



УДК 582.26:581.95/.96(571.642)

## Новые находки цианобактерий и водорослей для территории России и российского Дальнего Востока

А. Ю. Никулин<sup>1\*</sup>, В. Ю. Никулин<sup>2</sup>, В. Б. Багмет<sup>3</sup>, Р. З. Сущенко<sup>4</sup>, Ш. Р. Абдуллин<sup>5</sup>

Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН,  
пр. 100-летия Владивостока, д. 159, г. Владивосток, 690022, Россия.

<sup>1</sup> E-mail: artyrozz@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-6113-2136>

<sup>2</sup> E-mail: nikulinvyacheslav@gmail.com; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6643-4325>

<sup>3</sup> E-mail: chara1989@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1193-7689>

<sup>4</sup> E-mail: allaguvatova@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6850-6767>

<sup>5</sup> E-mail: crplant@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6946-2321>

\* Автор для переписки

**Ключевые слова:** Владивосток, Еврейская автономная область, комплексный подход, Приморский край, умеренный муссонный климат, Cyanobacteria, Chlorophyta.

**Аннотация.** В статье приводятся сведения о двух новых таксонах цианобактерий и водорослей для России (*Amazonocrinis malviyae* (Cyanobacteria) и *Desmodesmus multivariabilis* var. *turskensis* (Chlorophyta)) и одном – для российского Дальнего Востока (*Coccomyxa viridis* (Chlorophyta)), определённых с использованием комплексного подхода. *Desmodesmus multivariabilis* var. *turskensis* обнаружен в пробах с архитектурного сооружения во Владивостоке, остальные таксоны – в пробах лесных почв. Дана краткая характеристика морфологии исследованных изолятов и общего распространения этих таксонов. Все они являются редкими, известны лишь несколько их находок в мире.

## New records of cyanobacteria and algae for the territory of Russia and the Russian Far East

A. Yu. Nikulin, V. Yu. Nikulin, V. B. Bagmet, R. Z. Sushchenko, Sh. R. Abdullin

Federal Scientific Center of the East Asia Terrestrial Biodiversity FEB RAS, 100-Letia Vladivostoka Pr.,  
159, Vladivostok, 690022, Russian Federation

**Keywords:** Chlorophyta, Cyanobacteria, integrative approach, Jewish Autonomous Region, Primorye Territory, temperate monsoon climate, Vladivostok.

**Summary.** The article provides information about two new taxa of cyanobacteria and algae for Russia (*Amazonocrinis malviyae* (Cyanobacteria) and *Desmodesmus multivariabilis* var. *turskensis* (Chlorophyta)) and one new taxon for the Russian Far East (*Coccomyxa viridis* (Chlorophyta)), identified using an integrative approach. *Desmodesmus multivariabilis* var. *turskensis* was found in samples from an architectural structure in Vladivostok, while the remaining taxa were found in samples of forest soils. A brief description of the studied isolates morphology and the general distribution of these taxa is provided. All of them are rare, with only a few known records in the world.

## Введение

Цианобактерии и водоросли являются одними из наиболее важных фототрофных организмов водных и наземных местообитаний, включая почвенные и аэрофитные. Последние характеризуются достаточно экстремальными условиями среды: возможностью быстрых изменений влажности, температуры, высоким уровнем солнечной радиации или, наоборот, недостатком освещённости. Наиболее часто помимо цианобактерий в почве обнаруживаются представители зелёных и диатомовых водорослей (Lakatos, Strieth, 2018). Литературные данные свидетельствуют о том, что это распределение в большинстве случаев справедливо и для уникальных сообществ, населяющих поверхность различных архитектурных сооружений, однако их видовой состав сильно различается с почвенными (Darienko et al., 2013; Hauer et al., 2015; Korkanç, Savran, 2015; Soares et al., 2019). Данные микроорганизмы являются первичными колонизаторами антропогенных искусственных местообитаний и в процессе своей жизнедеятельности могут обуславливать биоповреждения не только жилых строений, но и объектов культурного наследия, что делает исследование их разнообразия и поиск методов борьбы с ними актуальными задачами (Hauer et al., 2015; Ortega-Morales et al., 2019).

Альгофлора почв российского Дальнего Востока (РДВ) всё еще недостаточно изучена. В предыдущих исследованиях (Novichkova-Ivanova, 1969; Andreeva, Czaplýgina, 1989; Kostikov, 1993, 1994; Ilchibaeva et al., 2018) разнообразии цианобактерий и водорослей оценивалось лишь на основании классических морфологических подходов. На данный момент производится реинвентаризация их таксономического состава в почвах РДВ с использованием комплексного подхода. Описаны шесть новых для науки видов, один род; отмечены два вида цианобактерий и более десяти видов водорослей, новых для территории региона (например, Gontcharov et al., 2021, 2022; Abdullin et al., 2022; Nikulin et al., 2022; Bagmet, Abdullin, 2023; Bagmet et al., 2023).

Во всем мире проводятся исследования таксономического состава цианобактерий и водорослей, населяющих антропогенные субстраты: памятники, храмы, жилые строения, в том числе имеющие историческую и культурную ценность (например, Uher, 2008; Keshari, Adhikary, 2014; Gaylarde, 2020; Rodina et al., 2022a; Reboah et al.,

2023). Однако подобные исследования для архитектурных сооружений городов России редки (Sazanova et al., 2021; Rodina et al., 2022b), а в условиях умеренного муссонного климата известны лишь недавними работами нашего авторского коллектива (Abdullin et al., 2021; Sterlyagova et al., 2021). Из проб, отобранных во Владивостоке, описан новый для науки вид цианобактерии *Aliterella vladivostokensis* Abdullin, A. Y. Nikulin, Bagmet et V. Y. Nikulin, приведено предварительное определение десяти штаммов цианобактерий и водорослей с архитектурных построек.

Идентификация цианобактерий и микроводорослей на основе исключительно морфологических признаков сильно осложнена не только их микроскопическим размером, высокой внешней схожестью в некоторых группах, трудоёмкостью изучения жизненных циклов, недавними изменениями в систематике, но и быстро растущим числом новых для науки видов, описанных на основе лишь молекулярных признаков (Komárek et al., 2014; Darienko, Pröschold, 2019). Таким образом, достоверное определение этих организмов с помощью традиционных методов становится возможным только до рода или комплекса видов. Использование современного комплексного подхода (микроскопические и молекулярно-генетические методы, включающие предварительную идентификацию на основе морфологии, получение нуклеотидных последовательностей, построение филогенетических деревьев, получение данных о вторичной структуре маркерных участков и экологические данные) сейчас крайне необходимо, т. к. позволяет более точно определять таксономическую принадлежность цианобактерий и водорослей.

Цель нашей статьи – дополнить данные по видовому разнообразию цианобактерий и водорослей почв лесов РДВ и архитектурных сооружений г. Владивостока с использованием комплексного подхода.

## Материалы и методы

В августе 2018 г. была отобрана проба биообрастания на высоте 0,7 м от уровня земли с цементного раствора между кирпичной кладкой жилого дома во Владивостоке Приморского края (43°08'57.9" с. ш. 131°54'16.4" в. д.); в июне 2021 г. был произведён отбор пробы дерново-буро-подзолистой глееватой переувлажнённой почвы в дубняках на территории Государственного природного заповедника «Бастак», кластер

«Забеловский», Сидовичский р-н, Еврейская автономная область (48°25'59.5" с. ш. 134°13'18.1" в. д.); в июле 2021 г. – пробы бурозёма типичного сильнокаменистого в дубняках окр. с. Рязановки, Хасанский р-н, Приморский край (42°50'35.4" с. ш. 131°15'04.5" в. д.). Отбор проб проводился стандартными методами (Vodorosli. Spravochnik, 1989; Kuzyakhmetov, Dubovik, 2001).

Для получения накопительных культур пробы высевали в чашки Петри со стерильной модифицированной средой Waris-H (McFadden, Melkonian, 1986) и модифицированной средой Болда с утроенным содержанием азота с добавлением витаминов (3N BBM; Starr, Zeikus, 1993). Накопительные культуры регулярно проверяли на рост водорослей с использованием инвертированного микроскопа СК30 (Olympus corp., Токио, Япония). Чистые культуры были выделены микропипеточным способом (Andersen, 2005) и культивировались в вышеуказанных питательных средах для зелёных водорослей и цианобактерий соответственно. Культуры цианобактерий и зелёных водорослей хранятся при освещённости 117–120 люкс, температуре 24,9 °С, влажности 16 % и при чередовании световой и темновой фаз 16 : 8 ч в коллекции лаборатории ботаники ФНИЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

Морфологию цианобактерий и водорослей исследовали с использованием светового микроскопа Olympus BX53 (Olympus corp., Токио, Япония), оборудованного оптикой Nomarski DIC. Для выявления границ варьирования морфологических признаков для каждого штамма были проанализированы параметры не менее 50 клеток. Микрофотографии выполняли при помощи фотокамеры Olympus DP27 (Olympus corp., Токио, Япония). Для предварительной таксономической идентификации по морфологическим признакам использовали сводки и определители (Tsarenko, 1990; Andreeva, 1998; Komárek, 2013). Систематика цианобактерий и водорослей указана в соответствии с базой данных AlgaeBase (Guiry M. D., Guiry G. M., 2024).

