

Новые данные о цианобактериях и водорослях Дальнего Востока России. Часть II

Артур Юрьевич Никулин^{1✉}, Вячеслав Юрьевич Никулин²,
Вероника Борисовна Багмет³, Резеда Зинуровна Аллагуватова⁴,
Шамиль Раисович Абдуллин⁵

^{1,2,3,4,5}Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты
Восточной Азии ДВО РАН
Владивосток, 690022, Россия

✉ artyrozz@mail.ru; 0000-0001-6113-2136

² nikulinyacheslav@gmail.com; 0000-0002-6643-4325

³ chara1989@yandex.ru; 0000-0002-1193-7689

⁴ allaguvatova@yandex.ru; 0000-0002-6850-6767

⁵ crplant@mail.ru; 0000-0002-6946-2321

Аннотация. С использованием комплексного подхода в лесных почвах Еврейской автономной области впервые обнаружены *Anagnostidinema pseudacutissimum* (Cyanobacteria) и *Pseudomuriella engadinensis* (Chlorophyta), являющиеся новыми для Дальнего Востока России. Цианобактерия *A. pseudacutissimum* впервые указывается для территории Российской Федерации.

Ключевые слова: Cyanobacteria, Chlorophyta, новые находки, комплексный подход, Еврейская автономная область, почва.

New data on cyanobacteria and algae in the Russian Far East. Part II

Arthur Yu. Nikulin^{1✉}, Vyacheslav Yu. Nikulin², Veronika B. Bagmet³,
Rezeda Z. Allaguvatova⁴, Shamil R. Abdullin⁵

^{1,2,3,4,5}Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity Biodiversity,
Far Eastern Branch of the Russian Academy of Sciences,
Vladivostok, 690022, Russian Federation

✉ artyrozz@mail.ru; 0000-0001-6113-2136

² nikulinyacheslav@gmail.com; 0000-0002-6643-4325

³ chara1989@yandex.ru; 0000-0002-1193-7689

⁴ allaguvatova@yandex.ru; 0000-0002-6850-6767

⁵ crplant@mail.ru; 0000-0002-6946-2321

Abstract. Two new species for the Russian Far East, *Anagnostidinema pseudacutissimum* (Cyanobacteria) and *Pseudomuriella engadinensis* (Chlorophyta), were isolated from the forest soil of the Jewish Autonomous Oblast using an integrative approach. It is the first finding of the Cyanobacteria *A. pseudacutissimum* for the Russian Federation.

Keywords: Cyanobacteria, Chlorophyta, new findings, integrative approach, Jewish Autonomous Oblast, soil.

Введение

Цианобактерии и микроскопические водоросли способны жить в крайне разнообразных и порой экстремальных местообитаниях: в соленой и пресной воде; на камнях и скалах; на вулканическом пепле и пирокластических отложениях; на коре деревьев; в почве и биологических почвенных корках; пещерах; снежных полях; горячих источниках и в оазисах пустынь (например, Mikhailuyuk et al. 2019; Abdullin et al. 2021a; Saber et al. 2021; Allaguvatova et al. 2022). Эти микроорганизмы являются основными первичными производителями кислорода, органических соединений, основой пищевых цепей, ценными источниками биологически активных веществ для

биотехнологических исследований и производств. Разнообразие, экология и биогеография цианобактерий и водорослей, населяющих почвы Российского Дальнего Востока (РДВ), изучены неравномерно и недостаточно (Новичкова-Иванова 1969; Андреева, Чаплыгина 1989; Костиков 1993, 1994; Ильчибаева и др. 2018; Кухаренко 1989; Gontcharov 1996; Медведева, Никулина 2014). Данные о видовом составе водорослей региона основаны, преимущественно, на классических морфологических подходах. Однако идентификация этих микроорганизмов на основе морфологических признаков часто возможна только до рода или комплекса видов из-за низкого морфологического разнообразия и наличия криптических таксонов. Использование комплексного (интегративного или полифазного) подхода, включающего традиционные методы микроскопии и молекулярно-филогенетический анализ, позволяет получить максимально подробную информацию об истинном биоразнообразии цианобактерий и микроводорослей (Komárek et al. 2014; Darienko et al. 2019). Цель нашей статьи – дополнить данные по видовому разнообразию цианобактерий и водорослей почв лесов умеренного муссонного климата РДВ с использованием комплексного подхода.

Географическое положение и природные условия

Еврейская автономная область (ЕАО) находится в южной части российского Дальнего Востока. На западе граничит с Амурской областью, на востоке – с Хабаровским краем, на юге – с Китаем. Входит в муссонную лесную климатическую область умеренных широт, характеризующуюся высоким показателем континентальности. Зима малоснежная и холодная, лето тёплое и влажное. В течение года выпадает 600–700 мм осадков, причём около 75% осадков – в период с мая по сентябрь. Влажность воздуха достигает 80%. Среднегодовая температура воздуха +1.9 °С (Григорьева 2003). Растительность в районе отбора проб – смешанный лес (лиственница, дуб, береза).

Материалы и методы

В июне 2021 г. пробы почвы отобраны на территории Государственного природного заповедника «Бастак», кластер «Забеловский», Смидовичский р-н, ЕАО (48°25'59.5»N134°13'18.1»E). Отбор проб проводился с использованием классических методов (Голлербах, Штина 1969).

Для получения накопительных культур в чашки Петри со стерильной средой Waris-H (McFadden, Melkonian 1986) помещали почвенную пробу массой не более 1 г и осуществляли культивирование. Накопительные культуры регулярно проверяли на рост водорослей с использованием инвертированного микроскопа СК30 (Olympus corp., Токио, Япония).

