conservation status, and actual challenges // Eurasian Steppes. Ecological Problems and Livelihoods in a Changing World. Plant and Vegetation / Eds. M. Werger, M. van Staaldunin. V. 6. Dordrecht: Springer, 2012. doi: 10.1007/978-94-007-3886-7_2

5. Merbold L., Eugster W., Stieger J., Zahniser M., Nelson D., Buchmann N. Greenhouse gas budget (CO₂, CH₄ and N₂O) of intensively managed grassland following restoration // Glob. Chang. Biol. 2014. V. 20. No. 6. P. 1913–1928. doi: 10.1111/gcb.12518

6. Titlyanova A.A., Bazilevich N.I., Shmakova E.I., Snytko V.A., Dubynina S.S., Magomedova L.N., Nefedyeva L.G., Semenyuk N.V., Tishkov A.A., Ti T., Khakimzyanova F.I., Shatokhina N.G., Kyrgys Ch.O., Sambuu A.D. Biological productivity of grasslands. Geographical regularities and ecological features. Novosibirsk: ISSA SB RAS, 2018. 110 p. (in Russian). doi: 10.31251/978-5-600-02350-5

7. Hurka H., Friesen N., Bernhardt K.-G., Neuffer B., Smirnov S.V., Shmakov A.I., Blattner F.R. The Eurasian steppe belt: Status quo, origin and evolutionary history // Turczaninowia. 2019. V. 22. No. 3. P. 5–71. doi: 10.14258/turczaninowia.22.3.1

8. Pleshanov A.S., Pleshanova G.I., Shamanova S.I. Landscape-climatic patterns of spatial distribution of refugia in the Baikal region // Contemporary Problems of Ecology. 2002. No. 5. P. 603–610 (in Russian).

9. Ryabtsev V.V., Turuta A.E. Steppe ecosystems in the Baikal National Park // Stepnoy byulleten. 2000. No. 8. P. 11–14 (in Russian).

10. Valkó O., Zmihorski M., Biurrun I., Loos J., Labadessa R., Venn S. Ecology and conservation of steppes and semi-natural grasslands // Hacquetia. 2016. V. 15. No. 2. P. 5–14. doi: 10.1515/hacq-2016-0021

11. Peshkova G.A. Vegetation of Siberia (Cis-Baikal and Transbaikal region). Novosibirsk: Nauka, 1985. 145 p. (in Russian).

12. Malyshev L.I., Peshkova G.A. Features and genesis of the flora of Siberia (Cis-Baikal and Transbaikal region). Novosibirsk: Nauka, 1984. 265 p. (in Russian).

13. Namzalov B.B. The steppes of the southern Siberia. Novosibirsk; Ulan-Ude, 2002. 304 p. (in Russian).

14. Namzalov B.B. For questions about of relict in the flora and vegetation of steppe ecosystems of the Baikal Siberia // Flora and Vegetation of Asian Russia. 2012. No. 2. P. 94–100 (in Russian).

15. Nadezhdin B.B. Leno-Angarsk forest-steppe (soil-geographical essay). Moskva: USSR AS Publisher, 1961. 328 p. (in Russian).

16. Yang A., Liu N., Tian Q., Bai W., Williams M., Wang Q., Li L., Zhang W.H. Rhizosphere bacterial communities of dominant steppe plants shift in response to a gradient of simulated nitrogen deposition // Front. Microbiol. 2015. V. 6. Article No. 789. doi: 10.3389/fmicb.2015.00789

17. Ma X., Ren B., Yu J., Wang J., Bai L., Li J., Li D., Meng M. Changes in grassland soil types lead to different characteristics of bacterial and fungal communities in Northwest Liaoning, China // Front. Microbiol. 2023. V. 14. Article No. 1205574. doi: 10.3389/fmicb.2023.1205574

18. Sdobnikova N.V. On the algal flora of the takyrs in the northern part of the Turansk plain // Botanichesky zhurnal. 1958. V. 43. No. 12. P. 1675–1681 (in Russian).