Для выделения ДНК клеточную биомассу отбирали во время экспоненциальной фазы роста и концентрировали центрифугированием. Общая геномная ДНК выделялась согласно методу Ц. С. Эхта с соавторами (Echt et al., 1992) с некоторыми модификациями (Abdullin et al., 2021). 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), праймерами 27F (Lane, 1991) и 340 (Iteman et al., 2000) для цианобактериального гена 16S рРНК и оперона 16S–23S ITS рДНК; 82F (López-García et al., 2003) и BR (Marin et al., 1998) для гена 18S рРНК; Bd18SF1 (Goka et al., 2009) и ITS4R (White et al., 1990) для ITS региона рДНК. Секвенирование производилось с использованием оборудования ЦКП «Биотехнология и генетическая инженерия» ФНИЦ Биоразнообразия ДВО РАН, генетического анализатора ABI 3500 (Applied Biosystems, США). Продукты ПЦР секвенировали в обоих направлениях с набором для секвенирования BigDye Terminator v. 3.1 (Applied Biosystems, Мэриленд, США), а также теми же праймерами, которые использовались для ПЦР. Дополнительно использовали праймеры CYA359F (Nübel et al., 1997) и 1492R (Lane, 1991) для цианобактериального гена 16S рРНК; SSU528F-800 (Hoef-Emden, Melkonian, 2003) и 920F (Marin et al., 1998) для гена 18S рРНК. Последовательности собирались в пакете программ Staden v.1.4 (Bonfield et al., 1995).

Отбор репрезентативных последовательностей для трёх наборов данных и их дальнейшего филогенетического анализа производился на основании результатов поиска BLAST (NCBI Blast, 2024), а также наборов данных по соответствующим таксономическим группам (Malavasi et al., 2016; Kumar et al., 2022; Nguyen et al., 2023). Первый набор включал 70 последовательностей 16S рДНК (1513 выровненных позиций) цианобактерий порядка Nostocales Borzi; во второй набор вошла 51 последовательность 18S рДНК (1820 позиций) водорослей рода *Coccoloba* Schmidle (Chlorophyta, Trebouxiophyceae); третий набор данных содержал 73 последовательности ITS региона рДНК (601 позиция) рода *Desmodesmus* (R. Chodat) S. S. An, T. Friedl et E. Hegewald (Chlorophyta, Chlorophyceae, Sphaeropleales). В наборы данных в качестве внешней группы добавлены от одного до трёх таксонов, представляющих филогенетически отдалённые линии. Идентификаторы последовательностей (таксоны, номера доступа и названия штаммов) указаны в соответствии с данными NCBI.

Выравнивание последовательностей осуществлялось в программе SeaView (Galtier et al., 1996) с коррекцией выравнивания вручную. Наиболее подходящая модель нуклеотидных замен для нашего набора данных определялась на основе информационного критерия Акаике (AIC; Akaike, 1974) в программе jModelTest 2.1.1 (Darrriba et al., 2012).

Построение филогенетических деревьев производилось методами максимального правдоподобия (ML) и Байесовским подходом (BI). Для анализов методом ML использовался сервер RAxML web server v. 7.7.1 (Kozlov et al., 2019); для BI – программа MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). В BI анализах 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. Конвергенция Марковских цепей Монте-Карло (MCMC) к стационарному распределению была оценена визуально с помощью программы Tracer 1.7.1 (Rambaut et al., 2018) по диаграмме апостериорных вероятностей и значениям ESS, которые 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).

Для идентификации цианобактериального штамма сравнивались вторичные структуры участков оперона 16S–23S ITS рДНК с таковыми филогенетически родственного штамма. Построение вторичных структур участка V2 осуществляли с помощью веб-сервера The UNAFold Web Server (<http://www.unafold.org/mfold/applications/rna-folding-form.php>; Zuker, 2003) и визуализировали в программе VARNA (Darty et al., 2009).

### Результаты и их обсуждение

В результате исследования почвенных и аэрофитных проб, отобранных на территории Еврейской АО и Приморского края, были выявлены два новых таксона цианобактерий и водорослей для территории России и один – для российского Дальнего Востока (рис. 1).

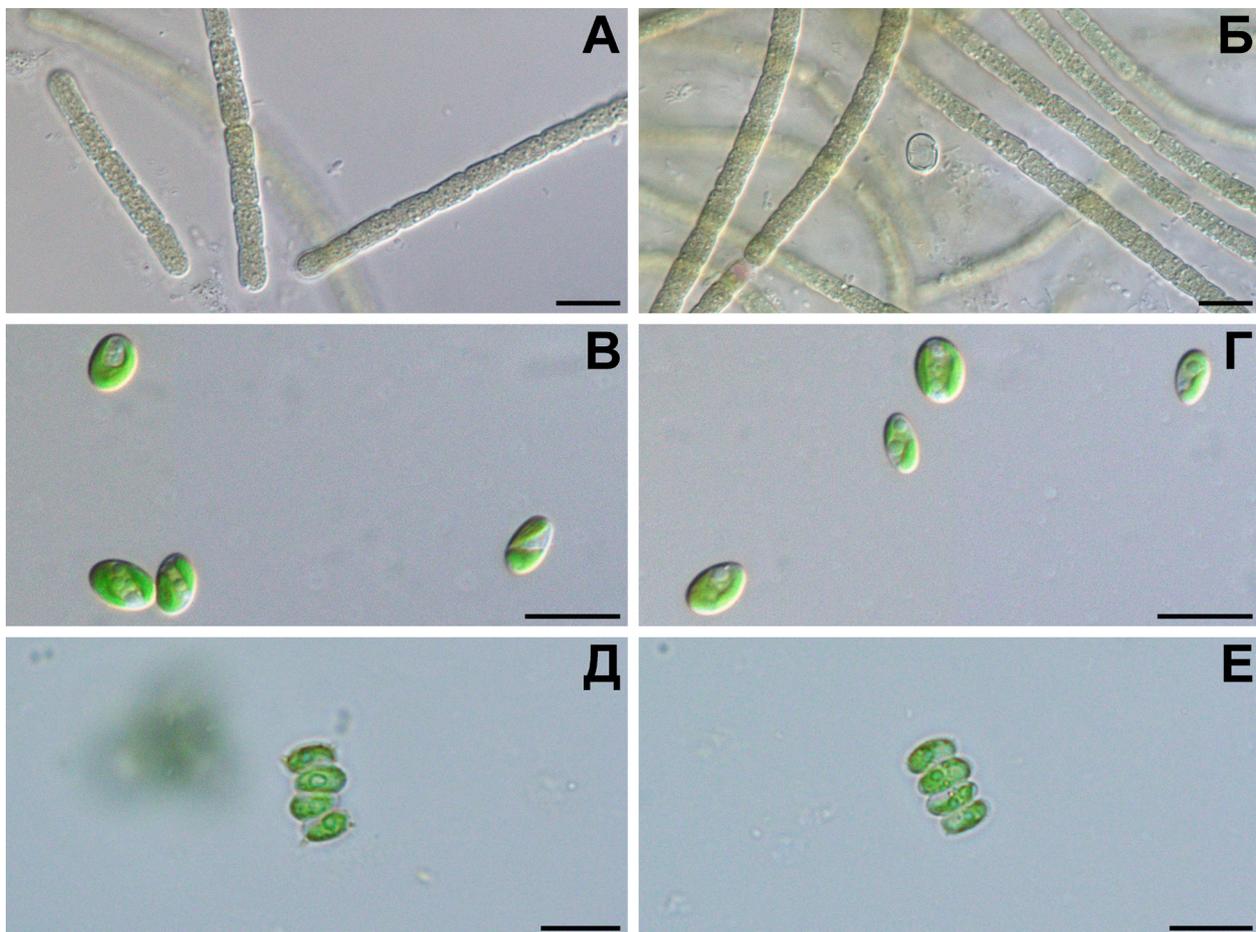


Рис. 1. Микрофотографии выявленных видов цианобактерий и водорослей: А, В – *Amazonocrinis malviyaе*; В, Г – *Coccomyxa viridis*; Д, Е – *Desmodemus multivariabilis* var. *turskensis*. Масштабные линейки – 10 мкм.

