

Проблема скрытого разнообразия цианопрокариот арктических территорий

© 2020. Д. А. Давыдов^{1,2}, к. б. н., с. н. с.,
Е. Н. Патова³, к. б. н., в. н. с., С. С. Шалыгин⁴, к. б. н., исследователь,
А. А. Вильнет¹ к. б. н., с. н. с., И. В. Новаковская³ к. б. н., н. с.,

¹Полярно-альпийский ботанический сад-институт Кольского НЦ РАН,
184209, Россия, г. Апатиты, ул. Ферсмана д. 18А,

²Институт промышленной экологии Севера ФИЦ КНЦ РАН,
184209, Россия, г. Апатиты, ул. Ферсмана д. 14А,

³Институт биологии Коми НЦ УрО РАН,
167982, Россия, Республика Коми, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,

⁴Университет штата Нью-Мексико, Кафедра наук о растениях и окружающей среде,
945, Колледж Драйв, Лас-Крусес, Нью-Мексико, 88003, США,

e-mail: d_disa@mail.ru

Цианопрокариоты (цианобактерии) являются одними из наиболее распространённых фототрофов в Арктике. Простая морфология в сочетании с экологической пластичностью затрудняет идентификацию организмов на основе только анатомических и морфологических признаков. Использование альгологически чистых культур и проведение молекулярно-генетических анализов позволяет выявлять скрытое разнообразие и криптические виды цианобактерий. В настоящем исследовании проведено изучение ряда трудно идентифицируемых штаммов, выделенных из арктических и горно-тундровых почв, из коллекций Института биологии Коми НЦ (СЯКОА) и Полярно-альпийского ботанического сада-института (КРАВГ). Анализируемые штаммы обладают довольно простым строением и по морфологическим признакам относятся к *Leptolyngbya* s.l. Использование анализа нуклеотидных последовательностей гена 16S рРНК и внутреннего спейсера 16S-23S ITS позволило уточнить их родовую принадлежность. Показано, что штаммы *Stenomitos* sp. СЯКОА-С-003-10, *Nodosilinea* sp. КРАВГ-3220 и *Drouetiella* sp. СЯКОА-С-002-10 являются потенциальными новыми видами.

Ключевые слова: Арктика, криптические виды, цианобактерии, *Nodosilinea*, *Stenomitos*, *Drouetiella*, 16S рРНК, 16S-23SITS.

The problem of Cyanobacteria cryptic speciation in the Arctic region

© 2020. D. A. Davydov^{1,2} ORCID: 0000-0002-0866-4747, E. N. Patova³ ORCID: 0000-0002-9418-1601,
S. S. Shalygin⁴ ORCID: 0000-0001-8886-6666, A. A. Vilnet¹ ORCID: 0000-0001-7779-2593,
I. V. Novakovskaya³ ORCID: 0000-0001-5056-9965

¹Polar-Alpine Botanical Garden-Institute Kola SC of RAS,
18A, Fersman's St., Apatity, Russia, 184209,

²Institute of the Industrial Problems of the North FRC KSC of RAS,
14A, Fersman's St., Apatity, Russia, 184209,

³Institute of Biology, Komi Scientific Center, Ural Branch of RAS,
28, Kommunisticheskaya st., Syktyvkar, Russia, 167982,

⁴New Mexico State University, Department of Plant and Environmental Sciences,
945 College Drive, Las Cruces, NM 88003, USA,

e-mail: d_disa@mail.ru

Cyanobacteria are the most abundant photosynthetic organisms in the Arctic. A simple morphology with a few diagnostics features, together with ecological plasticity complicate their species identification. The use of unialgal cultures with subsequent molecular analyses could reveal cryptic diversity of some cyanobacteria taxa. In this article, we studied a number of difficult-to-identify strains of cyanobacteria isolated from the Arctic (Svalbard archipelago) and mountain-tundras (Khibiny and Subpolar Urals) from terrestrial and near-water habitats. The strains are stored in the

collections of cyanobacteria of the Institute of Biology of the Komi Scientific Center (SYKOA) and the Polar-Alpine Botanical Garden Institute (KPABG). The article gives the morphological characteristics of the studied strains: the size of the filaments, the shape of trichomes, the presence of nodules and necridic cells, the form of terminal cells. The studied strains of cyanobacteria were characterized by similar morphological structures. Their reliable identification only on the basis of morphology was impossible. The analyzed strains have a fairly simple structure and according to morphological characteristics belong to *Leptolyngbya* s.l. Exploring strains were tested using nucleotide sequence data of 16S rRNA and 16S-23S ITS. This made it possible to clarify their genus affiliation. *Stenomitos* sp. SYKOA-C-003-10, *Nodosilinea* sp. KPABG-3220, and *Drouetiella* sp. SYKOA-C-002-10 appear to be new for science species gathered in high Arctic.