Для более полного выявления видового разнообразия применяли метод «стеклообрастания» (Голлербах, Штина 1969). В стерильные чашки Петри помещали пробы, увлажненные фильтрованной водой до 80% от полной влагоемкости. На поверхность субстрата помещали стерильные покровные стекла (2 штуки на чашку).

Чистые культуры были выделены микропипеточным способом (Andersen 2005) и культивировались в питательной среде Waris-H. Культуры цианобактерий и зеленых водорослей хранились при освещенности 117–120 люкс, температуре 20–22 °С и при чередовании световой и темновой фаз 16:8 ч.

Морфологию цианобактерий и водорослей исследовали с помощью светового микроскопа Olympus BX 53 (Olympus corp., Токио, Япония), оборудованного оптикой

Nomarski DIC. Микрофотографии выполняли фотокамерой Olympus DP27 (Olympus corp., Токио, Япония). Для видовой идентификации по морфологическим признакам использовали сводки и определители (Царенко 1990; Андреева 1998; Komárek, Anagnostidis 2005). Систематика цианобактерий и водорослей составлена согласно М. Д. и Г. М. Гюри (Guiry, Guiry 2022).

Для выделения ДНК клеточную биомассу отбирали во время экспоненциальной фазы роста и концентрировали центрифугированием. Общая геномная ДНК выделялась по методу Ц. С. Эхта с соавторами (Echt et al. 1992) с некоторыми модификациями (Abdullin et al. 2021b). Амплификацию проводили методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) в амплификаторе T100 Thermal Cycler (Bio-Rad Laboratories, Inc., Геркулес, США) с набором Encyclo Plus (Евроген, Москва, Россия). Генотипирование цианобактериального штамма осуществлялось на основании фрагмента гена 16S рРНК, праймеры 27F (5'-AGAGTTTGATCMTGGCTCAG-3') и 1492R (5'-GGTTACCTTGTTACGACTT-3'), а зеленых водорослей – внутреннего транскрибируемого спейсера ядерной рибосомной ДНК (ITS-региона ярДНК), праймеры Bd18SF1 (5'-TTTGTACACACCGCCCGTCGC-3') и ITS4R (5'-TCCTCCGCTTATTGATATGC-3'). Продукты ПЦР секвенировали в обоих направлениях на базе ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН с использованием генетического анализатора ABI 3500 (Applied Biosystems, Мэриленд, США) и набором для секвенирования BigDye Terminator v. 3.1 (Applied Biosystems, Мэриленд, США), а также теми же праймерами, которые применялись для ПЦР. Последовательности были собраны с помощью пакета Staden v.1.4 (Bonfield et al. 1995). Все вновь полученные последовательности сравнивались с другими штаммами, доступными в Национальном центре биотехнологической информации (NCBI, Бетесда, США) с помощью поиска BLAST [<https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi>]. На основании результатов BLAST, а также наборов данных Т. Михайлюк с соавторами (Mikhailyuk et al. 2019), производился отбор репрезентативных последовательностей для трех наборов данных и дальнейшего филогенетического анализа. Первый набор включал 92 последовательности 16S рРНК (1576 выровненных позиций) цианобактерий семейства Coleofasciculaceae (Oscillatoriales); во второй набор вошла 101 последовательность ITS рДНК (889 позиций) зеленых водорослей порядка Sphaeropleales (Chlorophyceae). В первый набор данных добавлен один таксон, а во второй набор – шесть таксонов, представляющих филогенетически отдаленные линии, в качестве внешней группы. Последовательности (таксоны, номера доступа и названия штаммов указаны в соответствии с данными NCBI) выравнивались в программе SeaView (Galtier et al. 1996) с коррекцией выравнивания вручную.

Построение филогенетических деревьев осуществлялось методом максимального правдоподобия (ML) и Байесовским подходом (BI). Анализ методом ML проводился с использованием сервера RAxML web server v. 7.7.1 (<http://embnet.vital-it.ch/raxml-bb/>; Kozlov et al. 2019); BI был выполнен в программе MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck and Ronquist 2001). Чтобы определить наиболее подходящую модель замен для наших наборов данных, использовался информационный критерий Акаике (AIC; Akaike 1974) в программе jModelTest 2.1.1 (Darriba et al. 2012). При BI анализе создавали 5 миллионов генераций цепей Маркова, отбирая пробы каждые 100 генераций, т. е. 50000 проб. Первые 25% проб (до выхода значений $-\ln L$ на плато) исключались из анализа как «burn-in». Конвергенция марковских цепей Монте-Карло (MCMC) к стационарному распределению была оценена визуально с помощью Tracer 1.7.1. (Rambaut et al. 2018) по диаграмме апостериорных вероятностей. Все значения

ESS были больше 200. Устойчивость узлов филогенетических деревьев, полученных методом ML, рассчитана с помощью сервера RAxML методом бутстрепа (Bootstrap Percentage, BP; Stamatakis et al. 2008), и определением апостериорных вероятностей (Posterior Probabilities, PP) в BI. Значения BP менее 50% и PP менее 0.95 не рассматривались. Филогенетические деревья визуализировали с помощью программы FigTree v. 1.4.4 (Rambaut 2018).

Результаты и обсуждение

В результате исследования почвенных проб, отобранных на территории Еврейской АО, находящейся под влиянием умеренного муссонного климата, были выявлены два новых для РДВ вида цианобактерий и водорослей (табл.).

