

Цианобактериальные симбиозы и возможность их практического использования (обзор)

© 2021. Л. И. Домрачева^{1,2}, д. б. н., профессор,
А. Л. Ковина¹, к. б. н., доцент, Л. В. Кондакова^{2,3}, д. б. н., профессор,
Т. Я. Ашихмина^{2,3}, д. т. н., профессор, г. н. с., зав. лабораторией,
¹Вятский государственный агротехнологический университет,
610017, Россия, г. Киров, Октябрьский проспект, д. 133,
²Институт биологии Коми научного центра
Уральского отделения Российской академии наук,
167982, Россия, г. Сыктывкар, ул. Коммунистическая, д. 28,
³Вятский государственный университет,
610000, Россия, г. Киров, ул. Московская, д. 36,
e-mail: dli-alga@mail.ru

Среди про- и эукариотных микроорганизмов существенную роль в прошлом и настоящем планеты играют цианобактерии (ЦБ), осуществляющие два автотрофных процесса: кислородный фотосинтез (по углероду) и азотфиксацию (по азоту). В процессе длительной эволюции эти организмы выработали систему защиты от комплекса абиотических и биотических факторов путём разнообразных морфологических и химико-физиологических особенностей. Выделение значительного количества экзометаболитов различной химической природы служит защитой для перенесения таких стрессовых факторов, как иссушение, промораживание, избыточная инсоляция. Формирующиеся слизистые чехлы ЦБ становятся местом обитания других микробов: гетеротрофных бактерий, грибов, водорослей, простейших, получающих определённую эконишу и постоянный источник питания. Симбиотические связи могут быть очень прочными и приводить к созданию агломераций в виде макроскопических налётов, корочек и так называемых биоплёнок. Привлекая круг полезных для себя сожителей, ЦБ в то же время регулируют их состав путём удаления нежелательных вселенцев, выделяя соединения, обладающие антагонистической направленностью.

Экологические возможности ЦБ используются в практических целях при создании биопрепаратов комплексного действия для нужд земледелия, медицины, биоремедиации загрязнённых вод и почвы.

Ключевые слова: цианобактерии, биоплёнки, симбиоз, экологическая устойчивость, биотехнологический потенциал.

Cyanobacterial symbioses and their practical use (review)

© 2021. L. I. Domracheva^{1,2} ORCID: 0000-0002-7104-3337, A. L. Kovina¹ ORCID: 0000-0003-0503-3402,
L. V. Kondakova^{2,3} ORCID: 0000-0002-2190-686X, T. Ya. Ashikhmina^{2,3} ORCID: 0000-0003-4919-0047,
¹Vyatka State Agrotechnological University,
133, Oktyabrskiy Prospekt, Kirov, Russia, 610017,
²Institute of Biology of the Komi Science Centre of the Ural Branch
of the Russian Academy of Sciences,
28, Kommunisticheskaya St., Syktyvkar, Russia, 167982,
³Vyatka State University,
36, Moskovskaya St., Kirov, Russia, 610000,
e-mail: dli-alga@mail.ru

Among pro- and eukaryote organisms cyanobacteria play a considerable role in the past and future of the Earth, they take part in two autotrophic processes: the one with carbon – oxygen photosynthesis and the one with nitrogen – nitrogen fixation. In course of long evolution these organisms have produced a system of protection from a complex of abiotic and biotic factors by means of different morphological and chemical-physiological specific features. The ability to outflux a considerable amount of exometabolites of different chemical nature protects them from such stress factors as siccation, frost penetration, overabundant insolation, as well as makes them a habitat to other microorganisms, such as heterotrophic bacteria, fungi, algae, animalcula, which get a certain eco-niche and a constant source of nutrition. Symbiotic connections can become very strong and lead to creation of agglomerations, such as microscopic blooms, crusts, and so-called bio-films.

Cyanobacteria attract a set of useful symbionts, at the same time they regulate their composition and remove any unwanted colonizers by means of emitting antagonistic exometabolites.

Unique abilities of cyanobacteria and cyanobacterial communities as absolute autotrophs, producers of many bioactive substances, sorbents, and destructors of pollutants of different chemical nature are broadly used in the contemporary world. Biopreparations of complex effect are made on their basis for agriculture, medicine, and bioremediation of contaminated water and soil.

Keywords: cyanobacteria, biofilms, symbiosis, ecological sustainability, biotechnological potential.

Цианобактерии (ЦБ) – процветающая группа микроорганизмов (МО), которые более 3,7 млрд лет успешно осваивают различные биотопы планеты, включая такие экстремальные, как горячие источники и гейзеры, гиперсолёные и щелочные озёра, жаркие и холодные пустыни и полярные льды [1, 2]. Именно появление кислородного фотосинтеза благодаря деятельности ЦБ стало событием, изменившим химический состав поверхности и атмосферы Земли [3, 4]. В эволюции ЦБ важную роль играют вирусы (цианофаги), контролируя их численность, динамику популяций и генетическую диверсификацию в природных сообществах. Цианофаги служат векторами переноса генов, придающих ЦБ новые свойства [5]. Вероятно, с момента появления ЦБ стали прибежищем для других организмов, создавая для партнёров благоприятные условия как в отношении пространственной экониши, так и в качестве источника органической пищи. Поэтому не случайно, рассматривая экологические и биологические особенности ЦБ, отмечают, что их существование практически запрограммировано на возникновение тесных контактов с другими организмами [6].

Цель данной работы – анализ адаптационных возможностей ЦБ, механизмов формирования симбиозов на их основе и перспектив практического использования цианобактериальных симбиозов.

Объекты и методы исследования

Объектом литературного обзора являются цианобактериальные симбиозы природного и искусственного происхождения, в которых партнёрами ЦБ являются гетеротрофные бактерии, микромицеты, водоросли и высшие растения. Для обзора использованы литературные источники (1969–2021 гг.) из архива авторов, а также проведён поиск по следующим ключевым словам: «цианобактерии», «цианобактериальные симбиозы», «биоплёнки», «экологическая устойчивость», «биотехнологический потенциал» при помощи поисковых систем Яндекс и Google, из научной

электронной библиотеки eLibrary.ru и ведущих иностранных журналов по этой тематике. Найденную информацию анализировали в соответствии с заявленными разделами статьи.