Keywords: Arctic, cryptic species, cyanobacteria, *Nodosilinea*, *Stenomitos*, *Drouetiella*.

Цианопрокариоты (цианобактерии) – разнообразная и широко распространённая в арктических экосистемах группа организмов. Благодаря особенностям метаболизма они отличаются высокой устойчивостью к различным факторам среды и часто являются практически единственными представителями растительного покрова Арктики. Степень изученности биоразнообразия цианопрокариот полярных областей и особенностей их распространения в высокоширотных регионах остаётся очень низкой, что обусловлено трудностью и значительной удалённостью этих районов [1–7].

Выявление альфа-разнообразия цианопрокариот в различных регионах Арктики и Гипоарктики показывает, что потенциальное видовое богатство флор высокоширотных территорий может быть очень высоким. Так, на архипелаге Шпицберген известно 290 видов цианопрокариот, а общий список цианопрокариот евроазиатской Арктики и Гипоарктики насчитывает 679 таксонов. Сравнение выявленного разнообразия показывает, что флора Шпицбергена составляет 7% от общемировой (данные о мировом разнообразии по [8]) и 61% от флоры евроазиатского сектора Арктики.

Современный подход к дифференциации таксонов подразумевает всестороннее изучение организма с учётом его морфологических особенностей, внутриклеточной анатомии, получения молекулярно-генетической информации о последовательностях, пригодных для построения филогении генов, экологии местообитаний, физиологических параметров.

Большая часть этой информации в работах современных исследователей, и все данные, приводимые в литературных источниках, не учитывается, так как идентификация в подавляющем большинстве случаев проводится только на основе морфологии талломов, колоний, трихомов и/или отдельных клеток, типов ветвлений и т. д. Ряд из этих признаков являются экологически пластичными и не могут использоваться для разграничения видов

[9]. Такой традиционный подход обусловлен возможностью использовать нативные образцы, для определения которых необходимо только световой микроскоп, а также богатым опытом анатомо-морфологической классификации, отражённой в ключах определителей видов. Использование в исследовании других методов идентификации влечёт за собой необходимость иметь разнообразное дорогостоящее оборудование и значительно увеличивает трудозатраты, но получаемые результаты позволяют определить таксон с большей точностью.

Массив данных о биоразнообразии, накопленный за время, когда идентификация цианопрокариот осуществлялась только на основе световой микроскопии, проблематичен для анализа, так как большинство из описанных в «домолекулярную» эпоху видов включают в себя различные морфотипы из разных географических мест и абсолютно несхожих местообитаний. Широкая экологическая ниша и существование дифференцированных морфотипов явно указывает на наличие криптических видов. Такое скрытое разнообразие показано на примере ряда родов: *Coleofasciculus*, *Geitlerinema*, *Microcoleus*, *Phormidium*, *Scytonema* и др. [9–15].

В частности, в ряде исследований при выявлении видового состава цианопрокариот арктических территорий было показано, что надёжная идентификация цианобактерий, основанная только на морфологии, является проблематичной [6–23].

Существуют разнообразные методы определения таксонов в природных образцах, основанные на выделении ДНК и метагеномном анализе – секвенировании нового поколения (next generation sequencing, NGS), результатом которого является отнесение изученных генов к тому или иному «таксону» (operational taxonomic units, OTU). При таком подходе не очевидна роль вида в экосистеме – существует ли он в виде акинет или активно функционирует. Потенциально выявляемое разнообразие видов, при этом – гораздо выше [24], чем при использовании флористического подхода.

Идентификация видов цианопрокариот на основе анализа последовательностей генов 16S рРНК и 16S-23S ITS подразумевает выделение клональных культур. Проблемы, связанные с применением данного метода, заключаются в определённой – довольно избирательной элективности среды: в искусственных условиях культивируется, как правило, ограниченное число видов. Широкое применение данных локусов облегчает идентификацию, так как база данных GenBank (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov>) содержит огромное число уже секвенированных штаммов. Вместе с тем, разнообразие видов цианопрокариот, выявляемое посредством данного метода свидетельствует, что потенциальное богатство гораздо выше известного.

Существование криптических видов у цианопрокариот вызвано рядом причин: большими размерами популяций, бесполом размножением, гомологичной рекомбинацией и горизонтальным переносом генов. Чем более близкородственны таксоны, тем более вероятно перенос, быстрая конвергентная эволюция и превалирование генетического разнообразия по сравнению с фенотипическим.