Табл. Результаты генотипирования изолированных штаммов цианобактерий и водорослей из почв ЕАО при помощи BLAST-алгоритма.

Table. Results of genotyping of the isolated cyanobacterial and algal strains from soils of the Jewish Autonomous Oblast using the BLAST algorithm.

| № п/п | Таксономическая принадлежность штамма Taxonomic affiliation | Максимальный процент идентичности Maximal percentage of identity | Процент идентичности с референсным штаммом (эпитип/изотип) Percentage of identity with the reference strain (epitype/isotype) |
|--|--|---|--|
| Cyanobacteria, Cyanophyceae, Oscillatoriales, Coleofasciculaceae | | | |
| 1. | <i>Anagnostidinema pseudacutissimum</i> (Geitler) Strunecký, Bohunická, J. R. Johansen et J. Komárek | 99.91% – <i>Anagnostidinema pseudacutissimum</i> ladakh27 KT315938 | 99.83% – <i>Anagnostidinema pseudacutissimum</i> CCALA 151 KT315935 (Johansen et al. 2017) |
| Chlorophyta, Chlorophyceae, Sphaeropleales, Pseudomuriellaceae | | | |
| 2. | <i>Pseudomuriella engadinensis</i> (Kol et F. Chodat) Fuciková, Rada et L. A. Lewis | 100% – <i>Pseudomuriella engadinensis</i> SAG 221-3 MW075329 | 100% – <i>Pseudomuriella engadinensis</i> UTEX 57 HQ292729 (Fučíková et al. 2011) |

Cyanobacteria

Anagnostidinema pseudacutissimum (Geitler) Strunecký, Bohunická, J. R. Johansen et J. Komárek, 2017 (рис. 1А, 1В) = *Oscillatoria pseudacutissima* Geitler, 1956 = *Phormidium pseudacutissimum* (Geitler) Anagnostidis et Komárek, 1988 = *Geitlerinema pseudacutissimum* (Geitler) Anagnostidis, 1989.

Нитчатая цианобактерия. Трихомы тонкие, бледно-голубовато-зеленые, обычно прямые, изогнутые, иногда образующие спирали. Несколько концевых клеток либо прямые, либо изогнутые. Ширина клеток 1.2–1.9 мкм, длина 2.7–4.5 мкм. Апикальная клетка цилиндрическая, прямая или отчетливо изогнутая, слегка заостренная или с тупо закругленной вершиной, без чашечки. Оболочки отсутствуют. Колонии бледно-зеленые, раскидистые.

Последовательность гена 16S рРНК депонирована в GenBank под номером доступа OP548639. BLAST-анализ этой последовательности позволил установить довольно высокий процент сходства с последовательностями *A. pseudacutissimum*, доступными в GenBank, варьирующий от 98.56 до 99.91%, (табл.). На филогенетическом ML дереве наш штамм вошел в умеренно поддержанную (70/0.97) видовую кладу (рис. 2). В Генбанке вид представлен большим числом последовательностей, что указывает на его широкое распространение. При этом в видовой кладе

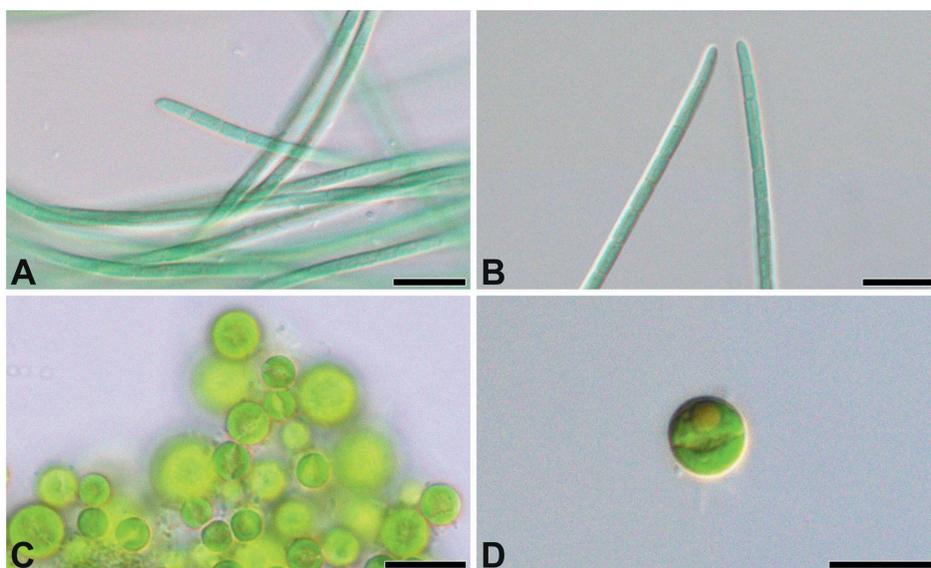


Рис. 1. Микрофотографии выявленных видов цианобактерий и водорослей: А, В – *Anagnostidinema pseudacutissimum*; С, D – *Pseudomuriella engadinensis*. Масштабные линейки – 10 мкм.

Fig. 1. Light micrographs of cyanobacteria and microalgae general morphology: А, В – *Anagnostidinema pseudacutissimum*; С, D – *Pseudomuriella engadinensis*. Scale bars – 10 μm .

выделяется несколько подклад, объединяющих дивергентные последовательности. Ввиду отсутствия поддержки отношения между этими подкладами не определены.