Отдел: Cyanobacteriota  
 Класс: Cyanophyceae  
 Порядок: Nostocales  
 Семейство: Nodulariaceae

*Amazonocrinis malviyae* N. Kumar, A. Saraf, S. Pal, D. Mishra et P. Singh, 2022: 11 (рис. 2A–K)

Нити от сине-зелёных до оливковых и серо-зелёных. В молодых трихомах клетки цилиндрические (4,5–8,6 × 3,4–4,6 мкм), в зрелых (старееющих) – овальные (3,9–7,5 × 3,7–5,6 мкм) или неправильной формы (рис. 1A, B). Концевые клетки цилиндрические с закругленной вершиной. По мере старения культуры увеличивается гранулированное содержимое клеток. Нити прямые или изогнутые. Оболочки отсутствуют. Колонии оливковые или бледно-зелёные. Гетероцисты интеркалярные (рис. 1B), сферической или овальной формы (4,99–9,45 × 4,83–7,56 мкм), отмечались редко. Акинеты не наблюдались.

Морфологически члены рода *Amazonocrinis* очень схожи с представителями *Nostoc sensu stricto* (*N. commune* Vaucher ex Bornet et Flahault, *N. punctiforme* C. Agardh ex Bornet et Flahault и *N. edaphicum* N. V. Kondrateva) и *Nostoc*-подобных родов (*Desmonostoc* Hrouzek et S. Ventura, *Aliinostoc* S. N. Bagchi, N. Dubey et P. Singh, *Minunostoc* F. Cai et R. Li, *Halotia* Genuário et al. и *Komarekiella* Hentschke, J. R. Johansen et Sant'Anna). Трудности при их морфологической идентификации возникают из-за сложного жизненного цикла, широкой экологической изменчивости и перекрывающихся признаков (Alvarenga et al., 2021; Kumar et al., 2022; Tawong et al., 2022). Авторы вида *A. malviyae* отмечают наибольшее морфологическое сходство с *N. hatei* S. C. Dixit, который также был описан в Индии как эпифит в стоячих водоёмах Бомбея (ныне Мумбаи). Однако подчёркиваются различия в размерах вегетативных клеток и гетероцист. Отличительной особенностью *A. malviyae* среди видов рода является наличие цепочек из гетероцист. Мы связываем редкость образования гетероцист штаммом VCA-255 (в т. ч. в старых однолетних культурах) с использованием питательной среды с нормальным содержанием азота. Также наш штамм отличался более крупными размерами гетероцист от штамма 19C-PS<sup>T</sup> (3,37–6,67 × 3,43–5,35 мкм).

Последовательность гена 16S рДНК штамма VCA-255 депонирована в GenBank под номером доступа OR976235. BLAST-анализ позволил установить высокий процент её сходства с последовательностями, доступными в GenBank

и обозначенными как *Nostoc ellipsosporum* V AJ630450 (99,56 %) и *Amazonocrinis malviyae* 19C-PS<sup>T</sup> OM569675 (98,11 %).

На филогенетическом ML древе штамм VCA-255 вошёл в одну из двух клад полифилетического рода *Amazonocrinis* Alvarenga, Andreote, Branco, Delbaje, Cruz, de Mello Varani et Fiore, умеренно поддержанную (64/0,96) кладу *Amazonocrinis sensu stricto* (рис. 2). Эта клада содержала не только вышеупомянутые близкие последовательности, но и таковые типового вида *A. nigriterrae* Alvarenga, Andreote, Branco, Delbaje, Cruz, de Mello Varani et Fiore штамма CENA67T. Поскольку обе последовательности, обозначенные как *N. ellipsosporum* Rabenhorst ex Bornet et Flahault не содержали участка 16S–23S ITS, сравнение их вторичных структур было невозможно и осуществлялось с наиболее близкой – голотипа *A. malviyae* 19C-PS<sup>T</sup>. В участках D1–D1', V3 и BoxB нуклеотидных замен выявлено не было, лишь одна замена (C→G), обнаруженная в участке V2, локализовалась в базальной части спирали и нарушала парированность оснований в позициях 10 и 65 (рис. 3). Ввиду отсутствия компенсаторных и полукомпенсаторных замен оснований в этих диагностических участках, упомянутый единственный отличительный признак не может служить причиной для разграничения видов, поэтому наш штамм VCA-255 определён как *A. malviyae*. На основании результатов филогенетического анализа мы полагаем, что штаммы V и Lukesova\_51\_1991, обозначенные в GenBank как *N. ellipsosporum*, также можно предварительно отнести к виду *A. malviyae*, хотя точнее это можно будет сделать после дополнительных детальных исследований.

Описанные на данный момент представители рода *Amazonocrinis* обнаруживались в почве (*A. nigriterrae* и *A. thailandica* Tawong, Pongcharoen, Pongpadung, Ponza et Saijuntha) или пресных водоёмах, в т. ч. как обрастания камней (*A. nigriterrae* и *A. malviyae*). Ранее *A. malviyae* отмечался в Европе (Чехия – если относить штаммы V и Lukesova\_51\_1991 к виду *N. ellipsosporum*: Rajaniemi et al., 2005; Kust et al., 2018) и Южной Азии (Индия) (Kumar et al., 2022). На данный момент наша находка является четвёртой в мире, а для территории России и Северо-Восточной Азии приводится впервые. Кроме того, в данной статье нами указывается новое местообитание *A. malviyae* – переувлажнённая почва поймы реки Амур.

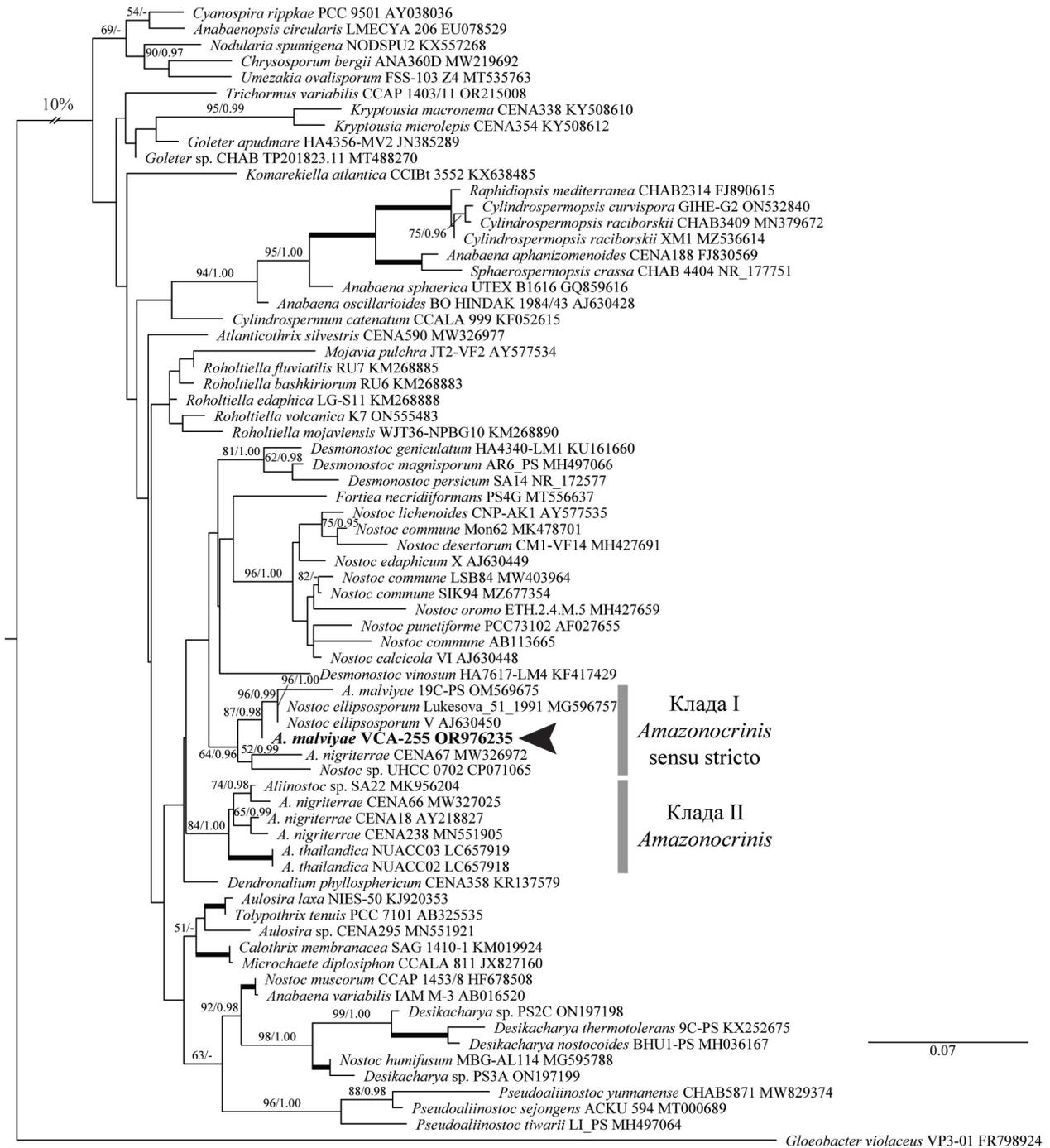


Рис. 2. ML-дерево, иллюстрирующее филогенетическое положение штамма VCA-255 (жирный шрифт, стрелка) среди представителей порядка Nostocales на основании сравнения последовательностей 16S рДНК (GTR+I+G модель). Поддержки [ML/BI, (BP) ≥ 50 % и (PP) ≥ 0,95; ветви с 100/1,00 выделены жирным] указаны выше/ниже соответствующих ветвей. Ветвь, относящаяся к внешней группе, укорочена (показано только 10 %). Масштабная линейка – количество нуклеотидных замен на позицию.

