



УДК 582.232.7+582.263:581.95(571.621+571.63+571.64)

Новые находки цианобактерий и водорослей для территории России и российского Дальнего Востока. Часть 2

А. Ю. Никулин^{1,2*}, В. Ю. Никулин^{1,3}, В. Б. Багмет^{1,4}, Р. З. Сущенко^{1,5}, Ш. Р. Абдуллин^{1,6}

¹ Федеральный научный центр биоразнообразия наземной биоты Восточной Азии ДВО РАН, пр. 100-летия Владивостока, д. 159, г. Владивосток, 690022, Россия.

² E-mail: artyrozz@mail.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-6113-2136>

³ E-mail: nikulinvyacheslav@gmail.com; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6643-4325>

⁴ E-mail: chara1989@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-1193-7689>

⁵ E-mail: allaguvatova@yandex.ru; ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-6850-6767>

⁶ 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, Сахалинская область, умеренный муссонный климат, Chlorophyta, Cyanobacteria.

Аннотация. Статья является продолжением серии, посвящённой находкам новых таксонов цианобактерий и водорослей для территории России и российского Дальнего Востока. С использованием комплексного подхода в пробах с архитектурных сооружений г. Владивостока и почв из Еврейской автономной и Сахалинской областей идентифицированы три таксона: *Inacoccus carmineus* (Cyanobacteria) – новый для России; *Pseudochlorella pringsheimii* и *Pseudomuriella schumacherensis* (Chlorophyta) – новые для РДВ. Дана краткая характеристика морфологии исследованных изолятов и общего распространения таксонов.

New records of cyanobacteria and algae for the territory of Russia and the Russian Far East. Part 2

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, Sakhalin Region, temperate monsoon climate, Vladivostok.

Summary. The article represents a continuation of the series devoted to the findings of new taxa of cyanobacteria and algae for the territory of Russia and the Russian Far East. An integrative approach was employed in the analysis of samples from architectural structures in Vladivostok and soils from the Jewish Autonomous Region and Sakhalin Region, resulting in the identification of three taxa: *Inacoccus carmineus* (Cyanobacteria) has been identified as new to Russia, while *Pseudochlorella pringsheimii* and *Pseudomuriella schumacherensis* (Chlorophyta) are new to the Russian Far East. A concise characterization of the morphology of the studied isolates and the general distribution of taxa is provided.

Введение

Во флористических исследованиях цианобактерий и микроводорослей сочетание морфологических, филогенетических и экологических данных в рамках комплексного подхода используется всё чаще. Это позволяет не только повысить надёжность видовой идентификации по сравнению с классическими морфологическими подходами, описывать новые для науки таксоны, но также при обработке данных отмечать новые находки уже известных видов этих микроорганизмов для различных территорий (Darienکو, Pröschold, 2017; Jung et al., 2020; Sommer et al., 2020; Gontcharov et al., 2022; Bohunická et al., 2024). Ранее разнообразие цианобактерий и водорослей вневодных местообитаний российского Дальнего Востока (РДВ) оценивалось исключительно на основании классических морфологических подходов (Novichkova-Ivanova, 1969; Andreeva, Czaplýgina, 1989; Kostikov, 1993, 1994; Ichibaeva et al., 2018). Новые же данные, полученные коллективом авторов за последние пять лет в рамках комплексного подхода, позволили обнаружить в почвах и на архитектурных сооружениях в умеренном муссонном климате более пяти таксонов цианобактерий и водорослей, впервые отмеченных для России, и более 15 – для российского Дальнего Востока (Allaguvatova et al., 2021, 2022; Nikulin et al., 2022, 2024; Bagmet et al., 2024; Sushchenko et al., 2024). Причём для некоторых таксонов упоминаются лишь несколько местонахождений в мире, например, для цианобактерии *Amazonocrinis malviyae* N. Kumar, A. Saraf, S. Pal, D. Mishra et P. Singh и зелёной водоросли *Desmodesmus multivariabilis* var. *turskensis* P. M. Tsarenko et E. Hegewald (Nikulin et al., 2024). Изучение биогеографии цианобактерий и микроводорослей затруднено их мелкими размерами, множеством путей распространения, стохастичностью распределения их местообитаний на земном шаре и большим количеством неисследованных территорий (Sharma, Rai, 2011; Ribeiro et al., 2018). Поэтому регистрация каждой новой находки этих микроорганизмов является актуальной задачей.

Цель нашего исследования – продолжить пополнение списка новых таксонов цианобактерий и водорослей вневодных местообитаний России и РДВ с использованием комплексного подхода.

Материалы и методы

Отбор проб проводился из верхнего слоя почвы сразу под опадом на глубине 0–5 см и с поверхности архитектурных сооружений 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). Их регулярно проверяли на рост цианобактерий и водорослей с использованием инвертированного микроскопа СК30 (Olympus corp., Токио, Япония). Чистые культуры были выделены микропипеточным способом (Andersen, 2005) и содержались в вышеуказанной питательной среде. Исследованные штаммы хранятся при освещённости 117–120 люкс, температуре 20–25 °С 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 (Punčochářová, 1994; Ettl, Gärtner, 1995; Andreeva, 1998; Komárek, Anagnostidis, 1998; Darienko et al., 2010; Fučíková et al., 2011b; Gama et al., 2019). Систематика указана в соответствии с базой данных AlgaeBase (Guiry M. D., Guiry G. M., 2025).

Выделение ДНК, амплификация, секвенирование производились согласно ранее описанным методикам (Nikulin et al., 2024). Отбор репрезентативных последовательностей для трёх наборов данных (98–100 % идентичности для предположительно конспективных последовательностей и 98–95 % – для остальных) и их дальнейшего филогенетического анализа производился на основании результатов поиска BLAST (NCBI Blast, 2025), а также наборов по соответствующим таксономическим группам (Gama et al., 2019; Mikhailyuk et al., 2019; Yakimovich et al., 2021). Наборы данных включали соответственно 50 последовательностей 16S

рДНК (1512 выровненных позиций) цианобактерий для идентификации штамма VCA-260; 38 последовательностей 18S рДНК (1771 позиций) для VCA-268; 36 последовательностей 18S+ITS рДНК (2710 позиций) для VCA-269. В качестве внешней группы добавлены от двух до семи 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. Модели нуклеотидных замен для наборов данных (TIM3+F+I+G4, TNe+I, и TIM2+F+I+G4 соответственно) определены на основе Байесовского информационного критерия с помощью веб-сервера IQ-TREE (Trifinopoulos et al., 2016).