Причины экологической устойчивости цианобактерий

Цианобактерии развили большое разнообразие биохимических, структурных и биотических адаптаций, обеспечивающих оптимальный рост в любых условиях [7]. Безусловно, одной из уникальных особенностей ЦБ является их способность к одновременному осуществлению двух автотрофных процессов как по углероду (окислительный фотосинтез), так и по азоту (азотфиксация). Особенности фотосинтеза у ЦБ, помимо прочего, заключаются в том, что они используют в этом процессе не только хлорофилл *a*, но и несколько пигментов билихромопротеидов (фикоэритрин, фикоцианин, аллофикоцианин). При этом фотосинтез у них может быть как окислительный (при использовании в качестве донора водорода H_2O), так и у некоторых видов аноксигенный (с использованием H_2S) [8]. Они обладают исключительно высокой адаптируемостью к экстремальным условиям среды: промораживанию, иссушению, чередованию циклов замерзания-оттаивания, интенсивному облучению, в том числе УФ, олиготрофности [9]. При этом механизмы азотфиксации и фотосинтеза, а также метаболизма в целом включаются очень быстро (не более, чем через 2 ч) после регидратации и после высушивания, даже при таких небольших осадках, как утренняя роса, или после длительного выдерживания в темноте [10, 11].

Большое значение для выживания колоннальных и нитчатых форм ЦБ имеет чехол. Так, например, у *Nostoc commune* было обнаружено, что в слизи, окружающей клетки, существует ретикулярная структура с полигональными ячейками, т. е. слизь структурирована и составляет конституционный покров нитей. Трансформация нити в чехол происходит через последовательное уплотнение размеров ячеек сетки [12]. У этого же вида нашли кальциево-

кремниевые слои, образующие физический барьер на поверхности колоний *N. commune* [13]. Обильные внеклеточные полисахариды циано-бактериальных симбиозов (ЦБС), накопленные в период дождей, защищают клетки и в сухой период [14].

Высоким негативным воздействием на любые организмы, включая ЦБ, обладает повышенное ультрафиолетовое излучение. Защитными механизмами к этому фактору у ЦБ являются: синтез защитных соединений, например, таких пигментов как жёлтый сцитонемин и красно-голубой глеокапсин, которые локализируются в чехлах; уход подвижных ЦБ от излучения; функционирование механизмов репарации ДНК; синтез разнообразных каротиноидов, обуславливающих «тушение» активных форм кислорода, а также синтез ферментов каталазы, пероксидазы, супероксиддисмутазы [15]. Физиологические реакции ЦБС на резкие изменения температуры проявляются и в изменении содержания малонового диальдегида, снижении активности фотосинтеза, повышении активности супероксиддисмутазы, большем выделении внеклеточных полисахаридов и уменьшении соотношения светособирающих и светоэкранирующих пигментов [16].

Нехватка элементов питания, в частности, азота, приводит к тому, что одна из каждых 10–20 вегетативных клеток ЦБ превращается в гетероцисту [17]. Фиксирующие азот ферменты чувствительны к присутствию кислорода, и фотосинтетический аппарат претерпевает значительные изменения. В течение 30 ч исчезает фотосистема II и связанный с ней аллофикоцианин, который в вегетативных клетках располагается в фикобилисомах. В гетероцистах сохраняется фотосистема I и элементы фикобилисом с фикоэритроцианином. Фотосистема I **обеспечивает энергией фиксацию азота**, для которой требуется много АТФ.

При тестировании относительной приспособленности ЦБ к среде в условиях конкуренции между различными их штаммами было установлено, что преимущество получают штаммы с циркадным периодом, сходными с циклическими изменениями свет/темнота. Наличие циркадных часов с периодом, соответствующим циклу условий окружающей среды (ОС), увеличивает приспособленность организмов к среде [18].

Механизмы защиты, выработанные ЦБ в процессе эволюции, позволяют им сохранять свою биологическую активность в меняющемся климате Земли, продолжая

удерживать лидирующие позиции среди других групп МО.

Специфика цианобактериальных симбиозов

Цианобактерии образуют симбиозы с широким кругом организмов – про- и эукариот. Факторы, обеспечивающие создание ЦБС, связаны как с особенностями их метаболизма, так и со структурными особенностями. Метаболическая специфика ЦБ опирается на их независимость от связанных соединений углерода и азота вследствие способности к фотосинтезу и азотфиксации [6, 19]. Поэтому они могут существовать в отсутствии органического субстрата, являясь более совершенными автотрофами, по сравнению с растениями, не способными без симбиоза к усвоению молекулярного азота. Наличие у ЦБ дифференцированных клеток двух типов: с фотосинтезирующими пигментами (вегетативные клетки) и непигментированных клеток, но с ферментом нитрогеназой, позволяет ЦБ существовать автономно по отношению к связанным соединениям углерода и азота. Выделение значительного количества слизи не только способствует скреплению отдельных нитей ЦБ в текстуру определённой плотности, но и создаёт благоприятные эко-ниши для таких вселенцев, как гетеротрофные бактерии, грибы, простейшие с формированием настоящих длительно существующих ценозов в виде плёнок и корочек, получивших общее название биоплёнки (БП). На процесс формирования и существования симбиозов в виде БП и их свойства влияют факторы внешней среды и свойства самих организмов. Наиболее важными внешними факторами являются величины pH, солёности, осмолярности, доступность источников питания, а также гидрофобность поверхности раздела фаз, сила и тип движения жидкости относительно этой поверхности [20]. Образование БП – пример сложного социального поведения МО, регулируемого и управляемого не только сигналами из ОС, но и межклеточными сигналами. Они представляют собой мультислой клеток, прикреплённых друг к другу и к поверхности, на которой обитают. Межклеточные общения и образование БП играют ключевую роль во взаимодействии МО с высшими организмами как при симбиозе, так и при патогенезе [21, 22].

В процессе эволюции происходила последовательная «притирка» ЦБ к удобным для них партнёрам и отторжение антагонистов,

способных вызывать какие-либо неблагоприятные последствия для цианобактериальных популяций. Сигналами формирования сообщества и сигналами отторжения являются экзометаболиты ЦБ, в состав которых наряду с углеводами, органическими кислотами, белками входят и такие биологически активные вещества, как фенолы, антибиотики, алкалоиды, токсины, способные вытеснять из занятых экониш соперников, подавлять их развитие и вызывать гибель [23].