Отдел: Chlorophyta  
 Класс: Trebouxiophyceae  
 Порядок: Trebouxiophyceae ordo incertae sedis  
 Семейство: Coccomyxaceae  
*Coccomyxa viridis* Chodat, 1913: 228 (рис. отсутствуют).  
 Клетки одиночные, овальной, яйцевидной или неправильной (зрелые клетки) формы свет-

ло-зелёного цвета (рис. 1B, Г). Хлоропласт по-ясковидный, без пиреноида. При окрашивании раствором Люголя в цитоплазме зрелых клеток обнаруживаются одиночные зерна крахмала. Длина клеток – 4,31–7,91 мкм, ширина – 3,80–7,52 мкм. Размножение осуществляется путём косоугольного деления, при этом материнская клетка делится на две, реже – на четыре дочерние клет-

ки. При окрашивании культуры раствором метиленового синего выявлена тонкая слизистая оболочка, окружающая клетки.

Отсутствие четких морфологических признаков и их изменчивость в разных условиях привели к большому числу описанных видов в роде *Coccomyxa*. Штамм VCA-256 отличается от штаммов SAG 2483 и LH08AW8039 по ширине клеток (размеры клеток для вышеуказанных штаммов  $4,7\text{--}8,4 \times 1,8\text{--}3,6$  мкм и  $4,4\text{--}7,8 \times 2,0\text{--}4,3$  мкм соответственно; Hodač, 2016). В работе Т. Дариенко с соавт. (Darienko et al., 2015) у *C. viridis* штамма SAG 216-4 обнаружены атипичные автоспорангии с 16–32 дочерними клетками. Штамм SAG 216-4 выращивался в богатой питательными веществами среде BBM и, вероятно, отличия с VCA-256 могут быть связаны с применением разных питательных сред.

Наша находка *C. viridis* схожа с *C. simplex* (сейчас *Pseudococcomyxa simplex* (Mainx) Fott) отсутствием пиреноида, однако таксоны отличаются по морфометрическим параметрам. Таксон по морфологии также схож с *C. subellipsoidea* E. Acton, однако у второго выявлен пиреноид при окрашивании и отличаются длина и ширина клеток.

Последовательность 18S рДНК депонирована в GenBank под номером доступа OR982191. Наиболее сходными стали последовательности *C. viridis*, 99,85–100 % идентичности. На ML древе, включающем представителей рода *Coccomyxa*, исследуемый штамм VCA-256 кластеризовался в родовой кладе *C. viridis*, обозначенной согласно Т. Дариенко с соавт. (Darienko et al., 2015). Для клады отсутствовала поддержка обоими методами (рис. 4). Последовательность

штамма голотипа SAG 216-14 располагалась также в родовой кладе и отличалась на одну замену относительно нашего образца. Ранее В. Малаваси с соавт. (Malavasi et al., 2016) на основе методов разграничения видов по данным филогении предложили дробление последовательностей внутри этой группы на 4 клады: *C. avernensis* (куда входит наш штамм), *C. viridis*, клады М и N. Однако нами принимается более точная, на наш взгляд, концепция видового разнообразия по Т. Дариенко с соавт. (Darienko et al., 2015), основанная не только на морфометрических подходах и филогении, но и на методиках анализа вторичных структур ITS2: CBC-концепция, баркодирование признаков парности оснований. Их данные свидетельствуют о том, что образцы *C. avernensis* Jaag (согласно Malavasi et al., 2016) и *C. viridis* неотличимы по баркодам, а значит, являются конспецифичными.

Немногочисленные находки *C. viridis* отмечены в качестве фотобионтов лишайников и в аэрофитных местообитаниях Европы (Швейцария – Chodat, 1913; Германия – Hallmann et al., 2016; Франция – Miral et al., 2022), включая европейскую часть России (Patova et al., 2023), и Южной Азии (Индия – Saini et al., 2019). Данная находка является второй на территории России и первой в Северо-Восточной Азии.

Отдел: Chlorophyta  
Класс: Chlorophyceae  
Порядок: Sphaeropleales  
Семейство: Scenedesmaceae

***Desmodesmus multivariabilis* var. *turskensis***  
P. M. Tsarenko et E. Hegewald, 2005: 30 (рис. 124–133).

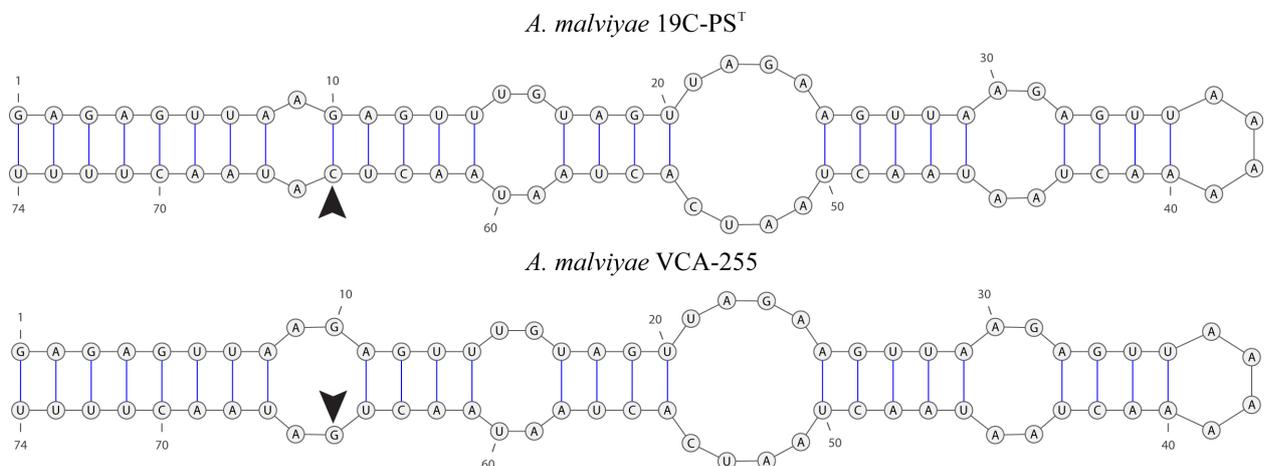


Рис. 3. Сравнение предсказанных вторичных структур спирали V2 участка 16S–23S ITS между исследуемым штаммом VCA-255 и филогенетически близким 19C-PS<sup>T</sup>. Стрелками показаны различающиеся основания.