Построение филогенетических деревьев производилось методами максимального правдоподобия (ML) и Байесовским подходом (BI). Расчёты методом ML осуществлялись также в IQ-TREE; BI – в программе MrBayes 3.1.2 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001). В BI анализах каждого набора последовательностей 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 в IQ-TREE (Bootstrap Percentage, BP; ультрабыстрый расчет, 10000 реплик; Minh et al., 2013), 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 их обсуждение

В результате исследования почвенных и аэрофитных проб, отобранных на территории Еврейской АО, Сахалинской области и Приморского края, был выявлен один новый таксон цианобактерий для территории России и два

таксона зелёных водорослей – для российского Дальнего Востока (рис. 1).

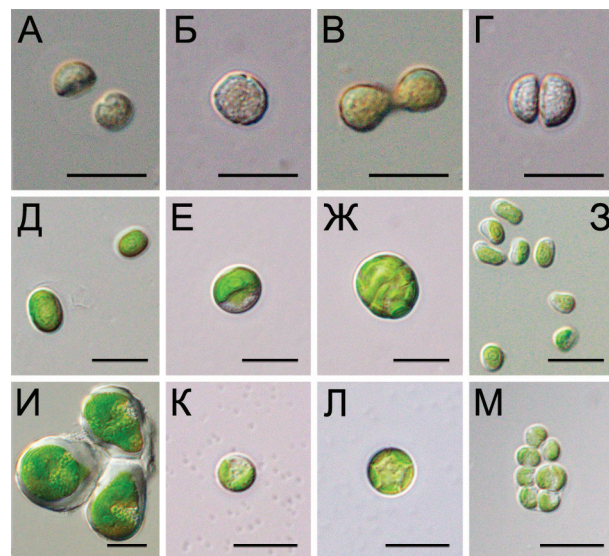


Рис. 1. Микрофотографии выявленных видов цианобактерий и водорослей: А–Г – *Inacoccus carmineus* (штамм VCA-260); Д–И – *Pseudochlorella pringsheimii* (VCA-268); К–М – *Pseudomuriella schumacherensis* (VCA-269). Масштабные линейки: 10 мкм.

Inacoccus carmineus W. A. Gama, J. Rigonato, M. F. Fiore et C. L. Sant'Anna (Chroococcaceae): «Россия, Еврейская автономная область, Смидовичский р-н, территория Государственного природного заповедника “Бастак”, кластер “Забеловский”, дубняк, дерново-буро-подзолистая глееватая переувлажнённая почва, 48°26'00.5" с. ш. 134°13'17.6" в. д. 29 VI 2021. А. Ю. Никулин, Ш. Р. Абдуллин» (штамм VCA-260).

Клетки одиночные (рис. 1А, Б) или в виде колоний – двух клеток, разделённых тонкой перегородкой (рис. 1Г). Покрыты бесцветным слизистым чехлом (рис. 1А). Клетки шаровидные и полушаровидные, 3,7–7,0 мкм (рис. 1А, Г). Содержимое клеток мелкогранулированное, от коричневого до оливково-зелёного цвета (рис. 1А, В). Наноциты не отмечались.

Морфологически штамм схож с представителями *Chroococcus* Nägeli по форме и организации клеток. Авторами, описавшими таксон, отмечаются такие аутапоморфные признаки рода *Inacoccus* W. A. Gama, J. Rigonato, M. F. Fiore et C. L. Sant'Anna, как рыхлая организация клеток, образование наноцитов и производство тёмно-бурой слизи, часто окрашивающей культураль-

ную среду (Gama et al., 2019). Окраска слизи ими отмечена у 30-дневных культур на среде ASM-1, и её интенсивность варьировала у разных штаммов от бесцветной до насыщенной. Такая интенсивная окраска очень редко встречается у членов рода *Chroococcus* (обычно бесцветная или желтоватая). Д. А. Давыдов и А. А. Вильнет при описании *I. terrestris* D. Davydov et Vilnet предположили, что образование наноцитов не является обязательным признаком этого рода, а интенсивное окрашивание оболочек *I. carmineus*, возможно, связано с размножением неизвестных бактерий, обнаруженных в штаммах *Cryptochroococcus* Yilang Wang, Nannan Jia et Renhui Li, культивируемых в различных условиях (Wang et al., 2021; Davydov, Vilnet, 2024).

Отличительными особенностями штамма VCA-260 от других штаммов вида стали более мелкий размер клеток (ранее отмечен 4,7–11,9 мкм), отсутствие наноцитов и окраски слизи даже при длительном культивировании. Всё это затрудняет определение этой цианобактерии традиционными морфологическими методами.

Последовательность гена 16S рДНК штамма VCA-260 депонирована в GenBank под номером доступа OR326673. BLAST-поиск позволил установить высокий процент её сходства с последовательностью *Inacoccus carmineus* MF072348 (штамм CCIBt3418) из GenBank – 99,29 %.

На филогенетическом ML древе штамм VCA-260 располагался в группе *Chroococcus sensu lato*, наряду с последовательностями *Chroococcus*, *Cryptococcus* W. A. Gama, J. Rigonato, M. F. Fiore et C. L. Sant'Anna, *Neochroococcus* R. Geng et G. Yu, *Pseudochroococcus* C. Duval, S. Hamlaoui et C. Bernard, *Cryptochroococcus* (рис. 2). Устойчивая клада рода *Inacoccus* (100/1,00) располагалась в базальной части *Chroococcus sensu lato*. Штамм VCA-260 вошёл в видовую кладу *I. carmineus* (97/1,00) и генетически очень слабо отличался от остальных конспецифичных штаммов (в т. ч. от типового, CCIBt 3411). Вероятно, к этому роду можно причислить и образец *Gloeocapsa* sp. AICB1013, однако необходимы дополнительные исследования. В сестринском положении находились два штамма: *I. terrestris* LID-610023 и *Inacoccus* sp. BACA0595.