Микробные БП с доминированием ЦБ представляют собой уникальные природные консорциумы с комбинацией таких особенностей, как биологическое разнообразие, простота, малые размеры, быстрая воспроизводимость и экологическая мультифункциональность [2].

Существуют многочисленные примеры микробных цианобактериальных симбиозов с другими МО как в водной, так и в почвенной среде, в которых происходят последовательные смены доминантов и изменения физиологического состояния партнёров. Так, описана структура тройного микробного сообщества (ТМС) в микробных матах Северного моря, представляющих собой сферические объекты, составленные ЦБ, бентосными диатомовыми водорослями и бактериями, взаимно усиливающими размножение друг друга [25]. При этом поверхность ТМС образована плотными переплетающимися нитчатыми ЦБ, захватывающими, как в капкан, диатомеи с одновременным проникновением множества бактерий. Целостность ТМС определяется хемотактическим влиянием и присутствием вторичных продуктов обмена.

Среди ЦБ есть особые пассионарные виды, обладающие длительной вегетацией на поверхности почвы в виде БП и постоянно являющиеся доминантами в ЦБС. К таким видам, с особыми физиологическими свойствами, относится *N. commune*. Эта ЦБ – типичный пример организма-космополита. Её макроскопические сферические колонии с вселенцами других систематических групп МО обнаружены на разных континентах и практически во всех климатических зонах – от Антарктиды до тропиков [26, 27]. В процессе эволюции вид выработал различные адаптивные стратегии к неблагоприятным факторам. В частности, в течение года в условиях сухого и влажного сезонов его жизненный цикл протекает по-разному. Во влажную погоду колонии окружены желеобразной оболочкой, внутри которой клетки активно

размножаются. К периоду засухи происходит резкое сокращение размножающихся клеток, образуются акинеты, увеличивается концентрация пигмента фикоэритрина, обеспечивающего толерантность к повышенной инсоляции [28, 29]. При длительном высушивании колонии *N. commune* прекращают метаболическую активность, но могут восстанавливать способность к росту даже через 100 лет (при сочетании благоприятных условий) [30]. Установлена также ведущая роль экстрацеллюлярных полисахаридов в устойчивости данного вида ЦБ к высушиванию и промораживанию [31]. Клетки, окружённые полисахаридами, способны впитывать даже атмосферную влагу и восстанавливают фотосинтез с выделением O_2 уже при 10% влажности БП *N. commune*. Среди защитных механизмов в отношении УФ большую роль играют микоспоринподобные аминокислоты, состоящие из кольца аминокислоты глицина и содержащие азот- или иминозамещённые спирты, обладающие мультифункциональными, в том числе антиоксидантными свойствами. Сильную антиоксидантную активность *N. commune* демонстрируют также такие изолированные из этой культуры соединения, как ностокцианон и сцитонемин [32].

Nostoc commune способен доминировать в растительном покрове антропогенно нарушенных местообитаний. В его талломах содержится от 2,7 до 5,1% общего азота, что в 2–3 раза превышает содержание общего азота в зелёных мхах и опаде травянистых растений степных фитоценозов [33]. В тундровой зоне *N. commune* является одним из самых характерных азотфиксирующих видов [34, 35]. *N. commune* образует макроскопические разрастания, проективное покрытие которых достигает 80–90% на оголённых пятнах и сильно увлажнённых мохово-лишайниковых и осоково-моховых ассоциациях, биомасса может достигать 170 г/м². Изучение БП *N. commune*, собранных вдоль обочины шоссе в Нижегородской области, показало, что численность ЦБ и водорослей в данных консорциях составляет миллиарды клеток на 1 г воздушно-сухой плёнки, численность бактерий – сотни тысяч КОЕ/г, длина грибного мицелия – до 2 км/г [36]. Связь организмов в БП обеспечивается выделением слизи и их агрегацией вследствие наличия мицелиальных и нитчатых форм, обеспечивающих наличие тесных физических контактов организмов. Разнообразие организмов БП *N. commune* способствует их выживанию в меняющихся

условиях среды, связанных как с действием природных, так и антропогенных факторов. В зависимости от характера внешнего воздействия может происходить существенное изменение состава как автотрофного, так и гетеротрофного блоков БП. Было показано, что БП служат источником многовариантных путей протекания аутогенных сукцессий, вызванных антропогенными факторами. Под влиянием таких поллютантов, как пиррофосфат натрия, бензин, соли свинца, меди, цинка из однородного первоначального пула клеток развивались сообщества, резко различающиеся по структуре, плотности, доминирующим группировкам [37].

В дефицитных по азоту условиях Арктики именно БП *N. commune* играют основную роль в сукцессионных процессах, становясь источником этого элемента в формирующихся наземных экосистемах высших растений [38].

Таким образом, вероятно, именно космополитные мультивидовые БП *N. commune* представляют существенный интерес в качестве модельной системы как для изучения внутреннего алгоритма поведения симбиотических партнёров в процессе аутогенных и индуцированных сукцессий, так и для практического использования сорбционных и иных возможностей данных БП.

Предрасположенность ЦБ к формированию симбиотических отношений проявляется не только в микромире. Цианобактерии способны осуществлять гормональную регуляцию возникновения симбиоза с растениями, в частности, путём выделения этилена [39]. Распространены симбиозы, которые привели к формированию такого отдела низших растений, как лишайники (или по другим определениям – лишенизированные грибы). При этом, в зависимости от того, входят или нет в состав лишайников только ЦБ или же ЦБ и зелёные водоросли меняются и их основные функции в симбиозе. В моноцианобактериальных формах лишайников ЦБ выполняют функции и фотосинтеза, и азотфиксации, имея до 15% гетероцист в составе нитей, как и в чистых цианобактериальных культурах. В составе водорослево-цианобактериальных композиций ЦБ практически устраняются от функции фотосинтеза, оставляя за собой азотфиксацию, при этом доля гетероцист может достигать до 55%, чего никогда не наблюдается в чистых культурах [40].