Вид был описан как *Oscillatoria pseudacutissima* Geitler (Geitler 1956). В оригинальной публикации указано, что эксикат этого вида хранится в гербарии Ботанического института Венского университета (WU). Однако Йохансеном с соавт. (Johansen et al. 2017) ставится под сомнение возможность работы с этим материалом из-за его неоднозначного состояния. Поэтому для *A. pseudacutissimum* были определены эпителипы – штаммы ССА150 и ССА151. Последний оказался очень близок к нашему образцу (99.83% сходства, 2 нуклеотидные замены; табл.).

Вид отмечался в почвенных и водных местообитаниях Северной Америки, Европы, Азии, Антарктики, но для территории России приводится впервые.

Chlorophyta

Pseudomuriella engadinensis (Kol et F. Chodat) Fuciková, Rada et L. A. Lewis, 2011 (рис. 1С, 1D) = *Chlorellopsis engadinensis* Kol et F. Chodat, 1934 = *Bracteacoccus engadinensis* (Kol et F. Chodat) Starr, 1955 = *Bracteacoccus terrestris* (Kol et Chodat) Starr, 1955.

Клетки одиночные. Молодые клетки имеют сферическую форму с одним пристеночным широким поясковидным хлоропластом диаметром 3–7 мкм.

Зрелые клетки сферические или слегка сжатые, диаметром 10–15 мкм. Хлоропласты пристенные, многочисленные, дисковидной или линзовидной формы без пиреноидов. У молодых клеток стенка тонкая и гладкая. По мере созревания клеток стенка может утолщаться, а клетки – накапливать включения желто-оранжевого цвета.

Последовательность ITS ярдНК депонирована в GenBank под номером доступа OP547438. Наиболее близкими по степени сходства стали последовательности

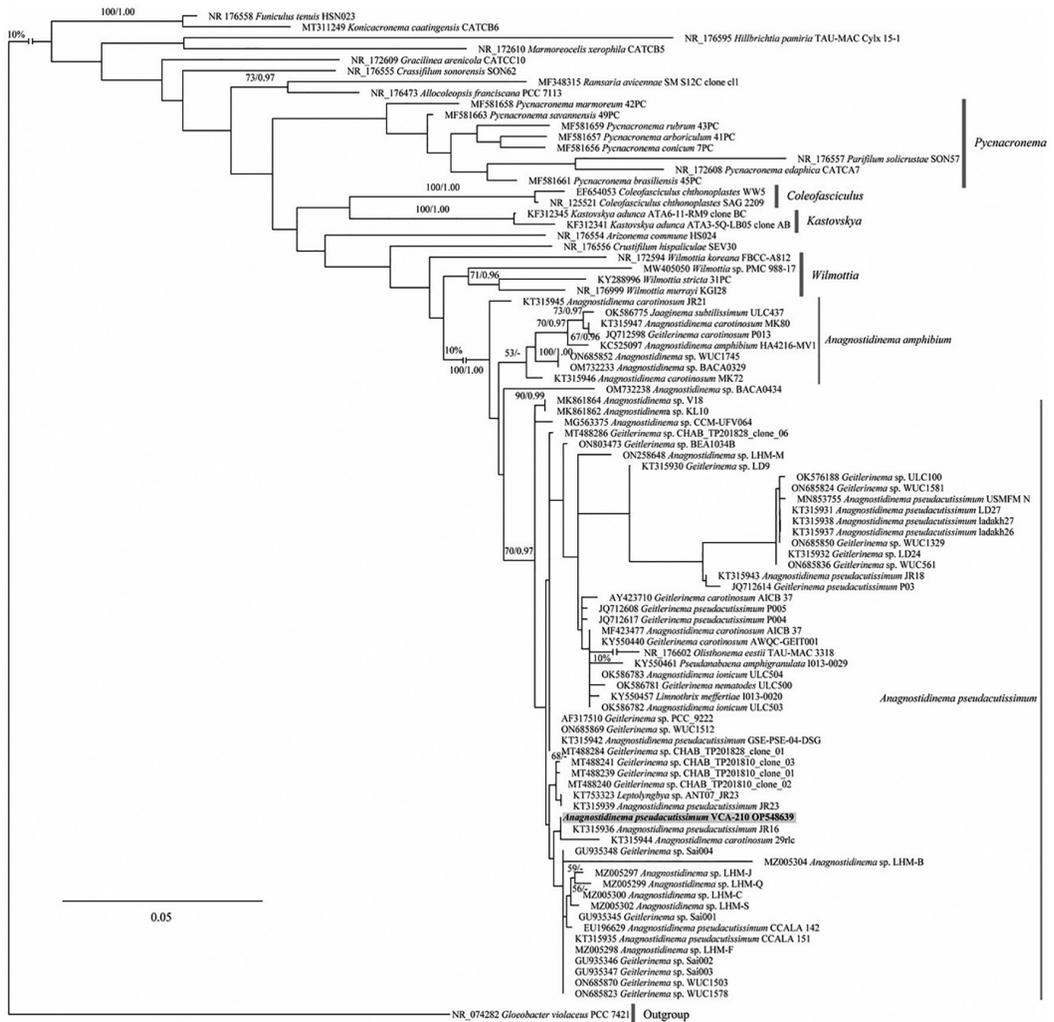


Рис. 2. ML дерево, иллюстрирующее филогенетическое положение штамма *Anagnostidinema pseudacutissimum* (жирный шрифт, затенение) в семействе Coleofasciculaceae (Oscillatoriales) на основании сравнения последовательностей 16S рРНК (GTR+I+G модель). Поддержки [ML/BI, (BP) $\geq 50\%$ and (PP) $\geq 0,95$] указаны выше/ниже соответствующих ветвей. Некоторые ветви были уменьшены (показаны только 10%). Масштабная линейка – количество нуклеотидных замен на позицию.