Два описанных на данный момент представителя рода *Inacoccus* были обнаружены в почве (*I. terrestris*: Кольский полуостров, Мурманская область, Россия; Davydov, Vilnet, 2024) и как аэрофитные обрастания скал и бетона (*I. carmineus*: природные парки Санта Вергиния и Илха

до Кардозо, бразильский атлантический лес, Бразилия; Gama et al., 2019). Два предполагаемых члена рода *Inacoccus* sp. BACA0595 и *Gloeocapsa* sp. AICB1013 обнаружены в Юго-Западной (Португалия) и Юго-Восточной Европе (Румыния) соответственно. На данный момент наша находка *I. carmineus* из переувлажнённой почвы поймы реки Амур является первой для территории России и Азии. Таким образом, хотя вид встречается редко, он имеет широкое географическое распространение, тяготея к вневодным местообитаниям.

Pseudochlorella pringsheimii (Shihar et Krauss) Darienko et al. (Koliellaceae) ≡ *Chlorella pringsheimii* Shihira et R. W. Krauss: «Россия, Сахалинская область, Макаровский р-н, окр. с. Пугачево, смешанный лес, почва – бурозём грубогумусовый оподзоленный, 48°14'04.5" с. ш. 142°34'45.4" в. д. 29 VII 2022. А. Ю. Никулин, Ш. Р. Абдуллин» (штамм VCA-268).

Молодые клетки эллипсоидные или овальные (2,7 × 5,2–4,7 × 6,4 мкм) (рис. 1Д). Зрелые вегетативные клетки имеют эллипсоидную (5,0 × 6,8–8,7 × 9,5 мкм) или сферическую формы (8,4–10,4 мкм) (рис. 1Е). Хлоропласт – чашевидный, с пиреноидом, окружённым крахмальной обвёрткой из нескольких мелких зёрен (рис. 1Е). Спорангии эллипсоидной или сферической формы (6,8 × 10,4–7,9 × 8,9 мкм) (рис. 1Ж). Автоспоры треугольные, бобовидные, овальные или неправильной формы (рис. 1З). В стареющих культурах формируются диады, тетрады и другие клеточные комплексы, а также наблюдается утолщение клеточной стенки до 2 мкм (рис. 1И) и увеличение размеров клеток (10,4 × 11,8–14,7 × 18,1 мкм).

Штамм VCA-268 отличается от штаммов SAG 211-1a и CCAP 211/1A этого вида только размерами молодых клеток (2,9 × 3,8–5,7 × 5,8 мкм; Darienko et al., 2016).

Последовательность 18S рДНК депонирована в GenBank под номером доступа PQ870133 и идентична (100 %) таковой штамма *Pseudochlorella pringsheimii* SAG 211-1a KM020138, что также можно отметить и на филогенетическом древе (рис. 3). Кроме видовой клады *P. pringsheimii* (99/0,95), остальные либо имели слабую поддержку только в ML анализе, либо не имели поддержки вообще. Сестринское положение занимали образцы *P. signiensis* (Friedl et O'Kelly) Darienko et Pröschold, *P. pyrenoidosa* (Zeidler) J. W. G. Lund и *P. subsphaerica* Reissigl.