Описаны также многочисленные случаи возникновения симбиозов между ЦБ и высшими растениями, в которых взаимовыгод-

ность существования опирается на специфические особенности ЦБ и растений. Известны синцианозы с талломными мхами классов Anthocerotae, Hepaticae, папоротниками рода *Azolla*, голосеменными порядка *Cycadales* и покрытосеменными рода *Gunnera* [41]. В подобных симбиозах ЦБ получают возможную защиту от хищников и неблагоприятной среды (яркого света и высушивания). Внедрение ЦБ в хозяев, как правило, происходит за счёт коротких обрывков нитей (гормогониев). Они могут инфицировать корни, слоевища, стебли и листья [42]. Иногда подобные симбиозы вызываются химическими сигналами растений – хемоаттрактантами, приводящими к образованию гормогоний у неподвижных нитей ЦБ. В свою очередь, ЦБ, ассоциированные с растениями, могут синтезировать фитогормоны (ауксины, гиббереллины, цитокинины, абсцизовую кислоту, этилен), которые необходимы как посредники в коммуникации между растением-хозяином и его микрофлорой [43].

В симбиотических растительно-цианобактериальных ассоциациях пространственная интеграция и одновременная компартиментация партнёров часто сопровождается реорганизацией слизистых поверхностных слоёв МО и формированием межклеточного матрикса, содержащего полисахариды [44]. В некоторых случаях в цианобактериально-растительных симбиозах азотфиксирующие ЦБ имеют очень низкую фотосинтетическую активность, и основное количество сахаров в подобных симбиозах обеспечивается за счёт высшего растения [45].

При вступлении азотфиксирующих ЦБ в симбиоз с растениями морфология и физиология бактерий резко меняются. В 5–10 раз ускоряется дифференциация специализированных структур – гормогониев и гетероцист. Гормогонии выполняют роль инфицирующих единиц, азот фиксируется в гетероцистах и становится доступным как цианобактериальному, так и растительному партнёрам функциональной ассоциации [46]. Растение-хозяин в процессе формирования синцианоза также претерпевает морфо-анатомические изменения, в результате которых образуются специализированные структуры, вмещающие микроколонию цианобионта [44]. Формирование симбиоза с высшими растениями приводит к модификационным изменениям обоих партнёров и обуславливает их жизнеспособность в условиях, не благоприятных для отдельного существования.

Изучение симбиозов между ЦБ и, например, мхами-печёночниками, показало, что происходит постоянная миграция азота от ЦБ к гаметофиту и спорофиту за счёт выделения экссудата, экскретируемого печёночником и являющегося хемоаттрактантом для симбиотических ЦБ. В то же время, особенно в темноте, осуществляется активная миграция метаболитов фотосинтеза мха из спорофита через гаметофит непосредственно к клеткам ЦБ. Экссудаты мха в условиях голодания по азоту индуцируют образование гормогониев, которые и инфицируют растение [47–49]. В зависимости от природы экссудатов мхов может происходить или стимулирование образования гетероцист из вегетативных клеток, или же происходит подавление дифференциации гормогониев [50]. У печёночников и ЦБ выявлены альтернативные пути развития азотфиксирующих симбиотических ЦБ в зависимости от природы растительных выделений.

Классическим примером является симбиоз между водным папоротником *Azolla* spp. и ЦБ *Anabaena azollae*, в котором ЦБ поселяется в углублениях на дорзальной листовой части азоллы. Цианобионты при этом проявляют специфичность в отношении различных видов хозяина [26, 51]. Благодаря высокому накоплению азота, данный симбиоз ещё со средних веков используется как зелёное удобрение на рисовых полях Вьетнама.

В симбиозах с саговниками ЦБ обитают в зоне между внутренней и наружной корой коралловидных корней саговников. При этом активность азотфиксации и численность их гетероцист сравнимы с соответствующими показателями свободноживущих форм [52].

Нитрогеназная активность обнаружена в образцах ряски. Этот показатель тесно коррелирует с плотностью колоний ЦБ на поверхности растения. Предполагают, что ряска является наиболее благоприятной средой обитания для ЦБ, которые, в свою очередь, улучшают азотное питание растений [53].

Помимо природных симбиозов, возможно создание искусственных консорциумов ЦБ с другими МО. Ярким примером могут служить экспериментальные циано-актиномицетные ассоциации, в которых происходит изменение накопления хлорофилла *a* и азотфиксирующей активности ЦБ по сравнению с монокультурой [54, 55]. Кроме того, расширяется спектр антимикробной и сорбционной активности многовидовых цианобактериальных

ассоциаций по сравнению с составляющими их компонентами, что показано на примере использования ЦБ *Fischerella muscicola* в искусственно сконструированных БП со стрептомицетами, а также моно-, бинарных и трёхкомпонентных БП с ЦБ *Nostoc muscorum* и *N. paludosum* [56, 57]. В данных работах показано, что тройная ассоциация имеет потенциал биопротектора в условиях повышенного содержания в ОС соединений меди, а также в присутствии фузариотоксинов. Мощное противобактериальное действие тройной ассоциации ЦБ проявляется в значительном снижении количества грибных пропагул и длины мицелия.

Таким образом, образование симбиозов с другими МО и высшими растениями приводит к улучшению условий существования всех партнёров за счёт различных механизмов изменения их морфофизиологических и биохимических особенностей.

Биотехнологическое использование цианобактериальных симбиозов

Многовидовые БП, состоящие из гетеротрофных или фототрофных МО, включая ЦБ, широко применяются в различных отраслях биотехнологии, связанных с производством аминокислот, антибиотиков, ростовых веществ, ферментов, гормонов, витаминов, полисахаридов, биогаза [37, 58]. Кроме того, выделяют такие сферы практического применения БП как очистка сточных и грунтовых вод, а также почв от загрязнения [59]. Данные возможности ЦБ обусловлены разнообразием метаболических процессов и способностью к утилизации ксенобиотиков в качестве пищевого субстрата. С этой целью перспективными объектами являются ЦБ и ЦБС, выделенные из различных экстремальных местообитаний. Известно, что определённые виды ЦБ выживают при любых видах загрязнения ОС. Например, было обнаружено 59 видов ЦБ в 4 типах промышленных стоков. В стоках сахарного завода – 55, красильной фабрики – 54, целлюлозной фабрики – 45 и фармацевтического завода – 30 [60]. Доминантами среди них были виды родов *Oscillatoria*, *Phormidium*, *Lyngbya*. Наличие полисахаридов в качестве компонента матрикса ЦБС способствует аккумуляции тяжёлых металлов (ТМ) на поверхности БП. В природных условиях ЦБС могут использоваться в процессах биоремедиации загрязнённых территорий. Так, например, показано, что

ЦБС техногенных систем, подверженных влиянию различных поллютантов, способствуют активизации процессов деградации загрязняющих органических веществ [61]. Поэтому вполне очевидно, что на основе ЦБС возможна разработка новых методов и приёмов реабилитации техногенных водных и почвенных объектов.