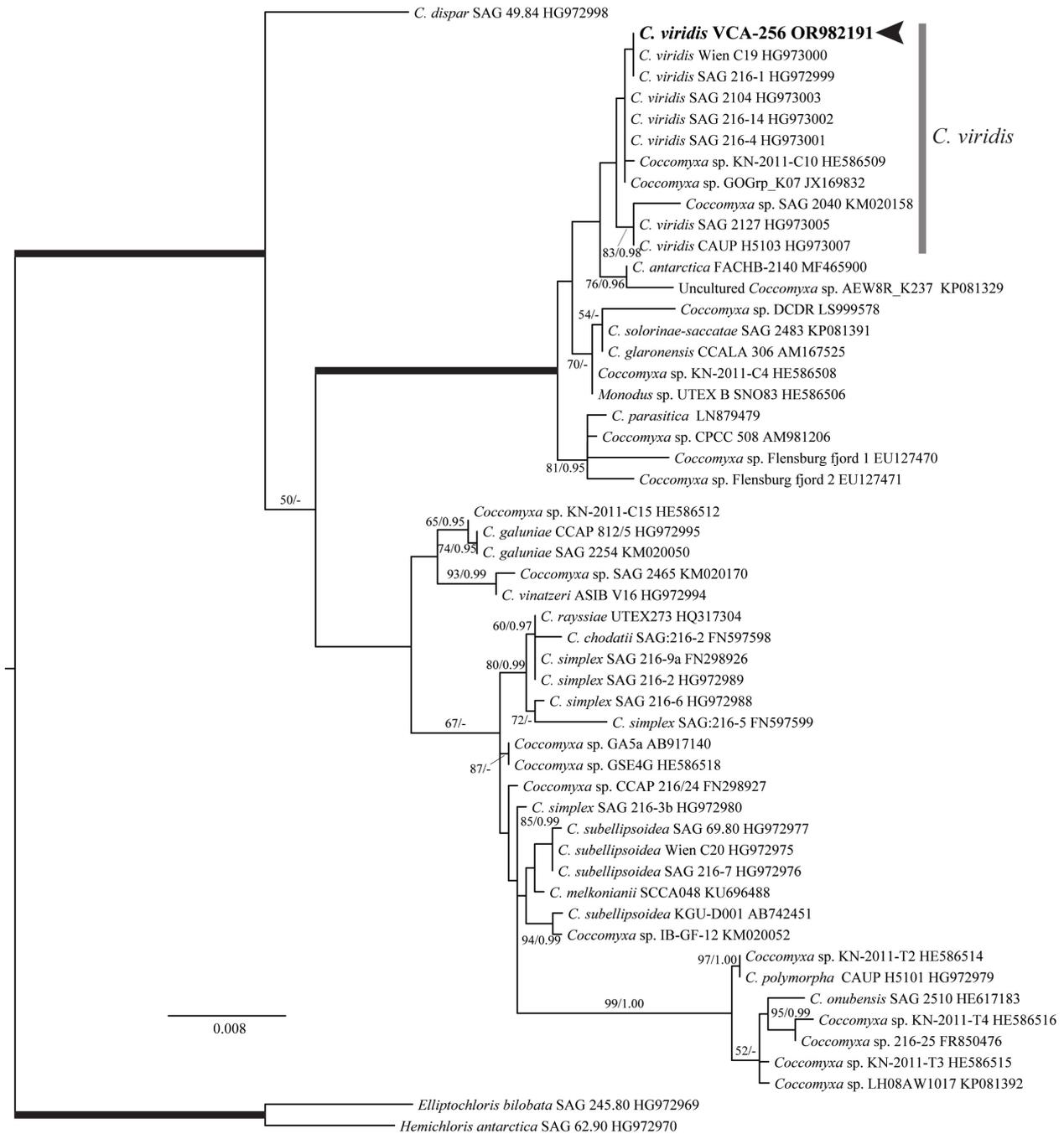


Рис. 4. ML-дерево, иллюстрирующее филогенетическое положение штамма VCA-256 (жирный шрифт, стрелка) в роде *Coccomyxa* на основании сравнения последовательностей 18S рДНК (GTR+I+G модель). Поддержки [ML/BI, (BP)  $\geq 50\%$  и (PP)  $\geq 0,95$ ; ветви с 100/1,00 выделены жирным] указаны выше/ниже соответствующих ветвей. Масштабная линейка – количество нуклеотидных замен на позицию.

Ценобии состоят из 2–4 клеток, расположенных в один ряд или сигмовидно. Клетки цилиндрически-овальные, 6,3–8,1 × 2,4–4,2 мкм, с тупыми концами, шипики переменные, но всегда короткие, одинаковой длины на каждом полюсе клетки или на полюсе крайних клеток (рис. 1Д, Е). Рёбра целые или редуцированные, развиты только с одной стороны клетки. Каждая клетка содержит одиночный хлоропласт с одним

круглым пиреноидом. В старых клетках видны включения масла и крахмала. Размножение бесполое, посредством автоспор.

Морфологически *D. multivariabilis* var. *turskensis* сходен с *D. dispar* (Brébisson) E. Hege-wald, однако отличается более длинными шипиками и, кроме того, имеет рёбра на одной стороне клеток. В то же время *D. multivariabilis* var. *turskensis* не обладает такой морфологической

пластичностью, как *D. multivariabilis* E. Hegewald, Antal Schmidt, A. Braband et P. M. Tsarenko (способность образовывать короткие и длинные шипики, наличие или отсутствие рёбер, различия в ультраструктуре клеточной стенки). Диверген-

ция этих двух таксонов ранее была показана по результатам филогенетического анализа и сравнения вторичных структур ITS2 рДНК (Tsarenko et al., 2005; Nguyen et al., 2023). Как отмечает П. М. Царенко с соавт. (Tsarenko et al., 2005), для

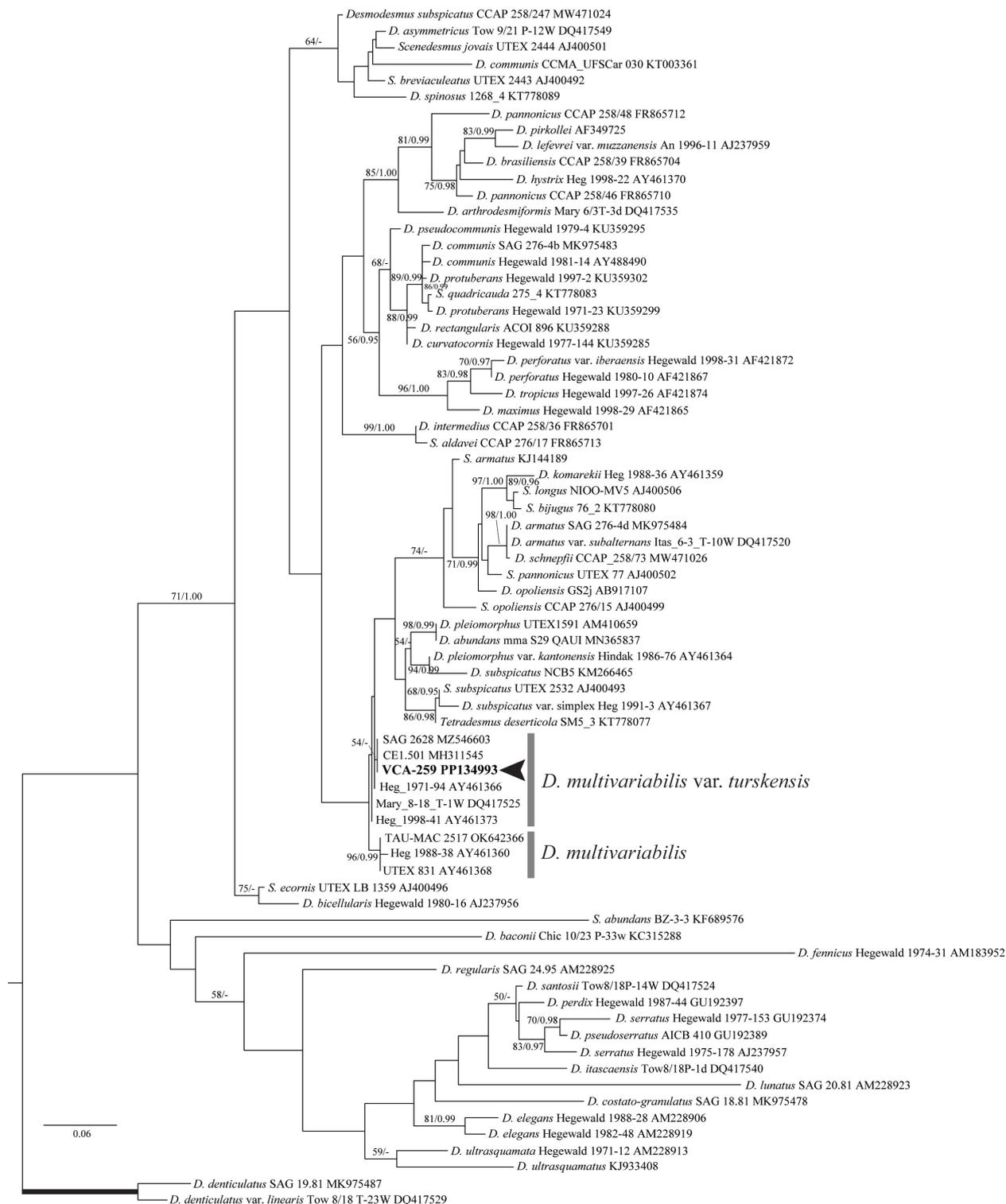


Рис. 5. ML-дерево, показывающее филогенетическое положение исследуемого штамма VCA-259 (жирный шрифт, стрелка) в роде *Desmodesmus* на основании сравнения последовательностей ITS региона рДНК (модель GTR+I+G). Поддержка [ML/BI, (BP)  $\geq 50\%$  и (PP)  $\geq 0,95$ ; ветви с 100/1,00 выделены жирным] указана выше/ниже ветвей. Масштабная линейка – количество нуклеотидных замен на позицию.

достоверной идентификации *D. multivariabilis* var. *turskensis* необходимо использовать комплексный подход, поскольку использование световой и электронной микроскопии малоэффективно.