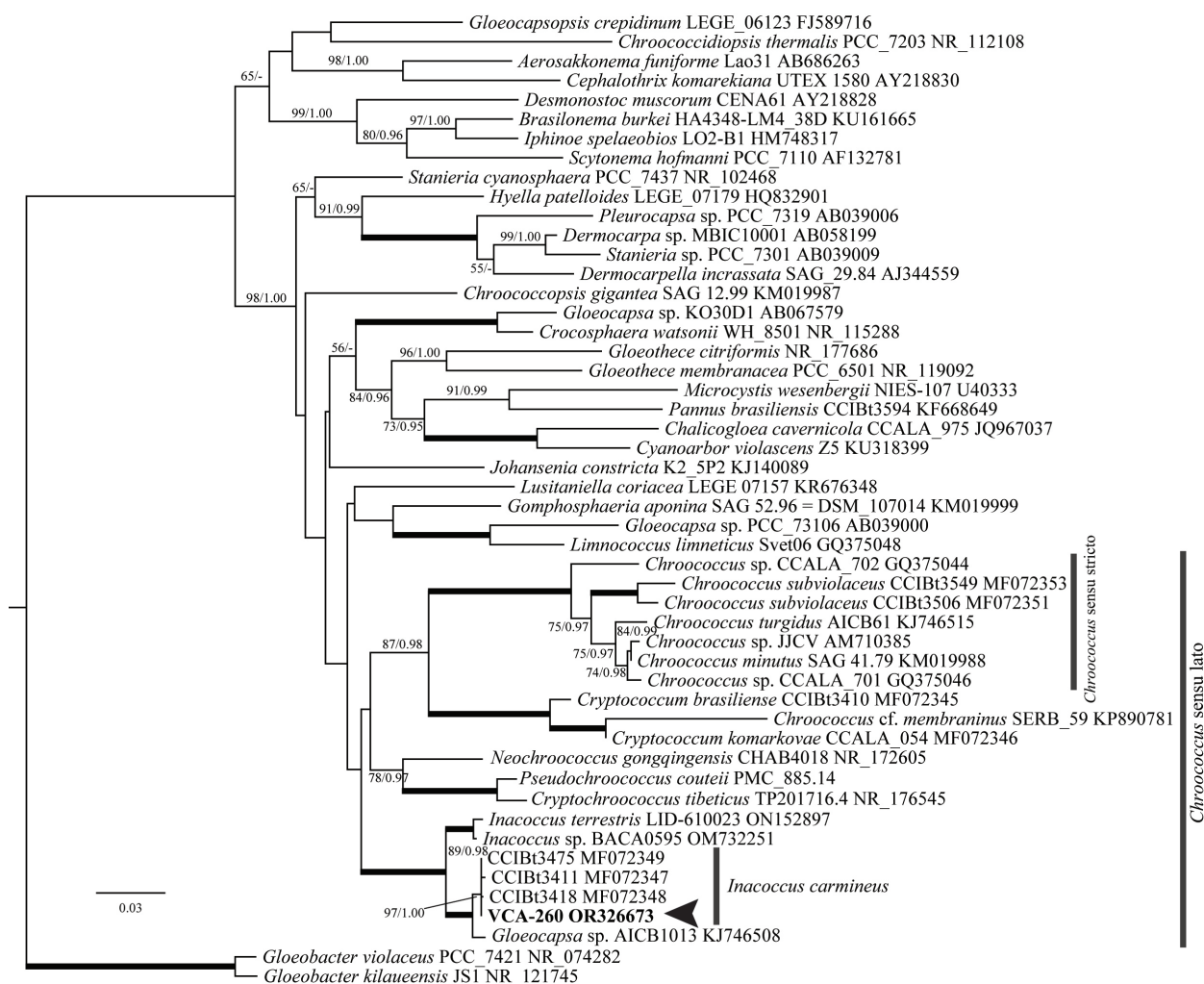


Рис. 2. ML-дерево, иллюстрирующее филогенетическое положение штамма VCA-260 (жирный шрифт, стрелка) на основании сравнения последовательностей 16S рДНК. Поддержки [ML/BI, (BP) ≥ 50 % и (PP) $\geq 0,95$; ветви с 100/1,00 выделены жирным] указаны выше/ниже соответствующих ветвей. Масштабная линейка – количество нуклеотидных замен на позицию.

В литературе *P. pringsheimii* приводится чаще всего как пресноводный вид (например, аутентичный штамм SAG 211-1a¹), а также встречается в качестве фотобионтов лишайников, в почвенных (в том числе почвы многолетней мерзлоты) и аэрофитных местообитаниях Европы (Нидерланды – Veen et al., 2015; европейская часть России – Davydov, Redkina, 2021 (Кольский полуостров, Мурманская область); Грузия², Финляндия², Швеция², Эстония¹), Северной Америки (Канада², США²), Африки², Австралии² и Азии (Азиатская часть России – Malavin, Shmakova, 2020 (Колымская низменность, Республика Саха (Якутия)); Egorova et al., 2024 (окр. оз. Байкал,

Иркутская область); Китай¹, Корея¹). Данный таксон отмечен нами в пробе из Сахалинской области, является третьей находкой на территории России (впервые подтверждён молекулярными методами) и первой на российском Дальнем Востоке. Многочисленные находки на всех континентах, кроме Антарктиды, позволяют рассматривать *P. pringsheimii* как вид-космополит с широкими экологическими границами. Мы предполагаем, что высокая адаптивность к различным условиям среды и способность к симбиотическим отношениям способствуют глобальному распространению этого вида.

¹ Experimental Phycology and Culture Collection of Algae at Goettingen University (EPSAG) [2025]. The Culture Collection of Algae at the University of Göttingen, Germany (SAG). URL: https://sagdb.uni-goettingen.de/detailedList.php?str_number=211-1a (Accessed 09 January 2025).

² *Pseudochlorella pringsheimii* (Shihar & Krauss) Darienko, Gustavs, Mudimu, Menendez, Schumann, Karsten, Friedl & Proschold, 2010 [2025]. In: *GBIF Secretariat* (2023). *GBIF Backbone Taxonomy*. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2025-01-10. URL: <https://www.gbif.org/ru/species/7557435>