Практическое использование ЦБС возможно в различных направлениях и опирается на свойства отдельных партнёров и синцианозов в целом. Цианобактерии являются источником биологически активных соединений с противогрибной, антибактериальной, противовирусной и противораковой активностями [62], что представляет существенный интерес в медицинских и фармакологических исследованиях. Возрастание микробной устойчивости к медикаментам уже стало одной из главнейших современных проблем. Поэтому ведётся постоянное тестирование различных видов ЦБ, обладающих антагонистической активностью по отношению к патогенным и токсикогенным МО. Обнаружено, например, что экстракты из культур трёх родов ЦБ (*Fischerella*, *Oscillatoria*, *Anabaena*) обладают ярко выраженной антимикробной активностью против 7 тестируемых МО: 5 видов бактерий (*Staphylococcus aureus*, *Bacillus cereus*, *Escherichia coli*, *Pseudomonas aeruginosa*, *Salmonella typhmuriium*) и 2 видов грибов (*Aspergillus niger*, *Candida albicans*) [63]. В медицинской практике тестируется новый антибиотик парсигин, выделенный из *F. ambigua*, который обладает ярко выраженной антибактериальной и антигрибной активностью против *Staphylococcus epidermidis* и *Candida krusel* [64].

В практике земледелия известны приёмы, основанные на использовании ЦБС. Особенно это актуально для засушливых районов, где из-за нехватки влаги происходит разрушение и эрозия почвы, приводящие к существенному снижению продуктивности сельскохозяйственных экосистем. Реабилитация подобных почв возможна благодаря стимуляции развития почвенных цианобактериальных БП, содержащих подходящую комбинацию МО, способствующих агрегации почвенных частиц за счёт наличия внеклеточного полимерного матрикса, способного удерживать влагу [65, 66].

В бедных песчаных почвах БП с доминированием азотфиксирующих ЦБ не только обогащают их азотом, но способны иммобилизовать излишки аммония и нитратов, сохраняя их в песчаной почве. Кроме того,

под цианобактериальными БП происходит смягчение почвенного микроклимата, так как изменения влаги и температуры сдерживаются под БП по сравнению с почвой, лишённой растительности и без ЦБС [67]. Инокуляция БП или стимулирование их развития *in situ* ведут к большей устойчивости почвенных агрегатов за счёт сетчато-нитчатой структуры подобных БП, скрепляющих агрегаты [68]. Более того, инокуляция ЦБС в пустынных районах ускоряет восстановление утраченного разнообразия и облегчает сукцессии в растительных сообществах [69].

Среди экологически значимых свойств ЦБС можно выделить их способность к сорбции ТМ. В частности, подробно изучены особенности сорбции кадмия, меди, свинца [70–73]. В целом, полагают, что ЦБ и ЦБС являются перспективными объектами для разработки методов очистки загрязнённых вод и почвы от ТМ, так как уровень сорбции из растворов может достигать 96–99%. Цианобактерии являются тонкими биоиндикаторами в экологической оценке почвенной среды. Реакция ЦБ на антропогенную и техногенную нагрузку проявляется в изменении их видового разнообразия и количественных характеристик [74].

В целом роль ЦБС в глобальной экологии состоит в том, что они первыми заселяют бесплодные каменистые субстраты и аридные почвы, при этом ключевым моментом в адгезии ЦБ твёрдой поверхности является экзополисахаридный матрикс [75]. Он приклеивает клетки к твёрдой поверхности; стабилизирует их агрегаты; обеспечивает относительное постоянство внутренней среды консорциума; препятствует высыханию, воздействию флуктуации температуры и солнечной радиации.

Наиболее экзотично выглядят предположения о возможности использования антарктических ЦБС для создания условий жизни на Марсе, формирования там почвы при участии ЦБ, аккумуляции воды в слизистых капсулах с вероятностью сохранения жизни и других обитателей БП, а также обеспечения астронавтов во время полётов органической пищей [76, 77].

Таким образом, ЦБС являются перспективным объектом для получения биологически активных веществ, используемых в медицине, ветеринарии, растениеводстве. Кроме того, ЦБС способствуют структурированию разрушенных почв и их детоксикации от различных видов загрязнения.

Заключение

Цианобактериальные симбиозы в природе, развивающиеся до макроразрастаний в виде БП, представляют собой значительный интерес как в теоретическом, так и в практическом аспектах. Быстрый ход сукцессионных процессов в БП, разнообразие партнёров, определяемых способностью вступать в симбиотические отношения как с МО, так и с высшими растениями, позволяют постоянно углублять знания о типах экологических связей.

Изучение специфики морфофизиологических механизмов защиты от внешних воздействий даёт теоретическую основу для создания многофункциональных биопрепаратов, в которых эксплуатируются уникальные возможности ЦБ и ЦБС как абсолютных автотрофов, продуцентов широкого круга биологически активных веществ, сорбентов и деструкторов загрязнителей различной химической природы.

Работа выполнена в рамках государственного задания ИБ ФИЦ Коми НЦ УрО РАН по теме «Оценка и прогноз отсроченного техногенного воздействия на природные и трансформированные экосистемы подзоны южной тайги» № 0414-2018-0003.

References

1. Amand A.S., Hoover R.B., Jerinan G., Coston J., Rozanov A.Y. Morphology and elemental composition of recent and fossil cyanobacteria // Conference on Astrobiology and Planetary Mission. 2005. V. 5906. P. 590–603. doi: 10.1117/12.624854
2. Elliott D.R., Thomas A.D., Hoon S.R., Sen R. Niche partitioning of bacterial communities in biological crust and soil under grasses, shrubs and trees in the Kalahari // Biodivers Conserv. 2014. V. 23. P. 1709–1733. doi: 10.1007/s10531-014-0684-8
3. Birger R., Ian R.F., Jochen J.B., Matt R.K. Reassessing the first appearance of Eukaryotes and Cyanobacteria // Nature. 2008. V. 455. No. 7216. P. 1101–1104. doi: 10.1038/nature07381
4. Levit G.S., Gorbushina A.A., Krumbein W.E. Geophysiology of cyanobacterial biofilms and the dyssymmetry principle // Bulletin de l'Institut Oceanographique, Monaco, 1999. P. 175–196.
5. Shestakov S.V., Karbysheva E.A. The role of viruses in evolution of Cyanobacteria // Uspekhi sovremennoy biologii. 2015. V. 135. No. 2. P. 115–127 (in Russian).
6. Pankratova E.M. Establishment of functional peculiarities of Cyanobacteria all the way of their evolution with biosphere // Theoretical and Applied Ecology. 2010. No. 3. P. 4–11 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2010-3-004-011