Fig. 2. ML tree showing phylogenetic position of the *A. pseudacutissimum* strain within the family Coleofasciculaceae (Oscillatoriales) based on 16S rRNA gene sequence data (GTR+I+G model). Strain in bold with shading represent newly sequenced strain. Support [ML/BI, (BP) $\geq 50\%$ and (PP) ≥ 0.95] are given above/below the branches. Some branches were reduced in length (only 10% shown). Scale bar – substitutions per nucleotide position.

Pseudomuriella engadinensis, 99.52–100% (табл.). На ML дереве, включающем представителей отряда Sphaeroleales, наш штамм кластеризовался в умеренно поддерживанной (83/0.99) родовой кладе *Pseudomuriella* наряду с последовательностями *P. aurantiaca* (W. Vischer) N. Hanagata, *P. schumacherensis* Fuciková, Rada et L. A. Lewis (рис. 3), а также *P. cubensis* K. Fuciková, J. C. Rada, A. Lukesová et L. A. Lewis. Сведения о положении последнего вида получены только из предварительных анализов. Из-за короткого участка ITS рДНК последовательность была исключена

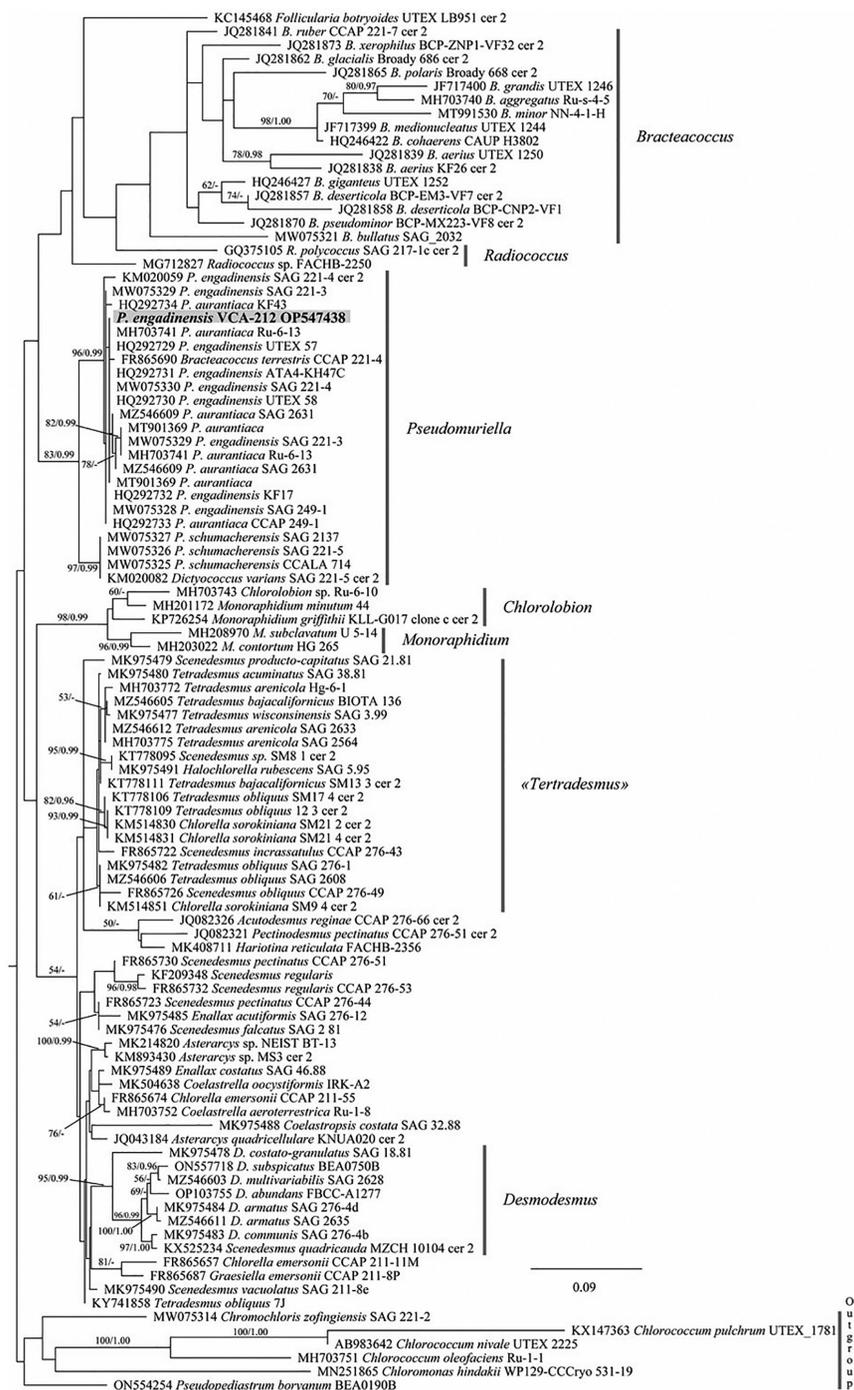


Рис. 3. ML дерево, иллюстрирующее филогенетическое положение штамма *Pseudomuriella engadinensis* (жирный шрифт, затенение) в отряде Sphaeropleales на основании сравнения последовательностей ITS рДНК (GTR+I+G модель). Поддержки [ML/BI, (BP) ≥ 50% and (PP) ≥ 0,95] указаны выше/ниже соответствующих ветвей. Масштабная линейка – количество нуклеотидных замен на позицию.