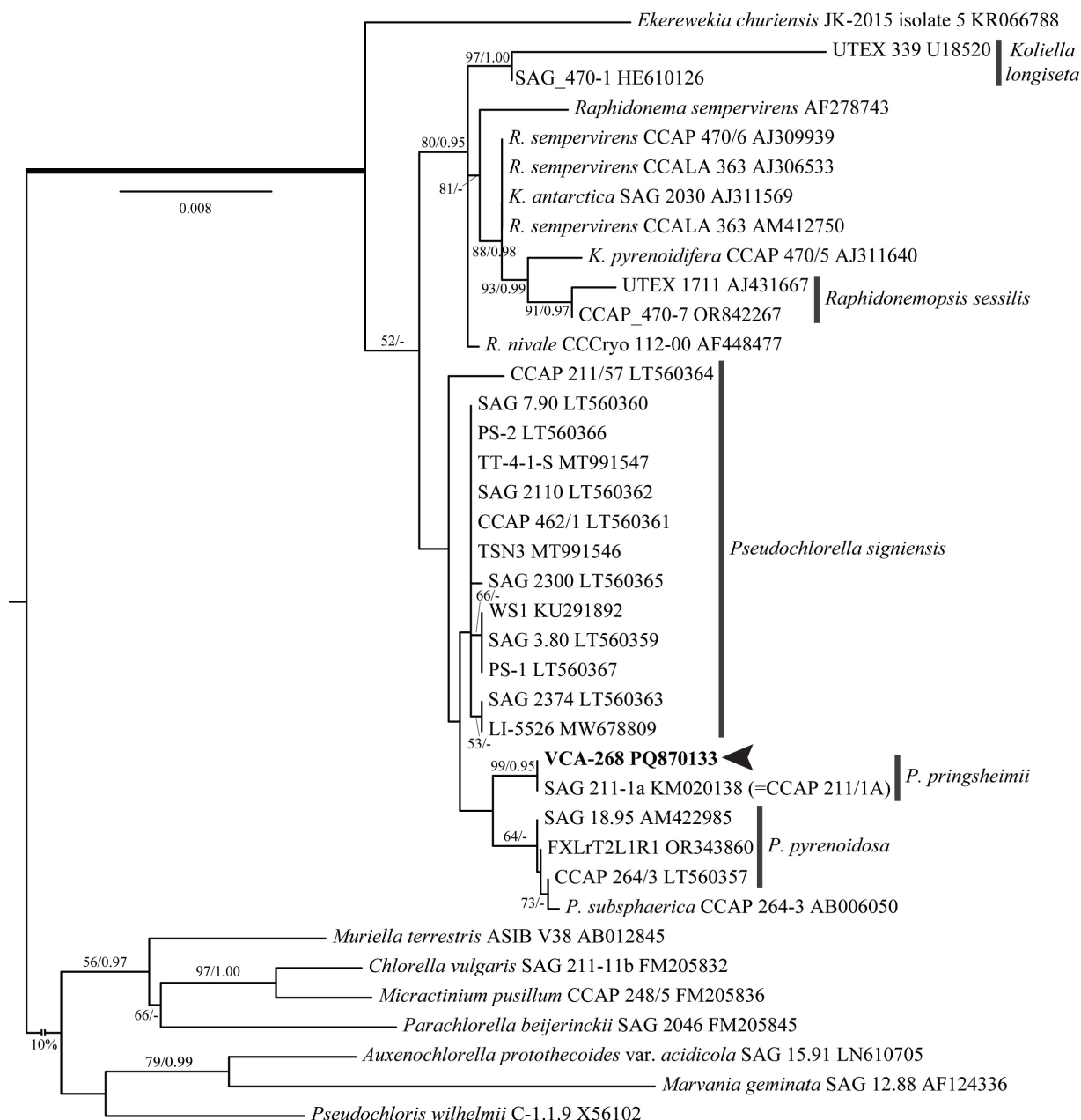


Рис. 3. ML-древо, иллюстрирующее филогенетическое положение штамма VCA-268 (жирный шрифт, стрелка) на основании сравнения последовательностей 18S рДНК. Детали оформления см. в подписи к рис. 2.

Pseudomuriella schumacherensis Fuciková, Rada et L. A. Lewis (Pseudomuriellaceae) = *Dictyococcus schumacherensis* Metting, 1980: «Россия, Приморский край, г. Владивосток, ул. Енисейская, д. 10, биообрастание на высоте 0,5 м от уровня земли, штукатурка цокольного этажа жилого дома, 43°10'18.8" с. ш. 131°54'22.2" в. д. 24 X 2019. А. Ю. Никулин, Ш. Р. Абдуллин, Р. З. Сущенко» (штамм VCA-269).

Клетки одиночные или во временных скоплениях. Оболочка тонкая, гладкая (рис. 1К–М). Молодые клетки шаровидные (4,5–6,3 мкм), с

пристенным двудольчатым хлоропластом (рис. 1К). Зрелые клетки шаровидные или почти шаровидные (6,1–7,9 мкм), с несколькими пристеночными хлоропластами (рис. 1Л). Пиреноид отсутствует. Отмечалось размножение апланоспорами (рис. 1М). Зооспоры и половое размножение не наблюдались.

Отмечается схожесть представителей *Pseudomuriella* N. Hanagata, *Bracteacoccus* Tereg и *Dictyococcus* Gerneck на основании наличия многочисленных пристеночных хлоропластов, многоядерности клеток и отсутствия пиреноид-

дов. Однако клетки *Dictyococcus* имеют пластиды с загнутыми в полость клетки краями. Водоросли родов *Bracteacoccus* и *Pseudomuriella* гораздо труднее отличить друг от друга морфологически. *Pseudomuriella* отличает лишь плохая восприимчивость зрелых клеток к красителям DAPI или Syto11, отсутствие коэнцитов, размножение преимущественно автоспорами (Fučíková et al., 2011a). В то же время, все эти роды хорошо различаются по генетическим маркерам.

Наш штамм отличался от голотипа Conn00084372 более мелкими клетками (размеры молодых и зрелых клеток для вышеуказанного штамма 6–9 мкм и 8–11 мкм соответственно).

Последовательность 18S+ITS рДНК депонирована в GenBank под номером доступа

PQ870134. Высокий процент сходства отмечен с последовательностями *Pseudomuriella schumacherensis* SAG 2137 KC145457 (100,00 %) и *Pseudomuriella schumacherensis* SAG 221-5 MW075326 (99,02 %). На ML древе штамм VCA-269 располагался в высоко поддерживанной кладе рода *Pseudomuriella* (100/1,00) среди обособленной группы (88/0,99) последовательностей *P. schumacherensis* (рис. 4). В сестринском положении находилась устойчивая клада, содержащая последовательности *P. cubensis* K. Fuciková, J. C. Rada, A. Lukesová et L. A. Lewis, *P. aurantiaca* (W. Vischer) N. Hanagata и *P. engadinensis* (Kol et F. Chodat) Fuciková, Rada et L. A. Lewis, и отношения внутри которой были плохо разрешены.