7. Paerl H.W. Microscale physiological and ecological studies of aquatic Cyanobacteria // Microsc. Res. and Techn. 1996. V. 33. No. 1. P. 47–72.
8. Pankratova E.M. Soil cyanobacteria in the past of the Earth. Their ecological role in the present and their possible role in the future // Ecology and soils: Vseros. shkola. Izbrannye lektsii. Pushchino, 2001. P. 39–48 (in Russian).
9. Scanlan D. Cyanobacteria: Ecology, niche adaptation and genomics // Microbiology Today. 2001. V. 28. P. 128–130.
10. Coxson D.S., Kershaw K.A. The pattern of in situ summer nitrogenase activity in terrestrial *Nostoc commune* from Stipa-Bouteloa grass // Can. J. Bot. 1983. V. 61. No. 10. P. 2686–2693.
11. Torres-Maza A., Yupanqui-Bacilio C., Castro V. Comparison of the hydrocolloids *Nostoc commune* and *Nostoc sphaericum*: Drying, spectroscopy, rheology and application in nectar // Scientia Agropecuaria. 2020. V. 11. No. 4. P. 583–589. doi: 10.17268/sci.agropecu
12. Bazzichelli G., Abdelhahad N., Ventola F. Structural modifications in the extracellular investment of *Nostoc commune* Vauch during the life cycle. I. Motile and nonmotile hormogonium, biseriate stage // J. Ultrastruct. 1985. V. 91. P. 174–181.
13. Whitton B.A., Simon J.W., Grainger S.L.J. Phosphatase activity of the blue-green alga (cyanobacteria) *Nostoc commune* UTEX 584 // Phycologia. 1990. V. 29. P. 139–145.
14. Williams W.J., Büdel B., Reichenberger H., Rose N. Cyanobacteria in the Australian northern savannah detect the difference between intermittent dry season and wet season rain // Biodiversity and Conservation. 2014. V. 23. P. 1827–1844.
15. Castenholz R.W. Strategies of UV resistance and tolerance in cyanobacteria // 10th Int. Symp. Phototroph. Prokaryotes: ISPP 2000 Programm and Barcelona, 2000. P. 51.
16. Wang W., Wang Y., Shu X., Zhang Q.J. Physiological responses of soil crust-forming cyanobacteria to diurnal temperature variation // J. Bas. Micro. 2013. V. 53. No. 1. P. 72–80.
17. Shigeichi K., Masashi A., Makoto H. Transformation of thylakoid membranes during differentiation from vegetative cell into heterocyst visualized by microscopic spectral imaging // Plant Physiol. 2013. V. 161. No. 3. P. 1321–1333. doi: 10.1104/pp.112.206680
18. Teng S., Mukherji S., Moffit J.R., de Buyl S., O'Shea E. K. Robust circadian oscillations in growing cyanobacteria require transcriptional feedback // Science. 2013. V. 340. No. 6133. P. 737–740.
19. Pankratova E.M., Trefilova L.V. Symbiosis as basis for existence of cyanobacteria in nature and *in vitro* // Theoretical and Applied Ecology. 2007. No. 1. P. 4–14 (in Russian).
20. Nicolayev Yu.A., Plakuniv V.K. Biofilm – is it “a city of microbes” or is it analogous to a multicellular organism? // Microbiologiya. 2007. V. 76. No. 2. P. 149–163 (in Russian).
21. Smirnova T.A., Didenko L.V., Azizbekyan R.R., Romanova Yu.M. Structural-functional characteristics of bacterial biofilms // Microbiologiya. 2010. V. 79. No. 4. P. 435–446 (in Russian).