Fig. 3. ML tree showing phylogenetic position of the *Pseudomuriella engadinensis* strain within the order Sphaeropleales based on ITS rDNA (GTR+I+G). Strain in bold with shading represent newly sequenced strain. Support [ML/BI, (BP) ≥ 50% and (PP) ≥ 0.95] are given above/below the branches. Scale bar – substitutions per nucleotide position.

из окончательного набора данных. Последовательность изотипа *P. engadinensis*, предложенного К. Фучиковой с соавторами (UTEХ 57; Fučíková et al. 2011), располагалась также в родовой кладе и не проявляла дивергенции относительно нашего образца (100% сходства; табл.).

Немногочисленные находки этого вида отмечены исключительно для почвенных местообитаний на Европейском континенте, включая Россию (Fučíková et al. 2011; Maltsev et al. 2019; Чумак, Сафиуллина 2020; Давыдов, Редькина 2020), и Южной Америки.

Заключение

Таким образом, список цианобактерий и водорослей Российского Дальнего Востока дополнен двумя новыми для территории видами (Cyanobacteria – 1, Chlorophyta – 1), изолированными из почвенных проб, отобранных в лесах под влиянием умеренного муссонного климата. Кроме того, один из видов является новым для России. Во всех предыдущих исследованиях различных местообитаний данного региона (Новичкова-Иванова 1969; Кухаренко 1989; Андреева, Чаплыгина 1989; Костиков 1993, 1994; Gontcharov 1996; Медведева, Никулина 2014; Ильчибаева и др. 2018; Аллагуватова и др. 2021; Никулин и др. 2021; Allaguvatova et al. 2022), среди которых лишь некоторые базировались на результатах идентификации комплексным подходом, эти виды отсутствовали. Наши находки являются новыми данными, которые вносят определенный вклад в биогеографию исследованных видов цианобактерий и водорослей.

Благодарности

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского научного фонда в рамках научного проекта № 21-14-00196, <https://rscf.ru/project/21-14-00196/>, «Почвенные цианобактерии и водоросли зоны умеренного муссонного климата Дальнего Востока России: от биоразнообразия к биотехнологическому потенциалу» и государственного задания Министерства науки и высшего образования Российской Федерации (тема № 121031000117-9).

Литература (References)

- Аллагуватова Р. З., Никулин А. Ю., Никулин В. Ю., Багмет В. Б., Шохрина В. В., Стерлягова А. С., Гайсина Л. А., Абдуллин Ш. Р. 2021. Новые данные о цианобактериях и водорослях Дальнего Востока России // Биота и среда природных территорий. № 2. С. 3–14. (Allaguvatova R. Z., Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Bagmet V. B., Shokhrina V. V., Sterlyagova A. S., Gaysina L. A., Abdullin Sh. R. 2021. New data on cyanobacteria and algae in the Russian Far East. *Biota and Environment of Natural Areas* 2: 3–14. [In Russian].) DOI: 10.37102/2782-1978_2021_2_1
- Андреева В. М. 1998. Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). – С.-Пб.: Наука, 351 с. (Andreeva V. M. 1998. [Soil and aerophilic green algae (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales)]. – St. Petersburg: Nauka, 351 pp. [In Russian].)
- Андреева В. М., Чаплыгина О. Я. 1989. Почвенные хлорококковые и хлоросарциновые водоросли Лазовского заповедника (Приморский край) // Новости систематики низших растений. Т. 26. С. 7–17. (Andreeva V. M., Czapllygina O. Ja. 1989. [Soil Chlorococcales and Chlorosarcinales algae of the Lazovsky Reserve (Primorsky Krai)]. *Novosti sistematiki nizshikh rastenii* 26: 7–17. [In Russian].)
- Голлербах М. М., Штина Э. А. 1969. Почвенные водоросли. – Л.: Наука, 228 с. (Gollerbah M. M., Shtina E. A. 1969. [Soil algae]. – Leningrad: Nauka, 228 pp. [In Russian].)
- Григорьева Е. А. 2003. Оценка дискомфортности климата Еврейской автономной области // Исследовано в России. № 6. С. 1791–1800. (Grigoreva E. A. 2003. [Assessment of