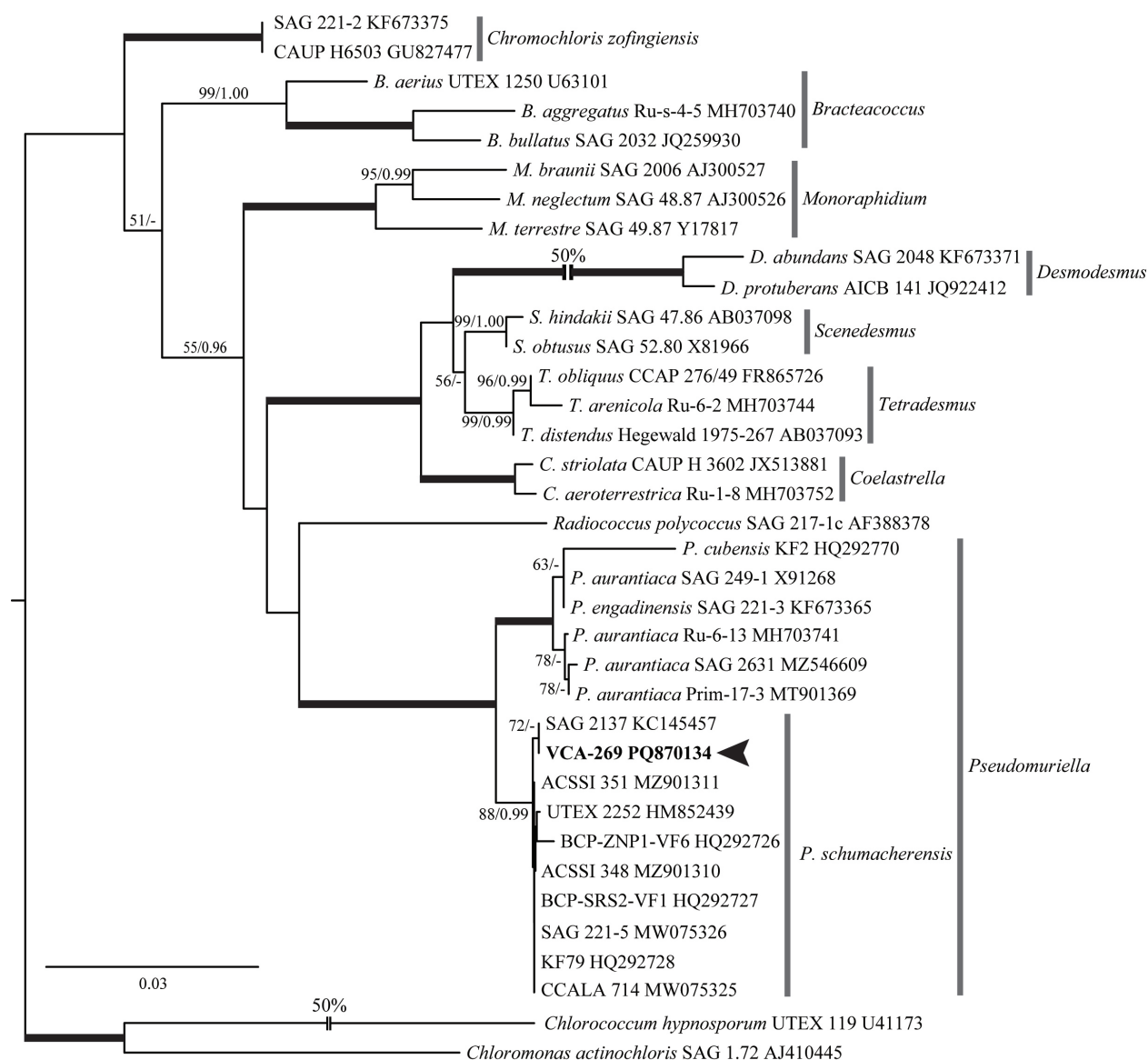


Рис. 4. ML-древо, иллюстрирующее филогенетическое положение штамма VCA-269 (жирный шрифт, стрелка) на основании сравнения последовательностей 18S+ITS рДНК. Детали оформления см. в подписи к рис. 2.

Таксон *P. schumacherensis* отмечен как эпифит на хвое пихты *Abies* sp. (Дания – Fučíková et al., 2012), в почвенных корках и почве Северной Америки (США – Ettl, Gärtner, 1995; Fučíková et al., 2011a; Канада – Fučíková et al., 2011b; Patova et al., 2015), Европы (Великобритания³, Германия³, Норвегия³, Польша³, Финляндия³, Швейцария³), Азии (Афганистан³, Узбекистан³, Китай³, Россия (Республика Саха (Якутия)) – ACSSI 348), Австралии³, Полинезии (Новая Зеландия³). Нами он обнаружен в пробе с жилого дома в г. Владивосток. Это вторая находка таксона на территории России и первая на российском Дальнем Востоке. Следовательно, вид является космополитом и предпочитает вневодные местообитания. Можно предположить, что устойчивость к различным климатическим условиям способствуют его успешному распространению.

Заключение

Изучение альгофлоры различных местообитаний, включая почвенные и аэрофитные, перспективно с точки зрения поиска новых для территории таксонов цианобактерий и водорослей.

Регистрация новых находок, не представленных в российских и международных коллекциях, и добавление этих организмов в коллекции культур очень важно для сохранения биоразнообразия цианобактерий и водорослей как в отечественном, так и в международном масштабе. В ходе исследования были расширены представления о биологии, экологии и распространении изученных видов. Вероятно, широкие экологические границы, высокая адаптивность к разнообразным местообитаниям и, в случае *Pseudochlorella pringsheimii*, способность к симбиотическим отношениям являются ключевыми факторами, влияющими на распространение этих таксонов.

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

- Allaguvatova R. Z., Nikulin A. Y., Nikulin V. Y., 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: 375. <https://doi.org/10.3390/d14050375>
- 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* 9, 2: 3–14. [In Russian] (**Аллагуватова Р. З., Никулин А. Ю., Никулин В. Ю., Багмет В. Б., Шохрина В. В., Стерлягова А. С., Гайсина Л. А., Абдуллин Ш. Р.** Новые данные о цианобактериях и водорослях Дальнего Востока России // Биота и среда природных территорий, 2021. Т. 9, № 2. С. 3–14). https://doi.org/10.37102/2782-1978_2021_2_1
- Andersen R. A.** 2005. *Algal Culturing Techniques*. New York: Elsevier Academic Press. 578 pp.
- Andreeva V. M.** 1998. *Pochvennyye i aerofilnyye zelenyye 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 зелёные водоросли (Chlorophyta: Tetrasporales, Chlorococcales, Chlorosarcinales). СПб.: Наука, 1998. 351 с.).
- Andreeva V. M., Czaplýgina 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., Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Gontcharov A. A., Abdullin Sh. R.** 2024. Morphology, molecular genetics and features of the life cycle of three species of *Luticola* D. G. Mann (Bacillariophyceae) from the Russian Far East. *Russ. J. Dev. Biol.* 55(4): 171–185. <https://doi.org/10.1134/S1062360424700164>
- Bohunická M., Johansen J. R., Villanueva C. D., Mareš J., Štenclová L., Becerra-Absalón I., Hauer T., Kaštovský J.** 2024. Revision of the pantropical genus *Brasilonema* (Nostocales, Cyanobacteria), with the description of 24 species new to science. *Fottea* 24(2): 137–184. <https://doi.org/10.5507/fot.2024.002>