22. Romanova Yu.M., Smirnova T.A., Andreyev A.L., Ilyina T.S., Didenko L.V., Ginzburg A.L. Biofilms formation as an example of bacteria's "social" behavior // *Microbiologiya*. 2006. V. 75. No. 4. P. 556–561 (in Russian).
23. Domracheva L.I., Fokina A.I., Kovina A.L., Ashikhmina T.Ya. Exometabolites of soil cyanobacteria as a survival strategy in natural and technogenically disturbed ecosystems // *Theoretical and Applied Ecology*. 2019. No. 4. P. 15–23 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2019-4-015-023
24. Bowker M.A., Maestre F.T., Eldridge D., Belnap J., Castillo-Monroy A., Escolar C., Soliveres S. Biological soil crusts (biocrusts) as a model system in community, landscape and ecosystem ecology // *Biodiversity and Conservation*. 2014. V. 23. P. 1619–1637. doi: 10.1007/s10531-014-0658-x
25. Brehm U., Krumbein W.E., Palinska K.A., Microbial spheres: a novel cyanobacterial-diatom symbiosis // *Naturwissenschaften*. 2003. V. 90. No. 3. P. 136–140. doi: 10.1007/s00114-003-0403-x.
26. Gollerbakh M.M., Shtina E.A. Soil algae. Leningrad: Nauka, 1969. 228 p. (in Russian).
27. Mollenhauer D. Blaualgen der Gattung *Nostoc* – ihre Rolle in Forschung und Wissenschaft geschichte // *I. Natur und Museum*. 1985. V. 115. No. 10. P. 305–319 (in German).
28. Ramirez M., Hernandez-Marine M., Mateo P., Berrendero E., Roldan M. Polyphasic approach and adaptative strategies of *Nostoc cf. commune* (Nostocales, Nostocaceae) growing on Mayan monuments // *Fottea* 11. 2011. V. 1. P. 73–86.
29. Kviderova J., Elster J., Šimek M. *In situ* response of *Nostoc commune* s.l. colonies to desiccation in Central Svalbard. Norwegian High Arctic // *Fottea* 11. 2011. V. 1. P. 87–97.
30. Nazifi E., Wada N., Asano T., Nishiuchi T., Iwamuro Y., Chinaka S., Matsugo S., Sakamoto T. Characterization of the chemical diversity of glycosylated mycosporine-like amino acids in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* // *J. Photochem Photobiol B*. 2015. V. 142. P. 154–168. doi: 10.1016/j.jphotobiol.2014.12.008.2015
31. Tamuru Y., Takani Y., Yoshida T., Sakamoto T. Crucial role of extracellular polysaccharides in desiccation and freezing tolerance in the terrestrial cyanobacterium *Nostoc commune* // *Applied and Environmental Microbiology (AEM)*. 2005. V. 71. No. 11. P. 7327–7333. doi: 10.1128/AEM.71.11.7327-7333.2005
32. Ninomiya M., Saton H., Yamaguchi Y., Takenaka H., Koketsu M. Antioxidative activity and chemical constituents of edible terrestrial alga *Nostoc commune* Vauch. // *Bioscience Biotechnology and Biochemistry*. 2011. V. 75. No. 11. P. 2175–2177. doi: 10.1271/bbb.110466.2011
33. Yegorova I.N., Shambuyeva G.S., Shergina O.V., Shinen N. Ecology of *Nostoc commune* (Cyanoprokaryota) from South Siberia and Mongolia // *Sibirskiy lesnoy zhurnal*. 2019. No. 1. P. 16–29 (in Russian).
34. Getsen M.V., Stenins A.S., Patova E.N. Algal flora of Bolshzemelskaya tundra in conditions of anthropogenic impact. Yekaterinburg: UIF "Nauka", 1994. 148 p. (in Russian).
35. Patova E.N., Getsen M.V. *Nostoc commune* (Cyanophyta) in tundra of the Russian sector in the Arctic // *Botanicheskiy zhurnal*. 2000. V. 85. No. 1. P. 71–80 (in Russian).
36. Domracheva L.I., Kondakova L.V., Pegushina O.A., Fokina A.I. Biofilms of *Nostoc commune* as a special microbial sphere // *Theoretical and Applied Ecology*. 2007. No. 1. P. 15–19 (in Russian).
37. Domracheva L.I., Kondakova L.V., Popov L.B., Zykova Yu.N. Bioremediation potential of soil cyanobacteria (review) // *Theoretical and Applied Ecology*. 2009. No. 1. P. 8–17 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2009-1-008-017
38. Lenninan R., Chapin D.M., Dickson L.G. Nitrogen fixation and photosynthesis in high arctic forms of *Nostoc commune* // *Can. J. Bot.* 1993. V. 72. P. 940–945.
39. Hirsch A.M. Hormonal regulation in plant-microbe symbioses (symposium remarks) // *Biology of Plant-Microbe Interactions*. 2004. V. 4. P. 389–390.
40. Provorov N.A., Tikhonovich I.A., Vorobyev N.I. Symbiosis and symbiogenesis. Sankt-Peterburg: Inform-Navigatir, 2018. 463 p. (in Russian).
41. Gorelova O.A. Cyanobacteria's communication with partner-plants in forming an association // *Mikrobiologiya*. 2006. V. 75. No. 4. P. 538–543 (in Russian).
42. Adams D.G. Cyanobacterial symbioses // 5 European Workshop on the Molecular Biology of Cyanobacteria. Stockholm, 2002. P. 65.
43. Tsavkelova E.A., Klimova S.Yu., Cherdyntseva T.A., Netrusov A.I. Microorganisms as producers of growth promoting substances and their application in practice (review) // *Prikladnaya biokhimiya i mikrobiologiya*. 2006. V. 42. No. 2. P. 133–143 (in Russian).
44. Baulina O.I., Titel K., Gorelova O.A., Malay O.V., Ewald R. Permeability of mucous surface structures of cyanobacteria for macromolecules // *Microbiology*. 2008. V. 77. No. 2. P. 232–240 (in Russian).
45. Ekman M., Picossi S., Campbell E.L., Meeks J.C., Flores E. A *Nostoc punctiforme* sugar transporter necessary to establish a cyanobacterium-plant symbiosis // *Plant. Physiol.* 2013. V. 161. P. 1984–1992. doi: 10.1104/pp.112.213116
46. Meeks J.C. Symbiosis between nitrogen-fixing cyanobacteria and plants // *BioScience*. 1998. V. 48. No. 4. P. 266–276.
47. Stewart W.D., Rodgers G.A. The cyanophyte-hepatic symbiosis // II. Nitrogen fixation and the interchange of nitrogen and carbon // *New Phytol.* 1977. V. 78. No. 2. P. 459–471.
48. Watts S.D., Knight C.D., Dams D.G. Characterisation of plant exudates inducing chemotaxis in nitrogen-fixing cyanobacteria // *The Phototrophic Prokaryotes* / Eds. G.A. Peschek, W. Loffenhardt, G. Schmetter. New York: Kluwer Academic/Plenum Publishers, 1999. P. 679–684.
49. Campbell E.L., Brahmsha B., Meeks J.C. Mutation of an alternative sigma factor in the cyanobacterium *Nostoc punctiforme* results in increased infection of its symbiotic plant partner, *Anthoceros punctatus* // *J. Bacteriol.* 1998. V. 180. P. 4938–4941.