Целью настоящего исследования является морфологическая и молекулярно-генетическая характеристика штаммов цианопрокариот соответствующих *Leptolyngbya* s.l., выделенных из различных районов Арктики и Субарктики.

Материалы и методы

В ходе исследований, проведённых в различных арктических местообитаниях (зарастания речного аллювия, оголённых грунтов, скальные обрастания) как в природных образцах, так и в монокультурах выявлен ряд цианопрокариот, которые на основе морфологических признаков не были достоверно идентифицированы.

В исследование включено шесть штаммов, морфология которых соответствует *Leptolyngbya* s.l., все культуры выращивали на твёрдых или жидких средах BG-11 и Z8 при искусственном освещении 35 мкмоль/(м² · с), в режиме день/ночь – 16/8 ч. Все образцы находятся в коллекциях Института биологии Коми НЦ (СΥΚΟΑ), Полярно-альпийского ботанического сада-института (КРАВГ) и внесены в информационную систему CRIS [25, 26].

Штамм КРАВГ-3220 выделен из приливной полосы морского песчаного марша залива Биллефиорд на арх. Шпицберген. Штамм КРАВГ-3983 был собран на верти-

кальной влажной скальной стенке в ущелье Айкуайвенчорр в Хибинах (Мурманская область). Штамм СΥΚΟΑ-С-002-10 получен из почвенных корочек с оленьих стойбищ около оз. Малое Балбанты на Приполярном Урале. Штамм СΥΚΟΑ-С-015-09 собран в пятнистой каменисто-лишайниковой тундре около оз. Грубепендиты на Приполярном Урале. Местообитанием штамма СΥΚΟΑ-С-003-10 является кустарничково-лишайниково-моховое сообщество на склоне горы Варсанофьевой, Приполярный Урал.

ДНК была выделена с помощью набора NucleoSpin Plant Kit (Macherey-Nagel, Germany). Амплификацию осуществляли с помощью праймеров 1 (5'-CTC TGT GTG CCT AGG TAT CC-3') [27] и 2 (5'-GGG GGA TTT TCC GCA ATG GG-3') [28]. Для секвенирования использовали дополнительно пару внутренних праймеров 3 (5'-CGC TCT ACC AAC TGA GCT A-39') [29] и 5 (5'-TGT ACA CAC CGG CCC GTC-39') [27]. ПЦР проводили в объёме 20 µl в следующем алгоритме: 3 мин при 94 °C, 30 циклов (30 с 94 °C, 40 с 56 °C, 60 с 72 °C) и 2 мин элонгации при 72 °C. Амплифицированные фрагменты оценивали по результатам электрофореза в 1х ТАЕ-буфере в 1% агарозном геле с использованием бромистого этидия. Матрицы очищали набором GFX PCR DNA Gel Band Purification Kit (Amersham Biosciences, USA); секвенировали с использованием ABI Prism BigDye Terminator Cycle Sequencing Ready Reaction Kit (Applied Biosystems, USA) по стандартному протоколу 3100 Avant Genetic Analyzer (Applied Biosystems, USA). Для всех шести штаммов получено по одному амплификату и собрано по одной последовательности локуса, содержащего ген 16SрРНК и межгенный спейсер 16S-23S ITS рРНК.

Полученные нами нуклеотидные последовательности шести штаммов включены во вновь созданные два выравнивания (одно для видов рода *Nodosilinea* и другое – для представителей *Stenomitos* и *Droutiella*) по локусу 16S, выполненные в программе SINA [30]. Предварительный филогенетический анализ выполнен байесовским методом в программе MrBayesPhyML v. 3.0 [31] с использованием модели нуклеотидных замен GTR+I+G и 40 млн генераций.

Результаты и обсуждение

Штамм КРАВГ-3220 морфологически характеризуется нитями с узкими, но иногда бо-

лее заметными прозрачными чехлами; ширина нитей до 3 мкм; характерно образование специфических узлов – нодул, в таких местах ширина нитей достигает 4 мкм (рис. 1а, см. цв. вкладку). Трихомы синезелёные, изогнутые, волнистые, 1,2–1,7 мкм шириной. Клетки на концах трихомов удлинённые 2,1 мкм длиной, в середине более короткие – 1,2 мкм, с перетяжками. Терминальные клетки закруглённые. Деление трихомов с помощью некридных клеток (служат для фрагментации нитей).

Штамм КРАВГ-3983 имеет в основном прямые и изогнутые, но не ломаные иногда волнистые сине-зелёные нити (рис. 1б). Влагалища бесцветные, плохо заметные. Трихомы 1,3–1,5 мкм шириной, клетки, преимущественно удлинённые 2,3–2,7 мкм, до 3 мкм, укороченные клетки редки. Перетяжки небольшие. Наблюдаются включения – иногда по две гранулы в клетке у противоположных стенок.