³ *Pseudomuriella schumacherensis* Fučíková, Rada & L.A.Lewis, 2011 [2025]. In: GBIF Secretariat (2023). GBIF Backbone Taxonomy. Checklist dataset <https://doi.org/10.15468/39omei> accessed via GBIF.org on 2025-01-10. URL: <https://www.gbif.org/ru/species/7586339>

- Darienko T., Gustavs L., Mudimu O., Menendez C. R., Schumann R., Karsten U., Friedl T., Pröschold T.** 2010. *Chloroidium*, a common terrestrial coccoid green alga previously assigned to *Chlorella* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *Eur. J. Phycol.* 45(1): 79–95. <https://doi.org/10.1080/09670260903362820>
- Darienko T., Gustavs L., Pröschold T.** 2016. Species concept and nomenclatural changes within the genera *Elliptochloris* and *Pseudochlorella* (Trebouxiophyceae) based on an integrative approach. *J. Phycol.* 52(6): 1125–1145. <https://doi.org/10.1111/jpy.12481>
- Darienko T., Pröschold T.** 2017. Toward a monograph of non-marine Ulvophyceae using an integrative approach (Molecular phylogeny and systematics of terrestrial Ulvophyceae. II). *Phytotaxa* 324(1): 1–41.
- Davydov D. A., Redkina V. V.** 2021. Algae and cyanoprokaryotes on naturally overgrowing ash dumps of the Apatity thermal power station (Murmansk region). *Transactions of the Karelian Research Centre of the Russian Academy of Sciences* 1: 51–68. [In Russian] (**Давыдов Д. А., Редькина В. В.** Водоросли и цианопрокариоты на участках самозарастания золошлакоотвалов ТЭЦ города Апатиты (Мурманская область) // Труды Карельского научного центра РАН, 2021. № 1. С. 51–68). <https://doi.org/10.17076/bg1270>
- Davydov D., Vilnet A.** 2024. *Inacoccus terrestris* sp. nov. (Chroococcaceae), a new cyanobacterium from soil of the European Russian Subarctic. *Phycologia* 63(2): 235–244 <https://doi.org/10.1080/00318884.2024.2317419>
- Egorova I. N., Tupikova G. S., Shergina O. V., Kazanovsky S. G.** 2024. Soil algae and cyanoprokaryota of steppe communities of the Baikal basin. *Theor. Appl. Ecol.* 3: 172–184. [In Russian] (**Егорова И. Н., Тупикина Г. С., Шергина О. В., Казановский С. Г.** Почвенные водоросли и цианопрокариоты степных сообществ Байкальской котловины // Теор. и приклад. экол., 2024. № 3. С. 172–184). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2024-3-172-184>
- Ettl H., Gärtner G.** 1995. Syllabus der Boden-, Luft- und Flechtenalgen. Stuttgart: Gustav Fischer. 721 pp.
- Fučíková K., Flechtner V. R., Lewis L. A.** 2012. Revision of the genus *Bracteacoccus* Tereg (Chlorophyceae, Chlorophyta) based on a phylogenetic approach. *Nova Hedwigia* 96: 15–59. <https://doi.org/10.1127/0029-5035/2012/0067>
- Fučíková K., Rada J. C., Lewis L. A.** 2011a. The tangled taxonomic history of *Dictyococcus*, *Bracteacoccus* and *Pseudomuriella* (Chlorophyceae, Chlorophyta) and their distinction based on a phylogenetic perspective. *Phycologia* 50(4): 422–429. <https://doi.org/10.2216/10-69.1>
- Fučíková K., Rada J. C., Lukešová A., Lewis L. A.** 2011b. Cryptic diversity within the genus *Pseudomuriella* Hana-gata (Chlorophyta, Chlorophyceae, Sphaeropleales) assessed using four barcode markers. *Nova Hedwigia* 93: 29–46. <https://doi.org/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. *CABIOS* 12: 543–548. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/12.6.543>
- Gama W. A., Rigonato J., Fiore M. F., Sant'Anna C. L.** 2019. New insights into *Chroococcus* (Cyanobacteria) and two related genera: *Cryptococum* gen. nov. and *Inacoccus* gen. nov. *Eur. J. Phycol.* 54(3): 315–325. <https://doi.org/10.1080/09670262.2018.1563913>
- Gontcharov A. A., Nikulin A. Y., Nikulin V. Y., Allaguvatova R. Z., Bagmet V. B., Abdullin Sh. R.** 2022. *Ulosarcina terrestrica* gen. nov., sp. nov., a new ulvophycean sarcinoid alga from the Russian Far East. *Plants* 11(23): 3228. <https://doi.org/10.3390/plants11233228>
- Guiry M. D., Guiry G. M.** 2025. *AlgaeBase. World-wide electronic publication*. Galway: National University of Ireland. URL: <http://www.algaebase.org> (Accessed 16 January 2025).
- Huelsenbeck J. P., Ronquist F.** 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees. *Bioinformatics* 17: 754–755. <https://doi.org/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., Сибирина 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). <https://doi.org/10.25750/1995-4301-2018-4-119-126>
- Jung P., Mikhailyuk T., Emrich D., Baumann K., Dultz S., Büdel B.** 2020. Shifting boundaries: Ecological and geographical range extension based on three new species in the cyanobacterial genera *Cyanocohniella*, *Oculatella*, and *Aliterella*. *J. Phycol.* 56(5): 1216–1231. <https://doi.org/10.1111/jpy.13025>
- Komárek J., Anagnostidis K.** 1998. *Süßwasserflora von Mitteleuropa*. Bd. 19. Cyanoprokaryota. Teil 1. Chroococcales. Jena: Gustav Fischer. 548 pp.
- 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).