50. Meeks J.C., Campbell E., Hagen K., Hanson T., Hitzeman N., Wong F. Developmental alternatives of symbiotic *Nostoc punctiforme* in response to its symbiotic partner *Anthoceros punctatus* // *The Phototrophic Prokaryotes*. 1999. P. 665–678.
51. Papaefthimiou D., Van H.C., Lejeune A., Rasmussen U., Wilmotte A. Diversity and specificity of *Azolla-cyanobionts* // *J. Psychol.* 2008. V. 44. No. 1. P. 60–70. doi: 10.1111/j.1529-8817.2007.00448.x
52. Lindblad P., Bergman B. Glutamine synthetase: activity and localization in cyanobacteria of the cycads *Cycas revoluta* and *Zamia skinneri* // *Planta*. 1986. V. 169. No. 1. P. 1–7.
53. Duong T.P., Tiedje J.M. Nitrogen fixation by naturally occurring duckweed-cyanobacterial associations // *Can. J. Microbiol.* 1985. V. 31. No. 4. P. 327–330.
54. Omarova E.O., Zeniva G.M., Orleanskiy V.K., Lobakova E.S. Experimental cyano-actinomycete associations // *Vestnik MGU*. 2007. Ser. 16. No. 1. P. 3–8 (in Russian).
55. Zvyagintsev D.G., Zenova G.M., Lobakova E.S., Nikolaev G.M., Omarova E.O., Ivanova E.A., Savelyev I.B. Morphological and physiological modifications of cyanobacteria in experimental cyanobacterium-actinomycete associations // *Microbiology*. 2010. V. 79. No. 3. P. 314–320 (in Russian). doi: 10.1134/S0026261710030069
56. Domracheva L.I., Shirokikh I.G., Tovstik E.V., Skugoreva S.G., Reznik E.N. Formation and assessment of the phyto regulatory potential of multispecies biofilms based on *Fischerella muscicola* // *Theoretical and Applied Ecology*. 2018. No. 2. P. 117–124 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2018-2-117-124
57. Fokina A.I., Skugoreva S.G., Domracheva L.I., Kovina A.L. Antagonistic and sorption activity of mono-, binary, and three-species biofilms of soil cyanobacteria // *Theoretical and Applied Ecology*. 2020. No. 3. P. 119–125 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2020-3-119-125
58. Kumar B.N.P., Mahaboobi S., Satyam S. Cyanobacteria: a potential natural source for drug discovery and bioremediation // *Jr. of Industrial Pollution Control*. 2016. V. 32. No. 2. P. 508–517.
59. Nozhevnikova A.N., Botchkova E.A., Plakunov V.K. Multi-species biofilms in ecology, medicine, and biotechnology // *Microbiology*. 2015. V. 84. No. 6. P. 623–644 (in Russian).
60. Subramaniyan V., Nooruddin T., Chokkaiya M. Biodiversity of cyanobacteria in industrial effluents // *Acta Bot. Malac.* 2007. V. 32. P. 27–34. doi: 10.24310/abm.v32i0.7026
61. Soprunova O.V. Cyanobacteria's functioning in conditions of technogenic ecosystems // *Vestnik MGU. Ser. 16*. 2006. No. 2. P. 24–29 (in Russian).
62. Abed R.M.M., Dobretsov S., Sudesh K. Applications of cyanobacteria in biotechnology // *J. Appl. Microbiol.* 2009. V. 106. No. 1. P. 1–12. doi: 10.1111/j.1365-2672.2008.03918.x
63. Osman R.K., Goda H.A., Higazy A.M. Evaluation of some extra- and intracellular cyanobacterial extracts as antimicrobial agents // *Int. Jr. of Advanced Research*. 2015. V. 3. No. 5. P. 852–864.
64. Ghasemi Y., Yazdi M.T., Shafree A., Shokravi S., Zarrini G.B. Parsiguine, a novel antimicrobial substance from *Fischerella ambigua* // *Pharmaceutical Biology*. 2004. V. 42. No. 4–5. P. 318–322. doi: 10.1080/3880200490511918
65. Young K.E., Bowker S.C., Reed S.C., Duniway M.C., Belnap J. Temporal and abiotic fluctuations may be preventing successful rehabilitation of soil-stabilizing biocrust communities // *Ecological Applications*. 2019. V. 29. No. 5. Article No. e01908. doi: 10.1002/eap.1908/full
66. Dubovik I.E., Zakirova Z.R. Algae of the genus *Nostoc* and their role in soil processes // *Mirovoye soobshchestvo: problem i puti ikh resheniya*. 2004. No. 16. P. 159–165 (in Russian).
67. Veluci R.M., Neher D.A., Weicht T.R. Nitrogen fixation and leaching of biological soil crust communities in mesic temperate soils // *Microbial. Ecol.* 2006. V. 51. No. 2. P. 189–196.
68. Malam I.O., Le Bissonnais Y., Defarge C., Trichet J. Role of cyanobacterial cover in structure stability of sandy soils in the Sahelian part of western Niger // *Geoderma*. 2001. V. 101. No. 3–4. P. 15–30.
69. Lan S., Zhang Q., Wu L., Liu Y., Zhang D., Hu C. Cyanobacterial inoculation facilitates the succession of vegetation communities // *Environ. Sci. and Technol.* 2014. V. 48. No. 1. P. 307–315.
70. Parker D.L., Mihalick J.E., Phude J.L., Plude M.J., Clark T.P., Egan L., Flom J.J., Rai L.C., Kumar H.D. Sorption of metals by extracellular polymers from the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* f. *flos-aquae* strain C3-40 // *J. Appl. Phycol.* 2000. V. 12. P. 219–224.
71. Hwang K., Kwon G., Yang J., Kim M., Hwang W.J., Youe W., Kim D.-Y. *Chlamydomonas angulosa* (green alga) and *Nostoc commune* (blue-green alga) / microalgae-cellulose composite aerogel beads: manufacture, physicochemical characterization, and Cd(II) adsorption // *Materials*. 2018. V. 11. Article No. 562. doi: 10.3390/ma11040562
72. Fokina A.I., Skugoreva S.G., Domracheva L.I. Antagonistic and sorption activity of mono-, binary, and three-species biofilms of soil cyanobacteria // *Theoretical and Applied Ecology*. 2020. No. 3. P. 119–125 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2020-3-119-125
73. Gornostayeva E.A., Fokina A.I., Kondakova L.V., Ogorodnikova S.Yu., Domracheva L.I., Laptev D.S., Slastnikova E.M. Potential of natural *Nostoc commune* biofilms as sorbents of heavy metals in water // *Voda: khimiya i ekologiya*. 2013. No. 1. P. 93–101 (in Russian).
74. Kondakova L.V., Domracheva L.I. Cyanobacteria of natural and anthropogenic territories of the Kirov region // *Biodiagnostics of the state of natural and natural-technogenic systems: Materialy 18 Vseross. nauch.-pract. konf. s mezhdunar. uchastiyem. Kirov: Vyatskiy gosudarstvennyy universitet*, 2020. P. 18–21 (in Russian).
75. Pinevich A.V., Kozhenkova E.V., Averina S.G. Biofilms and other prokaryotic consortia. Sankt-Peterburg: Himizdat, 2018. 264 p. (in Russian).
76. Banerjee M., Sharma B.D. Mars terraformation: Role of Antarctic cyanobacteria cryptoendoliths // *Nat. Acad. Sci. Lett.* 2005. V. 28. No. 5. P. 155–160.
77. Jänchen J., Feyh N., Szwedzyk U., de Vera J.-P.P. Provision of water by halite deliquescence for *Nostoc commune* biofilms under Mars relevant surface conditions // *International Journal of Astrobiology*. 2016. V. 15. No. 2. P. 107–118. doi: 10.1017/S147355041500018X