В отличие от штаммов HEGEWALD 1998-41, HEGEWALD 1998-42, у штамма VCA-259 целиности из 8 клеток не наблюдались. Также наш штамм отличался более мелкими клетками (размеры клеток для вышеуказанных штаммов соответственно 8,9–9,7 × 3,1–3,9 мкм и 8,4–11,8 × 3,1–4,7 мкм).

Последовательность ITS региона рДНК депонирована в GenBank под номером доступа PP134993. Наиболее близкими по степени сходства стали последовательности *Desmodesmus multivariabilis* SAG 2628 MZ546603 (100,00 %) и *D. multivariabilis* var. *turskensis* CE1.501 MH311545 (99,66 %). На основании топологии ML древа можно сделать вывод о том, что вид *D. multivariabilis* является парафилетичным. Так, кроме высоко поддержанной клады *D. multivariabilis*, выделялась группа последовательностей *D. multivariabilis* var. *turskensis*, не поддержанная ни топологически, ни статистически (рис. 5). Исследуемый штамм VCA-259 кластеризовался среди *D. multivariabilis* var. *turskensis*, как и голотип этого таксона – штамм HEGEWALD 1998-41.

Немногочисленные находки *D. multivariabilis* var. *turskensis* ранее отмечены в водных местообитаниях Европы (Венгрия – Tsarenko et al., 2005; Германия – обозначен как *D. multivariabilis*: Kryvenda et al., 2023; Украина – Tsarenko et al., 2005), Северной Америки (США – Fawley et al., 2011) и Западной Азии (Иордания – обозначен как *Desmodesmus* sp.: Odeh et al., 2023). В аэрофитных местообитаниях он ранее не отмечался. Вероятно, этот вид обладает высокой экологической пластичностью. Данная находка является первой на территории России и Северо-Восточной Азии.

Все три выявленных нами таксона, хотя и отмечены в мире лишь в немногочисленных точках, имеют довольно широкое географическое распространение и встречаются в различных местообитаниях. Вероятно, их находки на территории РДВ как в естественных, так и антропогенных местообитаниях (урбоэкосистемах) указывают, с одной стороны, на недостаточность изученности цианобактерий и водорослей вневодных местообитаний данной территории, с другой – на сложности идентификации традиционными (морфологическими) методами. Поэтому мы подчеркиваем важность использования комплексного подхода в современных флористических исследованиях.

### Заключение

Таким образом, список цианобактерий и водорослей России дополнен двумя новыми для территории таксонами (*Amazonocrinis malviyae* и *Desmodesmus multivariabilis* var. *turskensis*), а РДВ – одним (*Coccomyxa viridis*), изоляты которых выделены из проб, отобранных в местообитаниях, находящихся под влиянием умеренного муссонного климата. Новые находки вносят определённый вклад в биогеографию и экологию исследованных видов цианобактерий и водорослей и доступны в коллекции лаборатории ботаники ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН.

### Благодарности

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 24-24-00224, <https://rscf.ru/project/24-24-00224/>. Авторы также выражают признательность коллегам из лаборатории почвоведения и экологии почв ФНЦ Биоразнообразия ДВО РАН, Владивосток: к. б. н., с. н. с. Е. А. Жариковой и к. б. н., с. н. с. И. В. Киселёвой за помощь в определении типов почв.

### REFERENCES / ЛИТЕРАТУРА

- Abdullin Sh. R., Bagmet V. B., Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Gorpenchenko T. Yu., Grishin S. Yu., Allaguvatova R. Z., Gontcharov A. A. 2022. Emended description of the genus *Eremochloris* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta), with *Eremochloris kamchatica* sp. nov. from Kamchatka, Russia. *Phycologia* 61, 2: 175–183. DOI: 10.1080/00318884.2021.2024710
- Abdullin Sh. R., Nikulin A. Yu., Bagmet V. B., Nikulin V. Yu., Gontcharov A. A. 2021. New cyanobacterium *Aliterella vladivostokensis* sp. nov. (Aliterellaceae, Chroococcidiopsidales), isolated from temperate monsoon climate zone (Vladivostok, Russia). *Phytotaxa* 527, 3: 221–233. DOI: 10.11646/phytotaxa.527.3.7
- Akaike H. 1974. A new look at the statistical model identification. *IEEE Trans. Autom. Control*. 19: 716–723. DOI: 10.1109/TAC.1974.1100705

- Alvarenga D. O., Andreote A. P. D., Branco L. H. Z., Delbaje E., Cruz R. B., Varani A. D. M., Fiore M. F.** 2021. *Amazonocrinis nigriterrae* gen. nov., sp. nov., *Atlanticothrix silvestris* gen. nov., sp. nov. and *Dendronalium phyllosphaerium* gen. nov., sp. nov., nostocacean cyanobacteria from Brazilian environments. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 71, 5: 004811. DOI: 10.1099/ijsem.0.004811
- Andersen R. A.** 2005. *Algal Culturing Techniques*. New York: Elsevier Academic Press. 578 pp.
- Andreeva V. M.** 1998. *Pochvennyye i aerofilnyye zelyenyye vodorosli (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales)* [Terrestrial and aerophilic green algae (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales)]. St. Petersburg: Nauka. 351 pp. [In Russian] (**Андреева В. М.** Почвенные и аэрофильные зеленые водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). СПб.: Наука, 1998. 351 с.).
- Andreeva V. M., Czapllygina O. Ja.** 1989. Soil Chlorococcales and Chlorosarcinales algae of the Lazovsky Reserve (Primorsky Krai). *Novosti Sist. Nizsh. Rast.* 26: 7–17. [In Russian] (**Андреева В. М., Чаплыгина О. Я.** Почвенные хлорококковые и хлоросарциновые водоросли Лазовского заповедника (Приморский край) // Новости сист. низш. раст., 1989. Т. 26. С. 7–17).
- Bagmet V. B., Abdullin Sh. R.** 2023. New records of the Bacillariophyta for Russia and Sakhalin Island. *Turczaninowia* 26, 3: 108–121. [In Russian] (**Багмет В. Б., Абдуллин Ш. Р.** Находки новых Bacillariophyta для России и острова Сахалин // Turczaninowia, 2023. Т. 26, № 3. С. 108–121). DOI: 10.14258/turczaninowia.26.3.8
- Bagmet V. B., Abdullin Sh. R., Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Gontcharov A. A.** 2023. *Luticola tenera* sp. nov. (Diadesmidaceae, Naviculales) – A new diatom from the soil of the State Nature Reserve “Bastak” (Jewish Autonomous Region, Russia). *Life* 13: 1937. DOI: 10.3390/life13091937
- Bonfield J. K., Smith K. F., Staden R.** 1995. A new DNA sequence assembly program. *Nuc. Ac. Res.* 23: 4992–4999. DOI: 10.1093/nar/23.24.4992
- Chodat R.** 1913. *Monographies d'algues en culture pure. Matériaux pour la flore cryptogamique Suisse*. Berne: K. J. Wyss. 266 pp. [In French].
- Darienko T., Gruber M., Proeschold T., Schagerl M.** 2013. *Terrestrial microalgae on Viennese buildings. Final report of project H-2081/2010*. Vienna: Universität Wien. 40 pp.
- Darienko T., Gustavs L., Eggert A., Wolf W., Pröschold T.** 2015. Evaluating the species boundaries of green microalgae (*Coccomyxa*, Trebouxiophyceae, Chlorophyta) using integrative taxonomy and DNA barcoding with further implications for the species identification in environmental samples. *PLoS ONE* 10(6): e0127838. DOI: 10.1371/journal.pone.0127838
- 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. *J. Phycol.* 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. *Nat. Methods.* 9: 772. DOI: 10.1038/nmeth.2109
- Darty K., Denise A., Ponty Y.** 2009. VARNA: Interactive drawing and editing of the RNA secondary structure. *Bioinformatics* 25: 1974–1975. DOI: 10.1093/bioinformatics/btp250
- 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: 10.1139/g92-014
- Fawley M. W., Fawley K. P., Hegewald E.** 2011. Taxonomy of *Desmodesmus serratus* (Chlorophyceae, Chlorophyta) and related taxa on the basis of morphological and DNA sequence data. *Phycologia* 50, 1: 23–56. DOI: 10.2216/10-16.1
- Gaylarde C.** 2020. Influence of environment on microbial colonization of historic stone buildings with emphasis on cyanobacteria. *Heritage* 4(3): 1469–1482. DOI: 10.3390/heritage3040081
- Goka K., Yokoyama J., Une Y., Kuroki T., Suzuki K., Nakahara M., Kobayashi A., Inaba S., Mizutani T., Hyatt A. D.** 2009. Amphibian chytridiomycosis in Japan: Distribution, haplotypes and possible route of entry into Japan. *Mol. Ecol.* 18: 4757–4774. DOI 10.1111/j.1365-294X.2009.04384.x
- Gontcharov A. A., Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Allaguvatova R. Z., Bagmet V. B., Abdullin Sh. R.** 2022. *Ulo-sarcina terrestrica* gen. nov., sp. nov., a new ulvophycean sarcinoid alga from the Russian Far East. *Plants* 11(23): 3228. DOI: 10.3390/plants11233228
- Gontcharov A. A., Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Bagmet V. B., Allaguvatova R. Z., Abdullin Sh. R.** 2021. New species of *Chloroidium* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) from East Asia. *Plants* 10(12): 2560. DOI: 10.3390/plants10122560
- Guiry M. D., Guiry G. M.** 2024. *AlgaeBase. World-wide electronic publication*. Galway: National University of Ireland. URL: <http://www.algaebase.org> (Accessed 20 January 2024).
- Hallmann C., Hoppert M., Mudimu O., Friedl T.** 2016. Biodiversity of green algae covering artificial hard substrate surfaces in a suburban environment: a case study using molecular approaches. *J. Phycol.* 52, 5: 732–744. DOI: 10.1111/jpy.12437
- Hauer T., Mühlsteinová R., Bohunická M., Kaštovský J., Mareš J.** 2015. Diversity of cyanobacteria on rock surfaces. *Biodivers. Conserv.* 24: 759–779. DOI: 10.1007/s10531-015-0890-z