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.).

Malavin S., Shmakova L. 2020. Microeukaryotes in metagenomic survey of ancient Siberian permafrost. Institute of physicochemical and biological problems in soil science of the Russian Academy of Sciences. In: *GBIF Secretariat. GBIF Backbone Taxonomy*. Sampling event dataset <https://doi.org/10.15468/wtkvu> accessed via GBIF.org on 2025-01-08.

McFadden G. I., Melkonian M. 1986. Use of Hepes buffer for microalgal culture media and fixation for electron microscopy. *Phycologia* 25, 4: 551–557. <https://doi.org/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. *Eur. J. Phycol.* 54(3): 263–290. <https://doi.org/10.1080/09670262.2018.1557257>

Minh B. Q., Nguyen M. A. T., von Haeseler A. 2013. Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap. *Mol. Biol. Evol.* 30(5): 1188–1195. <https://doi.org/10.1093/molbev/mst024>

NCBI Blast [2025]. *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 2025).

Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Bagmet V. B., Allaguvatova R. Z., Abdullin Sh. R. 2022. New data on cyanobacteria and algae in the Russian Far East. Part II. [Novyye dannyye o tsianobakteriyakh i vodoroslyakh Dalnego Vostoka Rossii. Chast II]. *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). https://doi.org/10.25221/2782-1978_2022_4_1

Nikulin A. Yu., Nikulin V. Yu., Bagmet V. B., Sushchenko R. Z., Abdullin Sh. R. 2024. New records of cyanobacteria and algae for the territory of Russia and the Russian Far East. *Turczaninowia* 27, 2: 105–118. [In Russian] (**Никулин А. Ю., Никулин В. Ю., Багмет В. Б., Сущенко Р. З., Абдуллин Ш. Р.** Новые находки цианобактерий и водорослей для территории России и российского Дальнего Востока // *Turczaninowia*, 2024. Т. 27, № 2. С. 105–118). <https://doi.org/10.14258/turczaninowia.27.2.11>

Novichkova-Ivanova L. N. 1969. Soil algae of the subzone of broad-leaved-coniferous forests of the Amur-Zeya interfluvies. In: *Amurskaya tayga: (Kompleksnyye botanicheskiye issledovaniya)* [Amur taiga: (Complex botanical research)]. Leningrad: 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).

Patova E. N., Davydov D. A., Andreeva V. M. 2015. Cyanoprokaryotes and algae. In: N. V. Matveyeva (ed.). *Plants and fungi of the polar deserts in the northern hemisphere*. St. Petersburg: MARAFON. Pp. 133–166. [In Russian] (**Патова Е. Н., Давыдов Д. А., Андреева В. М.** Цианопрокариоты и водоросли // *Растения и грибы полярных пустынь северного полушария*. Под ред. Матвеевой Н. В. СПб.: МАРАФОН, 2015. С. 133–166).

Punčochářová M. 1994. A taxonomic study of two *Chlorella* strains. *Arch. Protistenkd.* 144(3): 237–247. [https://doi.org/10.1016/S0003-9365\(11\)80135-1](https://doi.org/10.1016/S0003-9365(11)80135-1)

Rambaut A. 2018. *FigTree v.1.4.4*. URL: <http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/> (Accessed 07 January 2025).

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. <https://doi.org/10.1093/sysbio/syy032>

Ribeiro K. F., Duarte L., Crossetti L. O. 2018. Everything is not everywhere: a tale on the biogeography of cyanobacteria. *Hydrobiologia* 820: 23–48. <https://doi.org/10.1007/s10750-018-3669-x>

Sharma N. K., Rai A. K. 2011. Biodiversity and biogeography of microalgae: progress and pitfalls. *Environ. Rev.* 19: 1–15. <https://doi.org/10.1139/a10-020>

Sommer V., Mikhailyuk T., Glaser K., Karsten U. 2020. Uncovering unique green algae and cyanobacteria isolated from biocrusts in highly saline potash tailing pile habitats, using an integrative approach. *Microorganisms* 8(11): 1667. <https://doi.org/10.3390/microorganisms8111667>

Sushchenko R. Z., Nikulin V. Yu., Bagmet V. B., Nikulin A. Yu. 2024. Molecular genetic and morphological characteristics of *Micractinium thermotolerans* and *M. inermum* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta) from pyroclastic deposits of the Kamchatka Peninsula (Russia). *Vavilov Journal of Genetics and Breeding* 28, 7: 706–715. <https://doi.org/10.18699/vjgb-24-79>

Trifinopoulos J., Nguyen L.-T., von Haeseler A., Minh B. Q. 2016. W-IQ-TREE: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Res.* 44(W1): W232–W235. <https://doi.org/10.1093/nar/gkw256>

Veen A., Hof C. H. J., Kouwets F. A. C., Berkhout T. 2015. *Rijkswaterstaat Waterdienst, Informatiehuis Water* [Taxa Watermanagement the Netherlands (TWN)]. URL: <http://ipt.nlbif.nl/ipt/resource?r=checklist-twn> (Accessed 28 December 2024).

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. С. П. Вассер, Н. В. Кондратьева, Н. П. Масык и др. Киев: Наук. думка, 1989. 608 с.).

Wang Y., Jia N., Geng R., Yu G. Li R. 2021. Phylogenetic insights into *Chroococcus*-like taxa (Chroococcales, Cyanobacteria), describing *Cryptochroococcus tibeticus* gen. nov. and *Limnococcus fonticola* sp. nov. from Qinghai-Tibet Plateau. *J. Phycol.* 57: 1739–1748. <https://doi.org/10.1111/jpy.13205>

Yakimovich K. M., Gauthier N. P., Engstrom C. B., Leya T., Quarmby L. M. 2021. A molecular analysis of microalgae from around the globe to revise *Raphidonema* (Trebouxiophyceae, Chlorophyta). *J. Phycol.* 57(5): 1419–1432. <https://doi.org/10.1111/jpy.13183>