19. Kondakova L.V., Domracheva L.I., Kondakova I.A. Specific character of soil “blooming” in agricultural and urbanized territories // Theoretical and Applied Ecology. 2018. No. 3. P. 78–85. doi: 10.25750/1995-4301-2018-3-078-085

20. Domracheva L.I., Kondakova L.V., Pegushina O.A., Fokina A.I. *Nostoc commune* biofilms as a special microbiota sphere // Theoretical and Applied Ecology. 2007. No. 1. P. 15–19 (in Russian).

21. Biological soil crusts: An organizing principle in drylands / Eds. B. Weber, B. Büdel, J. Belnap. Cham: Springer, 2016. 543 p. doi: 10.1007/978-3-319-30214-0

22. Warren S.D., Rosentreter R., Pietrasiak N. Biological soil crusts of the Great Plains: a review // *Rangeland Ecol. Manage.* 2021. V. 78. P. 213–219. doi: 10.1016/j.rama.2020.08.010
23. Wang Q., Han Y., Lan S., Hu C. Metagenomic insight into patterns and mechanism of nitrogen cycle during biocrust succession // *Front. Microbiol.* 2021. V. 12. Article No. 633428. doi: 10.3389/fmicb.2021.633428
24. Grote E.E., Belnap J., Housman D.C., Sparks J.P. Carbon exchange in biological soil crusts communities under differential temperatures and soil water contents: implications for global change // *Global Change Biol.* 2010. V. 16. No. 10. P. 2763–2774. doi: 10.1111/j.1365-2486.2010.02201.x
25. Sudakova E.A. Algae of virgin and arable sod-forest soils of the right bank of the Angara River // *Soils of the south of Central Siberia and their utilization.* Irkutsk: ISU, 1970. P. 60–64 (in Russian).
26. Sudakova E.A. Soil algae of meadow biogeocenoses // *Ecology of meadows of the western section of the BAM zone.* Novosibirsk: Nauka, 1986. P. 35–44 (in Russian).
27. Andreeva V.M., Sdobnikova N.V. About the soil algae of the Baikal steppes // *Novosti sistematiki nizshikh rasteniy.* 1975. V. 12. P. 81–88 (in Russian).
28. Perminova G.N., Gutishvili I.S., Kitayev E.V. Soil algae of the Baikal reserve phytocenoses // *Algae, lichens, fungus and mosses in nature reserves of RSFSR: Collection of scientific papers.* Moskva, 1985. P. 17–26 (in Russian).
29. Novichkova-Ivanova L.N. Soil algae of the Sahara-Gobi desert region phytocenoses. Leningrad: Nauka, 1980. 255 p. (in Russian).
30. Egorova I.N., Shambueva G.S., Shergina O.V., Shinen N. On the ecology of *Nostoc commune* (Cyanoprokaryota) in Southern Siberia and Mongolia // *Sibirskij Lesnoj Zurnal.* 2019. No. 1. P. 16–29 (in Russian). doi: 10.15372/SJFS20190102
31. Atlas of the Irkutsk region / Ed. I.P. Zarutskaya. Moskva; Irkutsk: GUGK, 1962. 182 p. (in Russian).
32. Scientific and applied reference book on the climate of the USSR. Ser. 3. Long-term data. Leningrad: Gidrometeoizdat, 1991. Pt. 1–6. No. 22. 606 p. (in Russian).
33. Kartushin V.M. Agro-climatic resources of the south of Eastern Siberia. Irkutsk: Vostochno-Sibirskoe knizhnoe izdatelstvo, 1969. 99 p. (in Russian).
34. Atutova Zh.V. Natural and anthropogenic factors of geosystem evolution in the Goloustnaya River basin (Baikal region) // *Geography and Natural Resources.* 2008. No. 2. P. 85–92 (in Russian).
35. Shtina E.A. Methods of studying of soil algae. Kirov: Izd-vo Kirovskogo selskokhozyaystvennogo instituta, 1981. 34 p. (in Russian).