- Hodač L.** 2016. Green algae in soil: assessing their biodiversity and biogeography with molecular-phylogenetic methods based on cultures. Doctoral thesis. Göttingen: Georg-August-Universität Göttingen. 185 pp. DOI: 10.53846/goediss-5497
- Hoef-Emden K., Melkonian M.** 2003. Revision of the genus *Cryptomonas* (Cryptophyceae): a combination of molecular phylogeny and morphology provides insights into a long-hidden dimorphism. *Protist* 154: 371–409. DOI: 10.1078/143446103322454130
- Huelsenbeck J. P., Ronquist F.** 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754–755. DOI: 10.1093/bioinformatics/17.8.754
- 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. *Theor. Appl. Ecol.* 4: 119–126. [In Russian] (*Ильчибаева К. В., Кунсбаева Д. Ф., Аллагуватова Р. З. Фазлутдинова А. И., Полохин О. В., Сибурина Л. А., Гончаров А. А., Синх Р., Гайсина Л. А.* Предварительные сведения о водорослях и цианобактериях вулканических почв Курильских островов // Теор. и приклад. экол., 2018. № 4. С. 119–126). DOI: 10.25750/1995-4301-2018-4-119-126
- Iteman I., Rippka R., Tandeau de Marsac N., Herdman M.** 2000. Comparison of conserved structural and regulatory domains within divergent 16S rRNA-23S rRNA spacer sequences of cyanobacteria. *Microbiology (Reading)* 146: 1275–1286. DOI: 10.1099/00221287-146-6-1275
- Keshari N., Adhikary S. P.** 2014. Diversity of cyanobacteria on stone monuments and building facades of India and their phylogenetic analysis. *Int. Biodeterior. Biodegradation* 90: 45–51. DOI: 10.1016/j.ibiod.2014.01.014
- Komárek J.** 2013. *Süßwasserflora von Mitteleuropa [Freshwater Flora of Central Europe]*. Bd. 19. Cyanoprokaryota. Teil 3. Heterocytous genera. Berlin, Heidelberg: Springer. 1149 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.
- Korkanç M., Savran A.** 2015. Impact of the surface roughness of stones used in historical buildings on biodeterioration. *Constr. Build. Mater.* 80, 1: 279–294. DOI: 10.1016/j.conbuildmat.2015.01.073
- Kostikov I. Yu.** 1993. Soil algae of the Lazovsky Nature Reserve (Far East, Russia). *Algologia* 3, 1: 62–66. [In Russian] (*Костиков И. Ю.* Почвенные водоросли Лазовского заповедника (Дальний Восток, Россия) // Альгология, 1993. Т. 3, № 1. С. 62–66).
- Kostikov I. Yu.** 1994. Algogroups of some soils of the Ussuriysky Nature Reserve (Primorsky Krai, Russia). *Algologia* 4, 4: 40–44. [In Russian] (*Костиков И. Ю.* Альгогруппировки некоторых почв Уссурийского заповедника (Приморский край, Россия) // Альгология, 1994. Т. 4, № 4. С. 40–44).
- 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
- Kryvenda A., Tischner R., Steudel B., Griehl C., Armon R., Friedl T.** 2023. Testing for terrestrial and freshwater microalgae productivity under elevated CO<sub>2</sub> conditions and nutrient limitation. *BMC Plant Biol.* 23, 1: 27. DOI: 10.1186/s12870-023-04042-z
- Kumar N., Aniket S., Sagarika P., Deeksha M., Prashant S.** 2022. Insights into the phylogenetic inconsistencies of the genus *Amazonocrinis* and description of epilithic *Amazonocrinis malviyae* sp. nov. (Cyanobacteria, Nostocales) from Jammu and Kashmir, India. *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 72, 12: 005658. DOI: 10.1099/ijsem.0.005658
- Kust A., Urajová P., Hrouzek P., Čapková K., Štenclová L., Řeháková K., Kozlíková-Zapomělová E., Lepšová-Skácelová O., Lukešová A., Mareš J.** 2018. A new microcystin producing *Nostoc* strain discovered in broad toxicological screening of non-planktic Nostocaceae (Cyanobacteria). *Toxicon* 150: 66–73. DOI: 10.1016/j.toxicon.2018.05.007
- Kuzyakhmetov G. G., Dubovik I. E.** 2001. *Metody izucheniya pochvennykh vodorosley [Methods for studying soil algae]*. Ufa: RIO Bashkirskiy gosudarstvennyy universitet. 56 pp. [In Russian] (*Кузяхметов Г. Г., Дубовик И. Е.* Методы изучения почвенных водорослей. Уфа: РИО БашГУ, 2001. 56 с.).
- Lakatos M., Strieth D.** 2018. Terrestrial microalgae: novel concepts for biotechnology and applications. *Prog. Bot.* 79: 269–312. DOI: 10.1007/124\_2017\_10
- Lane D. J.** 1991. *16S/23S rRNA Sequencing*. In: E. Stackebrandt, M. Goodfellow (eds.). *Nucleic Acid Techniques in Bacterial Systematic*. New York: John Wiley and Sons. Pp. 115–175.
- López-García P., Philippe H., Gail F., Moreira D.** 2003. Autochthonous eukaryotic diversity in hydrothermal sediment and experimental microcolonizers at the Mid-Atlantic Ridge. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA* 100: 697–702. DOI: 10.1073/pnas.0235779100
- Malavasi V., Škaloud P., Rindi F., Tempesta S., Paoletti M., Pasqualetti M.** 2016. DNA-based taxonomy in ecologically versatile microalgae: a re-evaluation of the species concept within the coccoid green algal genus *Coccomyxa* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *PLoS ONE* 11(3): e0151137. DOI: 10.1371/journal.pone.0151137
- Marin B., Klingberg M., Melkonian M.** 1998. Phylogenetic relationships among the Cryptophyta: analyses of nuclear-encoded SSU rRNA sequences support the monophyly of extant plastid-containing lineages. *Protist* 149, 3: 265–276. DOI: 10.1016/S1434-4610(98)70033-1

**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

**Miral A., Jargeat P., Mambu L., Rouaud I., Tranchimand S., Tomasi S.** 2022. Microbial community associated with the crustose lichen *Rhizocarpon geographicum* L. (DC.) living on oceanic seashore: A large source of diversity revealed by using multiple isolation methods. *Environ. Microbiol. Rep.* 14, 6: 856–872. DOI: 10.1111/1758-2229.13105

NCBI Blast [2024]. National Center for Biotechnology Information. Basic Local Alignment Search Tool. Kew: National Library of Medicine, Rockville Pike Bethesda, USA. URL: <https://blast.ncbi.nlm.nih.gov/Blast.cgi> (Accessed 15 January 2024).