Для штамма SYKOA-C-002-10 характерны нити тёмно-зелёные до сине-зелёных, трихомы прямые, иногда слегка изогнутые, густо переплетающиеся (рис. 1с). Влагалища тонкие бесцветные, часто в старых частях нитей отсутствуют. Ширина нитей и клеток от 1,6 до 3,4 мкм. Длина варьирует от 1,5 до 3,8 (4) мкм. В клетках есть небольшая гранула, обычно расположена у поперечных перегородок. Перешнуровка у клеточных перегородок выражена, но не всегда хорошо заметна, некридных клеток нет. Конечные клетки закруглённые.

У штамма SYKOA-C-015-09 чехлы отсутствуют или плохо заметны. Нити окрашены в сине-зелёный или тёмно-зелёный (иногда почти чёрный) цвет (рис. 1д). Форма клеток варьирует от почти квадратных до вытянутых, длина от 1,1 до 3,8 мкм. В старых частях дерновинок клетки чаще квадратные. Ширина клеток постоянная 1,4–1,5 (1,8) мкм. Содержимое клеток без грануляций. Трихомы явно перешнурованы. Конечные клетки закруглённые.

Штамм SYKOA-C-003-10 морфологически характеризуется прямыми или изогнутыми бледными сине-зелёными нитями (рис. 1е). Дерновинки рыхлые бледно окрашенные. Слизистые чехлы бесцветные почти незаметные, иногда отсутствуют. Клетки вытянутые, длина всегда больше ширины. Длина варьирует от 2,1 до 3,5 мкм, ширина от 0,9 до 1,1 мкм. Трихомы перешнурованы. Конечные клетки удлинённые и закруглённые на концах.

Изученные штаммы цианопрокариот характеризуются сходными морфологическими признаками (рис. 1) – окраской клеток, наличием тонких слизистых чехлов, перешнуровкой трихомов. Их достоверная идентификация только на основе морфологии невозможна, поэтому потребовалось проведение молекулярно-генетических исследований – секвенирование последовательностей 16S рРНК и 16S-23S ITS.

Построенное на основе анализа последовательностей 16S рРНК филогенетическое дерево (рис. 2) и морфология трихомов свидетельствуют, что штамм КРАВГ-3220 принадлежит к роду *Nodosilinea*, главным отличительным признаком которого является образование нодул. Однозначно отнести штамм к какому-то известному виду невозможно.

Морфология штамма SYKOA-C-003-10 и генетические данные по локусам 16S рРНК (рис. 3) и 16S-23S ITS рРНК, свидетельствуют, что он относится к роду *Stenomitos*, и возможно, является новым видом в данном роде.

Штаммы КРАВГ-3983 и SYKOA-C-015-09 скорее всего, относятся к одному и тому же виду из рода *Stenomitos* (рис. 3). Наибольшую близость они демонстрируют со штаммом *Stenomitos tremulus* UTCC471.

Штамм SYKOA-C-002-10 кластеризуется вместе со штаммами рода *Drouetiella* (рис. 3). Однозначного сходства с каким-либо описанным видом не выявлено, но для установления, что это новый таксон требуются дальнейшие изыскания.

Заключение

Таким образом, для идентификации морфологически трудно различимых штаммов цианопрокариот исключительную важность имеет молекулярно-филогенетические исследования с включением как можно большего числа генов. Это позволит в будущем существенно уточнить не только филогению отдельных таксонов, но и выявить большое число криптических видов и точнее оценить реальное биоразнообразие цианопрокариот в высокоширотных регионах. Морфологическая идентификация без подтверждения молекулярными данными, в ряде случаев, теряет смысл, так как морфологические признаки не всегда проявляются в конкретных экологических условиях. В частности, у представителей рода *Nodosilinea* образование нодул в природных популяциях может не наблюдаться. Географические указания для ряда давно описанных видов принципиально не поддаются вери-