- climate discomfort in the Jewish Autonomous Region]. *Issledovano v Rossii* 6: 1791–1800. [In Russian.]
- Давыдов Д. А., Редькина В. В.** 2021. Водоросли и цианопрокариоты на участках самозаращения золошлакоотвалов ТЭЦ города Апатиты (Мурманская область) // Труды Карельского научного центра Российской академии наук. № 1. С. 51–68. (**Davydov D. A., Redkina V. V.** 2021. Algae and cyanoprokaryotes in areas of self-overgrowth of ash and slag dumps of the thermal power plant of the city of Apatity (Murmansk Region). *Trudy Karel'skogo nauchnogo centra Rossiiskoi akademii nauk* 1: 51–68. [In Russian].) DOI: 10.17076/bg1270
- Ильчибаева К. В., Кунсбаева Д. Ф., Аллагуватова Р. З. Фазлутдинова А. И., Полохин О. В., Сибирина Л. А., Гончаров А. А., Синх Р., Гайсина Л. А.** 2018. Предварительные сведения о водорослях и цианобактериях вулканических почв Курильских островов // Теоретическая и прикладная экология. № 4. С. 119–126. (**Ilchibaeva K. V. Kunsbaeva D. F. Allaguvatova R. Z. Fazlutdinova A. I. Polokhin O. V. Sibirina L. A. Gontcharov A. A. Singh P. Gaysina L. A.** 2018. Preliminary data about algae and cyanobacteria of volcanic soils on Kuril Island. *Theoretical and Applied Ecology* 4: 119–126. [In Russian].) DOI 10.25750/1995–4301–2018–4–119–126
- Костиков И. Ю.** 1993. Почвенные водоросли Лазовского заповедника (Дальний Восток, Россия) // Альгология. Т. 3. № 1. С. 62–66. (**Kostikov I. Yu.** 1993. [Soil algae of the Lazovsky Nature Reserve (Far East, Russia)]. *Algologia* 3(1): 62–66. [In Russian].)
- Костиков И. Ю.** 1994. Альгогруппировки некоторых почв Уссурийского заповедника (Приморский край, Россия) // Альгология. Т. 4. № 4. С. 40–44. (**Kostikov I. Yu.** 1994. [Algogroups of some soils of the Ussuriysky Nature Reserve (Primorsky Krai, Russia)]. *Algologia* 4(4): 40–44. [In Russian].)
- Кухаренко Л. А.** 1989. Водоросли пресных водоемов Приморского края. – Владивосток: ДВО АН СССР, 152 с. (**Kuharenko L. A.** 1989. [Soil and aerophilic green algae (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales)]. – Vladivostok: DVO AN RAN, 152 pp. [In Russian].)
- Медведева Л. А., Никулина Т. В.** 2014. Каталог пресноводных водорослей юга Дальнего Востока России. – Владивосток: Дальнаука, 271 с. (**Medvedeva L. A., Nikulina T. V.** 2014. Catalogue of freshwater algae of the southern part of the Russian Far East. – Vladivostok: Dalnauka, 271 pp. [In Russian].) ISBN978–5–8044–1502–1
- Никулин А. Ю., Багмет В. Б., Никулин В. Ю., Абдуллин Ш. Р.** 2021. Изучение разнообразия водорослей в почвах под растительностью с Бамбучником на острове Итуруп с использованием молекулярно-генетического подхода // Современные проблемы биохимии, генетики и биотехнологии: Материалы III Всероссийской научной конференции с международным участием (21–23 сентября 2021 г.). – Уфа: РИЦ БашГУ, с. 147–152. (**Nikulin A. Yu., Bagmet V. B., Nikulin V. Yu., Abdullin Sh. R.** 2021. The study of the diversity of algae in soils under the vegetation of *Sasa kurilensis* on Iturup Island, Russia using molecular genetic approach. In: Proceedings of the III All-Russian scientific conference with international participation (September 21–23, 2021): Modern problems of biochemistry, genetics and biotechnology. – Ufa: RIC BashGU, pp. 147–152. [In Russian].) DOI: 10.33184/spbgb-2021-09-21.31
- Новичкова-Иванова Л. Н.** 1969. Почвенные водоросли подзоны широколиственно-хвойных лесов Амура-Зейского междуречья // Амурская тайга (комплексные ботанические исследования). – Л.: Наука, с. 127–153. (**Novichkova-Ivanova L. N.** 1969. [Soil algae of the subzone of broad-leaved-coniferous forests of the Amur-Zeya interfluves]. In: Amur taiga (complex botanical research). – L.: Nauka, pp. 127–153. [In Russian].)
- Царенко П. М.** 1990. Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. – Киев: Наук. думка, 208 с. (**Tsarenko P. M.** 1990. [Brief guide to chlorococcal algae of the Ukrainian SSR]. – Kiev: Nauka, 208 pp. [In Russian].)
- Чумак В. А., Сафиуллина Л. М.** 2020. Расширенные сведения о видовом составе микроскопических водорослей и цианобактерий техногенно-засоленных территорий АО «Сырьевая компания», Республика Башкортостан // Вестник Башкирского