**Nguyen M. L., Mai X. C., Chu N. H., Trinh D. M., Liu C. L., Shen C. R.** 2023. DNA signaturing derived from the internal transcribed spacer 2 (ITS2): a novel tool for identifying *Desmodesmus* species (Scenedesmaceae, Chlorophyta). *Fottea* 23, 1: 1–7. DOI: 10.5507/fot.2022.005

**Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Bagmet V. B., Allaguvatova R. Z., Abdullin Sh. R.** New data on cyanobacteria and algae in the Russian Far East. Part II. *Biota I sreda prirodnikh territoriy* [*Biota and Environment of Natural Areas*] 10, 4: 5–15. [In Russian] (**Никулин А. Ю., Никулин В. Ю., Багмет В. Б., Аллагуватова Р. З., Абдуллин Ш. Р.** Новые данные о цианобактериях и водорослях Дальнего Востока России. Часть II // Биота и среда природных территорий, 2022. Т. 10, № 4. С. 5–15). DOI: 10.25221/2782-1978\_2022\_4\_1

**Novichkova-Ivanova L. N.** 1969. Soil algae of the subzone of broad-leaved-coniferous forests of the Amur-Zeya interfluves. In: *Amurskaya Tayga: (Kompleksnyye botanicheskiye issledovaniya)* [*Amur taiga: (Complex botanical research)*]. L.: Nauka. Pp. 127–153. [In Russian] (**Новичкова-Иванова Л. Н.** Почвенные водоросли подзоны широколиственно-хвойных лесов Амуро-Зейского междуречья // Амурская тайга: (Комплексные ботанические исследования). Л.: Наука, 1969. С. 127–153).

**Nübel U., Garcia-Pichel F., Muyzer G.** 1997. PCR primers to amplify 16S rRNA genes from cyanobacteria. *Appl. Environ. Microbiol.* 63(8): 3327–3332. DOI: 10.1128/aem.63.8.3327-3332

**Odeh W., Sweiss M., Ahmad F. H., Arabeyyat Z., Alnsour W., Aldabbas M., Hasan M.** 2023. Isolation and identification of green microalgae from Northern Jordan. *J. Pure. Appl. Microbiol.* 17(4): 2205–2214. DOI: 10.22207/JPAM.17.4.17

**Ortega-Morales O., Montero-Muñoz J. L., Baptista Neto J. A., Beech I. B., Sunner J., Gaylarde C.** 2019. Deterioration and microbial colonization of cultural heritage stone buildings in polluted and unpolluted tropical and subtropical climates: A meta-analysis. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 143: 104734. DOI: 10.1016/j.ibiod.2019.104734

**Patova E., Novakovskaya I., Gusev E., Martynenko N.** 2023. Diversity of cyanobacteria and algae in biological soil crusts of the Northern Ural mountain region assessed through morphological and metabarcoding approaches. *Diversity* 15(10): 1080. DOI: 10.3390/d15101080

**Rambaut A.** 2018. *FigTree v.1.4.4*. URL: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> (Accessed 10 January 2024).

**Rajaniemi P., Hrouzek P., Kaštovská K., Willame R., Rantala A., Hoffmann L., Komárek J., Sivonen K.** 2005. Phylogenetic and morphological evaluation of the genera *Anabaena*, *Aphanizomenon*, *Trichormus* and *Nostoc* (Nostocales, Cyanobacteria). *Int. J. Syst. Evol. Microbiol.* 55, 1: 11–26. DOI: 10.1099/ijs.0.63276-0

**Rambaut A., Drummond A. J., Xie D., Baele G., Suchard M. A.** 2018. Posterior summarisation in Bayesian phylogenetics using Tracer 1.7. *Syst. Biol.* 67: 901–904. DOI: 10.1093/sysbio/syy032

**Reboah P., Bolou-Bi C. B., Nowak S., Verney-Carron A.** 2023. Influence of climatic factors on cyanobacteria and green algae development on building surface. *PLoS ONE* 18(3): e0282140. DOI: 10.1371/journal.pone.0282140

**Rodina O. A., Davydov D. A., Panova E. G., Vlasov D. Yu., Holzheid A.** 2022a. Cyanobacteria on stone buildings and monuments in Kiel, Germany. *Issues of modern algology* 29, 2: 65–68. [In Russian] (**Родина О. А., Давыдов Д. А., Панова Е. Г., Власов Д. Ю., Хольцхейд А.** Цианобактерии на каменных сооружениях в городе Киль, Германия // Вопросы современной альгологии, 2022. Т. 29, № 2. С. 65–68). DOI: 10.33624/2311-0147-2022-2(29)-65-68

**Rodina O. A., Davydov D. A., Vlasov D. Yu.** 2022b. Lithobiotic cyanobacteria diversity of the Karelian Isthmus. *Biol. Commun.* 67, 2: 97–112. DOI: 10.21638/spbu03.2022.203

**Saini K. C., Nayaka S., Bast F.** 2019. Diversity of lichen photobionts: their coevolution and bioprospecting potential. In: T. Satyanarayana, S. Das, B. Johri (eds.). *Microbial Diversity in Ecosystem Sustainability and Biotechnological Applications*. Singapore: Springer. Pp. 307–323. DOI: 10.1007/978-981-13-8487-5\_13

**Sazanova K. V., Zelenskaya M. S., Rodina O. A., Shavarda A. L., Vlasov D. Y.** 2021. Metabolomic profiling of biolayers on the surface of marble in nature and urban environment. Case study of Karelia and St. Petersburg. *Minerals* 11: 1033. DOI: 10.3390/min11101033

**Soares F., Portugal A., Trovão J., Coelho C., Mesquita N., Pinheiro A. C., Gil F., Catarino L., Cardoso S. M., Tiago I.** 2019. Structural diversity of photoautotrophic populations within the UNESCO site ‘Old Cathedral of Coimbra’ (Portugal), using a combined approach. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 140: 9–20. DOI: 10.1016/j.ibiod.2019.03.009

**Stamatakis A., Hoover P., Rougemont J.** 2008. A rapid bootstrap algorithm for the RAxML web servers. *Syst. Biol.* 57: 758–771. DOI: 10.1080/10635150802429642

**Starr R. C., Zeikus J. A.** 1993. UTEX – the culture collection of algae at the University of Texas at Austin 1993 list of cultures. *J. Phycol.* 29: 1–106. DOI: 10.1111/j.0022-3646.1993.00001.x

- Sterlyagova A. S., Bagmet V. B., Nikulin A. Yu., Abdullin Sh. R.** 2021. Preliminary study of the composition of cyanobacteria and algae fouling of architectural buildings in the city of Vladivostok. In: *Regionalnaya nauchno-prakticheskaya konferentsiya studentov, aspirantov i molodykh uchonykh po yestestvennym naukam* [Regional scientific and practical conference of students, graduate students and young scientists in natural sciences (Vladivostok, April 15–30, 2021)]. Vladivostok: DVFU. Pp. 288–289. [In Russian] (**Стерлягова А. С., Багмет В. Б., Никулин А. Ю., Абдуллин Ш. Р.** Предварительное исследование состава цианобактерий и водорослей обрастаний архитектурных построек города Владивосток // Регион. науч.-практ. конф. студентов, аспирантов и молодых учёных по естественным наукам (г. Владивосток, 15–30 апреля 2021 г.): материалы. Владивосток: ДВФУ, 2021. С. 288–289).
- Tawong W., Pongcharoen P., Pongpadung P., Ponza S., Saijuntha W.** 2022. *Amazonocrinis thailandica* sp. nov. (Nostocales, Cyanobacteria), a novel species of the previously monotypic *Amazonocrinis* genus from Thailand. *Algae* 37, 1: 1–14. DOI: 10.1099/ijsem.0.005658
- Tsarenko P. M.** 1990. *Kratkiy opredelitel khlorokokkovykh vodorosley Ukrainskoy SSR* [Brief guide to chlorococcal algae of the Ukrainian SSR]. Kiev: Nauka. 208 pp. [In Russian] (**Царенко П. М.** Краткий определитель хлорококковых водорослей Украинской ССР. Киев: Наук. думка, 1990. 208 с.).
- Tsarenko P. M., Hegewald E., Braband A.** 2005. *Scenedesmus*-like algae of Ukraine. 1. Diversity of taxa from water bodies in Volyn Polissia. *Algological Studies* 118: 1–45. DOI: 10.1127/1864-1318/2006/0118-0001
- Uher B.** 2008. Spatial distribution of cyanobacteria and algae from the tombstone in a historic cemetery in Bratislava, Slovakia. *Fottea* 9, 1: 81–92. DOI: 10.5507/fot.2009.007
- Vodorosli. Spravochnik* [Algae. A Handbook]. 1989. S. P. Vasser, N. V. Kondrateva, N. P. Masyuk et al. (comp.). Kiev: Naukova dumka. 608 pp. [In Russian] (*Водоросли. Справочник*. Сост. Вассер С. П., Кондратьева Н. В., Масюк Н. П. и др. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.).
- White T. J., Bruns T. D., Lee S. B., Taylor J. W.** 1990. Amplification and direct sequencing of fungal ribosomal RNA genes for phylogenetics. In: M. A. Innis, D. H. Gelfand, J. J. Sninsky, T. J. White (eds.). *PCR Protocols – A Guide to Methods and Application*. San Diego, USA: Academic Press. Pp. 315–322.
- Zuker M.** 2003. Mfold web server for nucleic acid folding and hybridization prediction. *Nucleic Acids Res.* 31: 3406–3415. DOI: 10.1093/nar/gkg595