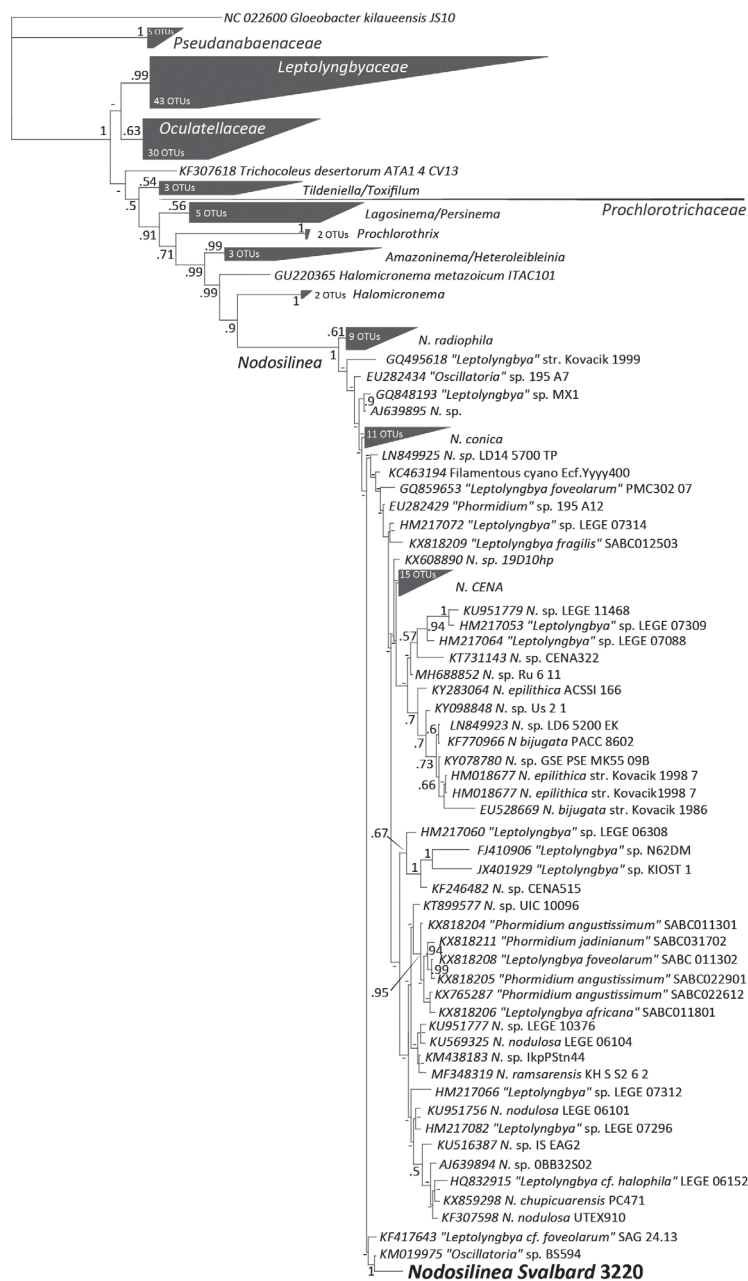


Рис. 2. Филогенетическое дерево рода *Nodosilinea*, построенное на основе Байесовского метода с использованием последовательностей гена 16S рНК 181 штамма порядка Synechococcales/Gloeobacterales, включая 75 штаммов рода *Nodosilinea*
Fig. 2. 16S rRNA Bayesian phylogeny with a total of 181 sequences from the order Synechococcales/Gloeobacterales, including 75 strains of the *Nodosilinea* genus

фикации на современном уровне и такие указания, по всей видимости, следует исключать из анализа распространения. Развитие секвенирования нового поколения и, особенно, возможность его применения непосредственно в природных популяциях позволит получить гораздо больше адекватной информации.

При поддержке грантов РФФИ № 18-04-00171 и 18-04-00643. Статья опубликована

при финансовой поддержке гранта РФФИ № 19-04-20031.

References

1. Elster J., Lukesova A., Svoboda J., Kopecky J., Kanda H. Diversity and abundance of soil algae in the polar desert, Sverdrup Pass, central Ellesmere Island // Polar Record. 1999. V. 35. P. 231–254. doi: 10.1017/S0032247400015515