- государственного педагогического университета им. М. Акмуллы. Т. 53. № 1. С. 93–97. (Chumak V. A., Safiullina L. M. 2020. [Extended information on the species composition of microscopic algae and cyanobacteria of technogenically saline territories of JSC “Syr’evaya Compania”, Republic of Bashkortostan]. *Bulletin of the Bashkir State Pedagogical University. named after M. Akmulla* 53(1): 93–93. [In Russian].)
- Abdullin Sh. R., Nikulin V. Yu., Nikulin A. Yu., Manyakhin A. Yu., Bagmet V. B., Suprun A. R., Gontcharov A. A. 2021a. *Roholtiella mixta* sp. nov. (Nostocales, Cyanobacteria): morphology, molecular phylogeny, and carotenoid content. *Phycologia* 60(1): 73–82. DOI: 10.1080/00318884.2020.1852846
- Abdullin Sh. R., Nikulin A. Yu., Bagmet V. B., Nikulin V. Yu., Goncharov A. A. 2021b. New cyanobacterium *Aliterella vladivostokensis* sp. nov. (Aliterellaceae, Chroococcidiopsidales), isolated from temperate monsoon climate zone (Vladivostok, Russia). *Phytotaxa* 517(3): 221–233. DOI 10.11646/phytotaxa.527.3.7
- Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Transactions on Automatic Control* 19: 716–723. DOI: 10.1109/TAC.1974.1100705
- Allaguvatova R. Z., Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Bagmet V. B., Gaysina L. A. 2022. Study of biodiversity of algae and cyanobacteria of Mutnovsky and Gorely volcanoes soils (Kamchatka Peninsula) using a polyphasic approach. *Diversity* 14(5): 375. DOI: 10.3390/d14050375
- Andersen R. A. 2005. *Algal Culturing Techniques*. New York: Elsevier Academic Press. 578 pp.
- BLAST (Basic Local Alignment Search Tool), National Center for Biotechnology Information, U. S. National Library of Medicine. 2022. <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi> (Accessed on 05 October 2022).
- Bonfield J. K., Smith K. F., Staden R. 1995. A new DNA sequence assembly program *Nucleic Acids Research* 23: 4992–4999. DOI: 10.1093/nar/23.24.4992
- Darienko T., Pröschold T. 2019. Reevaluation and discovery of new species of the rare genus *Watanabea* and establishment of *Massjukichlorella* gen. nov. (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) using an integrative approach. *Journal of Phycology* 55: 493–499. DOI: 10.1111/jpy.12830
- Darriba D., Taboada G., Doallo R., Posada D. 2012. jModelTest 2: more models, new heuristics and parallel computing. *Nature Methods* 9: 772. DOI: 10.1038/nmeth.2109
- Echt C. S., Erdahl L. A., McCoy T. J. 1992. Genetic segregation of random amplified polymorphic DNA in diploid cultivated alfalfa. *Genome* 35: 84–87. DOI: <https://doi.org/10.1139/g92-014>
- Fučíková K., Rada J. C., Lukešová A., Lewis L. A. 2011. Cryptic diversity within the genus *Pseudomuriella* Hanagata (Chlorophyta, Chlorophyceae, Sphaeropleales) assessed using four barcode markers. *Nova Hedwigia* 93: 29–46. DOI: 10.1127/0029-5035/2011/0093-0029
- Galtier N., Gouy M., Gautier C. 1996. Seaview and phylo-win: two graphic tools for sequence alignment and molecular phylogeny. *Computer Applications in the Biosciences* 12: 543–548. DOI: 10.1093/bioinformatics/12.6.543
- Geitler L. 1956. *Oscillatoria carotinos* n. sp. and *O. pseudoacutissima* n. sp., zwei Arten mit lokalisierter Karotinoidbildung. *Oesterreichische botanische Zeitschrift* 103: 342–345.
- Gontcharov A. A. 1996. The algal flora of the Primorsky Region, Russian Far East. *Hydrobiologia* 336(1–3): 93–97. DOI: 10.1007/BF00010822
- Guiry M. D., Guiry G. M. 2022. AlgaeBase. – Galway: World-wide electronic publication, National University of Ireland. <http://www.algaebase.org> (Accessed on 05 October 2022).
- Huelsenbeck J. P., Ronquist F. 2001. MrBayes: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754–755. DOI: 10.1093/bioinformatics/17.8.754
- Johansen J. R., Strunecký O., Bohunická M., Čapková K. Č., Raabová L., Dvořák P., Komárek J. 2017. A revision of the genus *Geitlerinema* and a description of the genus *Anagnostidinema* gen. nov. (Oscillatoriothycidae, Cyanobacteria). *Fottea* 17(1): 1–13. DOI: 10.5507/fot.2016.025
- Komárek J., Anagnostidis K. 2005. Cyanoprokaryota. 2. Teil: Oscillatoriales. In: Büdel B., Gärtner G., Krienitz L. and Schagerl M., Eds. Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bd. 19(2). – München: Elsevier GmbH, 759 pp.

- Komárek J., Kaštovský J., Mareš J., Johansen, J. R.** 2014. Taxonomic classification of cyanoprokaryotes (cyanobacterial genera), using a polyphasic approach. *Preslia* 86(4): 295–335.
- Kozlov A. M., Darriba D., Flouri T., Morel B., Stamatakis A.** 2019. RAXML-NG: a fast, scalable and user-friendly tool for maximum likelihood phylogenetic inference. *Bioinformatics* 35: 4453–4455. DOI: 10.1093/bioinformatics/btz305
- Maltsev Y. I., Maltseva I. A., Kulikovskiy M. S., Maltseva S. Y., Sidorov R. A.** 2019. Analysis of a new strain of *Pseudomuriella engadinensis* (Sphaeropleales, Chlorophyta) for possible use in biotechnology. *Russian Journal of Plant Physiology* 66(4): 609–617. DOI: 10.1134/S1021443719040083
- McFadden G. I., Melkonian M.** 1986. Use of Hepes buffer for microalgal culture media and fixation for electron microscopy. *Phycologia* 25(4): 551–557. DOI: 10.2216/i0031-8884-25-4-551.1
- Mikhailyuk T., Glaser K., Tsarenko P., Demchenko E., Karsten U.** 2019. Composition of biological soil crusts from sand dunes of the Baltic Sea coast in the context of an integrative approach to the taxonomy of microalgae and cyanobacteria. *European Journal of Phycology* 54(3): 263–290. DOI: 10.1080/09670262.2018.1557257
- Rambaut A.** 2018. *FigTree v.1.4.4*. <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> (Accessed on 10 October 2022).
- Rambaut A., Drummond A. J., Xie D., Baele G., Suchard M. A.** 2018. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Systematic Biology* 67(5): 901–904. DOI: 10.1093/sysbio/syy032
- Saber A. A., Gontcharov A. A., Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Rayan W. A., Cantonati M.** 2021. Integrative Taxonomic, Ecological and Genotyping Study of Charophyte Populations from the Egyptian Western-Desert Oases and Sinai Peninsula. *Plants* 10: 1157. DOI: 10.3390/plants10061157
- Stamatakis A., Hoover P., Rougemont J.** 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAXML Web servers. *Systematic Biology* 57: 758–771. DOI: 10.1080/10635150802429642