36. Shushuyeva M.G. Soil algae of Tuva steppe communities // *Steppe vegetation of Siberia and some features of its ecology.* Novosibirsk: Nauka, 1982. P. 121–129 (in Russian).
37. Kuzyakhmetov G.G. Guidelines for the study of soil algae. Ufa: Bashkirskiy gosudarstvennyy universitet, 1986. 32 p. (in Russian).
38. Arinushkina Ye.V. Manual of chemical analysis of soils. Moskva: MSU Publisher, 1962. 491 p. (in Russian).
39. Classification and diagnostics of the USSR soils / Eds. V.V. Egorov, V.M. Fridland, E.N. Ivanova, N.I. Rozov, V.A. Nosin, T.A. Friev. Moskva: Kolos, 1977. 223 p. (in Russian).
40. Unified State Register of Soil Resources of Russia [Internet resource] <http://egprp.esoil.ru/> (Accessed: 14.09.2023) (in Russian).
41. Egorova I.N., Sudakova E.A., Maksimova E.N., Tupikova G.S. Terrestrial Algae of the mountains of South Siberia and North Mongolia // *Botanicheskyy zhurnal.* 2020. V. 105. No. 2. P. 107–132 (in Russian). doi: 10.31857/S0006813620020027
42. Novakovskiy A.B. Interaction between Excel and Statistical package R for ecological data analysis // *Vestnik IB Komi NC UrO RAN.* 2016. No. 3. P. 26–33 (in Russian). doi: 10.31140/j.vestnikib.2016.3(197).4
43. Merkusheva M.G., Ubugunov L.L., Korsunov B.M. Bioproductivity of hayfields and pastures of Transbaikalian dry steppe zone. Ulan-Ude: Izdatelstvo Buryatskogo nauchnogo tsentra SO RAN, 2006. 514 p. (in Russian).
44. Gollerbakh M.M., Shtina E.A. Soil algae. Leningrad: Nauka, 1969. 228 p. (in Russian).
45. Pivovarov Zh.F. The distinctive features of the floristic composition and phytocoenotical organization of algal groupings of North-East Asia mountain steppes // *Botanicheskyy zhurnal.* 1986. V. 71. No. 4. P. 521–527 (in Russian).
46. Kuzyakhmetov G.G. Algae of the steppe and forest-steppe zonal soils. Ufa: RIO BashGU, 2006. 284 p. (in Russian).
47. Garcia-Pichel F., Loza V., Marusenko Y., Mateo P., Potrafka R.M. Temperature drives the continental-scale distribution of key microbes in topsoil communities // *Science.* 2013. V. 340. No. 6140. P. 1574–1577. doi: 10.1126/science.1236404
48. Roncero-Ramos B., Muñoz-Martín M.Á., Chamizo S., Fernández-Valbuena L., Mendoza D., Perona E., Cantón Y., Mateo P. Polyphasic evaluation of key cyanobacteria in biocrusts from the most arid region in Europe // *PeerJ.* 2019. V. 7. P. e6169. doi: 10.7717/peerj.6169
49. Elenkin A.A. Blue-green algae of the USSR. No. 1. Special part (Taxonomy). Moskva; Leningrad: Izdatelstvo Akademii nauk SSSR, 1938. 984 p. (in Russian).
50. Shushuyeva M.G. Dynamics of soil algae biomass in steppe biogeocoenoses // *Pochvovedenie.* 1984. No. 8. P. 111–116 (in Russian).
51. Meteorological Yearbook. V. 22. Irkutsk: FGBU Irkutskoe UGMS, 2022. 34 p. (in Russian).
52. Lavrenko E.M. Steppes of USSR // *Vegetatio URSS.* V. II. Moskva; Leningrad: Izdatelstvo Akademii nauk SSSR, 1940. 576 p. (in Russian).
53. Dubovik I.E., Kireeva N.A., Zakirova Z.R., Klimina I.P. Macroscopic algal growths and concomitant micromycetes // *Algologia.* 2008. V. 18. No. 1. P. 51–58 (in Russian).
54. Kuzyakhmetov G.G. The *Nostoc commune* Vauch. production in steppe communities and its relation to habitat conditions // *Nauchnoe obozrenie. Biologicheskie nauki.* 1989. No. 12. P. 45–46 (in Russian).