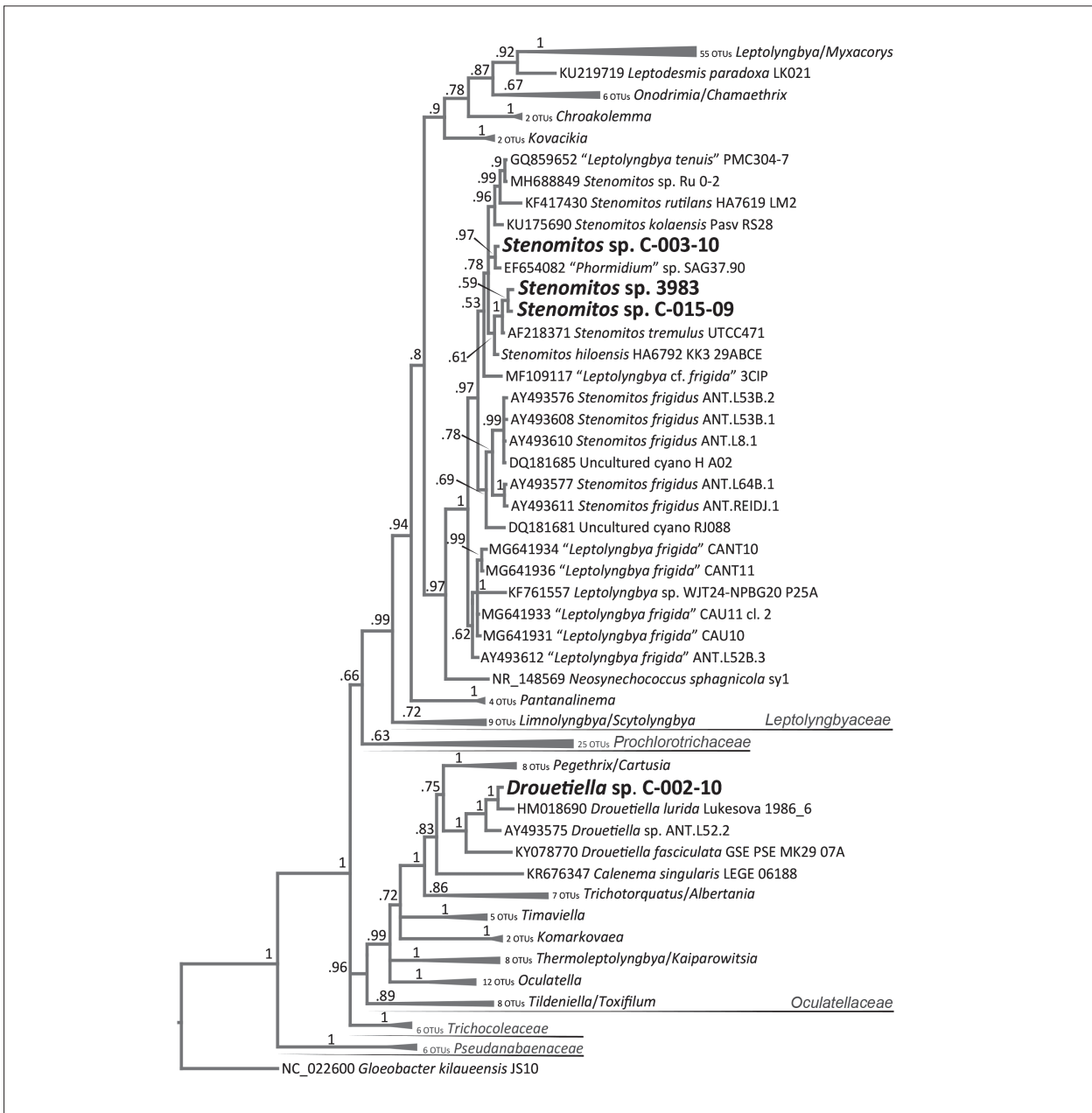


Рис. 3. Филогенетическое дерево цианобактерий рода *Stenomitos* и *Drouetiella*, построенное на основе Байесовского метода с использованием последовательностей гена 16S рРНК 181 штамма порядка Synechococcales/Gloeobacterales

Fig. 3. 16S rRNA Bayesian phylogeny of *Stenomitos* and *Drouetiella* strains with a total of 181 sequences from the order Synechococcales/Gloeobacterales

2. Jungblut A.D., Lovejoy C., Vincent W.F. Global distribution of cyanobacterial ecotypes in the cold biosphere // The ISME Journal. 2010. V. 4. P. 191–202. doi: 10.1038/ismej.2009.113

3. Davydov D. Cyanoprokaryota of the Spitsbergen archipelago: the state of study // Botanicheskiy zhurnal. 2010. V. 95. No. 2. P. 169–176 (in Russian).

4. Konstantinova N.A., Belkina O.A., Davydov D.A., Konoreva L.A., Vilnet A.A. Modern stage and purpose of investigation of liverworts, mosses, lichens, and cyanoprokaryota in the Svalbard // Theoretical and Applied Ecology.

2014. No. 1. P. 26–31 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2014-1-026-031

5. Patova E., Davydov D., Andreeva V. Cyanoprokaryotes and algae // Plants and fungi of the polar deserts in the northern hemisphere / Ed. N.V. Matveeva. Sankt-Petersburg: “Marathon”, 2015. P. 133–166.

6. Davydov D. Checklist of cyanobacteria from the European polar desert zone // Botanica. 2018. V. 24. P. 185–201. doi: 10.2478/botlit-2018-0018

7. Davydov D., Patova E. The diversity of Cyanoprokaryota from freshwater and terrestrial habitats in the

- Eurasian Arctic and Hypoarctic // *Hydrobiologia*. 2018. V. 811. No. 1. P. 119–138. doi: 10.1007/s10750-017-3400-3
8. Guiry M.D., Guiry G.M. *AlgaeBase*. World-wide electronic publication, National University of Ireland, Galway. 2019 [Internet resource] <https://www.algaebase.org> (Accessed: 08.11.2019).
9. Dvořák P., Pouličková A., Hašler P., Belli M., Casamatta D.A., Papini A. Species concepts and speciation factors in cyanobacteria, with connection to the problems of diversity and classification // *Biodiversity and Conservation*. 2015. V. 24. P. 739–757. doi: 10.1007/s10531-015-0888-6
10. Boyer S.L., Johansen J.R., Howard G.L. Phylogeny and genetic variance in terrestrial *Microcoleus* (Cyanophyceae) species based on sequence analysis of the 16S rRNA gene and associated 16S-23S ITS region // *Journal of Phycology*. 2002. V. 38. P. 1222–1225. doi: 10.1046/j.1529-8817.2002.01168.x
11. Casamatta D.A., Vis M.L., Sheath R.G. Cryptic species in cyanobacterial systematics: a case study of *Phormidium retzii* (Oscillatoriales) using 16S rDNA and RAPD analyses // *Aquatic Botany*. 2003. V. 77. P. 295–309. doi: 10.1016/j.aquabot.2003.08.005
12. Johansen J.R., Casamatta D.A. Recognizing cyanobacterial diversity through adoption of a new species paradigm // *Algological Studies*. 2005. V. 117. P. 71–93. doi: 10.1127/1864-1318/2005/0117-0071
13. Siegesmund M.A., Johansen J.R., Karsten U., Friedl T. *Coleofasciculus* gen. nov. (Cyanobacteria): morphological and molecular criteria for revision of the genus *Microcoleus* Gomont // *J. Phycol.* 2008. V. 44. P. 1572–1585. doi: 10.1111/j.1529-8817.2008.00604.x
14. Hašler P., Dvořák P., Johansen J.R., Kitner M., Vladan O., Pouličková A. Morphological and molecular study of epipelagic filamentous genera *Phormidium*, *Microcoleus* and *Geitlerinema* (Oscillatoriales, Cyanophyta/Cyanobacteria) // *Fottea*. 2012. V. 12. P. 341–356. doi: 10.12697/fce.2019.56.xx
15. Sendall B.C., McGregor G.B. Cryptic diversity within the *Scytonema* complex: Characterization of the paralytic shellfish toxin producer *Heteroscytonema crispum*, and the establishment of the family Heteroscytonemataceae (Cyanobacteria/Nostocales) // *Harmful Algae*. 2018. V. 80. P. 158–170. doi: 10.1016/j.hal.2018.11.002
16. Kim G.H., Klochkova T.A., Kim S.H. Notes on freshwater and terrestrial algae from Ny-Alesund, Svalbard (high Arctic sea area) // *Journal of Environmental Biology*. 2008. V. 29. P. 485–491.
17. Kim G.H., Klochkova T.A., Han J.W., Kang S.-H., Choi H.G., Chung K.W., Kim S.J. Freshwater and terrestrial algae from Ny-Alesund and Blomstrandhalvøya Island (Svalbard) // *Arctic*. 2011. V. 64. P. 25–31. doi: 10.14430/arctic4077
18. Richter D., Matuła J., Pietryka M. Cyanobacteria and algae of selected tundra habitats in the Hornsund fiord area (West Spitsbergen) // *Oceanological and Hydrobiological Studies*. 2009. V. 38. P. 65–70.
19. Komárek J., Kováčik L., Elster J., Komárek O. Cyanobacterial diversity of Petuniabukta, Billefjorden, central Spitsbergen // *Pol. Polar Res.* 2012. V. 33. P. 347–368. doi: 10.2478/v10183-012-0024-1
20. Davydov D. Diversity of the Cyanoprokaryota in polar deserts of Rippfjorden east coast, North-East Land (Nordaustlandet) Island, Spitsbergen // *Algological Studies*. 2013. V. 142. P. 29–44. doi: 10.1127/1864-1318/2013/0082
21. Davydov D. Diversity of the Cyanoprokaryota of the area of settlement Pyramiden, West Spitsbergen Island, Spitsbergen archipelago // *Folia Cryptogamica Estonica*. 2014. V. 51. P. 13–23. doi: 10.12697/fce.2014.51.02
22. Davydov D. Diversity of the Cyanoprokaryota in polar deserts of Innvika cove North-East Land (Nordaustlandet) Island, Spitsbergen // *Czech Polar Reports*. 2016. V. 6. P. 66–79. doi: 10.5817/CPR2016-1-7
23. Davydov D. Cyanoprokaryotes of the west part of Oscar II Land, West Spitsbergen Island, Spitsbergen archipelago // *Czech Polar Reports*. 2017. V. 7. P. 94–108. doi: 10.5817/CPR2017-1-10
24. Pushkareva E., Pessi I.S., Wilmotte A., Elster J. Cyanobacterial community composition in Arctic soil crusts at different stages of development // *FEMS Microbiology Ecology*. 2015. V. 91. fiv143. P. 1–10. doi: 10.1093/femsec/fiv143
25. Melechin A.V., Davydov D.A., Shalygin S.S., Borovichev E.A. Open information system on biodiversity cyanoprokaryotes and lichens CRIS (Cryptogamic Russian Information System) // *Bulleten MOIP. Otdel biologicheskoy.* 2013. V. 118. No. 6. P. 51–56 (in Russian).
26. Melechin A.V., Davydov D.A., Borovichev E.A., Shalygin S.S., Konstantinova N.A. CRIS – service for input, storage and analysis of the biodiversity data of the cryptogams // *Folia Cryptogamica Estonica*. 2019. V. 56. P. 99–108. doi: 10.12697/fce.2019.56.10
27. Wilmotte A., Van Der Auwera C., De Wachter R. Structure of the 16S ribosomal RNA of the thermophilic cyanobacteria *Chlorogloeopsis* HTF (*Mastigocladus laminosus* HTF) strain PCC7518, and phylogenetic analysis // *FEBS Lett.* 1993. V. 317. P. 96–100. doi: 10.1016/0014-5793(93)81499-p
28. Nuebel U., Garcia-Pichel F., Muyzer G. PCR primers to amplify 16S rRNA genes from cyanobacteria // *Appl. Environ. Microbiol.* 1997. V. 63. P. 3327–3332.
29. Wilmotte A. Molecular evolution and taxonomy of the cyanobacteria // *The molecular biology of cyanobacteria* / Ed. D.A. Bryant. Dordrecht: Kluwer, 1994. P. 1–25.
30. Pruesse E., Peplies J., Glöckner F.O. SINA: Accurate high-throughput multiple sequence alignment of ribosomal RNA genes // *Bioinformatics*. 2012. V. 28. P. 1823–1829. doi: 10.1093/bioinformatics/bts252
31. Guindon S., Dufayard J.F., Lefort V., Anisimova M., Hordijk W., Gascuel O. New algorithms and methods to estimate maximum-likelihood phylogenies: assessing the performance of PhyML 3.0 // *Systematic Biology*. 2010. V. 59. P. 307–321. doi: 10.1093/sysbio/syq010



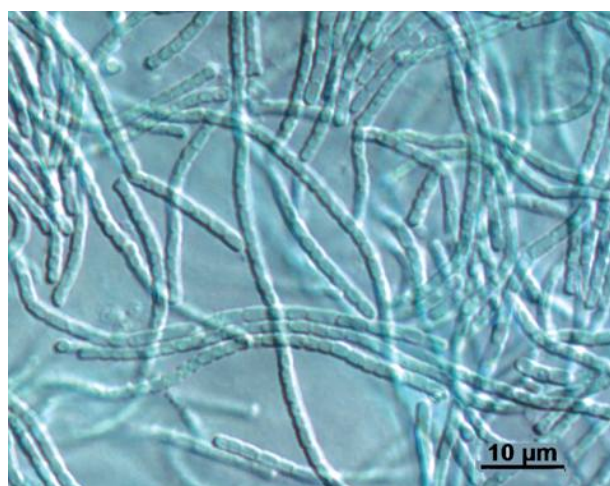
a



b



c



d



e

Рис. 1. Микрофотографии исследованных штаммов цианопрокариот:
a – *Nodosilinea* (штамм КРАВГ-3220) (1 – нодулы), b – *Stenomitos* (КРАВГ-3983),
c – *Drouetiella* (SYKOA-C-002-10), d – *Stenomitos* (SYKOA-C-015-09), e – *Stenomitos* (SYKOA-C-003-10)
Fig. 1. Microphotographs of the cyanoprokaryotes tested strains: a – *Nodosilinea* (KRAVG-3220 strain)
(1 – nodules), b – *Stenomitos* (KRAVG-3983), c – *Drouetiella* (SYKOA-C-002-10), d – *Stenomitos*
(SYKOA-C-015-09), e – *Stenomitos* (SYKOA-C-003-10)